



École Doctorale Cognition, Langage, Education - ED356

Laboratoire de Psychologie Cognitive - UMR 7290 CNRS - Aix-Marseille Université

Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de Docteur en Psychologie

## La programmation des saccades oculaires chez l'homme : rôle et décours temporel des traitements visuels élémentaires

Présentée et soutenue par

**Delphine Massendari**

Le 23 Avril 2015

Thèse réalisée sous la direction de **Françoise Vitu & Christophe Tandonnet**

### Membres du Jury :

**Dr. Muriel BOUCART, Rapporteur**

LNFP, CNRS, Université de Lille 3

**Dr. Denis PELISSON, Rapporteur**

ImpAct, INSERM, CNRS, Université Claude Bernard, Lyon 1

**Dr. Jean BLOUIN, Examineur**

LNC, CNRS, Aix-Marseille Université

**Dr. Simon THORPE, Examineur**

Cerco, CNRS, Université de Toulouse 3

**Pr. Robin WALKER, Examineur**

Department of Psychology, Royal Holloway University of London

**Dr. Françoise VITU, Directrice de thèse**

LPC, CNRS, Aix-Marseille Université

**Dr. Christophe TANDONNET, Co-Directeur de thèse**

Faculté de Psychologie et Sciences de l'éducation, Université de Genève



# Résumé

---

Notre environnement visuel est riche en lumière, couleurs, traits, textures et formes. Pour appréhender cette richesse en dépit de la mauvaise acuité de notre vision périphérique, nous déplaçons nos yeux tous les quarts de seconde à l'aide de mouvements très rapides appelés saccades. Une telle vision dite active a fait l'objet de multiples recherches, mais les interactions entre les systèmes visuel et oculomoteur ne sont pas clairement établies. Cette thèse vise à préciser ces interactions en étudiant si les délais temporels associés au traitement d'informations visuelles de plus en plus élaborées contraignent où et quand nos yeux bougent. Nous nous sommes focalisés sur trois traitements visuels élémentaires, dont les substrats neuronaux, bien établis, prédisent une influence ordonnée sur la programmation des saccades au niveau du colliculus supérieur. Trois séries d'études comportementales menées chez l'homme et utilisant des paradigmes novateurs ont été réalisées. Elles nous ont permis de mettre en évidence que le traitement des contrastes d'orientation, tout comme le traitement plus précoce des contrastes de luminance sont intégrés par le système saccadique. En effet, un stimulus (distracteur) différant d'un fond texturé par sa luminance ou son orientation dévie le regard de sa cible dans la même mesure, et ce, quelle que soit la latence des saccades. Néanmoins, le contraste de luminance conserve un rôle prédominant. Premièrement, il conduit au déclenchement plus précoce des saccades en comparaison avec le contraste d'orientation. Deuxièmement, dès lors qu'il entre en compétition avec des informations plus élaborées comme le contour, il suffit à déterminer la métrique des saccades. Ainsi, en accord avec l'architecture des systèmes visuel et oculomoteur, les traitements visuels influencent la programmation des saccades de manière ordonnée. Les modèles de production des saccades, qui, pour la plupart, considèrent indifféremment les influences exogènes, bénéficieront de prendre en compte cette architecture et les délais incompressibles associés au traitement des différentes informations visuelles.

**Mots-clés:** Saccades, Contrastes de luminance, Contrastes d'orientation, Contour, Effet global, Décours temporel, Saillance, Choix forcé



# Abstract

---

Our environment is rich in light, color, features, textures, and shapes. To extract this information despite the low acuity of our peripheral vision, we move our eyes four times per second with rapid eye movements called saccades. This so-called active vision has been studied extensively, but the interactions between the visual and oculomotor systems have not been fully characterized yet. This thesis aims to clarify these interactions by investigating whether the delays in processing visual information of increasing complexity determine where and when our eyes move. The present work focuses on three types of basic visual processing for which the neural substrates are well established and predict a specific order in the programming of saccades at the level of the superior colliculus. We conducted three series of behavioral studies with human participants using novel experimental paradigms. These studies showed that orientation-contrast processing as well as early luminance-contrast processing are integrated in the saccadic system to the same extent. When aiming for a target stimulus, the eyes deviate toward a distractor stimulus in equal measure, irrespective of whether the distractor differed in luminance or orientation from a texture background and irrespective of saccade latency. However, the role of luminance contrast remains dominant. Firstly, luminance contrast triggers faster saccades than orientation contrast. Secondly, when luminance contrast competes with more complex information such as contour, solely luminance contrast determines saccade metrics. Therefore, visual processes influence saccade programming in a specific order that is consistent with the architecture of the visual and oculomotor systems. Models of saccade generation, which rarely distinguish between various exogenous influences, would benefit from considering this architecture and the minimum processing delays associated with various types of visual information.

**Keywords:** Saccades, Luminance contrast, Orientation contrast, Contour, Global effect, Time course, Saliency, Forced choice



# Remerciements

---

Je tiens à exprimer mes sincères remerciements à mes deux directeurs de thèse.

Françoise. Toutes les pages de cette thèse ne suffiraient pas à vous exprimer ma reconnaissance alors comment le faire en quelques lignes ? Vous m'avez ouvert grand les portes d'un monde que j'espère ne plus jamais quitter. Merci de m'avoir transmis votre passion pour la recherche, merci de m'avoir accompagnée pendant toutes ces années et merci pour votre disponibilité permanente. La rigueur dont vous faites preuve dans le travail me permet aujourd'hui de me sentir armée pour voler de mes propres ailes.

Christophe. La moitié du chemin a été parcourue à tes côtés. Tu as été le premier à m'encourager dans la voie de l'autonomie. Merci pour toutes les connaissances partagées et les longues réunions agrémentées de rires contagieux.

Je voudrais également adresser mes remerciements à celui que je considère comme le troisième directeur de ce travail. Eric, tu n'as peut-être pas dirigé officiellement cette thèse mais je te dois une immense partie de toutes les connaissances que j'ai acquises. Je n'oublierai jamais que tu es celui qui m'a fait découvrir la *calibration gamma*, la psychophysique,  $R^1$  et les modèles mixtes. Merci pour les millions de fois où tu as pris le temps de répondre à chacune de mes questions...

Je tiens à remercier chaleureusement tous les membres du jury pour l'honneur qu'ils me font d'avoir accepté de lire ce travail et d'assister à ma soutenance. Merci aux rapporteurs, Muriel Boucart et Denis Pélisson pour leur évaluation, et à Jean Blouin, Simon Thorpe et Robin Walker pour leur lecture et leurs commentaires.

Bruno, les données présentées dans cette thèse n'auraient pas pu être recueillies sans ton aide. C'était un plaisir de travailler à tes côtés et je ne te remercierai jamais assez pour toutes ces matinées d'Aout passées dans le box Purkinje pour la mise en place du nouveau système d'acquisition des données.

Je voudrais remercier l'ensemble des membres du laboratoire pour leur accueil, et particulièrement Jonathan, Johannes, Colette et Fred. J'ai la conviction que c'était une chance de réaliser ma thèse dans un si bon laboratoire et j'espère que de nombreux étudiants bénéficieront à leur tour de ce bel environnement de travail.

Merci à tous les doctorants et post-doctorants du laboratoire. Merci à Soazig et Marina. Pas facile d'être à la hauteur en passant derrière vous ! J'étais vraiment heureuse de suivre vos pas... Merci pour votre aide tout au long de ce travail et vos jolis mots d'encouragement. Merci à Carlos et JB, pour les « Ecris ta thèse » en fond d'écran et votre humour masculin, qui je dois l'avouer, m'a souvent fait beaucoup rire. Merci à Laure et Dash, pour le réconfort et les bons plats cuisinés livrés à domicile ! Merci à Solène pour le renfort féminin qui devenait plus qu'indispensable dans le bureau testostéroné. Merci également à tous les autres, que j'ai eu plaisir à côtoyer quotidiennement : Idriss, Olivia, Clément, Dana, Joanna, Yann, Julien, JB, Maria, Catarina, Céline, Sylvain, Cécile, Anais, Eddy et Svetlana... Avec une pensée particulière pour nombre d'entre eux qui ont accepté de subir la « torture » du Purkinje...

Un merci tout particulier aux membres du LPL..

En commençant par les « anciens »: Amandine, Pauline, Cécile, Francesco, Mathilde, Oriana. Vous formez une si belle équipe. C'était une joie de partager tous ces bons moments avec vous et je crois que les bonnes choses que vous m'avez apportées ne se limitent pas à l'emploi de

---

<sup>1</sup> Je ne peux pas ne pas remercier la team R pour toutes ces minutes, heures, jours et nuits passés sur leur environnement et au cours desquels le temps n'était plus compté.

la double négation. Je n'oublierai jamais votre accueil des plus « chaleureux », que ce soit près d'un feu de cheminée Varsincs ou dans un jacuzzi Cazanais.

Et en terminant par les « nouveaux » ! Laurie, merci pour ta bonne humeur plus que contagieuse. Jérémy, je crois qu'il n'existe pas de personne plus agréable que toi à côtoyer ; merci pour tes encouragements réguliers.

Une pensée également pour Stéphanie, Jean-Luc et Serge pour leurs conseils et leurs mots toujours réconfortants.

L'enseignement a rempli une grande place dans ma vie de doctorante. Merci à tous ceux avec qui j'ai partagé les joies et les galères des cours et merci à tous les étudiants qui m'ont permis chaque semaine de vivre des moments hors du temps.

Alice & Hélène, notre rencontre remonte aux premiers TDs sur les bancs de l'université. Je sais qu'il est difficile pour vous de mesurer le soutien et le réconfort que vous m'avez apportés. Vous compter parmi mes amis est ma plus grande fierté.

Cécile & Floriane. Vous avez vécu cette thèse d'un peu plus loin, mais il ne s'est pas passé un seul jour sans que je ne pense à vous. L'intensité à laquelle vous m'avez manqué est incommensurable et je sais que si j'ai su trouver la force de finir cette thèse, c'est aussi parce que j'étais animée par la hâte de vous retrouver.

Gabriel & Marion, vous êtes les deux futurs docteurs (« courage ! »). Vous avez répondu présents à chaque fois que j'avais besoin de vous. Merci d'être de si bons amis.

Jasmin. Aujourd'hui je souris lorsque je me souviens que j'organisais ton planning de rendu de thèse avec tant de détachement. La liste des choses pour lesquelles je dois te remercier serait vraiment trop longue alors sache que tu es juste ma plus belle rencontre de thèse.

Lotje & Sebastiaan. Ces quelques lignes ne suffiront pas à vous exprimer toute ma gratitude. Vous n'avez pas seulement été des collègues de travail, mais êtes devenus au fil du temps, de vrais amis. Vous avez été d'un soutien et d'un réconfort permanent et je crois que votre arrivée au laboratoire était ce qui pouvait arriver de mieux à ma thèse (et à mon anglais !). Merci pour tous les moments partagés, de Marseille à Tampa en passant par Lund ou Paris. Merci pour toutes vos relectures accompagnées de conseils précieux. J'espère que j'aurais l'opportunité d'apprendre encore longtemps à vos côtés.

Ma chère famille. Cette thèse vous doit tant !

Maman, Papa, sans vous, je n'aurais jamais eu la curiosité qui m'a amenée à réaliser cette thèse. Merci pour vos encouragements perpétuels et votre soutien indéfectible. Merci d'être des parents aussi confiants, rassurants et aimants.

Sophie & Charles. Merci pour ce beau moment qu'a été votre mariage, merci pour votre accueil à Luxembourg et merci de répondre présent pour ma soutenance alors que *babychou* est tout près d'arriver. Ma sœur, je n'aurais pas pu rêver avoir meilleur modèle. C'est grâce à toi que j'ai l'envie, chaque jour, de me surpasser un peu plus.

Paul & Pauline. Merci pour vos visites régulières et tous les fous rires partagés. Mon frère, merci pour les interludes pianistiques Schumannesques et rendez-vous dans « 2-3 mois » (ou dans « 34 ans » selon Pauline) pour ta propre thèse...

Alban. Je crois que toi comme moi, avons souvent cru qu'un monde dans lequel nos deux thèses seraient écrites ne verrait jamais le jour. Demain, c'est dans ce monde que nous nous éveillerons et ce moment n'aura de saveur, que parce que c'est avec toi qu'il sera partagé. Cette thèse n'existe que parce-que tu es chaque jour à mes côtés. Tu es ma plus grande chance et ton amour, mon bien le plus précieux. Alors bien sûr qu'au bout du *conte*, il n'y a que toi qui *compte*.

# Publications

---

## *Articles publiés*

**Massendari, D.**, Tandonnet, C., & Vitu, F. (2014). On the reduced influence of contour on saccade metrics and its competition with stimulus size. *Vision research*, 101, 158-166.

Tandonnet, C., **Massendari, D.** & Vitu, F. (2012). When larger visual distractors become less disruptive: Behavioral evidence for lateral inhibition in saccade generation. *Journal of Vision* 12(4):2, 1-11.

## *Articles en préparation*

**Massendari, D.**, Tandonnet, C., Nazarian, B., Castet, E. & Vitu, F. (*in prep.*). On the influence of luminance and orientation contrast on saccade programming

**Massendari, D.**, Tandonnet, C., Castet, E. & Vitu, F. (*in prep.*). Orientation-contrast processing takes longer than luminance-contrast processing : Evidence from saccadic eye movements.

## *Résumés de conférences publiés*

**Massendari, D.**, Tandonnet, C., Castet, E. & Vitu, F. (2014). Investigating the time course of luminance and orientation influences on saccadic behavior. *Journal of Vision*, 14(10), 748-748.

**Massendari, D.**, Tandonnet, C., Nazarian, B. & Vitu, F. (2013). Do luminance and orientation influence saccade metrics irrespective of the difficulty of the saccade-target task? In K. Holmqvist, F. Mulvey & R. Johansson (Eds.), *Book of Abstracts of the 17th European Conference on Eye Movements*, 11-16 August 2013, in Lund, Sweden. *Journal of Eye Movement Research*, 6(3), p 365.

**Massendari, D.**, Tandonnet, C., Nazarian, B. & Vitu, F. (2013). Does orientation influence saccade metrics irrespective of its relevance to the task? *J Vis* 2013; 13(9): 1219.

**Massendari, D.**, Tandonnet, C. & Vitu, F. (2011). A time-based analysis of the effects of contrast, spacing and colinearity on saccade metrics. *Perception* 40 ECVF Abstract Supplement, page 193.

**Massendari, D.**, Tandonnet, C. & Vitu, F. (2011). Surface but not contour influences saccade metrics in two-stimulus visual displays. *Journal of Eye Movement Research*, 4(3).

Tandonnet, C., **Massendari, D.** & Vitu, F. (2010). Larger stimuli do not attract more the gaze. *Perception* 39 ECVF Abstract Supplement, page 173.



# Table des matières

---

Résumé	ii
Abstract	iv
Remerciements	vi
Publications	viii
Table des matières	x
Préface	1
<b>Chapitre I : Introduction</b>	<b>6</b>
I.1. Généralités sur les systèmes visuel et oculomoteur et leurs interactions	6
I.1.1. Le système visuel : anatomie et propriétés fonctionnelles	6
I.1.1.1. Anatomie de l'œil : rôle de la rétine	6
I.1.1.2. Les voies ascendantes : de la rétine au cerveau	10
I.1.1.3. Les traitements visuels élémentaires	15
I.1.2. Le système oculomoteur : physiologie des mouvements des yeux	27
I.1.2.1. Les mouvements oculaires : description comportementale	27
I.1.2.2. Neurophysiologie du contrôle oculomoteur	33
I.2. Programmation des saccades : mécanismes colliculaires et phénomènes comportementaux	40
I.2.1. Le colliculus supérieur: bases neurophysiologiques	40
I.2.1.1. Description anatomique et fonctionnelle	40
I.2.1.2. Une structure intégrative	41
I.2.1.3. Propriétés des couches sensorielles et motrices du CS	43
I.2.2. Phénomènes saccadiques clés et mécanismes sous-jacents	47
I.2.2.1. Les effets observés sur la latence des saccades	47
I.2.2.2. Les effets observés sur la métrique des saccades	53
I.3. Influence des traitements visuels élémentaires sur la programmation des saccades : une distinction entre traitements réiniens et corticaux ?	60
I.3.1. Propositions théoriques : de l'influence ordonnée des traitements visuels à la saillance	62
I.3.1.1. Les modèles de production de saccades	62
I.3.1.2. Les modèles de saillance	67
I.3.2. Les données de la neurophysiologie : Evidences pour une influence ordonnée des traitements visuels	72
I.3.2.1. Rôle et utilisation de la voie rétino-tectale	72
I.3.2.2. Délais des afférences visuelles sur le CS	77
I.3.3. Les données comportementales : une absence de consensus	82
I.3.3.1. Saillance et orientation du regard : évidences (débatues) et décours temporel	83
I.3.3.2. Les propriétés visuelles qui influencent la programmation des saccades	87
I.3.3.3. Rôle et décours temporel des propriétés visuelles quand la saillance est apparée	92
I.4. Problématique	100
<b>Chapitre II : Influence des contours sur la programmation des saccades oculaires</b>	<b>105</b>
II.1. Première approche expérimentale : Manipuler l'espacement	106
II.1.1. Expérience 2.1 : Objectif et approche	106
II.1.2. Expérience 2.1 : Prédications et résultats principaux	108
II.1.3. Limitations de la manipulation de l'espacement	110
II.1.3.1. Un rôle du contraste perçu ?	110

II.1.3.2. Expérience 2.2. : Un rôle de la taille et des interactions latérales ?	110
II.2. Seconde approche expérimentale : manipuler l'alignement	113
II.2.1. Expérience 2.3. : Objectif et approche	113
II.2.2. Expérience 2.3 : Prédications et résultats principaux	114
II.2.3. Expérience 2.3 : Conclusion et questions en suspens	115
II.3. Article	116
<b>Chapitre III : Influence des contrastes de luminance et d'orientation sur la métrique des saccades</b>	127
III.1. Contexte et objectif	127
III.2. Approches expérimentales et résultats principaux	131
III.2.1. Expérience 3.1.	131
III.2.1.1. Objectif et approche de l'expérience 3.1.	131
III.1.1.1. Prédications et résultats principaux de l'expérience 3.1	133
III.2.2. Expérience 3.2.	138
III.2.2.1. Objectif et Approche de l'expérience 3.2	138
III.2.2.2. Présentation et interprétation des résultats principaux de l'expérience 3.2.	142
III.2.2.3. Conclusion	144
III.3. Article	144
<b>Chapitre IV. Décours temporel de l'influence des contrastes de luminance et d'orientation sur la programmation des saccades</b>	173
IV.1. Contexte et objectif de l'étude	173
IV.2. Approche expérimentale et résultats principaux	175
IV.3. Conclusion	176
IV.4. Article	176
<b>Chapitre V. Discussion Générale</b>	211
V.1. Rappel de la problématique et des principaux résultats observés	211
V.2. Discussion et interprétation des résultats	213
V.2.1. Rôle et décours temporel des influences visuelles élémentaires sur la programmation des saccades	214
V.2.1.1. Les contrastes de luminance	214
V.2.1.2. Les contrastes d'orientation	216
V.2.1.3. Les contours	219
V.2.2. Mécanismes sous-jacents à la programmation de la métrique des saccades	221
V.2.2.1. Le mécanisme de moyennage saccadique	221
V.2.2.2. Effets des traitements visuels sur le mécanisme de moyennage saccadique	222
V.2.2.3. Un rôle de la saillance ?	225
V.2.2.4. Rôle de la prédictibilité de la position relative de la cible	227
V.2.2.5. Un rôle de la similarité entre cible et distracteur ?	229
V.3. Portée théorique de nos résultats	230
V.3.1. Implications de nos résultats pour les modèles de programmation de saccades	230
V.3.2. Implications de nos résultats pour les modèles de saillance	232
V.4. Perspectives de recherche	233
Références	237
Liste des figures	249
Annexes	251

# Préface

---

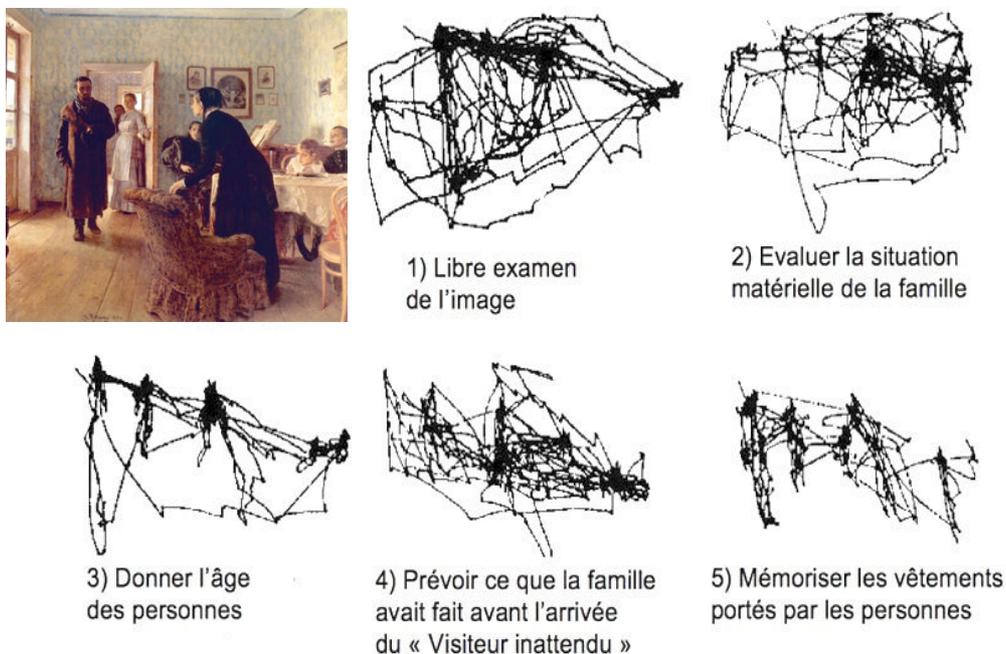
*Humans' saccades rate (120-180 per minute; 173 000 times a day) is higher than heart rate (60-100 per minute; 100 000 times a day)*

Pour lire cette première phrase, nos yeux se sont probablement déplacés au moins une dizaine de fois, alors que notre cœur a eu à peine le temps d'émettre quelques battements. Les mouvements oculaires, bien que moins vitaux que les battements du cœur, sont les mouvements les plus fréquemment effectués par l'être humain. Quelle que soit l'activité que l'on réalise, lire un texte, conduire une voiture ou explorer une scène visuelle, nos yeux se déplacent de façon quasi-permanente. En 1879, l'ophtalmologiste français Louis Emile Javal est le premier à proposer le terme de « saccades » pour désigner ces mouvements. Observer le monde environnant reviendrait selon lui, à alterner des déplacements rapides du regard dirigés vers des zones d'intérêt, ou «saccades», et des périodes dites de «fixation » durant lesquelles nous maintenons notre regard stable afin de pouvoir extraire l'information visuelle disponible. Les saccades jouent un rôle essentiel, celui d'orienter notre fovéa vers les stimuli visuels périphériques. La fovéa est la zone centrale de la rétine où l'acuité visuelle est maximale; elle est tapissée presque exclusivement de cônes, les photorécepteurs qui analysent plus finement les stimuli que les bâtonnets qui, eux, occupent, en très grande majorité, les parties périphériques de la rétine. Ainsi, la visibilité des stimuli se projetant en dehors de la fovéa est dégradée et il est impossible d'acquérir en une seule fixation l'intégralité des caractéristiques d'une scène ou d'un texte. Les mouvements oculaires sont donc indispensables et nous permettent de percevoir avec précision tous les détails de notre environnement.

Il y a plus de cent cinquante ans déjà que des chercheurs se sont intéressés à l'étude objective de l'activité oculomotrice. Les questions qui prédominaient à l'époque concernaient la position du centre de rotation de l'œil, la vitesse de déplacement des yeux, ou encore, les maxima d'excentricité pouvant être atteints par l'œil dans chacune des directions de l'espace. Simples de mise au point, les premières méthodes d'étude de ces mouvements étaient essentiellement des techniques d'observation basées sur le phénomène d'image consécutive (Bell, 1823; Müller, 1826; Ruete, 1845; Wells, 1792 ; pour une revue, voir Heller, 1988). Il s'agit d'images qui persistent sur la rétine quelques fractions de seconde après une stimulation visuelle de forte intensité. Ces images étant parfaitement stationnaires sur la rétine, tout mouvement apparent de l'image consécutive reflèterait un mouvement de l'œil. Cette méthode, utilisée notamment par Helmholtz (1866) et Javal (1879) a permis d'observer pour la

première fois que les yeux se déplacent par « petits sauts ». Par la suite, le développement d'une technique fiable devint une nécessité théorique. En effet, de nombreux phénomènes, tels que les illusions visuelles ou les préférences esthétiques étaient souvent expliquées en termes de mouvements oculaires alors que peu de données objectives soutenaient ces hypothèses.

C'est alors que de nouvelles méthodes sont apparues, comme la photographie des déplacements de l'œil (Dodge & Cline, 1901; Judd, 1905; Tinker, 1928) ou la mesure d'un potentiel électrique au niveau de l'orbite (Ginsborg & Maurice, 1959). Celles-ci ont contribué à des avancées considérables, particulièrement dans le domaine de la lecture (pour une revue, voir Rayner, 1998). Puis, ont vu le jour les premiers procédés mécaniques, qui, via l'utilisation de lentilles de contact munies de petits miroirs, permettent de repérer, par réflexion d'un faisceau lumineux, la succession des mouvements oculaires exécutés par un observateur regardant un objet ou une image. Cette technique, utilisée notamment par Yarbus (1967) a permis de montrer que voir est un processus actif dans lequel les mouvements oculaires déplacent le regard vers les régions porteuses des informations les plus pertinentes pour la tâche (voir Figure 1.1). Les saccades seraient donc fonction des intentions du sujet et de l'extraction du contenu sémantique de la scène. Néanmoins, comme nous le verrons par la suite, les trajets oculomoteurs ne se résument pas aussi simplement et les processus cognitifs de haut niveau sont loin d'être les seuls impliqués dans le guidage oculaire.



**Figure 1.1.** Trajet oculomoteur d'un individu observant le tableau de Rupin intitulé « Le retour inattendu » en fonction de l'instruction donnée. (D'après Yarbus, 1967).

Le perfectionnement des appareils de mesure à partir de la fin des années 1960 a permis d'élaborer des techniques aux résolutions temporelles et spatiales très élevées. De nos jours, les techniques utilisées offrent la possibilité de mesurer, de façon non invasive, la position de l'œil chaque milliseconde avec une précision pouvant aller jusqu'à moins de 0.16 degré d'angle visuel. Cette évolution a conduit à une véritable expansion des recherches et on trouve aujourd'hui dans la littérature un nombre considérable d'études sur les mouvements oculaires, des plus incongrues aux plus passionnantes. Ainsi, certains auteurs s'intéressent à la position du regard dans des situations insolites comme lorsqu'un gymnaste réalise un triple salto arrière ou un cambrioleur recherche des objets de valeur. D'autres s'intéressent au guidage oculaire dans des situations de la vie quotidienne lorsqu'un consommateur se rend dans un supermarché ou un internaute recherche une information sur un site web. Enfin, un très grand nombre d'études s'intéresse aux mouvements oculaires pendant la lecture, la recherche visuelle ou la perception de scènes visuelles. Bien qu'extrêmement variées, ces recherches arborent un but commun, à savoir analyser les processus visuels, oculomoteurs et cognitifs impliqués dans le guidage oculaire. Ces travaux ont ainsi permis de mettre en évidence le rôle des processus perceptifs et cognitifs, ainsi qu'une large contribution des facteurs visuels de plus bas niveau comme la saillance visuelle de certaines parties des scènes.

Les saccades ont, en complément, fait l'objet de nombreuses études dans les domaines de la neurobiologie et de la neurophysiologie. A partir d'études anatomiques et de techniques comme l'enregistrement de l'activité des neurones, de stimulations électriques, d'activation et d'inactivation pharmacologiques de certaines structures chez le singe ou d'autres mammifères, les chercheurs ont tenté d'identifier les substrats neuronaux impliqués dans la programmation des saccades. Aussi, de nombreux travaux ont été menés à l'intersection entre la psychologie et les neurosciences avec deux objectifs principaux : caractériser le comportement oculomoteur dans des situations visuelles simplifiées et faire le lien entre les recherches effectuées chez l'homme et chez l'animal. La question centrale, partie intégrante de l'étude de la vision active (pour l'introduction de ce terme, voir Findlay & Gilchrist, 2003), est la relation entre les traitements visuels, les traitements cognitifs et les substrats neuronaux sous-jacents à la programmation oculomotrice. Notamment, on s'attache à fournir des réponses aux questions suivantes : « quand » les yeux exécutent-ils un mouvement et « où » entraînent-ils le regard ? Quelles sont les opérations corticales et sous-corticales qui permettent de programmer l'envoi d'une commande motrice appropriée ? Quelles sont les interactions entre les déplacements du regard et la perception ?

Ce travail de thèse s'inscrit dans cette approche et vise à préciser quels sont les traitements visuels qui peuvent influencer la programmation des saccades. Lorsque l'on observe le monde qui nous entoure, nous faisons face à des scènes d'une extrême complexité, composées d'une multitude de traits visuels tels que la luminance, l'orientation, le contour, la taille, la couleur ou la forme des objets. Certains de ces traits, dits "saillants" se détachent très facilement et quasi automatiquement du fond et tendent à attirer l'attention et le regard. Néanmoins, la question se pose de savoir si la saillance est la seule propriété pertinente, et par conséquent si le décours temporel associé à l'extraction et l'intégration des différents traits visuels par les différentes régions du cerveau ne se répercute pas sur les déplacements du regard. L'objectif général de ce travail est de répondre à cette question par une étude conjointe de la vision et de l'oculomotricité. Les recherches qui ont été menées jusqu'à présent se sont, le plus souvent, focalisées sur une seule de ces fonctions en s'intéressant soit aux mécanismes de programmation des saccades d'un point de vue comportemental et neural, soit à la perception et aux bases neurales des traitements visuels. Ainsi, peu d'études se situent à l'intersection entre ces deux domaines.

Plus précisément, nous avons tenté de déterminer si les saccades sont influencées différemment selon la précocité et le niveau d'intégration neural des traitements visuels. Nous avons choisi de nous focaliser sur trois traitements visuels : le contraste de luminance traité dès la rétine (Chapitres II, III et IV), l'orientation et le contraste d'orientation (ou texture) traités dans le cortex visuel primaire (Chapitres III et IV) et le contour élaboré au niveau du cortex visuel secondaire (Chapitre II). Nous avons ainsi tenté de préciser l'influence et le décours temporel de ces trois traitements visuels sur les propriétés des mouvements saccadiques.

Afin d'introduire et de justifier notre démarche, nous commencerons par faire un bref rappel de l'anatomie et des propriétés fonctionnelles des systèmes visuel et oculomoteur. Bien que ce travail s'intéresse à l'interaction entre les deux systèmes, chacun d'entre eux présente des caractéristiques propres qu'il nous apparaît important de préciser. Nous nous focaliserons ensuite sur une structure clé impliquée dans le contrôle oculomoteur : le colliculus supérieur. Nous décrirons son organisation neurophysiologique et verrons qu'il s'agit d'une structure hautement intégrative qui reçoit des projections en provenance de plusieurs aires, notamment de la rétine et du cortex visuel qui sont impliqués respectivement dans le traitement de la luminance et de l'orientation. Nous verrons également comment les propriétés du colliculus supérieur permettent de rendre compte des phénomènes saccadiques les plus robustes. Dans une troisième partie, nous évoquerons les études qui se sont intéressées à l'influence de la saillance et des traitements visuels sur les mouvements oculaires. Pour ces derniers, nous

ferons la distinction entre les traitements rétiniens et corticaux et nous expliquerons comment ces différents traitements sont pris en compte dans les modèles de programmation des saccades et aussi du guidage oculaire dans les scènes naturelles. Enfin, nous présenterons la problématique et les questions étudiées au cours de ce travail de thèse.

Les trois chapitres suivants présenteront nos travaux expérimentaux, pour les plus représentatifs sous la forme d'articles en anglais (publiés ou à soumettre). Le dernier chapitre visera à synthétiser et discuter l'ensemble des résultats recueillis ainsi qu'à proposer de nouvelles perspectives de recherche.

# Chapitre I : Introduction

## I.1. Généralités sur les systèmes visuel et oculomoteur et leurs interactions

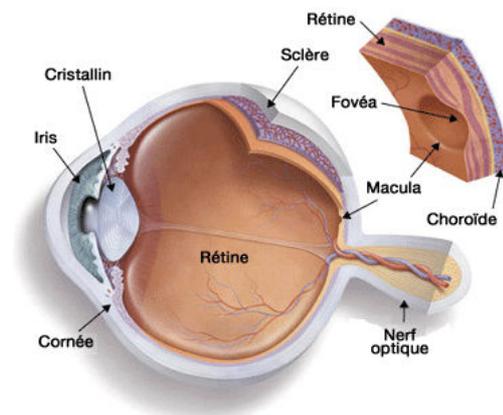
L'homme est doté d'un système visuel qui fournit une quantité et une qualité d'information remarquable, et permet de capter, transformer et interpréter les signaux du monde environnant. Ces informations sont ensuite intégrées par le système oculomoteur afin de contribuer au guidage oculaire. Les systèmes visuel et oculomoteur sont donc en permanente interaction. Cette première partie introductive vise à présenter les propriétés propres à chacun de ces systèmes, mais également comment et par quels mécanismes ils interagissent.

Nous commencerons par présenter les bases anatomiques et fonctionnelles du système visuel. Nous exposerons les différents processus impliqués dans le traitement de l'information visuelle et détaillerons les voies empruntées par ces informations pour parvenir au système oculomoteur. Dans la seconde partie, nous présenterons le système oculomoteur et décrirons les différents types de mouvements oculaires. Nous nous focaliserons ensuite sur les mouvements qui ont fait l'objet de nos études, les saccades, et préciserons leurs propriétés et les mécanismes neurophysiologiques impliqués dans leur production.

### I.1.1. Le système visuel : anatomie et propriétés fonctionnelles

#### I.1.1.1. Anatomie de l'œil : rôle de la rétine

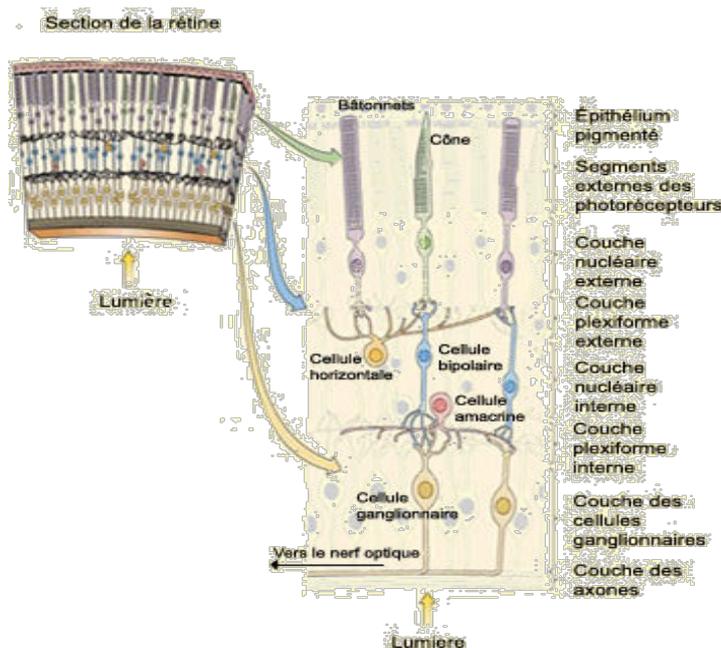
L'œil (Figure 1.2) est le point d'entrée du système visuel. C'est une sphère remplie de liquide comportant deux lentilles optiques, la cornée et le cristallin, qui propagent les signaux lumineux jusqu'à la membrane située au fond de l'œil : la rétine.



**Figure 1.2.** Anatomie de l'œil.

Les rayons lumineux traversent la cornée, l'humeur aqueuse, la pupille, le cristallin et l'humeur vitrée, puis sont captés par les cellules de la rétine tapissant la surface postérieure du globe oculaire.

La **rétine** est une fine membrane neuronale tapissant 75% de la face interne de l'œil. Elle comporte cinq types de cellules : les photorécepteurs, les cellules bipolaires, les cellules ganglionnaires, les cellules horizontales et les cellules amacrines. Ces cellules sont réparties en trois couches principales : la couche des photorécepteurs, la couche intermédiaire (cellules bipolaires, horizontales et amacrines) et la couche des cellules ganglionnaires (voir Figure 1.3). Lorsqu'un signal lumineux atteint la rétine, il traverse d'abord les couches ganglionnaires et intermédiaires avant d'atteindre celle des photorécepteurs où il sera capté puis transformé en influx nerveux afin de regagner le cerveau par l'intermédiaire des cellules ganglionnaires dont les axones forment le nerf optique. Ces trois couches sont séparées par les couches plexiformes externe et interne où se font les connexions entre les neurones. En plus de ces couches neuronales, la rétine contient une couche de cellules épithéliales pigmentaires située entre les photorécepteurs et la partie externe du globe oculaire (du côté de la sclérotique). Dans les prochaines sections, nous allons décrire les différents types de cellules de la rétine.



**Figure 1.3.** Schéma des couches cellulaires de la rétine. La lumière traverse les couches des cellules ganglionnaires et les couches intermédiaires puis est captée par les photorécepteurs. Le signal nerveux est ensuite transmis des photorécepteurs aux cellules ganglionnaires dont les axones forment le nerf optique.  
(D'après <http://lecerveau.mcgill.ca>).

#### I.1.1.1.1. La couche des photorécepteurs

Cette couche de la rétine contient deux types de photorécepteurs : les cônes et les bâtonnets. Ces cellules spécialisées dans la conversion de la lumière en signal nerveux possèdent un segment externe et un segment interne. Le segment externe, adjacent à l'épithélium pigmentaire, est composé de disques membraneux chargés de pigments photosensibles ; le segment interne donne naissance aux prolongements synaptiques qui s'articulent avec les cellules de la couche intermédiaire (Figure 1.3).

Les cônes et les bâtonnets se distinguent par leur forme (dont ils tirent leur nom), par le type de pigment photosensible qu'ils contiennent et par leur distribution sur la rétine. Ils sont chacun spécialisés pour des aspects différents de la vision. La rétine humaine contient un plus grand nombre de bâtonnets (environ 90 millions) que de cônes (environ 4.5 millions ; Curcio, Sloan, Kalina, & Hendrickson, 1990). Les segments externes des bâtonnets sont très développés, ce qui leur confère une grande sensibilité à la lumière. De plus, les bâtonnets établissent de nombreuses connexions avec les cellules des couches suivantes : une cellule ganglionnaire est reliée à plusieurs bâtonnets. En raison de cette convergence, la sensibilité est améliorée mais la résolution spatiale est affaiblie. Les cônes sont plus petits que les bâtonnets. Ils établissent des connexions peu convergentes avec les cellules des couches suivantes : une cellule ganglionnaire n'est reliée qu'à un seul cône. Cela conduit à une plus grande résolution spatiale et donc à une meilleure discrimination des détails. Par ailleurs, les cônes, selon leur type, sont sensibles à différentes longueurs d'onde, et sont par conséquent responsables de la vision des couleurs (Solomon & Lennie, 2007).

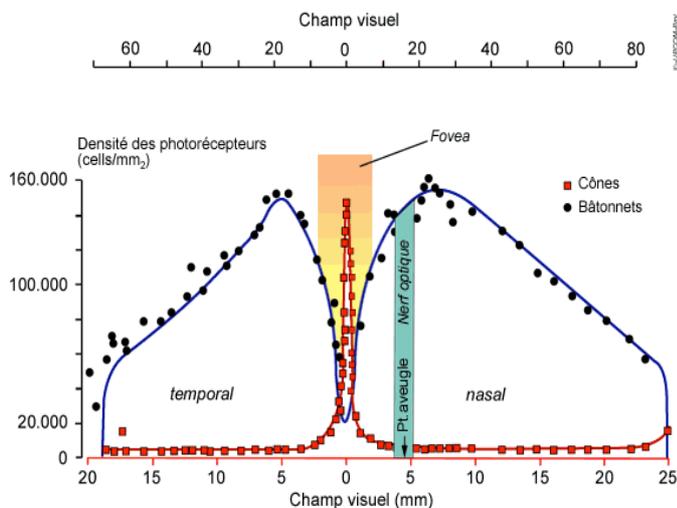
La distribution spatiale des cônes et des bâtonnets à la surface de la rétine n'est pas uniforme (Curcio et al., 1990). Cette répartition conduit à la décomposition de la rétine en quatre zones distinctes (voir Figure 1.4) :

- la papille optique ; elle correspond à la région d'émergence du nerf optique. Il s'agit d'une zone complètement dépourvue de photorécepteurs. Elle constitue donc une « tâche aveugle » dans le champ visuel, d'environ 2 mm de diamètre.

- la macula ; il s'agit d'une région d'environ 6 mm de diamètre (soit 15 à 20° du champ visuel). Dans cette zone, on rencontre les deux types de photorécepteurs, mais avec un bâtonnet pour deux cônes, et plus périphériquement, un cône pour deux bâtonnets, puis un cône pour trois ou quatre bâtonnets.

- la fovéa ; elle est définie comme une dépression circulaire au centre de la macula ; Son diamètre est d'environ 1.5 mm (soit 5° du champ visuel). Dans cette zone, les cônes ont une densité maximale et les bâtonnets ont une densité quasiment nulle.

- la rétine périphérique ; elle correspond aux régions au-delà de la macula. On observe une perte d'organisation à mesure que l'on s'éloigne de la macula (Buser & Imbert, 1987). La densité des cônes diminue et l'acuité visuelle s'en trouve très fortement réduite. A 6° seulement de l'axe du regard, l'acuité visuelle est réduite de 75%. La restriction d'une acuité élevée à une région rétinienne aussi étroite que la fovéa est la raison principale des mouvements quasi-incessants des yeux (et de la tête) dont le but est de diriger les fovéas des deux yeux vers les objets d'intérêt.



**Figure 1.4.** Répartition des photorécepteurs dans les rétines centrale et périphérique. La fovéa est composée presque exclusivement de cônes tandis que la rétine périphérique contient une grande majorité de bâtonnets. (D'après <http://www.med.univ-montp1.fr>)

### I.1.1.1.2. La couche intermédiaire

La couche intermédiaire contient :

- les cellules bipolaires, qui forment une voie de communication directe entre les photorécepteurs et les cellules ganglionnaires.
- les cellules horizontales, qui par un mécanisme d'inhibition latérale, filtrent le signal transmis des photorécepteurs aux cellules bipolaires, et vont ainsi contribuer à l'extraction des contrastes de luminance.
- les cellules amacrines, qui établissent les liaisons entre les cellules bipolaires et ganglionnaires.

### I.1.1.1.3. La couche des cellules ganglionnaires

La dernière étape rétinienne de traitement du signal lumineux est réalisée par les cellules ganglionnaires. Ce sont les seules cellules de la rétine à transmettre le signal nerveux sous forme de potentiels d'action puisque les autres cellules nerveuses n'émettent que des potentiels gradués. Seuls trois grands types de cellules ganglionnaires ont été caractérisés : de petites cellules de type P (parvocellulaire ; de *parvus*, petit en latin ; aussi appelée cellules naines), qui représentent environ 90% des cellules ganglionnaires ; de grandes cellules de type M (magnocellulaire ; de *magnus*, grand en latin ; aussi appelées cellules en parasol) qui constituent environ 5% de la population ; des cellules de type K (koniocellulaire ; cellules dites bi-stratifiées) mais qui ne sont pas encore bien caractérisées et qui forment les 5 % restant.

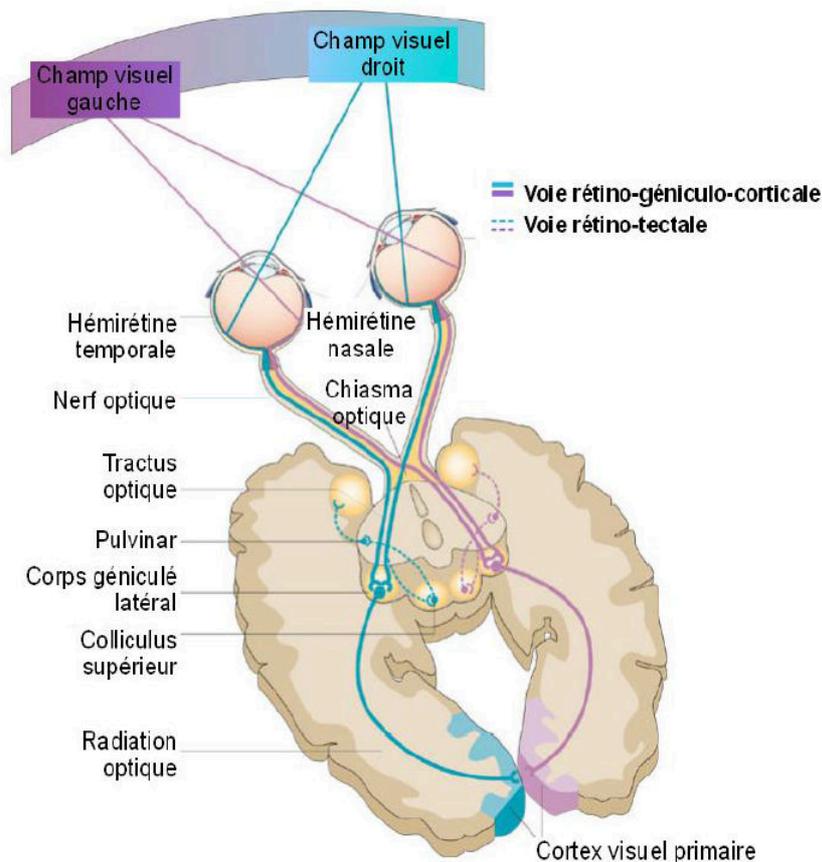
Les cellules de type M présentent de grands champs récepteurs et une arborisation dendritique plus grande que les cellules de type P, ce qui leur permet d'être reliées à plusieurs milliers de photorécepteurs. Elles sont sensibles aux stimuli à faible contraste et leur vitesse de conduction est plus importante que les cellules de type P. De plus, les cellules de type M

répondent vigoureusement, avec une latence courte à des hautes fréquences temporelles (par exemple lorsqu'une image se déplace rapidement sur la rétine). En revanche, les cellules de type M ont une faible résolution spatiale et vont produire la même réponse pour des stimuli de couleurs différentes mais de même luminance. Elles codent donc essentiellement le contraste de luminance et le mouvement. L'idée la plus couramment admise est que les cellules M sont impliquées préférentiellement dans les tâches qui exigent une résolution temporelle élevée, comme c'est le cas lorsqu'il faut estimer la position, la vitesse et la direction d'un objet qui se déplace. Les cellules de type P, quant à elles, offrent une réponse tonique et maintenue aussi longtemps que le stimulus est présenté. Elles joueraient un rôle important pour la vision à haute résolution spatiale et relayerait les informations concernant la vision des couleurs et des détails fins. En effet, leurs champs récepteurs sont de petite taille et sont sensibles aussi bien aux contrastes de luminance qu'aux contrastes de couleur en condition d'iso-luminance. Les cellules de type P forment ainsi la voie de l'acuité et de la couleur. Les propriétés de la voie K sont encore mal connues (Hendry & Yoshioka, 1994) mais on lui attribue depuis peu un rôle dans la transmission de certains signaux chromatiques.

Les longs axones des trois types de cellules se regroupent au niveau de la papille pour former le nerf optique et se prolongent vers deux destinations : destination thalamique (corps genouillé latéraux) d'une part et destination mésencéphalique (colliculi supérieurs) d'autre part. Nous reviendrons dans la section I.3.2.1. sur la signification fonctionnelle d'une telle distribution.

### **I.1.1.2. Les voies ascendantes : de la rétine au cerveau**

Les fibres du nerf optique en provenance des parties nasales des deux rétines vont se croiser au niveau du chiasma optique pour atteindre les hémisphères opposés. Cette décussation partielle des axones permet de rassembler toutes les fibres traitant l'information venant d'un héli-champ visuel dans l'hémisphère cérébral opposé. En conséquence, les informations qui proviennent du champ visuel gauche empruntent le tractus optique droit et celles qui proviennent du champ visuel droit empruntent le tractus optique gauche. Après le chiasma optique, on distingue plusieurs voies visuelles : la voie géniculostriée (voie primaire) qui se projette sur le cortex visuel et les voies visuelles secondaires qui atteignent des structures sous-corticales et notamment le colliculus supérieur (voir Figure 1.5).



**Figure 1.5.** Les deux principales voies visuelles : la voie géniculostriée et la voie rétinotectale. (Modifié depuis Hannula, Simons, & Cohen, 2005).

#### I.1.1.2.1. La voie primaire ou géniculostriée

La voie géniculostriée atteint le cortex visuel primaire (également dénommé cortex strié, aire V1 ou aire 17 de Brodmann) après avoir établi un relai synaptique dans le thalamus au niveau des corps genouillés latéraux (CGL). Les projections rétinogéniculostriées ont une organisation topographique; cette dernière se retrouve au niveau des structures visuelles centrales qui comportent une carte organisée du champ visuel controlatéral. Les CGL permettent d'organiser et de moduler l'information. Ils possèdent six couches neuronales. Chaque couche reçoit les informations d'un seul œil : les couches 1, 3 et 5 reçoivent les informations de la partie nasale de la rétine de l'œil controlatéral et les couches 2, 4 et 6 reçoivent les informations de la partie temporale de la rétine de l'œil ipsilatéral. Chez l'homme et le singe, les couches 1 et 2 contiennent des neurones magnocellulaires, qui reçoivent l'information des cellules ganglionnaires en parasol (voie M) alors que les couches 3 à 6 contiennent des neurones parvocellulaires qui reçoivent l'information des cellules ganglionnaires naines (voie P). Intercalés entre ces six couches, on trouve des neurones koniocellulaires (Hendry & Reid, 2000) qui reçoivent des informations des cellules ganglionnaires bi-stratifiées (voie K).

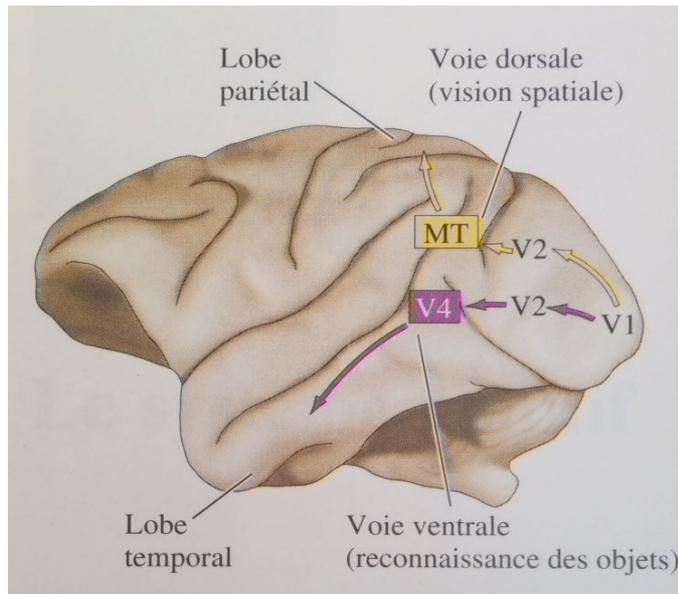
La majeure partie des neurones des CGL se projette sur le cortex visuel primaire (voir Figure 1.5.). Comme les CGL, le cortex visuel primaire est organisé de manière rétinotopique : chaque zone de la rétine correspond à une zone précise du cortex visuel primaire. La surreprésentation de la zone fovéale, au détriment des zones plus périphériques se retrouve aussi au niveau du cortex : on parle alors de « facteur de magnification corticale ». Il s'agit du ratio entre une surface du champ visuel (en degrés) et la taille de sa représentation dans le cortex (en mm). Ce ratio est très important au niveau de la fovéa (environ 10 mm / degré à 1° d'excentricité) et diminue rapidement lorsque l'on s'éloigne du centre du champ visuel. A 10° d'excentricité, il n'est plus que de 1.6 mm / degré (Holmes, 1919; Horton & Hoyt, 1991).

Le cortex visuel primaire correspond au premier niveau de traitement de l'information visuelle au niveau cortical. On recense dans les lobes occipitaux, pariétaux et temporaux des primates, une multitude d'aires participant au traitement des informations visuelles (Felleman & Van Essen, 1991; Maunsell & Newsome, 1987). Chacune de ces aires contient une carte de l'espace visuel et son activation dépend en grande partie du cortex visuel primaire. En effet, il a par exemple été montré que l'inactivation d'une petite région de l'aire V1 supprime ou réduit l'activité des neurones des autres aires corticales dont les champs récepteurs sont situés dans la zone représentée par la région inactivée (P. Girard, 1995). Ainsi, il existerait une organisation hiérarchique des aires corticales impliquées dans le traitement visuel. Une organisation hiérarchique postule qu'il existe des niveaux successifs de traitement de l'information visuelle. Ainsi, la rétine, les corps genouillés latéraux et l'aire visuelle primaire constituent déjà trois niveaux dans cette hiérarchie et pour atteindre V1, les informations visuelles doivent se projeter successivement sur les couches de neurones de la rétine et des CGL (Thorpe, 1995). Une fois que l'information est parvenue au cortex visuel primaire, elle va être transmise aux autres aires corticales grâce à un réseau dense de connexion cortico-corticales. De façon générale, les connexions sont plus nombreuses entre les régions voisines sur la surface corticale. Deux aires corticales sont le plus souvent reliées par des connexions bi-directionnelles. On en distingue deux types majeurs : les connexions *feedforward* et les connexions *feedback*. Par exemple, les premières vont de V1 à V2 (aire 18 de Brodmann ou péri-striée) et les secondes vont de V2 à V1. Les connexions *feedforward* assurent le transfert du signal rétinien sur l'ensemble des aires corticales appartenant au système visuel alors que les connexions *feedback* jouent un rôle d'intégration dans le champ visuel et de modulation de l'activité neuronale.

En résumé, un point donné de l'espace visuel est analysé par un groupe de neurones corticaux dont chacun est spécialisé pour détecter un ensemble d'attributs du stimulus visuel. Cependant, les traitements réalisés par chacune de ces aires ne sont pas indépendants les uns des autres. Un premier niveau de traitement s'effectue au niveau de la rétine, par les cellules ganglionnaires : il s'agit du contraste de luminance (voir section I.1.1.3.2.). Ce traitement est nécessaire pour que d'autres niveaux de traitements, plus intégrés, tels que les traitements de l'orientation (V1) ou des contours (V2) soient ensuite réalisés au niveau du cortex visuel (voir sections I.1.1.3.3/I.1.1.3.4). On observe par la suite que les informations locales sont intégrées en informations plus globales menant à l'extraction d'une forme sur un fond. Cela serait permis par l'augmentation progressive de la taille des champs récepteurs à mesure que l'on évolue dans la hiérarchie des aires visuelles (Grill-Spector & Malach, 2004). Le traitement visuel se poursuit au-delà du cortex visuel, selon principalement deux grandes voies (voir Figure 1.6):

- La voie ventrale part de l'aire V1 pour atteindre le cortex inféro-temporal en passant par V2 et V4. Le groupement des neurones dans les aires de la voie ventrale se fait selon d'autres paramètres que ceux utilisés dans l'aire V1. Ainsi, dans V4, les neurones sont groupés selon la forme ou la couleur qui les activent de façon optimale. Dans le cortex inféro-temporal, le groupement se fait suivant la sélectivité pour des formes complexes. Ces caractéristiques sont bien adaptées au rôle majeur que joue la voie ventrale dans la reconnaissance visuelle de la forme, soit le « quoi ? ». La voie ventrale est activée par les cellules M, P et K du CGL et est responsable de l'identification des objets et de leurs attributs (forme, couleur, texture).

- La voie dorsale s'étend de l'aire V1 au lobe pariétal, en passant par V2 et l'aire temporale médiane (aussi appelée MT ou V5). Cet ensemble d'aires est sous le contrôle quasi exclusif des neurones de type M du CGL et traite les données spatiales du stimulus, soit le « où ». Le cortex pariétal et les aires de la voie dorsale sont particulièrement actifs dans la perception d'objets en mouvement et lors de tâches de coordination visuo-motrice. La voie dorsale servirait à la fois à la localisation spatiale des objets du monde visuel et au guidage des actions que nous dirigeons vers ces objets, comme par exemple les mouvements de préhension ou la programmation des mouvements oculaires.



**Figure 1.6.** Schéma présentant les voies ventrales et dorsales.

Au-delà du cortex strié (V1), les aires visuelles s'organisent en deux grandes voies : la voie ventrale, qui est impliquée dans la reconnaissance des objets et la voie dorsale, impliquée dans la vision spatiale.

Ainsi, il existerait une dissociation anatomique et fonctionnelle entre une voie ventrale dédiée à la perception consciente et une voie dorsale en charge du contrôle de l'action (Milner & Goodale, 1995). Une indépendance totale entre ces deux voies n'est cependant pas admise. En effet, de nombreux travaux en neurophysiologie ont montré que les deux voies sont largement interconnectées (Kveraga, Boshyan, & Bar, 2007; Rossetti, Pisella, & Vighetto, 2003; Ungerleider & Pasternak, 2004).

#### I.1.1.2.2. Une voie secondaire : la voie rétino-tectale

La voie secondaire la plus importante est la voie rétino-tectale<sup>2</sup>. Cette voie quitte le tractus optique pour atteindre une paire de noyaux : les Colliculi Supérieurs. Ces derniers vont ensuite transmettre les informations aux noyaux pré-oculomoteurs de la formation réticulée afin de permettre l'orientation du regard (voir section I.1.2.2.1). Comme les autres structures du système visuel, chaque colliculus supérieur est organisé de manière rétinotopique: l'activation d'une population de neurones des couches supérieures du colliculus entraîne une saccade vers un point correspondant du champ visuel (Robinson, 1972). Nous reviendrons sur cette structure dans la section I.2.1. et examinerons les fonctions de cette voie dans la section I.3.2.1.

Par ailleurs, d'autres cellules ganglionnaires de la rétine se connectent à des structures sous-corticales impliquées dans le réflexe pupillaire (pré-tectum), la stabilisation du regard (système optique accessoire) et la régulation des rythmes circadiens (noyaux supra-chiasmatiques).

<sup>2</sup> Le terme « tectal » fait référence au colliculus supérieur. En effet, cette structure est appelée tectum ou pré-tectum chez les vertébrés et colliculus supérieur chez les mammifères. « Tectum » vient du latin « toit » et fait référence au fait que le tectum se situe au niveau du toit du mésencéphale.

### I.1.1.3. Les traitements visuels élémentaires

Les données de la neurophysiologie cellulaire montrent que les aires visuelles du cortex ont des propriétés qui laissent supposer qu'elles traitent chacune ou collectivement différents aspects de la scène visuelle (Desimone, Schein, Moran, & Ungerleider, 1985).

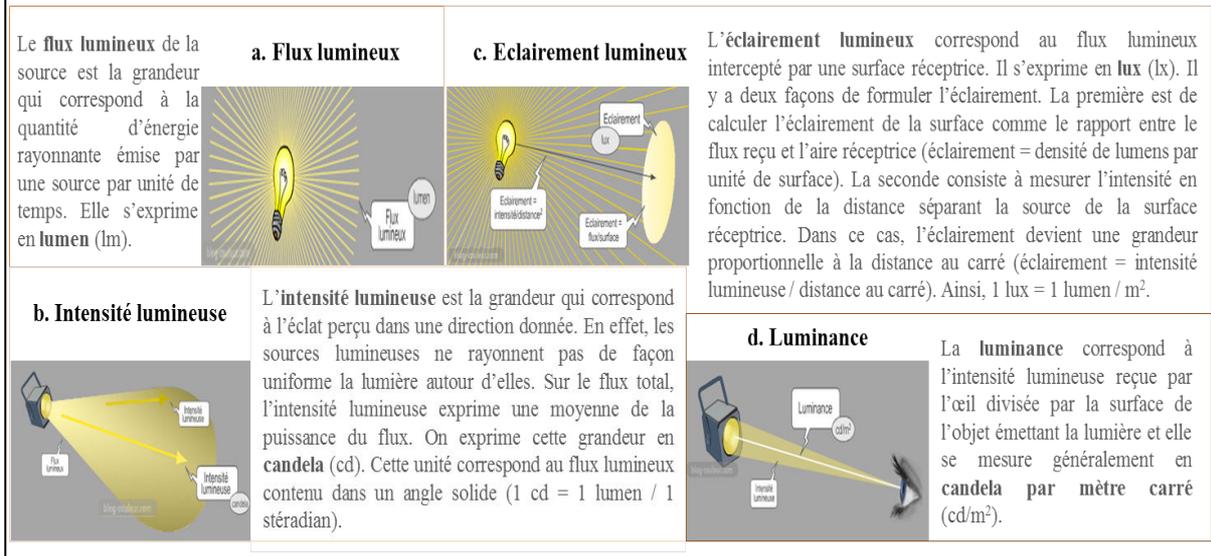
Par le passé, il a même été proposé que chaque attribut d'une scène visuelle est analysé par une aire différente; V1 serait, entre autres, l'aire du traitement de l'orientation, V2, l'aire du traitement du contour, V3, l'aire de la forme, V4, l'aire de la couleur et V5, celle du mouvement. Néanmoins, cette notion d'hyperspécialisation n'a, par la suite, pas été étayée par les résultats expérimentaux. En effet, il a été montré que le traitement de paramètres tels que le mouvement, la couleur ou la forme, résultent de l'interaction entre un nombre plus ou moins grand d'aires corticales (Payne, Lomber, Geeraerts, Van Der Gucht, & Vandebussche, 1996). Ainsi, du fait que les aires corticales traitant un même attribut sont interconnectées et, en général, adjacentes, le traitement d'une propriété fait souvent intervenir une région étendue de la surface corticale qui va au-delà des limites d'une aire donnée. Par ailleurs, les traitements visuels élémentaires qui mènent à l'extraction d'une forme sur un fond ne se réduisent pas uniquement à l'extraction de contrastes de luminance locaux et à l'intégration de ces contrastes en orientations et contours, mais ils impliquent aussi des traitements plus élaborés, relatifs par exemple, à l'extraction de textures, qui sont cruciaux pour extraire des objets dans l'ombre. Or, comme nous allons le voir, beaucoup de ces traitements se concentrent dans une même région du cortex visuel, signifiant ainsi qu'une aire ne traite pas exclusivement un seul attribut.

Nos travaux ont porté sur l'étude spécifique de certains traits élémentaires, à savoir le contraste de luminance, le contraste d'orientation (ou texture), ainsi que le contour. Dans cette section, nous allons définir ces différents traitements ainsi que leurs bases neurales. Néanmoins, il nous apparaît important de présenter au préalable certaines définitions et distinctions fondamentales relatives aux propriétés visuelles des stimuli, comme notamment la distinction entre les stimuli de premier et second ordre (« first- and second-order » en anglais).

#### I.1.1.3.1. Stimuli de premier et second ordre

Un stimulus de premier ordre se définit comme un stimulus dont l'attribut principal est d'être caractérisé par une variation locale (ou contraste) de luminance. La luminance correspond à l'intensité lumineuse émise par une surface donnée (pour une définition plus complète de la luminance et des variables fondamentales relatives à un stimulus lumineux, voir Figure 1.7).

Les notions relatives à la luminance d'un stimulus sont étroitement liées à celle d'énergie rayonnante. L'énergie rayonnante est aussi appelée énergie électromagnétique. Un rayonnement électromagnétique est en général constitué d'un certain nombre de longueurs d'onde  $\lambda$ . La lumière est un cas particulier d'énergie rayonnante/électromagnétique, pour des longueurs d'ondes comprises entre 380 nm (violet extrême) et 780 nm (rouge extrême). Lorsque la source émet un rayonnement dont la longueur d'onde se situe en dessous de 380 nm (ultra-violet) ou au dessus de 780 nm (infra-rouge), elle devient invisible. Lorsque la source émet un rayonnement dont la longueur d'onde se situe entre ces deux valeurs, elle devient perceptible (spectre visible). Dans un tel système, dit « photométrie », il existe quatre grandeurs fondamentales (chaque grandeur est illustrée par une figure).



**Figure 1.7.** Définitions des variables fondamentales du stimulus lumineux.

La photométrie fait une distinction entre lumière émise (caractéristiques de la source) et lumière reçue (caractéristiques de la surface réceptrice). Le flux lumineux (a) et l'intensité lumineuse (b) caractérisent uniquement la source. L'éclairement (c) caractérise une surface éclairée. La luminance (d) décrit la lumière reçue par l'œil.

Lorsque l'on aborde la définition de la luminance, une autre notion importante est celle de contraste. Le contraste peut se définir comme la différence de luminance entre deux parties adjacentes d'une image et caractérise donc la distribution spatiale de la luminance<sup>3</sup>. Ainsi, le contraste, comme défini par Weber-Fechner (1859) permet de mesurer la perception que l'on a d'un objet de luminance  $L_{zone}$  placé sur un fond de luminance  $L_{fond}$ . Le contraste peut se calculer de la façon suivante :

$$C_w = \frac{L_{zone} - L_{fond}}{L_{fond}}$$

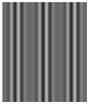
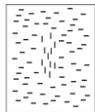
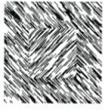
Ainsi, lorsque l'on a un fond de luminance constante et que l'on présente des stimuli de différents niveaux de luminance, alors, on modifie à la fois la luminance et le contraste. Un stimulus de premier ordre n'a pas une dimension donnée, et peut ainsi aussi bien correspondre à un point lumineux sur un fond sombre, qu'à une barre orientée (voir Figure 1.8a), ou à l'alternance

<sup>3</sup> Pour donner un exemple simple, si on présente sur un écran noir (de luminance égale à 0.01 cd/m<sup>2</sup>), un rond blanc (de luminance égale à 100 cd/m<sup>2</sup>) alors le contraste entre le stimulus rond et le reste de l'écran est maximal. A l'inverse si on présente toujours sur un écran noir, un rond gris foncé (de luminance égale à 3 cd/m<sup>2</sup>), alors le contraste entre le stimulus rond et le reste de l'écran est beaucoup plus faible.

de barres sombres et claires (comme un réseau sinusoïdal d'une fréquence spatiale donnée<sup>4</sup>; voir Figure 1.8b). La seule propriété qui le définit est un changement de luminance dans l'espace. Au contraire, un stimulus de second ordre se définit comme un stimulus qui présente des variations autres que des variations de luminance, comme des variations de contraste d'orientation ou de texture (voir Figure 1.8c,d,e). Ainsi, la présence d'un stimulus de premier ordre va pouvoir être détectée par un détecteur de luminance alors que ce même détecteur ne sera pas suffisant pour détecter la présence d'un stimulus de second ordre. De plus, un autre point important est que les mécanismes de second ordre opèrent à une échelle spatiale beaucoup plus grande que les mécanismes de premier ordre (entre 8 et 16 fois plus grande ; Sutter, Sperling, & Chubb, 1995; Zhou & Baker, 1996).

La figure 1.8 présente d'autres exemples de stimuli dits de premier et second ordre, et illustre à quel point la frontière entre les deux catégories peut, quelques fois, s'avérer ambiguë (voir Baker & Mareschal, 2001).

On observe également que des stimuli qui se regroupent sous la même catégorie de premier-ordre ou de second-ordre sont en fait très dissimilaires. D'ailleurs, comme nous allons le voir, ces différents stimuli peuvent faire intervenir différents substrats et/ou circuits neuronaux. Les stimuli de premier ordre peuvent être traités par les neurones de la rétine mais également par les neurones de V1. Par contre le traitement de stimuli de second ordre nécessite obligatoirement l'implication du cortex visuel et peut faire intervenir différentes aires, comme V1, V2, V3 ou encore MT quand il s'agit de texture en mouvement par exemple. Ainsi, il n'est pas possible d'associer un type de stimulus à une structure donnée.

Stimuli de premier-ordre	Stimuli de second-ordre
<p>a.</p> 	<p>c.</p>  <p>d.</p> 
<p>b.</p> 	<p>e.</p> 

**Figure 1.8.** Exemples de stimuli de premier-ordre et de second-ordre. (a) Barre orientée; (b) Réseau sinusoïdal; (c) Stimuli « non-Fourier »; (d et e) Textures définies par un contraste d'orientation. (D'après Baker & Mareschal, 2001 (a, b et d); Cavanagh & Mather, 1989 (c); Zipser, Lamme & Schiller, 1996 (e))

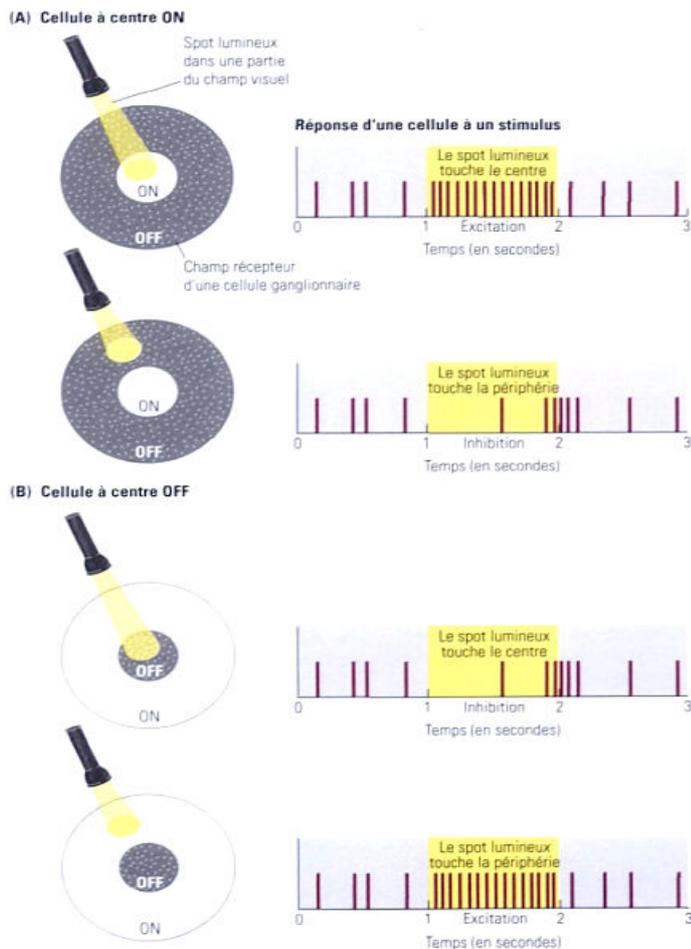
<sup>4</sup> La fréquence spatiale se définit comme le nombre de cycles d'une oscillation périodique de luminance dans un degré d'angle visuel (cycles par degré). Un cycle est constitué de l'alternance d'une bande claire et d'une bande sombre. Lorsque la fréquence spatiale est basse, l'oscillation est lente, et plus la fréquence spatiale est haute, plus l'oscillation va se faire à de nombreuses reprises. Dans l'illustration présentée à droite, la fréquence spatiale du réseau de gauche (A) est plus basse que celle du réseau de droite (B).

### I.1.1.3.2. Le traitement du contraste de luminance dès la rétine

Les circuits rétiniens jouent un rôle fondamental dans le processus de déchiffrement des informations de luminance. Kuffler (1953) a observé pour la première fois que les cellules ganglionnaires de la rétine répondent à d'étroits faisceaux de lumière. En effet, il a mis en évidence que chaque cellule ganglionnaire répond à la stimulation d'une petite zone circulaire de la rétine, constituant son champ récepteur. En fonction de leurs réponses, Kuffler distingua alors deux catégories : les ganglionnaires à centre « ON » et les ganglionnaires à centre « OFF ». Les deux types de cellules sont en nombre à peu près égal et leurs champs récepteurs se recouvrent, si bien que chaque point de la surface rétinienne est analysé par les deux catégories de cellules.

Lorsque l'on éclaire le centre du champ récepteur d'une cellule ganglionnaire à centre ON, on déclenche une bouffée de potentiels d'action (réponse ON). Lorsque l'on éclaire le centre d'une cellule ganglionnaire à centre OFF, on observe une réduction de sa fréquence de décharge et quand on éteint le faisceau lumineux, la cellule répond alors par une salve d'influx (réponse OFF). Les cellules à centre ON répondent donc à des incréments de luminance tandis que les cellules à centre OFF répondent à des décréments. Cependant, les changements d'intensité lumineuse, qu'il s'agisse d'augmentations ou de diminutions sont toujours signalés au cerveau par une augmentation de la fréquence de décharge.

Il est à noter que le centre des champs récepteurs des cellules ganglionnaires est entouré par une région concentrique, qui lorsqu'elle est stimulée, génère une réponse antagoniste à celle provoquée par la stimulation du centre. Ainsi, si par exemple on déplace un faisceau de lumière du centre vers le pourtour du champ récepteur d'une cellule ganglionnaire à centre ON, la réponse de la cellule diminue. Quand le faisceau tombe complètement hors du centre, la fréquence de décharge descend en dessous du niveau de repos (voir Figure 1.9) : la cellule est inhibée. Les cellules à centre OFF présentent également un pourtour antagoniste. Du fait de cette organisation structurale en termes de centre/pourtour antagonistes, les cellules ganglionnaires répondent de façon beaucoup plus importante à d'étroits faisceaux de lumière confinés dans le centre de leur champ récepteur qu'à des plages lumineuses étendues ou à un éclairage uniforme du champ visuel. En effet, lorsqu'un champ récepteur est stimulé sur toute sa surface, la cellule ganglionnaire ne va pas répondre car le centre du champ va alors entrer en compétition avec le pourtour et les deux parties vont s'inhiber mutuellement. Elles vont ainsi réduire leurs réponses respectives. Ce phénomène interactif relié à deux régions antagonistes s'appelle l'inhibition latérale.



**Figure 1.9.** Schéma illustrant les champs récepteurs et les réponses d'une cellule à centre ON et périphérie OFF (A) ou d'une cellule à centre OFF et périphérie ON (B).

**A.** Lorsque le spot lumineux illumine le centre du champ récepteur, la cellule répond par une salve de potentiels d'action (chaque barre rouge correspond à un potentiel d'action) tandis que le même spot lumineux provoque une diminution de la réponse lorsqu'il illumine la périphérie.

**B.** Lorsque le spot lumineux illumine le centre, il provoque une inhibition et lorsqu'il illumine la périphérie, il provoque une activation. (D'après Kolb & Whishaw, 2001).

Les cellules ganglionnaires sont donc particulièrement sensibles aux contrastes de luminance. Par ailleurs, la fréquence de décharge dépend de l'intensité du contraste de luminance. En effet, les cellules ganglionnaires n'émettent que des potentiels d'action (PA), ce qui signifie que l'intensité du contraste de luminance ne peut pas être codée via l'amplitude du potentiel. Un codage analogique n'étant pas envisageable, l'intensité du contraste de luminance va être codée par la fréquence d'émission des PA. Cependant, un tel codage reste limité car la fréquence maximale d'émission du neurone est d'environ 500 PA par seconde, ce qui ne permet pas de traiter une gamme d'intensité étendue. Pour ce faire, un autre phénomène, appelé phénomène de recrutement va intervenir. Selon ce principe, le nombre de neurones en activité augmente lorsque le niveau de contraste s'accroît. Chaque neurone répond à son propre intervalle d'intensité. Des intensités croissantes activent d'abord un premier neurone, puis un second en plus du premier qui est saturé, puis un troisième en plus des deux premiers qui sont saturés, et ainsi de suite. Une modification du niveau de contraste de luminance va donc affecter à la fois la fréquence de décharge des neurones et le nombre de neurones recrutés.

Enfin, il apparaît important de préciser que, selon la taille de leur champ récepteur, les cellules ganglionnaires sont capables de détecter des différences de luminance sur des régions plus ou moins larges du champ visuel, celles-ci augmentant du centre de la fovéa à la périphérie. Elles forment ainsi la base pour le traitement de la fréquence spatiale, qui est réalisé dans l'aire V1. Néanmoins, seuls des contrastes de luminance locaux et non orientés sont extraits au niveau de la rétine, et c'est leur intégration spatiale au niveau du cortex visuel primaire qui permet l'extraction de contrastes de luminance (ou barres) orienté(e)s.

### I.1.1.3.3. Le traitement de l'orientation et des contrastes d'orientation en V1

Dans cette section, nous allons voir que l'aire V1 répond à différents types de stimuli, comme des barres orientées, mais aussi des barres qui diffèrent d'un fond par un contraste d'orientation, et donnent lieu soit à un phénomène de pop-out, soit à l'émergence d'une surface différant du fond par sa texture.

- L'orientation

L'orientation d'un objet correspond à la façon dont il est disposé, indépendamment de la position de son centre d'inertie. Par exemple, dans la Figure 1.10, on observe plusieurs stimuli simples (des petites barres composées du même nombre de pixels), qui ont tous le même centre d'inertie mais qui sont orientés différemment.

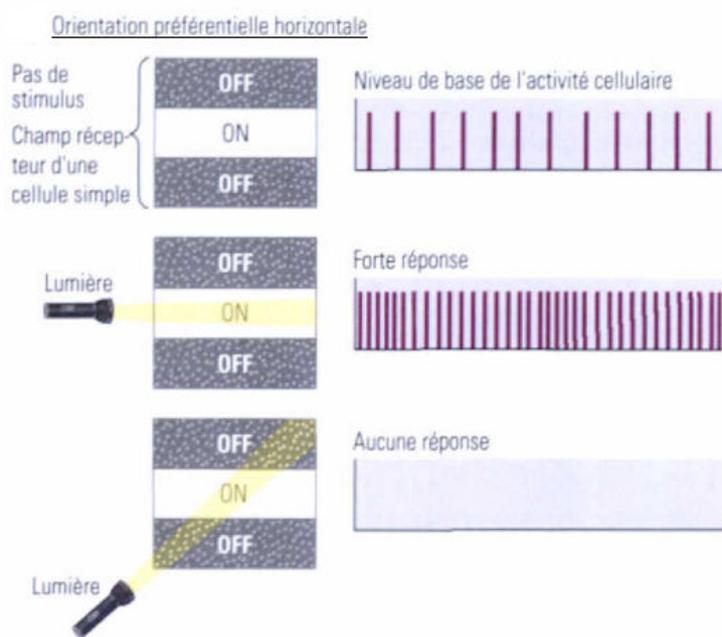


**Figure 1.10.** Barres de différentes orientations.

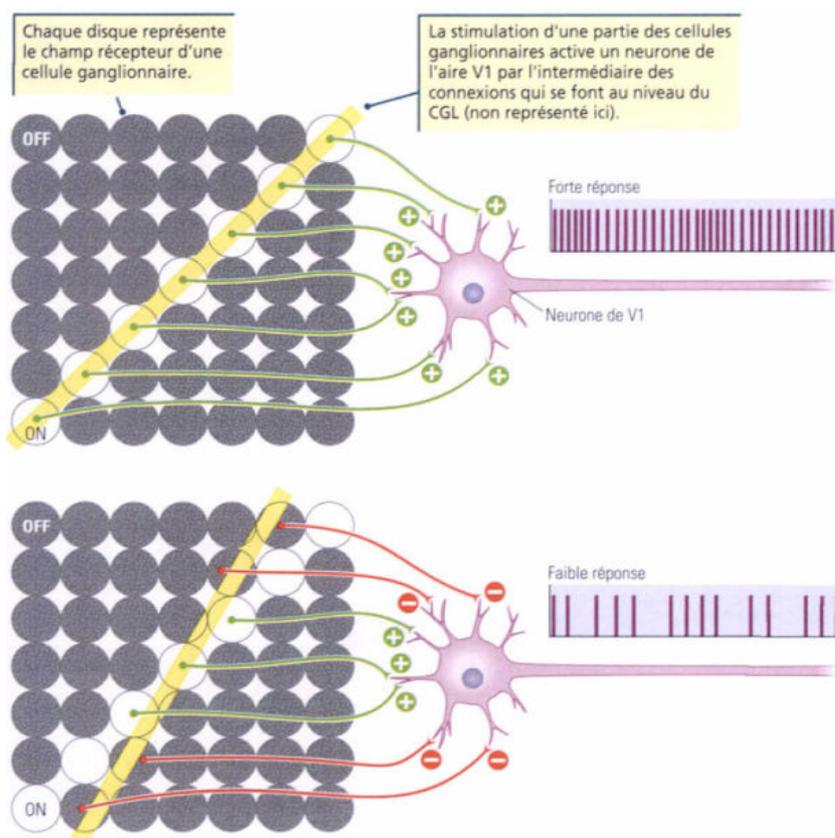
Hubel et Wiesel (1959) ont été les premiers à établir que ce sont les neurones de l'aire V1 qui permettent de traiter sélectivement l'orientation<sup>5</sup>. En effet, les cellules de cette aire reçoivent des signaux provenant d'une multitude de cellules ganglionnaires. Leur champ récepteur est donc beaucoup plus grand que celui des cellules de la rétine et a la particularité d'avoir une forme allongée. Il en découle que les neurones de l'aire V1 répondent à des stimuli plus complexes. Ces cellules, dites cellules simples, ont tout comme les cellules ganglionnaires, des champs récepteurs comportant une partie ON et une partie OFF (voir Figure 1.11). Ceux-ci présentent une activation maximale en réponse à des barres lumineuses ayant une orientation donnée, et sont par conséquent dits « détecteurs d'orientation ». L'orientation pour laquelle la cellule donne la réponse la plus forte correspond à l'orientation préférentielle du neurone.

---

<sup>5</sup> Par la suite, des auteurs ont proposé que le codage de l'orientation pourrait être réalisé dès les corps genouillés latéraux (Ferster, Chung, & Wheat, 1996).



**Figure 1.11.** Champ récepteur typique d'une cellule simple de l'aire V1. Les cellules simples s'activent en réponse à la présentation d'une barre lumineuse ayant une orientation particulière, horizontale dans cet exemple. (D'après Kolb et Whishaw, 2001).

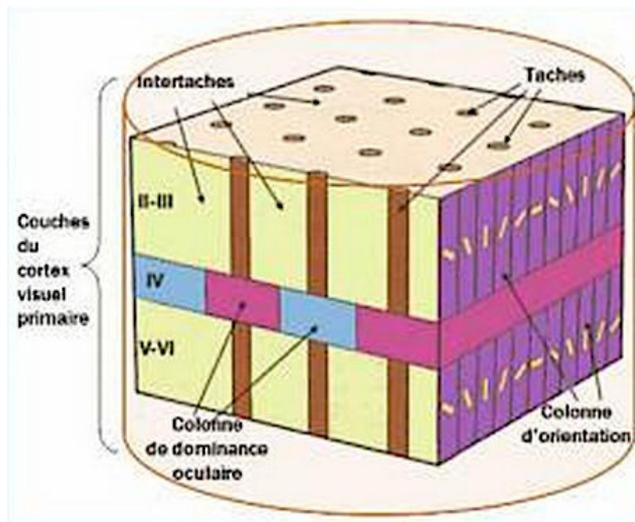


**Figure 1.12** Diagramme illustrant la façon dont une cellule de l'aire V1 répond à une rangée de cellules ganglionnaires ayant une orientation particulière.

Chaque disque représente le champ récepteur d'une cellule ganglionnaire de la rétine. La barre lumineuse active une rangée de cellules ganglionnaires dont chacune est connectée à un neurone de l'aire V1 par l'intermédiaire du CGL. L'activité de ce neurone sera la plus forte lorsque la barre présentera une inclinaison de 45°. (D'après Kolb & Whishaw, 2001).

Ainsi, lorsqu'une barre lumineuse est présentée, elle va stimuler en premier lieu plusieurs dizaines de cellules ganglionnaires de la rétine, dont les champs récepteurs sont alignés en rang (comme dans la figure 1.12). Ces cellules projetant sur l'aire V1, entraîneront alors l'activation des neurones dont le champ récepteur a l'orientation correspondante. La figure 1.12 illustre ce mécanisme en montrant comment la stimulation lumineuse qui atteint la rétine est liée à l'activation d'une cellule simple dans le cortex visuel primaire. L'aire V1 ne contient pas uniquement des cellules simples. Elle comporte entre autre, les cellules complexes et hypercomplexes, qui répondent à des barres lumineuses se déplaçant dans une direction particulière.

Une autre caractéristique importante de l'aire V1 est qu'elle est organisée en hypercolonnes (voir Figure 1.12), qui traitent chacune une portion du champ visuel, permettant de maintenir ainsi la rétinitopie. Au sein des hypercolonnes, les cellules sont organisées en colonnes fonctionnelles ; cela signifie que les neurones au sein d'une même colonne ont des fonctions similaires. En particulier, il a été montré que les neurones d'une même colonne répondent à une même orientation. Les colonnes adjacentes sont constituées de cellules sensibles à des orientations voisines, permettant ainsi le traitement d'une large gamme d'orientations au sein de chaque hyper-colonne et par conséquent dans des régions du champ visuel correspondantes. On trouve aussi des colonnes de dominance oculaire où arrivent les signaux en provenance d'un œil ou de l'autre, ainsi qu'un codage en colonnes de la couleur et de la fréquence spatiale.



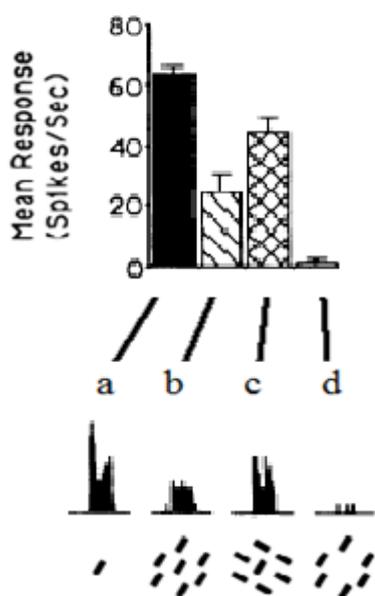
**Figure 1.13.** Schéma présentant une hypercolonne de V1.

Les colonnes de la périphérie codent l'orientation, chacune correspondant à une orientation particulière. D'autres colonnes codent les bords en détectant les changements forts de contraste, ou la dominance oculaire. Enfin, au sein de chaque colonne, un groupe de neurones (faisant comme une tâche, d'où l'appellation « système de tâches ») ne répondent qu'à des longueurs d'ondes spécifiques (couleur). (D'après Morange-Majoux, 2011).

- Contraste local d'orientation: le phénomène de "pop-out"

Lorsqu'une barre orientée est présentée sur un fond composé de barres orientées différemment (voir Figure 1.14), la barre tend à ressortir de façon automatique; il s'agit du phénomène de « popout » (voir aussi section I.3.1.2.2.). Knierim et van Essen (1992) ont enregistré chez le singe les neurones de l'aire V1 lorsqu'on leur présentait différents patterns qui étaient composés d'une configuration centrale et d'une configuration environnante (« surrounding » en anglais). Quatre stimuli pouvaient être utilisés : une barre présentée dans l'orientation préférentielle de la cellule enregistrée (Figure 1.14a), une barre présentée parmi d'autres barres de la même orientation (Figure 1.14b), une barre présentée parmi des barres orientées orthogonalement à la barre centrale (Figure 1.14c ; « popout orientation ») ou encore les stimuli environnants présentés sans configuration centrale (Figure 1.14d).

Les résultats qu'ils ont obtenus (voir Figure 1.14) montrent que lorsqu'une barre orientée est présentée seule, les neurones de V1 émettent des potentiels d'actions. Néanmoins leur taux de décharge est largement réduit lorsque cette même barre est présentée parmi d'autres barres environnantes ; c'est ce que les auteurs appellent le mécanisme de « suppression surround » (suppression contextuelle en Français).

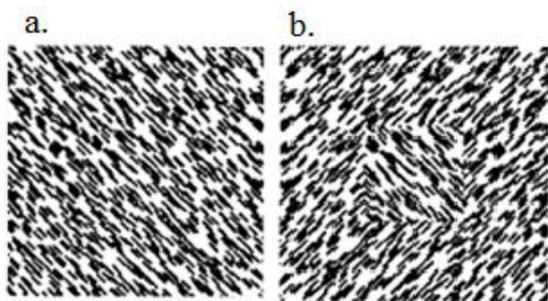


**Figure 1.14.** Résultats obtenus dans l'expérience de Knierim & van Essen (1992). Le graphique présente le taux de décharge des neurones de l'aire V1 en réponse à différentes stimulations

Le niveau de suppression contextuelle est maximal lorsque les barres environnantes sont présentées dans la même orientation (Figure 1.14b) alors qu'il est, en accord avec le phénomène de « popout », moins important lorsque la barre centrale est présentée dans une orientation différente de celles des barres environnantes (Figure 1.14c). Les auteurs ont alors proposé que le mécanisme de suppression contextuelle est probablement sous-cortical, et opère au niveau des cellules ganglionnaires de la rétine (mécanisme d'inhibition latérale) et/ou des CGL. Néanmoins, la sélectivité au contraste d'orientation (marquée par une réduction du niveau de suppression contextuelle) serait soit l'effet de connexions latérales excitatrices de longue portée au sein de V1, soit l'effet des projections *feedback* en retour de V2 vers V1.

- Contraste d'orientation: la segmentation de texture

Une surface composée d'orientations similaires est définie par sa texture. Lorsqu'elle est juxtaposée à une autre surface définie par une texture orientée différemment, cela mène souvent à l'émergence d'une figure sur un fond, qui est donc définie par son contraste d'orientation par rapport au fond. Comme illustré à la figure 1.15, un carré émerge du fond en raison de la différence d'orientation de ses lignes par rapport au fond. Zipser, Lamme et Schiller (1996) ont réalisé une expérience dans laquelle ils enregistraient les neurones de l'aire V1 en réponse à ce type de stimulus. Ils ont alors comparé les réponses des neurones de V1 lorsqu'un fond homogène était présenté (voir Figure 1.15a) et lorsque ce même fond contenait une surface qui se définissait par son contraste d'orientation par rapport au fond (Figure 1.15b). Leurs résultats ont montré que les neurones de l'aire V1 répondaient de façon plus importante en présence d'une différence de texture orientée qu'à un fond homogène. Les auteurs proposent comme possible interprétation que l'information atteint V1 dans un premier temps via les connexions *feedforward*, puis est traitée par d'autres aires extra-striées avant de revenir vers V1 via des projections en retour. Par la suite, d'autres études, comme celle de Lamme *et al.* (1999) ont comparé les réponses des neurones de V1 sélectifs à l'orientation selon si le fond, le centre ou le bord de la figure définie par sa texture d'orientation tombait dans le champ récepteur des cellules. Ils ont alors observé que la réponse était plus forte lorsque c'était le bord ou, dans une moindre mesure, le centre de la figure, qui tombait dans le champ récepteur de la cellule que lorsque c'était le fond (voir aussi Nothdurft, Gallant, & van Essen, 1999). D'après Lamme *et al.* (1999) la détection du bord serait liée à la détection du contraste d'orientation et serait l'effet de connexions horizontales au sein de V1 alors que l'émergence de la figure sur le fond résulterait de ces mêmes interactions latérales dans V1 combinées aux projections *feedback* de V2 sur V1. Comme pour l'orientation « popout », nous verrons par la suite que cela s'accompagne de différents délais d'activation.



**Figure 1.15.** Exemples de stimuli utilisés dans l'expérience de Zipser, Lamme & Shiller (1996). A gauche, il s'agit d'un fond uniforme et homogène composé de « lignes » orientées dans la même direction. A droite, on voit émerger un carré texturé qui diffère du fond par son contraste de texture.

#### I.1.1.3.4. Le traitement des contours

Le **contour** peut se définir comme toute limite perceptivement continue entre deux régions de l'espace. Les contours qui marquent visuellement la limite spatiale des objets dessinés se présentent comme des transitions de luminance formant des bords. On observe généralement que tout changement brusque d'une propriété visuelle (luminance, couleur, texture) présentant une continuité spatiale peut donner lieu à la perception d'un contour (Bonnet, 1989; voir aussi Boucart, 1996). Certains stimuli de second ordre, comme ceux définis par leur contraste d'orientation, peuvent d'ailleurs donner lieu à la perception d'un contour (voir pour exemple, Figure 1.15b). Cependant, comme nous allons le voir, les bases neurales sous-jacentes semblent différentes de celles associées à l'extraction d'un contour défini par un contraste de luminance ou à l'extraction de ce que l'on qualifie de contour illusoire.

Les études électro-physiologiques chez l'animal indiquent, en effet, que le traitement des contours est réalisé par l'aire visuelle secondaire (V2). Deux principales classes de neurones interviendraient dans ce traitement : (i) les cellules sensibles à l'orientation qui codent les alignements locaux de transitions de luminance (ii) les détecteurs de terminaisons qui codent les discontinuités telles que les fins de ligne et les coins. Chaque type de cellule a des caractéristiques fonctionnelles différentes. Les cellules sensibles à l'orientation permettent l'intégration des contours locaux en une configuration plus globale. Les détecteurs de terminaison interviennent dans les processus de segmentation et de délimitation des parties d'une forme.

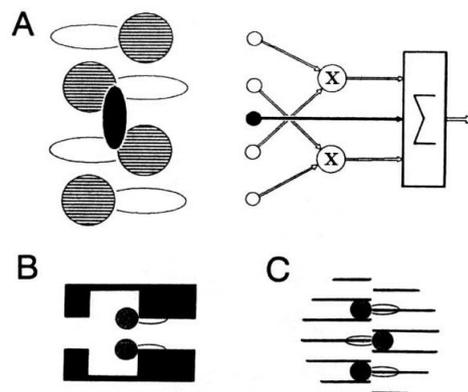
Trois mécanismes principaux sont impliqués dans le traitement du contour des formes :

- l'intégration d'informations locales de contour sur une petite région du champ visuel,
- le groupement des contours locaux sur de grandes régions du champ visuel,
- l'intervention de nos connaissances de la structure des objets pour guider le traitement des contours.

Dans cette section nous nous focaliserons sur le premier mécanisme (pour complément, voir Boucart, 1996).

Dans l'environnement naturel, il est rare d'observer des objets dont le contour n'est pas interrompu par d'autres objets. Que les bords soient continus ou discontinus, nous allons voir qu'ils peuvent être traités de la même façon dès lors que les éléments sont proches et alignés. Pour étudier le traitement des contours, Peterhans et von der Heydt (1989 ; von der Heydt & Peterhans, 1989) ont enregistré les réponses des cellules des aires V1 et V2 du singe suite à la présentation de bords continus (des barres) et de bords discontinus composés par des

segments alignés formant un contour illusoire. Ils ont alors observé que la réponse des neurones de l'aire V1 était réduite dès lors que le bord contenait une brèche comprise entre deux et huit minutes d'arc. Ce résultat est concordant avec les travaux de Zucker et Davis (1988) qui ont montré, dans une étude comportementale, qu'en-deçà d'une distance de l'ordre de six minutes d'arc (soit  $0.1^\circ$ ), des éléments discrets étaient intégrés et traités de la même manière qu'une ligne continue. Cependant, les neurones de l'aire V2 répondaient de la même manière pour les bords continus ou discontinus. Cela semble signifier que les neurones de l'aire V2 intègrent les éléments locaux. De plus, la réponse des neurones de l'aire V2 serait déterminée par la colinéarité des éléments locaux du contour. En effet, Peterhans et von der Heydt (1991) ont mis en évidence que les neurones de l'aire V2 étaient majoritairement activés par des points alignés. Dans leur étude, un désalignement aussi petit que deux minutes d'arc réduisait de moitié l'amplitude de la réponse de la cellule et un écart plus important abolissait complètement la réponse du neurone. Les auteurs ont alors proposé d'appeler ces neurones, « neurones de contour ». Le mécanisme sous-tendant leur activité est explicité dans la Figure 1.16.



**Figure 1.16.** Modèle proposé par Peterhans et von der Heydt (1989) pour expliquer le mécanisme d'intégration des contours.

(A) Les neurones de contour de l'aire V2 permettent d'intégrer les signaux de deux types de cellules, (1) les cellules de l'aire V1 (ellipse noire verticale) qui détectent les lignes orientées et (2) les cellules de terminaison qui détectent les fins de lignes (cercles gris hachurés). Les neurones de l'aire V2 somment ensuite leurs activités. Plus le nombre de fins de lignes tombant dans la région excitatrice des cellules de terminaison (ellipse horizontale blanche) est important, plus le neurone de contour est activé. La réponse des neurones de contour est réduite lorsque les fins de lignes tombent dans la région inhibitrice des cellules de terminaison. Pour faciliter la lecture du schéma, seule quatre cellules de terminaison sont présentées, mais de telles cellules couvrent en réalité tout le champ visuel et sont connues pour se chevaucher. (B) et (C) montrent que les fins de lignes et les coins du contour illusoire activent les neurones de terminaison (D'après Peterhans & von der Heydt, 1989).

Par la suite, de nombreuses études ont confirmé le rôle de l'aire V2 dans la reconstruction des contours, et plus particulièrement des contours illusoire (Bakin, Nakayama, & Gilbert, 2000; Grosf & Shapley, 1993; Lee & Nguyen, 2001; Ramsden, Hung, & Roe, 2001; Sheth, Sharma, Rao, & Sur, 1996). Il apparaît cependant important de préciser que certaines de ces études ont montré que l'aire V2 n'est pas la seule aire impliquée dans le traitement des contours. Par exemple, en utilisant des contours illusoire, Sheth *et al.* (1996) ont montré que 62% des neurones de V2 s'activaient mais qu'également 42% des neurones de V1 produisaient une réponse. Lee et Nguyen (2001) ont ensuite observé qu'à la fois V1 et V2 répondaient aux contours illusoire mais que les réponses de V2 étaient plus importantes et plus rapides que celles de V1. Ces résultats suggèrent fortement que le traitement des contours est un processus interactif impliquant les connexions inter-corticales entre V1 et V2. Ces résultats sont un argument supplémentaire à l'encontre de l'idée que chaque aire est dédiée au traitement d'un attribut unique.

Dans les vingt dernières années, de nombreuses études ont été réalisées chez l'homme en imagerie cérébrale pour tenter d'identifier les aires impliquées dans le traitement des contours (pour une revue complète, voir Seghier & Vuilleumier, 2006). Les résultats de ces études ont permis d'établir presque constamment le rôle de l'aire V2 (voir par exemple, Ffytche & Zeki, 1996; Sasaki & Watanabe, 2004; Seghier *et al.*, 2000; mais voir Kruggel, Herrmann, Wiggins, & von Cramon, 2001) alors que les résultats pour l'aire V1 sont moins consensuels (pour une revue, voir Seghier & Vuilleumier, 2006), et les conditions exactes et les mécanismes qui pourraient être impliqués ne sont donc pas encore établis. Par ailleurs, il semblerait également que d'autres structures, comme le complexe occipital latéral (Stanley & Rubin, 2003) ou le gyrus fusiforme droit (Larsson *et al.*, 1999) soient impliquées dans le traitement des contours.

## **I.1.2. Le système oculomoteur : physiologie des mouvements des yeux**

### **I.1.2.1. Les mouvements oculaires : description comportementale**

Les mouvements des yeux sont plus simples que ceux des autres parties du corps. Ceci est en partie dû au peu d'actions musculaires qui s'exercent sur le globe oculaire (voir section I.1.2.2.1.). On recense principalement cinq variétés stéréotypées de mouvements oculaires, bien que tout un autre ensemble de micro-mouvements aient aussi lieu fréquemment (micro-saccades, glissade, dérive, tremblements...): les mouvements de poursuite, les mouvements de vergence, les réflexes vestibulo-oculaire et opto-cinétique et les saccades. Nous allons brièvement décrire leurs caractéristiques fonctionnelles.

### I.1.2.1.1. Les différents types de mouvements oculaires et leurs fonctions

Les mouvements de poursuite sont des mouvements lents et continus qui permettent de suivre un stimulus mobile pour en maintenir l'image sur la fovéa. Ces mouvements sont sous contrôle volontaire dans la mesure où l'on peut choisir de suivre ou non un stimulus mobile. Curieusement toutefois, ces mouvements sont très difficiles à produire en l'absence de cible mobile. Ce phénomène s'illustre bien lorsque l'on demande à un individu de suivre le mouvement de notre index. On observe alors facilement le mouvement de poursuite. Si l'on demande ensuite de réaliser le même mouvement, mais cette fois-ci en l'absence de l'index, l'individu ne parviendra pas à bouger ses yeux de façon continue et effectuera plusieurs petites saccades.

Les mouvements de vergence permettent d'aligner l'orientation du regard en fonction de la distance qui sépare la cible de l'observateur. Contrairement aux autres types de mouvements oculaires où les yeux se déplacent dans le même sens (mouvements oculaires conjugués), les mouvements de vergence sont des mouvements disjonctifs. On distingue les mouvements de convergence des mouvements de divergence. Le mouvement de convergence peut s'observer lorsque l'on suit du regard un objet se rapprochant de notre nez. Le mouvement de divergence peut s'observer lorsque l'on suit deux objets qui s'éloignent l'un de l'autre en se dirigeant dans des directions opposées.

Les mouvements réflexes vestibulo-oculaires et opto-cinétiques stabilisent les yeux par rapport au monde extérieur et permettent de compenser les mouvements de la tête. Le réflexe vestibulo-oculaire maintient l'image sur la rétine pendant des rotations prolongées de la tête alors que le réflexe optocinétique la maintient pendant des rotations brèves. On peut se rendre compte des effets de ces mouvements en fixant un objet en en remuant la tête d'un côté et de l'autre ; les yeux compensent automatiquement les mouvements de la tête et maintiennent l'image rétinienne de l'objet plus ou moins au même endroit.

Les saccades sont des mouvements oculaires rapides (de l'ordre de la dizaine de millisecondes) qui provoquent un changement brusque du point de fixation. Elles ont pour but de placer la cible à identifier sur la zone de la rétine ayant la meilleure résolution : la fovéa. Les saccades sont interrompues par des « fixations », qui correspondent aux moments où le regard reste relativement stable afin d'extraire l'information visuelle disponible. Avec une vitesse pouvant atteindre 900 degrés par seconde, les saccades sont les mouvements les plus rapides produits par le corps humain. Lorsque nous bougeons les yeux nous ne percevons cependant aucun mouvement ni aucun flou de l'image. La stabilité de l'image est assurée par le système visuel grâce à un mécanisme appelé « suppression saccadique » (Dodge, 1900), qui va réduire, sans pour autant totalement supprimer (Castet, 2010), la perception visuelle durant la

saccade. L'information visuelle est donc majoritairement extraite pendant les périodes de fixations.

Dans certains cas, les saccades peuvent être de très faible amplitude et sont alors dénommées « microsaccades ». Ces petits mouvements (inférieurs à  $1^\circ$  ; Engbert, 2006; Rolfs, 2009) se produisent généralement pendant les périodes de fixation. Le terme « fixation » a un caractère antinomique. En effet, contrairement à ce qu'il laisse entendre, les yeux ne sont pas totalement immobiles pendant les périodes de fixations et effectuent une variété de micro-mouvements involontaires (micro-saccades, micro-dérives, micro-tremblements). Bien que le rôle de ces petits mouvements reste discuté (pour une revue, voir Martinez-Conde, Macknik, & Hubel, 2004), leur principale fonction serait d'éviter l'estompement de l'image rétinienne lors de la fixation (« fading » en anglais ; Coppola & Purves, 1996; Martinez-Conde et al., 2004). L'effet de « fading » se produit lorsque le regard est immobile et que les neurones sont activés de façon prolongée par un stimulus constant. Cela entraîne une habitude des neurones et, au bout d'un certain temps, la disparition de l'image fovéale. Les expériences de stabilisation rétinienne ont montré qu'en l'absence totale de mouvements oculaires, l'image fovéale pouvait disparaître en quelques secondes (Pritchard, 1961), voire en une centaine de millisecondes seulement (Coppola & Purves, 1996).

Tout en gardant à l'esprit l'importance et la variété des mouvements oculaires dans la perception visuelle, notre travail va se limiter à l'étude des saccades qui participent à l'exploration active du champ visuel. Les parties suivantes viseront à préciser leurs propriétés (spatiales et temporelles) ainsi que les substrats neuronaux impliqués dans leur production.

#### I.1.2.1.2. Propriétés et dynamique d'une saccade

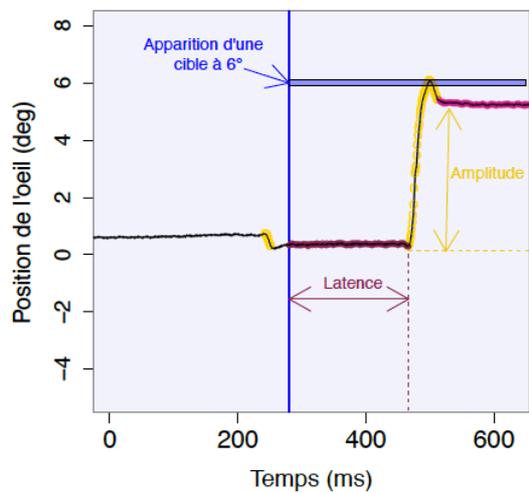
Les saccades possèdent plusieurs caractéristiques mesurables. Certaines comme leur vitesse ou leur durée sont stéréotypées, et d'autres, telles que leur amplitude ou leur latence, varient en fonction de facteurs exogènes (taille et position du stimulus, configuration visuelle) et endogènes (tâche à effectuer, attention, différences interindividuelles).

L'amplitude d'une saccade correspond à la distance angulaire parcourue par l'œil au cours du mouvement (voir Figure 1.17a). Très variable, l'amplitude peut être seulement de l'ordre de  $1.5^\circ$ , comme lors de la lecture, ou légèrement plus grande (entre  $3^\circ$  et  $5^\circ$ ), notamment lorsque nous percevons une scène visuelle ou recherchons un objet, ou même, supérieure à  $15^\circ$ , lorsque l'on explore le champ visuel. Elle peut se mesurer en degrés, en minute d'arc (1 degré = 60 minutes d'arc), ou dans le cas particulier de la lecture, en nombre de lettres ou de caractères. Le paradigme classique pour l'étude de la précision des saccades consiste à présenter une cible unique à une excentricité variable par rapport à un point de

fixation initial; on exprime alors la précision en terme de gain (le rapport entre l'amplitude de la saccade et l'excentricité de la cible) ou d'erreur de visée (la différence entre la position d'atterrissage de l'œil et la position du stimulus). Une saccade qui conduit à une sous-visée de la cible est dite « hypo-métrique » et a donc un gain négatif, tandis qu'une saccade qui conduit à une sur-visée de la cible est dite « hyper-métrique » et a un gain positif. Les saccades sont en général relativement précises mais elles ont le plus souvent tendance à être légèrement hypo-métrique (Becker, 1971; Deubel, 1987; voir section I.2.2.2.1.).

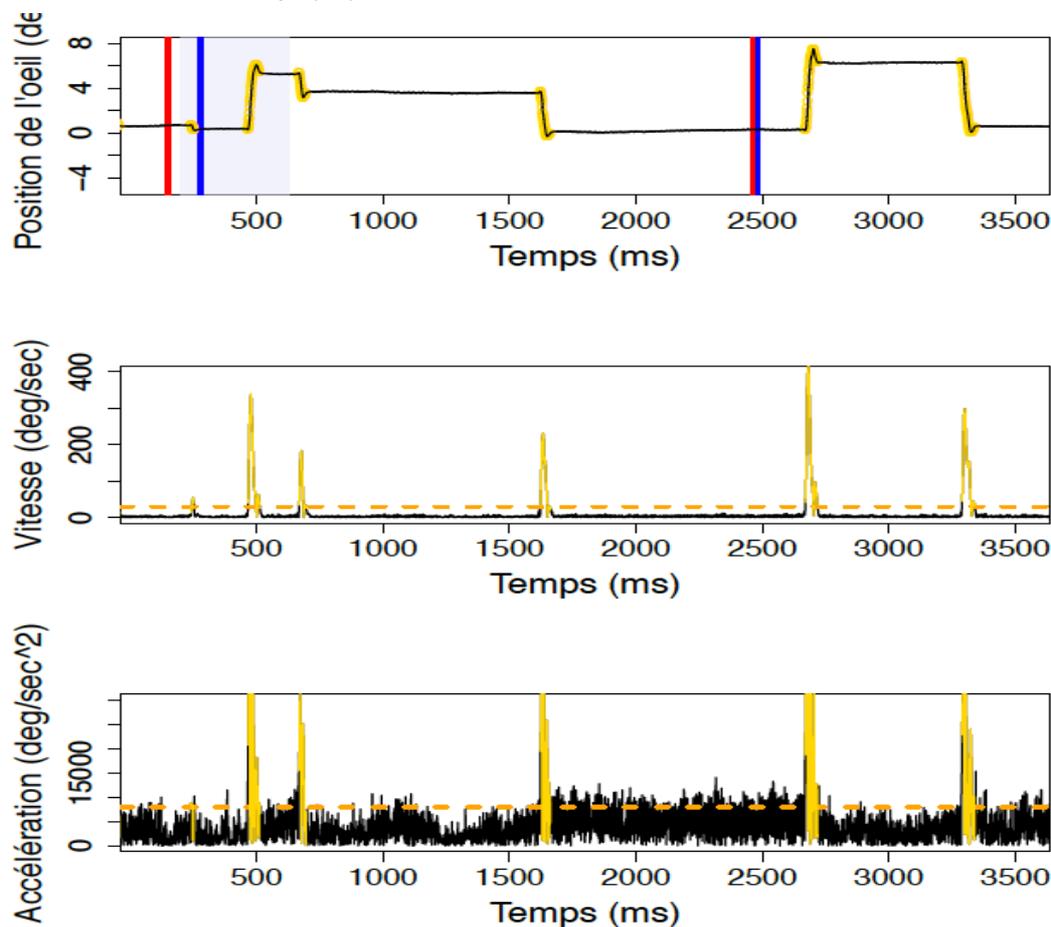
La latence d'une saccade est le délai qui s'écoule entre l'apparition d'un stimulus cible en vision périphérique et le départ de la saccade (voir Figure 1.17a). Elle comprend le temps nécessaire pour le désengagement de la fixation, la détection ou l'éventuelle sélection de la cible en vision périphérique (lorsque celle-ci n'est pas présentée seule ou lorsqu'elle apparaît sur un fond non-homogène), impliquant par conséquent des traitements visuels, et la programmation du mouvement vers cette cible. Dans des conditions expérimentales minimales (une cible unique sur un fond homogène), la latence d'une saccade est en moyenne comprise entre 150 et 200 ms, bien qu'elle présente une certaine variabilité; elle varie aussi en fonction du paradigme utilisé (voir section I.2.2.1.1.). Les latences des saccades se distinguent des durées de fixation. En effet, dans les tâches de lecture ou d'exploration de scène visuelle naturelle, chaque temps de pause du regard comprend, non seulement, la latence du mouvement à venir en direction d'une nouvelle position, mais aussi le temps de traitement de l'information fovéale; on utilise alors le terme « durée de fixation ». Les durées moyennes de fixations varient généralement de 225 ms (lecture silencieuse) à 330 ms (perception de scène ; pour une revue voir Rayner, 1998).

Le système oculomoteur a pour but d'effectuer les mouvements les plus rapides et les plus précis possibles, mais la réduction de la latence des saccades entraîne également une diminution de leur précision et inversement. On décrit ce phénomène en termes de balance ou compromis entre vitesse et précision (ou « Speed-Accuracy trade-off » en anglais ; (Coëffé & O'regan, 1987; Viviani & Swensson, 1982). Ainsi, il est possible de moduler la latence et la précision des saccades en modifiant la tâche (pour une revue voir Kowler, 1990). Lorsque les participants doivent viser une cible avec la plus grande précision possible mais sans contrainte de rapidité, la précision des saccades est améliorée et les latences sont augmentées (Findlay & Kapoula, 1992).



**Figure 1.17a.** Principaux paramètres d'une saccade.

Lorsque la cible apparaît, l'œil reste fixe pendant **190 ms** (= latence de la saccade) puis se met en mouvement pendant **40 ms** (= durée de la saccade) et réalise une saccade de **5.2 degrés** (= amplitude de la saccade). La cible étant présentée à  $6^\circ$ , cette saccade avait un gain égal à 0.87 (amplitude de la saccade / excentricité de la cible) et une erreur de visée de  $-0.8^\circ$  (position d'atterrissage de l'œil - excentricité de la cible).

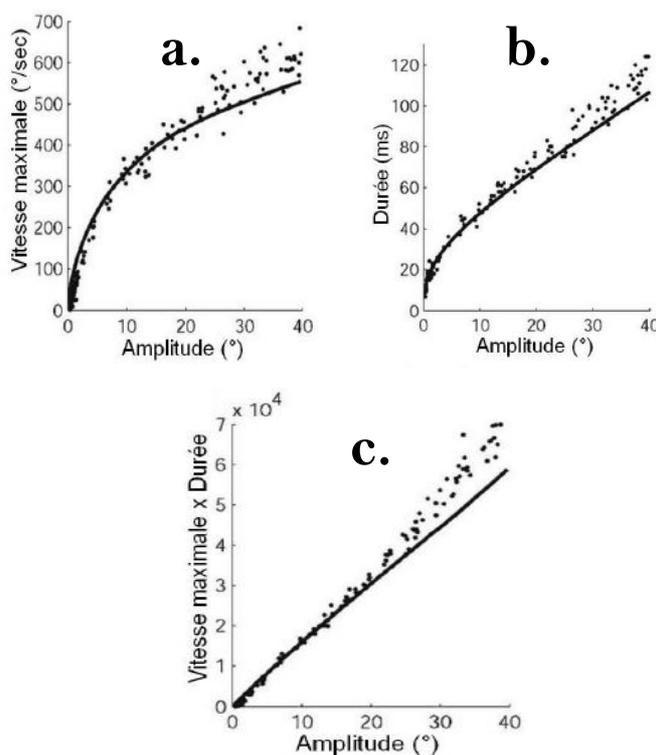


**Figure 1.17b.** Position (en degrés), profil de vitesse (en degrés/seconde) et d'accélération (en degrés/seconde<sup>2</sup>) de l'œil au cours du temps lors d'une tâche de visée de cible.

La figure présente deux essais d'une tâche simple où le participant devait effectuer, depuis une croix de fixation, une saccade vers une cible présentée en périphérie. Les lignes verticales rouges indiquent l'apparition de la croix de fixation au centre de l'écran ( $0^\circ$ ). Une fois que l'oculomètre détectait que l'œil était positionné dans la zone de la croix, la cible apparaissait (ligne bleue verticale). Classiquement, on considère que l'œil effectue une saccade (surlignage jaune) dès lors qu'il atteint une vitesse supérieure à 80 deg/sec et une accélération supérieure à 30 000 deg/sec<sup>2</sup> (lignes pointillées orange) pendant plus de 4 ms (SR Research).

La vitesse moyenne d'une saccade peut varier de 80 à 900 degrés par seconde et dépend de l'amplitude de la saccade (Becker, 1989). Lors d'une saccade, la vitesse instantanée de l'œil augmente brusquement, atteint un pic à mi-parcours, puis diminue jusqu'à stabilisation de l'œil. Ce pattern est illustré à la Figure 1.17b, où l'on observe l'évolution de la position d'un œil au cours du temps, ainsi que son profil de vitesse. Plus l'amplitude de la saccade est importante, plus le pic de vitesse est élevé. Cette relation caractérise les saccades inférieures à 30°; au-delà, le profil de vitesse des saccades n'évolue plus (voir Figure 1.18a). La vitesse est un paramètre essentiel car c'est cette mesure qui va permettre de déterminer si l'œil est en mouvement. De façon générale, les algorithmes qui effectuent la classification du signal en saccades et fixations se basent presque uniquement sur les critères de vitesse et d'accélération de l'œil (voir Figure 1.17b).

La durée d'une saccade peut varier de quelques millisecondes à 100 msec environ et correspond à l'intervalle de temps qui s'écoule entre le début et la fin du mouvement. Cette durée est également dépendante de l'amplitude de la saccade (voir Figure 1.18b). Il existe une relation linéaire entre l'amplitude d'une saccade et le produit de sa vitesse maximale par sa durée ; cette relation est communément appelée « séquence principale » ou « main sequence » en anglais (Bahill, Clark, & Stark, 1975) plus une saccade est grande, plus sa vitesse et sa durée sont importantes (voir Figure 1.18c). Cette relation peut cependant varier légèrement en fonction de facteurs inter- et intra-individuels (vigilance, motivation), de la nature du stimulus ou de la tâche à effectuer (pour une revue voir Goffart, 2009)



**Figure 1.18.** Propriétés dynamiques des saccades. Evolution de la vitesse (a) et de la durée (b) en fonction de leur amplitude. Les points représentent les données empiriques et les lignes les valeurs prédites par Harris et Wolpert (2006). La relation linéaire existant entre le produit de la vitesse maximale par la durée et l'amplitude de la saccade est présentée en (c) et est connue sous le nom de « séquence principale ». (D'après Harris & Wolpert, 2006).

### I.1.2.1.3. Les différentes catégories de saccades

Les saccades peuvent être déclenchées volontairement mais elles surviennent également de façon réflexe. Les saccades réflexives sont déclenchées à la suite d'une stimulation externe (visuelle, auditive ou tactile) inattendue et sont dirigées vers la source de cette stimulation. Elles sont caractérisées par des latences courtes, inférieures à 200 ms (Gilchrist, 2011) et, dans certaines conditions expérimentales, leur latence peut n'être que de 100-120 ms (voir paradigme de « gap », section I.2.2.1.1.); on parle alors de saccade « express » (Fischer & Boch, 1983; Fischer & Ramsperger, 1984). Les saccades réflexives sont aussi qualifiées d'exogènes car leurs caractéristiques sont principalement influencées par des facteurs visuels, tels que l'apparition brusque d'un stimulus en périphérie ou l'extinction du point de fixation.

Les saccades volontaires ou intentionnelles se définissent comme des mouvements réalisés en direction d'un but choisi et ont, par conséquent, des latences plus longues qui témoignent d'un contrôle cognitif plus important (250 à 350 ms selon le paradigme). Il peut s'agir de saccades guidées visuellement (vers une cible stable), mémorisées (vers l'emplacement d'une cible perçue mais qui a disparu), prédictives (vers l'endroit où l'apparition d'une cible est anticipé), sur commande (en réponse à un indice perçu en fovéa ou à une commande verbale), spontanées (réalisées dans le noir) ou même encore d'anti-saccades (saccades dirigées dans l'hémi-champ opposé à celui où se trouve la cible). Les saccades volontaires sont déclenchées par une commande interne qui engage des processus de sélection et de décision, de production ou d'inhibition. L'amplitude et la latence de ces saccades sont plutôt influencées par des facteurs endogènes tels que la prédictibilité de la position de la cible, l'orientation attentionnelle ou la tâche à effectuer (pour une revue, voir Kowler, 1990; McDowell, Dyckman, Austin, & Clementz, 2008).

### I.1.2.2. Neurophysiologie du contrôle oculomoteur

Nous allons commencer, ici, par présenter les muscles impliqués dans les mouvements oculaires. Nous poursuivrons notre description avec le contrôle nerveux oculomoteur et les circuits corticaux et sous-corticaux impliqués dans la production de mouvements saccadiques.

#### I.1.2.2.1. Actions et innervations des muscles extra-oculaires

Les actions musculaires qui s'exercent sur le globe oculaire sont régies par trois paires de muscles qui permettent le maintien stable de l'œil à l'état de repos et la production de mouvements de rotation du globe oculaire dans toutes les directions de l'espace.

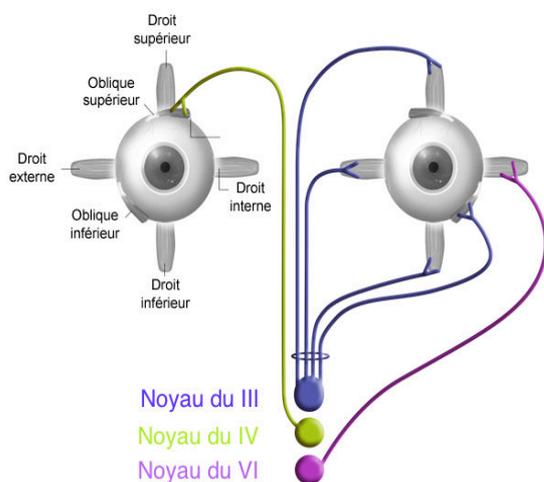
Ces trois paires de muscles sont :

- les muscles droit interne et droit externe ; ils assurent respectivement les mouvements horizontaux d'adduction (vers le nez) et d'abduction (vers l'extérieur),
- les muscles droits supérieur et inférieur ; ils contribuent aux mouvements verticaux d'abaissement ou d'élévation,
- les muscles obliques inférieur (ou petit oblique) et supérieur (ou grand oblique); ils contribuent également aux mouvements verticaux et sont impliqués dans les mouvements de torsion.

Les paires de muscles ont des effets « antagonistes » : lorsque l'œil bouge, la contraction d'un muscle s'accompagne toujours de l'extension du muscle opposé. De plus, dans le cas des mouvements binoculaires, les muscles des deux yeux se contractent relativement au même moment et de manière symétrique. La production d'une saccade horizontale, vers la droite par exemple, va donc nécessiter l'envoi d'une commande motrice simultanée à quatre muscles: contraction des muscles droit externe de l'œil droit et droit interne de l'œil gauche et extension des muscles droit interne de l'œil droit et droit externe de l'œil gauche (Purves et al., 2001).

Les muscles extra-oculaires sont innervés par trois nerfs crâniens qui prennent leur origine dans trois noyaux du même nom (voir Figure 1.19) situés au niveau du tronc cérébral:

- le nerf oculomoteur (III) part du noyau oculomoteur (toit du mésencéphale) et innerve les muscles oblique inférieur, droit interne, droit supérieur et droit inférieur.
- le nerf trochléaire (IV) part du noyau trochléaire et innerve le muscle oblique supérieur de l'œil opposé.
- Le nerf abducens (VI) part du noyau abducens (pont du mésencéphale) et innerve le muscle droit externe et le noyau oculomoteur controlatéral.



**Figure 1.19.** Schéma des muscles extra-oculaires et de leur innervation. (D'après <http://www.eyebraintopedia.com>)

### I.1.2.2.2. Contrôle nerveux des saccades : les commandes motrices et pré-motrices

Un mouvement oculaire est produit par la décharge de neurones moteurs, aussi appelés motoneurons, qui vont activer les fibres motrices des muscles extra-oculaires. L'exécution d'une saccade nécessite un double contrôle : celui de la direction du mouvement et celui de son amplitude.

L'amplitude d'une saccade (et par conséquent, sa vitesse et sa durée) est déterminée par le taux de décharge des motoneurons contenus dans les différents noyaux (oculomoteur, trochléaire et abducens). Lorsque l'œil se déplace, les motoneurons vont décharger avec une haute fréquence et de façon phasique. Cette décharge correspond à la phase « pulse » : sa durée est proportionnelle à la vitesse et à la durée de la saccade. Elle permet de déplacer rapidement les globes oculaires à une nouvelle position. Lorsque l'œil arrête son mouvement, et se trouve en phase de fixation, les motoneurons vont décharger de manière tonique. Cette décharge correspond à la phase « step » : sa durée est proportionnelle à la durée de la fixation. De plus, le taux de décharge va également être proportionnel au degré de rotation des globes oculaires. Ceci va permettre d'imposer aux muscles extra-oculaires une force de contraction suffisante pour maintenir l'œil en position de fixation (Leigh & Kennard, 2004; Robinson & Keller, 1972).

La direction de la saccade dépend des muscles mis en jeu. Elle est déterminée par l'activation des neurones de circuits locaux de deux centres du regard (situés dans la formation réticulée) et dont chacun produit des mouvements selon un axe particulier. On distingue ainsi deux générateurs « saccadiques » : la formation réticulée pontique paramédiane pour les mouvements horizontaux et la formation réticulée mésencéphalique pour les mouvements verticaux. L'activation séparée de ces générateurs saccadiques provoque des mouvements oculaires selon un seul axe. Leur activation conjointe produit des mouvements obliques dont les trajectoires dépendent de leur contribution relative. Ces deux centres du regard coopèrent de façon étroite avec les noyaux oculomoteurs pour déclencher les saccades.

On distingue plusieurs types de neurones au sein des générateurs saccadiques : les neurones pré-moteurs excitateurs (ou EBN pour « Excitatory Burst Neurons ») ou inhibiteurs (IBN, « Inhibitory Burst Neurons) qui déchargent pendant la phase « pulse » et les neurones pré-moteurs dits « omnipauses » qui agissent durant les phases « step » en inhibant les EBN et les IBN pour maintenir la fixation (Goffart, 2009; Sparks, 2002). Ainsi, l'activité pré-motrice code les signaux liés au déclenchement de la saccade, à son achèvement, à sa vitesse et sa durée.

### I.1.2.2.3. Les aires sous-corticales et corticales impliquées dans le contrôle oculomoteur

Comme nous l'avons vu précédemment, les saccades permettent d'amener la fovéa sur un stimulus visuel présenté en périphérie. De nombreuses recherches ont tenté de déterminer comment les informations sensorielles relatives à la position spatiale de la cible visuelle sont transformées en un signal moteur pour les générateurs saccadiques.

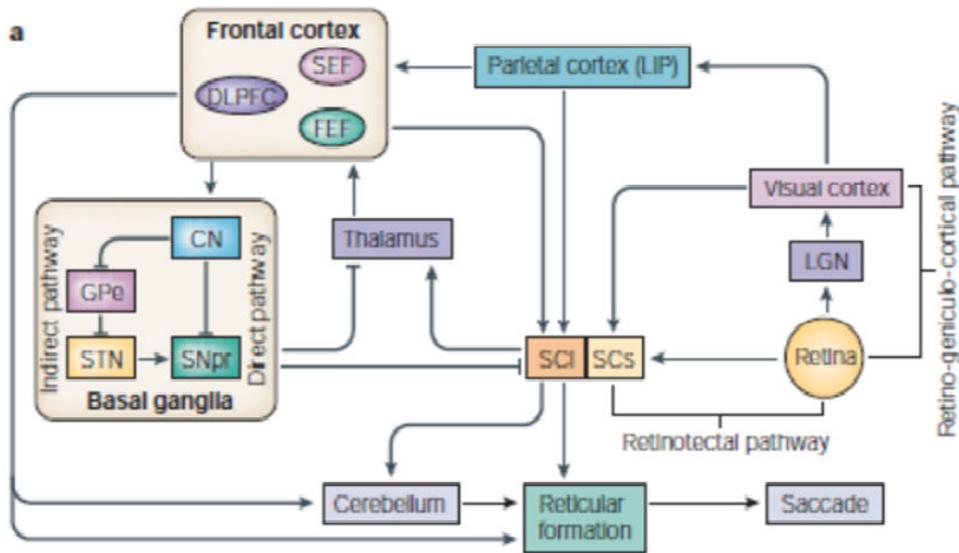
Deux structures projetant sur les générateurs saccadiques se sont révélées d'une importance particulière pour le déclenchement des saccades oculaires : le colliculus supérieur (CS) au niveau mésencéphalique et deux régions des lobes frontaux appelées "champs oculomoteurs frontaux" (« frontal eye field » en anglais ou FEF). Ces deux structures ont de nombreux points communs :

- elles comportent des neurones répondant aux stimuli visuels ;
- l'activation d'une région donnée du CS ou du FEF induit des saccades oculaires d'une taille déterminée et dans une direction donnée ;
- elles comportent une représentation topographique de l'espace moteur ;
- elles contiennent des neurones moteurs qui déchargent juste avant l'initiation d'une saccade.

Ces observations n'impliquent cependant pas que ces deux structures aient exactement les mêmes fonctions. Par exemple, une lésion du CS engendre une incapacité à produire des « saccades express ») et cela diminue la précision, la fréquence et la vitesse des saccades. Une lésion du FEF entraîne, quant à elle, un déficit permanent de l'aptitude à faire des saccades qui ne sont pas guidées par une cible extérieure (comme par exemple des anti-saccades ou des saccades mémorisées). De plus, des lésions combinées du FEF et du CS entraînent une disparition spectaculaire et irréversible de l'aptitude à exécuter des saccades (Mohler & Wurtz, 1977; Schiller, True, & Conway, 1980). De précédents travaux avaient ainsi suggéré que le FEF et le CS étaient complémentaires dans le contrôle oculomoteur et que chaque structure pouvait compenser (au moins en partie) la perte de l'autre (pour une revue, voir Schiller, 1998). Cependant, le fait que la plus grande partie des projections du FEF converge vers le CS laisse supposer que le rôle de FEF dans le déclenchement des saccades passe par le colliculus. Cela a été confirmé par les résultats de Schlag-Rey, Schlag et Dassonville (1992), qui ont enregistré des neurones du CS en même temps qu'ils stimulaient électriquement le FEF. Ils ont alors observé que les neurones du CS qui codaient pour le même vecteur de saccade que le neurone stimulé du FEF étaient excités alors que les autres neurones étaient inhibés. Dans la même lignée, des travaux menés par Hanes et Wurtz (2001) ont montré que

lorsque le CS subit une inactivation pharmacologique (et non une ablation), alors, une stimulation du FEF n'est plus suffisante pour entraîner une saccade. Ce résultat les a conduit à proposer que la voie directe entre FEF et le tronc cérébral ne permet pas, à elle seule, de produire des saccades. L'intervention du CS semble ainsi nécessaire pour les saccades produites par micro-stimulation du FEF, de même que pour la programmation des saccades visuellement guidées. Il n'en reste pas moins que le FEF joue un rôle important par ses projections sur le CS, en participant notamment à la sélection de la cible pour la saccade et à l'inhibition des stimuli non pertinents pour la tâche (voir par exemple, Schlag, Dassonville, & Schlag-Rey, 1998; Sommer & Wurtz, 2000; Walker, Techawachirakul, & Haggard, 2009).

Aujourd'hui, on connaît mieux les relations entre les réponses sensorielles et motrices au sein du CS; le CS a en effet fait l'objet d'un nombre d'études neurophysiologiques (souvent couplées à des observations comportementales) bien plus important que le FEF. De plus, le CS est un centre d'intégration sensori-motrice et également une structure intégrative, qui reçoit des projections d'un très grand nombre de centres corticaux et sous-corticaux dont FEF (voir section I.2.1.2.1.). Pour ces raisons, la plupart des modèles actuels de production des saccades reposant sur les descriptions neurophysiologiques du système oculomoteur sont des modèles du CS (voir par exemple Findlay & Walker, 1999; Godijn & Theeuwes, 2002; Trappenberg, Dorris, Munoz, & Klein, 2001; pour une revue, voir Girard & Berthoz, 2005). De plus, les propriétés de cette structure permettent de rendre compte d'un grand nombre de phénomènes saccadiques très robustes. Le CS apparaît donc comme la structure de prédilection pour l'étude de la programmation des saccades. Dans la section suivante, nous nous focaliserons plus précisément sur cette structure. Il ne faut néanmoins pas oublier que d'autres aires corticales et sous-corticales sont impliquées dans le contrôle oculomoteur (voir Figure 1.20).



**Figure 1.20.** Aires et circuits impliqués dans le contrôle oculomoteur.

(SCs : Couches superficielles du CS ; SCi : couches intermédiaires et profondes du CS). (D'après Munoz & Everling, 2004).

Parmi les aires impliquées, on peut notamment citer :

- Le champ oculomoteur supplémentaire (« Supplementary Eye Field » en anglais, ou SEF) ; situé dans le cortex frontal, le SEF partage beaucoup d'afférences et d'efférences<sup>6</sup> avec le FEF, bien que la superposition ne soit pas totale (Schall, 1997; Shook, Schlag-Rey, & Schlag, 1990, 1991). Il serait impliqué à la fois dans l'initiation, la planification et l'exécution des saccades volontaires vers une cible choisie sur des critères intentionnels (Amador, Schlag-Rey, & Schlag, 2004). Il jouerait également un rôle dans la planification et l'exécution de séquences de saccades apprises (Leigh & Zee, 2006).
- Le cortex préfrontal dorsolatéral (« Dorsolateral prefrontal cortex » en anglais ou DLPC) ; situé dans le cortex frontal comme le SEF et le FEF, le DLPC est un acteur majeur de la mémorisation à court terme des coordonnées visuo-spatiales des cibles visuelles. Il serait activé lors de la réalisation de saccades mémorisées. De plus, il jouerait un rôle dans la réalisation d'anti-saccades en inhibant les saccades réflexes vers la cible pendant que le FEF serait chargé de produire la saccade dans la direction opposée (Leigh & Zee, 2006; Pierrot-Deseilligny, Müri, Ploner, Gaymard, & Rivaud-Pechoux, 2003).
- Le thalamus ; il servirait à relayer une copie des commandes oculomotrices du tronc cérébral vers les aires frontales. Il aurait également un rôle dans le désengagement de la fixation visuelle.

<sup>6</sup> Les termes « afférences » et « efférences » n'existent pas en Français mais seront utilisés dans le texte pour désigner respectivement les termes anglais « afferent projections » et « efferent projections ».

- Les ganglions de la base ; ce sont des noyaux sous-corticaux interconnectés. Ils reçoivent des afférences des aires frontales et ont des projections vers le thalamus et vers les couches intermédiaires du CS. Ils joueraient un rôle dans la sélection endogène de cibles visuelles et permettraient de maintenir une fixation stable grâce à leurs projections inhibitrices vers le colliculus supérieur.
- L'aire intra-pariétale (LIP) ; Elle reçoit des afférences en provenance du cortex visuel et projette sur les aires frontales et les couches intermédiaires et profondes du CS. Les neurones de la LIP répondent à des stimulations visuelles et leurs réponses peuvent se modifier en fonction du niveau attentionnel. Elle entrerait en jeu dans la panification du déplacement de l'attention vers une position périphérique et du déplacement des yeux vers cette position. De plus, elle interviendrait dans l'exécution de saccades mémorisées. Colby et Duhamel (1991) ont montré que, suite à la disparition d'un stimulus, les neurones de cette aire restent actifs, suggérant qu'ils gardent une trace mnésique de la position de la cible.
- Le cervelet ; il reçoit des afférences des aires frontales et des couches intermédiaires et profondes du CS. Il se projette également sur les générateurs saccadiques et joue un rôle clé dans le contrôle des mouvements oculaires, mais pas dans leur initiation. Il intervient dans le contrôle de la précision et de la vitesse des saccades mais également dans le phénomène d'adaptation saccadique en permettant le réajustement de l'amplitude des saccades lorsque celles-ci mènent à des erreurs systématiques (voir Pelisson, Alahyane, Panouilleres, & Tilikete, 2010).

## I.2. Programmation des saccades : mécanismes colliculaires et phénomènes comportementaux

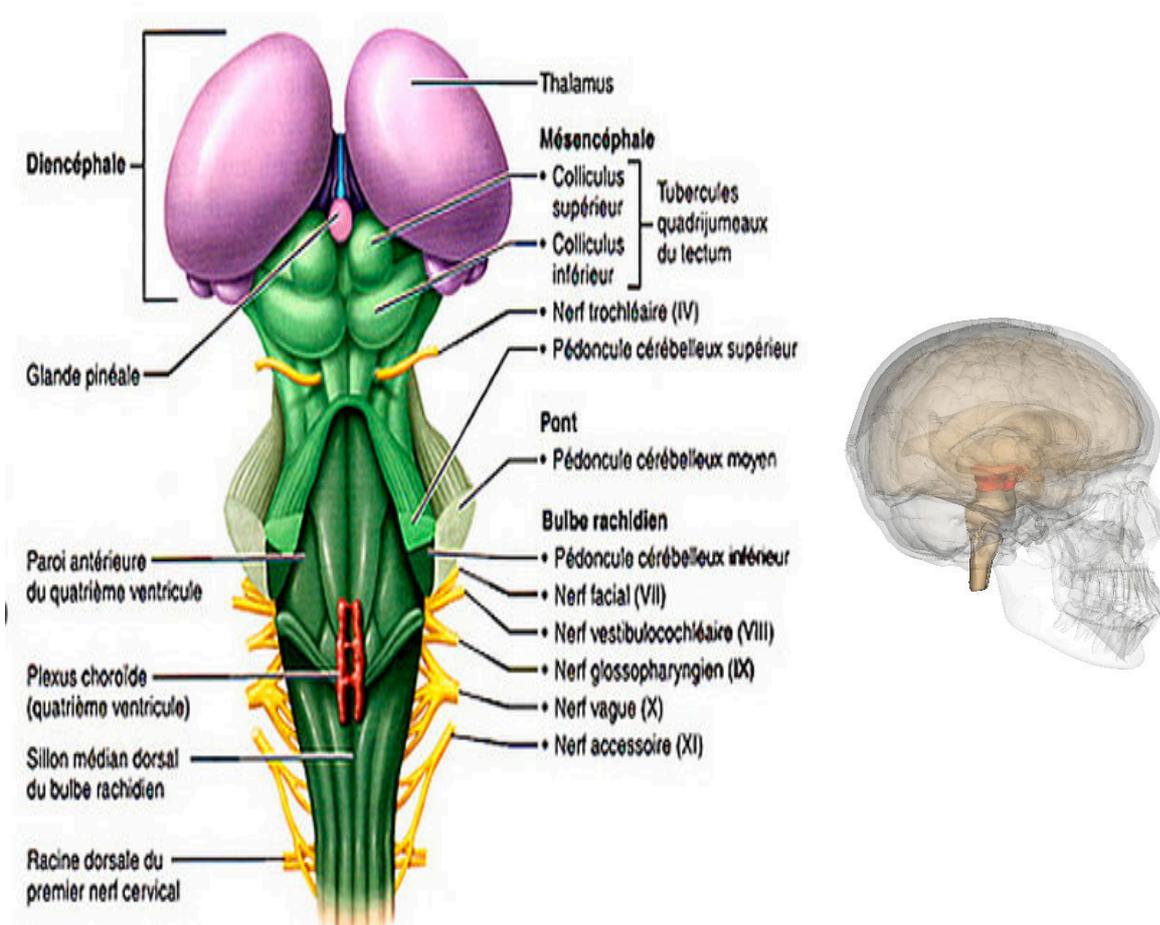
Nous avons décrit, dans la première partie, les propriétés élémentaires des systèmes visuels et oculomoteurs. Dans cette seconde partie, nous allons nous focaliser sur le système oculomoteur et plus particulièrement sur le rôle du colliculus supérieur. En effet, comme nous l'avons déjà évoqué, cette structure joue un rôle clé dans la programmation des saccades. Nous commencerons par décrire les bases neurophysiologiques de cette structure puis évoquerons comment ses propriétés permettent de rendre compte d'un grand nombre de phénomènes comportementaux.

### I.2.1. Le colliculus supérieur: bases neurophysiologiques

#### I.2.1.1. Description anatomique et fonctionnelle

Situé à la surface dorsale du mésencéphale (voir Figure 1.21), le CS est une structure qui intègre les signaux sensoriels, moteurs et cognitifs. En envoyant directement la commande motrice vers le tronc cérébral, le CS permet d'initier des mouvements d'orientation qui peuvent impliquer les yeux, les muscles du cou et des épaules (pour une revue, voir May, 2006). Bien que la fonction principale du CS soit la génération de saccades vers une cible visuelle, il est à noter que les neurones du colliculus supérieur répondent également à des stimuli auditifs ou somatiques et peuvent donc s'activer lorsqu'un individu réalise une saccade en direction d'un son (Jay & Sparks, 1987). Dans cette section, nous ne parlerons que des propriétés du CS pour la réalisation de saccades en réponse à des stimulations visuelles.

Le CS est une structure laminaire qui contient sept couches distinctes mais que l'on regroupe traditionnellement en deux régions fonctionnelles : la région des couches superficielles (CSs) et la région des couches intermédiaires et profondes (CSi) (Goldberg & Wurtz, 1972; Wurtz & Goldberg, 1971). Il est connu depuis longtemps que les neurones du CS sont organisés en cartes topographiques bien définies, de sorte que chaque colliculus contient des représentations multi-sensorielles (Groh & Sparks, 1996; Jay & Sparks, 1987; Meredith & Stein, 1983, 1985) et motrices (Robinson, 1972; Sparks, 1978; Wurtz & Goldberg, 1971) de l'espace controlatéral. Les parties rostrale, caudale, médiale et latérale du CS correspondent respectivement à la fovéa, la périphérie, le champ visuel supérieur et le champ visuel inférieur.



**Figure 1.21.** Localisation du Colliculus supérieur. La figure de gauche représente une vue postérieure du tronc cérébral. Le mésencéphale est la région du tronc cérébral située entre la protubérance (ou pont) et le diencephale. Le colliculus supérieur se trouve à la surface dorsale du mésencéphale. La figure de droite permet de situer le tronc cérébral et plus particulièrement le mésencéphale (en rouge) à l'intérieur du crâne humain. (D'après <http://www.corpshumain.ca> et <http://fr.wikipedia.org>)

## I.2.1.2. Une structure intégrative

### I.2.1.2.1. Les afférences et efférences des couches superficielles

Les couches superficielles du CS reçoivent des afférences en provenance de deux sources (voir Figure 1.20 ; section I.1.2.2.3.) : la rétine (voie rétino-tectale) et le cortex visuel (voie cortico-tectale). Plus précisément, le CS reçoit des projections directes du cortex visuel primaire (V1) mais également de V2, V3, V4 et de l'aire temporale médiane (MT) (pour une revue voir White & Munoz, 2011). Nous reviendrons sur le rôle de ces projections dans la section I.3.2.1.

Les neurones des couches superficielles se projettent sur toutes les couches du pulvinar et sur les couches magnocellulaires des CGL (voir Figure 1.20 ; section I.1.2.2.3.), mais la nature

et le rôle exacts de ces projections ne sont pas encore bien compris. Par des connexions verticales intrinsèques, les neurones des CSs se projettent aussi vers les couches intermédiaires et profondes du CS. Ces connexions permettraient l'intégration du signal sensoriel et sa conversion en signal moteur (Dorris, Olivier, & Munoz, 2007; Trappenberg et al., 2001).

#### **I.2.1.2.2. Les afférences et efférences des couches intermédiaires et profondes**

En comparaison avec les couches superficielles, les couches intermédiaires et profondes reçoivent un plus grand nombre de projections en provenance du cortex, notamment des cortex occipitaux, temporaux, pariétaux et frontaux, ce qui inclut l'aire intra-pariétale (LIP), les champs oculomoteurs frontaux (FEF), les champs oculomoteurs supplémentaires (SEF), le cortex préfrontal dorso-latéral et le cortex antérieur cingulaire (voir Figure 1.20 section I.1.2.2.3. ; pour une revue, voir White & Munoz, 2011). Les projections en provenance de LIP comportent des informations visuelles et motrices relatives respectivement à l'apparition d'un stimulus visuel et au déclenchement de la saccade (Paré & Wurtz, 1997, 2001); elles jouent aussi un rôle dans l'orientation de l'attention spatiale (Ipata, Gee, Gottlieb, Bisley, & Goldberg, 2006). Les projections frontales correspondent aux signaux descendants et jouent un rôle critique dans le contrôle du comportement oculomoteur (Johnston & Everling, 2008). Une grande proportion des neurones des couches intermédiaires et profondes a des réponses « visuelles », mais il n'a pas encore été établi si cela provient des projections des couches superficielles et/ou des projections de LIP ou FEF. Les couches intermédiaires et profondes reçoivent également des projections des ganglions de la base, qui seraient impliquées dans l'apprentissage et les circuits de récompense (Hikosaka, Nakamura, & Nakahara, 2006), ainsi que du cervelet et du tronc cérébral; ces dernières joueraient un rôle important dans le contrôle moteur (Edwards, Ginsburgh, Henkel, & Stein, 1979).

Les neurones des couches intermédiaires et profondes se projettent vers la substance noire (pars compacta) et les champs oculomoteurs frontaux (via le thalamus). Ces projections servent à relayer une copie interne de la commande motrice vers le cortex juste avant la production du mouvement et permettent ainsi d'alerter le cortex de l'imminence d'un mouvement des yeux afin que les représentations visuelles puissent être mises à jour. Cela permettrait également le maintien d'une vision stable du monde qui est mise à l'épreuve par les mouvements constants de nos yeux (Sommer & Wurtz, 2006, 2008).

### I.2.1.3. Propriétés des couches sensorielles et motrices du CS

Les couches superficielles du CS sont dites « visuelles ». Elles reçoivent des informations sensorielles en provenance des cellules ganglionnaires de la rétine (voie rétinotectale) ainsi que du cortex visuel et forment une carte organisée de manière rétinotopique. Les neurones des couches superficielles se trouvent activés de façon maximale par la présence d'un stimulus en un point donné de l'espace visuel (Cynader & Berman, 1972). De manière générale, les neurones sensoriels des couches superficielles et profondes du CS répondent à une zone donnée du champ visuel; plus cette région est excentrée, plus les neurones sont éloignés de la partie rostrale du CS. De façon importante, la taille de leur champ récepteur varie en fonction de la position de la zone du champ visuel traitée. Plus celle-ci est excentrée, plus les champs récepteurs des neurones sont étendus et plus ils ont tendance à se chevaucher (Goldberg & Wurtz, 1972; McIlwain, 1975). De plus, la zone fovéale est surreprésentée (par rapport aux régions plus périphériques) au niveau du CS, ce qui signifie que le nombre de neurones codant préférentiellement pour cette partie du champ visuel serait plus grand (Cynader & Berman, 1972; McIlwain, 1975; Ottes, Van Gisbergen, & Eggermont, 1986).

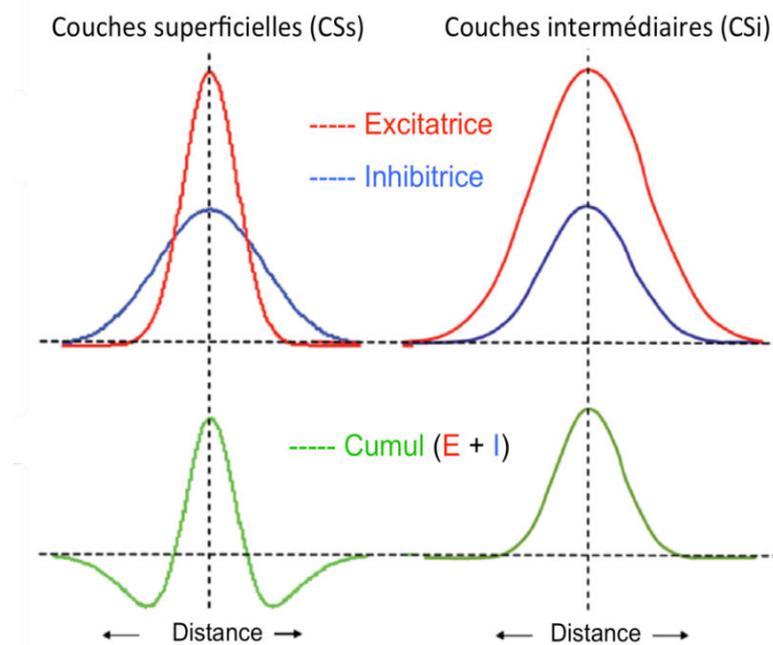
De leur côté, les couches intermédiaires et profondes du CS sont des couches essentiellement<sup>7</sup> « motrices » qui contiennent plusieurs types de neurones dont l'activité est corrélée à la préparation ou à la production des saccades (Robinson, 1972; pour une revue, voir Moschovakis, 1996). L'information motrice est codée de manière vectorielle de façon à ce que l'activation d'une population localisée de neurones entraîne une saccade d'amplitude et de direction données, et ce indépendamment de la position initiale de l'œil dans l'orbite (Sparks, Lee, & Rohrer, 1990). Ces neurones des couches motrices possèdent un champ moteur (Goldberg & Wurtz, 1972). Cela signifie qu'un neurone ne va pas être activé pour une seule direction et/ou une amplitude de saccade donnée mais pour une gamme de directions et d'amplitudes voisines. Les champs moteurs des neurones sont organisés de manière topographique, de telle façon que les neurones codant préférentiellement pour des saccades de petite amplitude sont positionnés plus rostralement (antérieurement) que les neurones codant pour des saccades de grande amplitude. La taille des champs moteurs augmente avec l'amplitude optimale pour laquelle les neurones s'activent (donc avec l'excentricité de la cible).

Il a été observé qu'il existe des connexions horizontales entre les neurones des couches correspondantes des deux colliculi (inter-colliculi) et au sein de chacune des couches d'un colliculus (intra-couches). Les interactions entre les colliculi seraient principalement

---

<sup>7</sup> Plusieurs neurones des couches intermédiaires présentent aussi des réponses visuelles; ces neurones dits visuo-moteurs déchargent non seulement avant la survenue d'une saccade, mais aussi lorsqu'un stimulus visuel est présenté dans leur champ récepteur.

inhibitrices à l'exception des connexions entre les zones rostrales qui seraient uniquement excitatrices (Infante & Leiva, 1986; Munoz & Istvan, 1998; Wurtz, Richmond, & Judge, 1980). La nature des interactions latérales intra-couches différencierait entre les couches superficielles et intermédiaires. En effet, Phongphanphanee, Marino, Yanagawa, Munoz et Isa (2014) ont récemment montré que les interactions latérales dans les couches superficielles sont soit de courte portée et excitatrices (voir aussi Behan & Kime, 1996; McIlwain, 1982; Meredith & Ramoa, 1998), soit de longue portée et inhibitrices (voir aussi Dorris et al., 2007; Munoz & Istvan, 1998; Olivier, Dorris, & Munoz, 1999). Dans les couches intermédiaires et profondes, il y aurait aussi des interactions latérales excitatrices et inhibitrices, mais les excitations seraient de beaucoup plus longue portée que les inhibitions, masquant/annulant ainsi la contribution de ces dernières. La figure 1.22 présente schématiquement l'hypothèse proposée par Phongphanphanee *et al.* (2014) pour la nature des différentes interactions dans les couches superficielles et intermédiaires.



**Figure 1.22.** Schéma présentant l'hypothèse des mécanismes d'interaction latérale (excitatrice ou inhibitrice) et leur portée (longue ou courte) dans les couches superficielles (SCs ; à gauche) et intermédiaires (SCi ; à droite). Les interactions excitatrices (rouge) ou inhibitrices (bleues) sont représentées dans les graphiques supérieurs et les patterns résultant du cumul de ces interactions sont représentés dans les graphiques inférieurs. (D'après Phongphanphanee *et al.*, 2014).

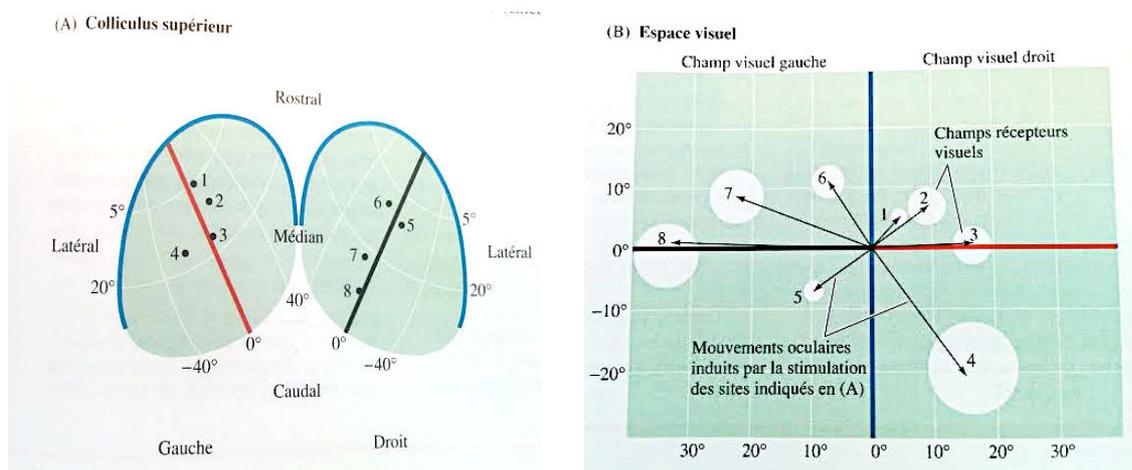
Ainsi, lorsqu'un stimulus visuel est présenté, il générerait une augmentation automatique de l'activité des neurones des CSs codant pour la position de ce stimulus. Cette activité excitatrice se diffuserait aux populations de neurones voisines, codant pour des emplacements adjacents. Par contre, cela entraînerait également l'inhibition des neurones

éloignés codant pour des positions éloignées dans le champ visuel. Ces interactions joueraient un rôle important dans la détermination de la métrique des saccades, et aussi, d'après certains auteurs dans la détermination de la latence des saccades bien que ce point reste débattu (voir Casteau & Vitu, 2012). Van Opstal et van Gisbergen (1989) ont émis l'hypothèse que la combinaison des interactions latérales excitatrices de courte portée et des interactions inhibitrices de longue portée sous-tendraient le phénomène de « moyennage saccadique » (ou « saccade averaging » en anglais). Ce phénomène, initialement rapporté par Robinson (1972), montre que lorsque deux sites distincts sont stimulés au niveau des couches motrices, intermédiaires et profondes du CS, cela conduit à l'exécution d'une saccade dont l'amplitude et la direction correspondent à la moyenne des vecteurs codés par les populations de neurones stimulés. D'après le modèle de van Opstal et van Gisbergen (1989), cela résulterait du fait que lorsque deux positions sont activées en même temps, cela produirait deux pics d'activités distincts. De par la combinaison d'excitations locales et d'inhibitions distantes, les deux pics s'intégreraient ensuite en un seul pic d'activité intermédiaire. Dans la section I.2.2.2.2., nous discuterons d'un phénomène comportemental similaire : l'effet global.

Par ailleurs, selon certains auteurs, il y aurait aussi, dans la partie rostrale (qui représente la fovéa) des couches profondes, des neurones dits "de fixation" qui déchargent durant les périodes de fixation et sont inactifs durant les saccades (Munoz & Wurtz, 1993a, 1993b). L'hypothèse proposée est que l'activation de ces neurones est nécessaire pour maintenir la fixation visuelle et qu'une baisse de leur activité est une condition préalable à la production d'une saccade. Néanmoins, l'existence de neurones dits de fixation au niveau du colliculus supérieur reste encore discutée, du fait notamment que ces neurones coderaient simplement pour des saccades de très petite amplitude (voir par exemple Basso, Krauzlis, & Wurtz, 2000; Hafed, Goffart, & Krauzlis, 2008, 2009). Il n'en reste pas moins vrai que les neurones situés dans les régions rostrales des couches profondes (et dans une moindre proportion dans les parties caudales) pourraient jouer le rôle d'un système de fixation par leurs projections sur la formation réticulée. Ceux-ci auraient en effet, un effet excitateur sur les neurones omnipauses (Paré & Guitton, 1994; voir aussi Gandhi & Keller, 1997) et un effet inhibiteur sur les neurones pré-moteurs (EBNs et IBNs) du tronc cérébral. Selon plusieurs auteurs, l'alternance entre saccades et fixations serait ainsi le résultat d'une balance d'activation/inactivation entre un système de fixation et un système de mouvement (voir Findlay & Walker, 1999).

Les cartes visuelles et motrices des couches superficielles et profondes se correspondent relativement précisément (pour une revue voir Sparks & Hartwich-Young, 1989). Les neurones des couches superficielles qui répondent à un stimulus visuel en un point

donné de l'espace sont situés exactement au-dessus des neurones moteurs des couches profondes, commandant les mouvements oculaires vers la même position (voir Figure 1.23). De même, les champs récepteurs et moteurs des neurones visuo-moteurs des couches intermédiaires sont aussi alignés, bien que l'alignement ne soit pas parfait et que les champs moteurs tendent à être systématiquement plus grands que les champs récepteurs (Marino, Rodgers, Levy, & Munoz, 2008). Ainsi, lorsque les neurones d'une région précise du CS se trouvent activés par la présentation d'un stimulus visuel dans une zone correspondante de l'espace visuel, cette activation va provoquer une saccade déplaçant l'œil de la distance correspondante. Le rôle principal du colliculus supérieur est donc d'intégrer les informations relatives à la position d'une cible visuelle et de générer une commande motrice permettant d'effectuer une saccade vers cette cible ou de maintenir la fixation sur la cible.



**Figure 1.23.** Schéma illustrant l'intégration sensori-motrice au niveau du colliculus supérieur.

A gauche, la surface du CS est présentée et les points numérotés correspondent à huit électrodes distinctes d'enregistrement et de stimulation. A droite, il s'agit du champ visuel et chaque zone blanche représente la position du champ récepteur de chaque site. Les flèches indiquent l'amplitude et la direction d'une saccade produite suite à la stimulation électrique de ces sites. Chaque stimulation électrique provoque l'exécution d'un mouvement dans la région de l'espace visuel qui correspond au champ récepteur visuel du site stimulé. (D'après Purves et al. 2001).

Néanmoins, malgré cette quasi-parfaite correspondance entre les réponses visuelles et motrices des neurones du CS, l'activité des neurones de la carte visuelle n'est ni nécessaire ni suffisante pour déclencher une saccade. Il a été montré par exemple que l'on est capable de ne pas effectuer de saccade lorsqu'un objet apparaît dans le champ visuel. A l'inverse on peut aussi effectuer une saccade dans l'obscurité en l'absence de stimulation visuelle. Ces observations montrent à nouveau que le CS est une structure intégrative dont l'activité des neurones peut être régulée par d'autres structures corticales et sous-corticales.

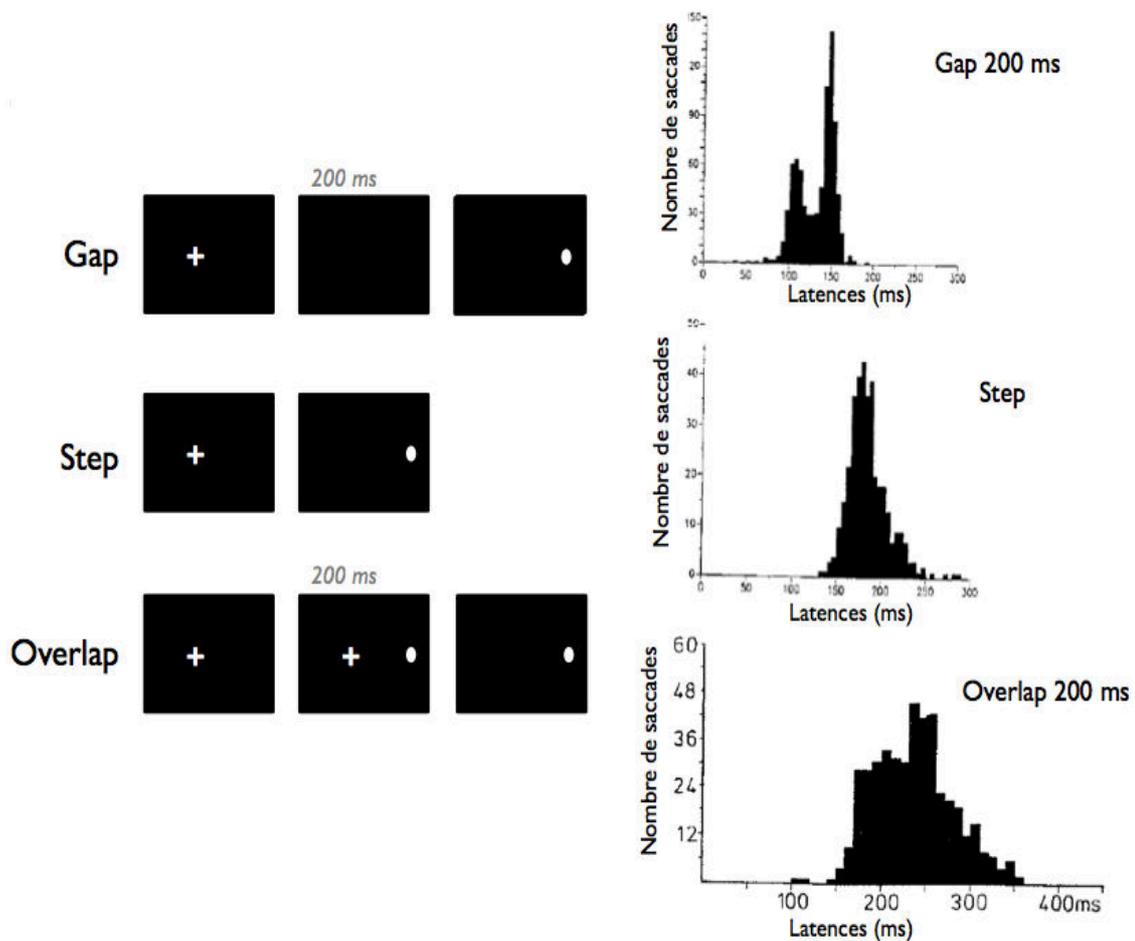
## I.2.2. Phénomènes saccadiques clés et mécanismes sous-jacents

Dans cette section, nous allons présenter plusieurs phénomènes saccadiques très robustes. Pour chacun de ces phénomènes, nous décrirons leurs principes et comment les propriétés du CS permettent d'en rendre compte. Nous évoquerons également les interprétations alternatives. Nous nous focaliserons dans un premier temps sur les phénomènes qui sont connus pour affecter la latence puis sur ceux qui affectent la métrique des saccades.

### I.2.2.1. Les effets observés sur la latence des saccades

#### I.2.2.1.1. L'effet du gap/overlap : Rôle du système de fixation et de mécanismes préparatoires

Saslow (1967) a été le premier à manipuler l'intervalle de temps entre l'extinction d'un point de fixation central et l'apparition d'une cible périphérique pour en mesurer l'effet sur la latence des saccades. Les trois paradigmes résultant de son approche et qui sont toujours d'actualité sont illustrés à la Figure 1.24. Dans le paradigme de « gap », un point de fixation initial est affiché pour une durée variable, puis celui-ci s'éteint pendant un intervalle de temps (le plus souvent 200 ms). A la fin de cette période dite de « gap », la cible apparaît en périphérie. Dans le paradigme d'« overlap », la cible apparaît alors que le point de fixation reste présent à l'écran. Le paradigme de « step » (aussi dit "0-ms gap") est un paradigme intermédiaire mais aussi le plus classique, dans lequel le point de fixation disparaît simultanément au moment où la cible apparaît en périphérie. Les expériences comparant ces trois conditions ont montré que les latences des saccades sont en moyenne plus courtes en « gap », et plus longues en « overlap » que dans la condition classique de « step » (pour une revue voir Fischer & Weber, 1993). De plus, le paradigme de « gap » peut mener à l'émergence d'une proportion importante (20% environ) de saccades de très courtes latences (comprises entre 100 et 120 ms) : il s'agit des saccades « express » (Boch & Fischer, 1986; Boch, Fischer, & Ramsperger, 1984; Fischer & Ramsperger, 1984; Paré & Munoz, 1996). Les distributions de latence observées dans chacun de ces paradigmes par Fisher et Weber (1993) sont présentées à la Figure 1.24. Nous verrons cependant par la suite que les saccades « express » ne sont pas toujours observées dans les paradigmes de « gap » et que leur observation dépend fortement d'autres facteurs, comme le niveau de prédictibilité de la position de la cible ou sa luminance (voir section I.3.2.1.2.).



**Figure 1.24.** Paradigmes du « gap », « step » et de l' « overlap ».

A gauche, la séquence d'un essai typique est présentée pour chacun des paradigmes. Dans chacun des essais, les participants fixent la croix de fixation puis ont pour consigne d'effectuer le plus rapidement possible une saccade en direction de la cible lorsqu'elle apparaît. A droite, un exemple de distributions de latence observées en fonction du paradigme. On observe qu'en condition de « gap », les latences sont courtes (120 ms en moyenne) et la distribution est bimodale : le premier mode correspond aux saccades « express » et le second mode correspond aux saccades régulières. En condition « step », les latences sont globalement plus longues (180 ms en moyenne). En condition d' « overlap » les saccades sont encore plus longues et centrées autour de 250 ms. (*Adapté de Fisher et Weber, 1993*).

Les effets de gap et d'overlap sont typiquement des effets sur la latence des saccades et n'ont que des effets indirects sur la précision des saccades, du fait du compromis entre la latence et la précision des saccades (ou « speed accuracy trade-off »; voir section I.1.2.1.2.). Différentes interprétations ont été proposées pour rendre compte de la réduction des latences dans le paradigme de « gap ». Il a d'abord été envisagé que la disparition du point de fixation pendant la période de « gap » permettrait un désengagement attentionnel qui faciliterait le déclenchement de la saccade (Fischer & Weber, 1993; Tam & Stelmach, 1993). Cependant,

cette interprétation a été fortement remise en question par les travaux de Walker, Kentridge et Findlay (1995) et une interprétation en termes de désengagement de la fixation est aujourd'hui largement préférée (voir aussi Findlay & Walker, 1999). En effet, la disparition du point de fixation pendant le gap resoudrait la compétition entre la tendance à aller vers la cible et la tendance à rester sur le point de fixation (voir aussi Kingstone & Klein, 1993; Pratt, Lajonchere, & Abrams, 2006; Saslow, 1967).

Selon certains auteurs, cette compétition a lieu au sein du CS et est liée à l'activité des neurones dans la partie rostrale qui représente la fovéa (voir par exemple Findlay & Walker, 1999). Ces neurones qui sont considérés par certains auteurs, comme étant des neurones de fixation (Munoz & Wurtz, 1993b ; mais voir Hafed et al., 2009; Krauzlis, Basso, & Wurtz, 1997; voir section I.1.2.2.2.), présentent une diminution de leur activité pendant la période de gap, alors que les neurones codant pour la position de la cible présentent, pendant ce même intervalle de temps, et par conséquent de manière anticipée par rapport à l'apparition de la cible, une augmentation de leur activité (Dorris, Pare, & Munoz, 1997). Etant donné que l'activation anticipée des neurones codant pour la position de la cible est particulièrement marquée lorsque la cible apparaît toujours au même endroit (Dorris & Munoz, 1998), l'effet de gap ne résulterait pas seulement du désengagement précoce de la fixation mais également d'une préparation motrice avancée pendant le gap. Cette préparation relèverait d'une préparation spatiale, suggérant que les positions des cibles potentielles seraient prises en compte pendant le gap et faciliteraient le départ accéléré de la saccade, voire même l'exécution de saccades anticipatrices (Rolfs & Vitu, 2007).

Un autre argument en faveur de l'existence d'une préparation motrice anticipée est le résultat obtenu par Posner et Cohen (1984). En effet, ils ont montré que lorsqu'un indice valide est présenté et que la cible apparaît dans un délai inférieur à 300 ms, alors l'indice a un effet facilitateur : les temps de réaction sont plus courts que dans la condition sans indice. Par contre, si la cible apparaît plus de 300 ms après l'indice, alors l'indice a un effet inhibiteur : les temps de réaction sont plus longs que dans la condition sans indice. Les auteurs argumentent que lorsque la cible apparaît rapidement suite à la présentation de l'indice, celui-ci a pour effet d'orienter préalablement l'attention dans la zone de la cible. Mais lorsqu'un trop long délai s'écoule entre l'indice et l'apparition de la cible, l'attention se déplace et la position de la cible est « inhibée » au moment où elle apparaît. La réorientation de l'attention vers cette zone « inhibée » va entraîner un coût temporel et donc des temps de réaction plus longs ; c'est le phénomène d'« inhibition de retour ». Ainsi, bien que les auteurs proposent une interprétation en termes d'orientation attentionnelle, leur résultat est également compatible avec l'idée d'une préparation spatiale motrice avancée. D'ailleurs, il a été montré par la suite,

que le gap optimal pour obtenir les latences les plus courtes doit être compris entre 200 et 300 ms (Dorris & Munoz, 1995). Au-delà de 300 ms, les latences augmentent à nouveau, exactement comme le prédirait le phénomène d'inhibition de retour. Il est à noter néanmoins qu'il n'est pas impossible qu'une préparation temporelle contribue aussi à expliquer l'effet du gap (Findlay & Walker, 1999; Kingstone & Klein, 1993; Ross & Ross, 1981), et le fait que le gap optimal se situe aux alentours de 200-300 ms. La disparition du point de fixation servirait de signal avertisseur, mettant ainsi le système en état d'alerte et permettant de synchroniser les processus moteurs. Cependant, cela n'a jusqu'alors pas été montré.

Dans la lignée des études suggérant une préparation spatiale avancée, plusieurs résultats obtenus en paradigme de « step » ont montré que les latences sont réduites lorsque la position de la cible est prédictible ou indicée (Findlay, 1981; Walker et al., 1995), bien que cet effet n'ait pas été montré de façon systématique (pour une revue, voir Kowler, 1990). Ainsi, lorsque le participant connaît ou peut prédire la position de la cible, il aurait éventuellement recours à des mécanismes préparatoires qui faciliteraient le déclenchement de la saccade. La question de savoir si ce sont les mêmes mécanismes préparatoires mis en jeu dans les paradigmes de gap ou de step reste non résolue.

Dans le cas du paradigme d'overlap, le fait que la croix reste affichée au moment de l'apparition de la cible indiquerait le maintien de l'activité du système de fixation et inhiberait le déclenchement de la saccade (voir Findlay & Walker, 1999). Ainsi, dans le paradigme de gap, l'activité du système de fixation serait réduite avant même l'apparition de la cible alors que dans le paradigme d'overlap, le système de fixation serait toujours engagé au moment de l'apparition de la cible ; l'augmentation des latences serait donc due au temps nécessaire pour « désengager » le système de fixation (Dorris & Munoz, 1995; Munoz & Wurtz, 1993a, 1993b). Dans la section suivante, nous allons voir que les mécanismes sous-jacents au paradigme d'overlap se rapprochent des mécanismes supposés intervenir dans l'effet d'un distracteur éloigné.

#### **I.2.2.1.2. L'effet du distracteur éloigné : le reflet des interactions latérales vs. de la compétition entre fixation et mouvement**

Lévy-Schoen (1969) a été la première à mesurer l'effet d'un stimulus additionnel sur la latence des saccades. Dans son expérience, deux stimuli cibles étaient présentés simultanément sur l'axe horizontal, soit dans le même héli-champ, soit dans des héli-champs opposés. Ses résultats ont révélé que les latences étaient plus longues lorsque les deux stimuli apparaissaient dans des héli-champs opposés que lorsque les cibles étaient présentées dans le même héli-champ. Cet effet, répliqué de nombreuses fois, est connu aujourd'hui sous

le nom « d'effet du distracteur éloigné » (ou « remote distractor effect » ; Walker, Deubel, Schneider, & Findlay, 1997; pour une revue, voir Casteau & Vitu, 2012). Walker *et al.* (1997) ont testé de façon plus systématique l'effet d'un stimulus additionnel sur la latence des saccades. Ils présentaient une cible seule ou accompagnée d'un distracteur et faisaient varier les positions de la cible et du distracteur ainsi que l'axe sur lequel le distracteur était présenté (la cible apparaissait toujours sur l'axe horizontal). Ils ont observé que lorsque le distracteur était présenté dans le même hémichamp que la cible et dans une région de moins de 20° par rapport à l'axe de la cible, les latences des saccades restaient inchangées mais dès lors que le distracteur apparaissait en dehors de cette région, les latences étaient plus longues que dans la condition cible seule. Par ailleurs, plus le distracteur apparaissait proche de la fovéa (c'est-à-dire plus son excentricité diminuait), plus l'augmentation de la latence était importante. Les auteurs ont alors proposé que la variable critique est le rapport entre l'excentricité du distracteur et l'excentricité de la cible. Plus ce rapport est proche de 0, plus l'effet du distracteur sur la latence est important. A l'inverse lorsque ce rapport s'approche de 1 (c'est-à-dire lorsque le distracteur est aussi excentré que la cible), aucun effet sur la latence n'est observé. Les auteurs ont interprété cet effet en termes de compétition entre un système de fixation, qui empêche le départ d'une saccade et dépend principalement de l'activité en fovéa et un système de mouvement qui lorsqu'il est activé (par des stimulations périphériques principalement) favorise le départ de la saccade (voir aussi Findlay & Walker, 1999).

Cet effet des distracteurs éloignés a été répliqué de nombreuses fois, mais plusieurs de ces études montrent que l'augmentation de la latence n'est pas systématiquement fonction du rapport entre l'excentricité du distracteur et celle de la cible (voir par exemple Born & Kerzel, 2008; Ludwig, Gilchrist, McSorley, & Baddeley, 2005; White, Gegenfurtner, & Kerzel, 2005). D'autres études suggèrent ainsi que ce n'est pas ce rapport qui est important pour déterminer la latence des saccades, mais plutôt la distance qui sépare les stimuli. Par exemple, Godijn et Theeuwes (2002) ont réalisé une série d'études dans lesquelles une cible de couleur pouvait apparaître accompagnée d'un distracteur additionnel présenté avec une séparation angulaire de 30°, 90° ou 150°. Ils ont observé que la latence des saccades était augmentée dans les conditions avec distracteur, et ce d'autant plus si la distance séparant la cible et le distracteur était importante, alors que les excentricités de la cible et du distracteur étaient identiques. Ces résultats semblent aller à l'encontre d'un rôle prépondérant de l'excentricité relative entre cible et distracteur et suggèrent que le facteur critique est plutôt la distance séparant la cible du distracteur. Les auteurs ont proposé l'hypothèse selon laquelle l'effet résulterait des interactions latérales au sein des couches motrices du CS. Lorsqu'un distracteur apparaît à une position éloignée de la cible, le déclenchement de la saccade serait retardé en raison des

inhibitions de longue portée qui réduiraient le pic d'activité de la cible. A l'inverse, lorsque le distracteur est présenté proche de la cible, le déclenchement de la saccade serait favorisé en raison des interactions excitatrices de courte portée (voir section I.2.1.3.). Néanmoins, l'expérience de Godijn et Theeuwes (2002) présente une limitation qui est liée au fait que la cible apparaît dans des directions variables et par conséquent à des positions variables par rapport au distracteur. Ainsi, il est possible que l'augmentation de la latence lorsque la cible est présentée avec un distracteur (par rapport à la condition contrôle sans distracteur) n'est qu'un effet lié à l'incertitude de la position de la cible, et qu'elle résulte par conséquent de processus descendants, et non d'interactions latérales.

D'ailleurs, les résultats obtenus par la suite, par Casteau et Vitu (2012) qui ont pris soin de neutraliser l'incertitude de la position de la cible vont à l'encontre d'une interprétation en termes d'interactions latérales. Ces auteurs ont réalisé une série d'expériences dans lesquelles la cible était toujours plus excentrée que le distracteur. Cela permettait de s'assurer qu'une augmentation de la latence dans une condition avec distracteur (par rapport à la condition contrôle sans distracteur) ne pouvait être l'effet de processus de haut niveau (comme par exemple des processus décisionnels ou des stratégies visuo-motrices). Dans leurs expériences, l'excentricité et la distance entre les stimuli étaient manipulées de façon systématique. Elles ont premièrement mis en évidence que l'augmentation de la latence était fonction du rapport d'excentricité entre le distracteur et la cible (voir aussi Walker et al., 1997), et cela même lorsque le distracteur apparaissait sur le même axe et dans le même hémichamp que la cible. De façon importante, ni la séparation angulaire entre le distracteur et la cible, ni leur séparation en millimètres d'espace colliculaire (prenant en compte la magnification de la région fovéale au niveau du CS, comme décrite dans le modèle de Ottes *et al.* (1986) pour le singe) ne permettait de rendre compte de l'effet. Les latences étaient maximales lorsque le distracteur était présenté au niveau du point de fixation puis diminuaient progressivement à mesure que le distracteur apparaissait en périphérie, et ce, quelle que soit la séparation angulaire entre les stimuli. Ce résultat montre que la latence des saccades initiées vers une cible périphérique, présentée avec un distracteur, dépend principalement de la position rétinienne des stimuli et non de la distance qui les sépare. L'effet du distracteur éloigné ne peut donc être l'effet d'interactions latérales.

D'ailleurs, Casteau et Vitu (2012) ont aussi observé que lorsque le distracteur et la cible était proximaux, la latence reste inchangée par rapport à la condition contrôle sans distracteur. Leur revue de question indique par ailleurs, que la grande majorité des études ayant utilisé ce paradigme, n'est pas parvenue à montrer un raccourcissement de la latence des saccades en présence d'un distracteur proximal. Or, c'est l'une des prédictions majeures de

l'hypothèse selon laquelle les interactions latérales déterminent la latence des saccades ; du fait des excitations de courte portée, un distracteur proximal devrait accélérer le départ de la saccade. Ainsi, le moment où une saccade est produite serait plutôt le résultat d'un contrôle lié à un système de fixation qui serait fortement activé en présence d'un stimulus (distracteur) fovéal, et qui serait en moindre compétition avec le système de mouvement à mesure que la cible serait plus périphérique et le rapport d'excentricité entre le distracteur et la cible diminuerait. Un mécanisme similaire, lié à l'activité du système de fixation pourrait également être responsable de l'effet d'« overlap » comme nous l'avons vu précédemment (voir section I.2.2.1.1.). Dans ce paradigme, le chevauchement de l'affichage de la cible et de la croix de fixation engendre une augmentation significative des latences par rapport aux conditions de « step » (voir section I.2.2.1.1.). Cette augmentation relèverait de l'activité prolongée du système de fixation. Ainsi les paradigmes de « gap » et d'« overlap » impliqueraient des processus inverses. Dans le paradigme de « gap », la disparition de la croix de fixation permettrait de réduire l'activité du système de fixation et de favoriser l'activité du système de mouvement. A l'inverse dans le paradigme d'overlap, c'est l'activité du système de fixation qui serait favorisée alors que l'activité du système de mouvement serait réduite.

Ces expériences ont également permis d'apporter des indications importantes sur la métrique des saccades. La présence d'un distracteur dans l'hémi-champ opposé à la cible ne déviait pas la position d'atterrissage de la saccade. De même, lorsque le distracteur était présenté proche de la fovéa, à 0.5 ou 1°, la déviation induite est très faible, quasiment négligeable et la saccade atterrit relativement précisément sur la cible. Cependant, un distracteur présenté dans le même hémi-champ à une excentricité supérieure à 2° produit une déviation vers le centre de gravité de la configuration visuelle formée par les deux stimuli : il s'agit du phénomène d'effet global.

## **I.2.2.2. Les effets observés sur la métrique des saccades**

### **I.2.2.2.1. Le phénomène de sous-visée systématique : l'effet d'un ajustement stratégique**

Il a été montré que les saccades sont relativement précises, bien que presque constamment hypo-métriques. En effet, la précision des saccades diminue lorsque l'excentricité de la cible augmente et on observe généralement une sous-visée de la cible d'environ 10% de son excentricité (pour une revue, voir Becker, 1989). Le plus souvent, les saccades hypo-métriques sont suivies d'une saccade dite corrective, qui permet d'amener la fovéa sur la cible et ainsi de rectifier l'erreur de visée initiale. L'hypométrie générale de la première saccade a souvent été interprétée en termes de stratégie d'économie oculomotrice. La

première hypothèse de ce type est qu'il serait moins coûteux pour le système d'effectuer une première saccade puis une seconde, corrective, dans la même direction plutôt que de sur-viser la cible et de devoir ensuite programmer une saccade corrective dans une direction opposée (Robinson, 1973). De plus, sous-viser la cible permettrait de garder la cible dans le même héli-champ. Dans la même lignée, Harris, (1995) a proposé qu'une sous-visée minimise le « temps de vol » de la saccade en comparaison avec une sur-visée. D'autres auteurs, cependant, ont envisagé que la précision des saccades lors de la visée d'une cible dépend de la gamme des excentricités possibles de la cible dans un bloc d'essai. Cet effet, intitulé « effet de gamme » (ou « range effect » en anglais) a été mis en évidence par Kapoula (1985; voir aussi Kapoula & Robinson, 1986). Ses travaux suggèrent que dans un même bloc d'essais, les cibles les plus proches ont tendance à être sur-visées et les plus éloignées sous-visées, et ce quelle que soit leur excentricité absolue. Ainsi, les yeux auraient tendance à atterrir au centre de la gamme des excentricités possibles plutôt que directement sur la cible. L'existence de l'effet de gamme est toutefois controversée car plusieurs études utilisant des paradigmes similaires ne rapportent pas d'effet de gamme. Nuthmann, Vitu, Kliegl et Engbert (en préparation) ne sont pas parvenus à reproduire l'effet de gamme. Les yeux atterrirent de façon relativement précise sur la cible, bien qu'avec une légère sous-visée, pour toutes les excentricités inférieures à 15°, et ce quelle que soit la gamme des excentricités dans un bloc d'essais (voir aussi Gillen, Weiler, & Heath, 2013). Au-delà, la sous-visée était plus importante et la saccade principale était généralement suivie d'une saccade corrective. De même, Findlay (1982) a observé que les cibles présentées à de très petites excentricités (1° par exemple) ne sont pas sur-visées contrairement à ce que prédit l'effet de gamme (voir aussi Coëffé & O'rgan, 1987).

Récemment, Vitu et Casteau (2013) ont proposé que l'augmentation de la sous-visée à mesure que l'excentricité de la cible augmente, résultait du fait que l'espace visuel est déformé dans les couches motrices du CS en raison de la magnification fovéale (Ottens, Van Gisbergen, & Eggermont, 1985; Van Opstal & Van Gisbergen, 1989b).

#### **I.2.2.2.2. L'effet global : Evidence pour un « moyennage saccadique » et des stratégies visuo-motrices**

Coren et Hoenig (1972) ont été les premiers à montrer que les saccades oculaires sont moins précises lorsqu'un stimulus cible (un cercle rouge) est présenté avec un ou plusieurs distracteurs (stimuli noirs) que lorsqu'il est présenté de manière isolée. Dans ce cas, les yeux

n'atterrissent pas précisément sur la cible, mais terminent leur course à une position intermédiaire entre les stimuli<sup>8</sup>.

Findlay (1982) a proposé que cette position intermédiaire correspond au centre de gravité de la configuration visuelle périphérique. Dans son expérience, les participants devaient aller fixer successivement deux carrés de tailles variables, présentés en périphérie. La saccade initiale se posait invariablement entre les deux carrés, avec une plus grande déviation vers le stimulus le plus grand. En 1984, Deubel, Wolf et Hauske observaient aussi une déviation avec des stimuli de luminosités différentes : les yeux étaient déviés systématiquement vers une position intermédiaire biaisée vers le stimulus le plus lumineux, confirmant donc la notion de centre de gravité. Ce phénomène d'« effet du centre de gravité », aussi appelé « effet global » a depuis été répliqué de nombreuses fois sous plusieurs variantes du paradigme original (pour des revues, voir Van der Stigchel & Nijboer, 2011; Vitu, 2008). Il est à noter que l'effet global se retrouve également dans d'autres situations, comme dans des tâches d'identification de lettres (Coëffé & O'Regan, 1987; Jacobs, 1987), de lecture de mots isolés (Françoise Vitu, 1991) ou de recherche visuelle parmi des formes simples (Arai, McPeck, & Keller, 2004) ou des objets (Zelinsky, Rao, Hayhoe, & Ballard, 1997).

Coëffé et O'Regan (1987) ont proposé que le processus attentionnel nécessaire à la sélection et l'isolation de la cible nécessite un certain délai. Un argument en faveur de cette hypothèse est le fait que l'effet global n'est pas un phénomène oculomoteur irrépressible. Ainsi, lorsque les latences des saccades augmentent, l'effet global tend à se réduire (pour une revue, voir Vitu, 2008) ; les saccades atterrissent sur la cible lorsque les latences atteignent environ 200-300 ms pour des stimuli simples et visuellement dissimilaires (voir par exemple, McSorley & Findlay, 2003).

Pour Findlay (1982), l'effet global résulte d'une mauvaise résolution du traitement en vision périphérique, liée au fait que les neurones du CS ont une faible résolution spatiale, c'est-à-dire qu'ils ne codent pas une position unique dans l'espace visuel, mais un ensemble de positions. Leurs champs récepteurs sont larges et se chevauchent, et ce d'autant plus qu'ils codent des positions plus périphériques (Goldberg & Wurtz, 1972; McIlwain, 1975). Ainsi, lorsqu'un stimulus est présenté dans le champ visuel, ce n'est pas un seul neurone qui va coder pour sa position mais toute une population de neurones. Chaque point dans l'espace visuel forme une image sur la carte sensorielle et du fait de la magnification fovéale, cette image a la

---

<sup>8</sup> Ce même résultat est observé dans les paradigmes de double-saut où un même stimulus apparaît séquentiellement à deux positions proximales dans le même hémichamp et le délai entre les deux présentations est court (Becker & Jürgens, 1979). Dans ce travail, nous n'exposerons pas les résultats obtenus avec ce paradigme et nous présenterons uniquement ceux observés dans des conditions de présentation simultanée de plusieurs stimuli.

même taille quelle que soit la position de l'espace codé (McIlwain, 1975); la taille de la population de neurones (ou le nombre de neurones) activée suite à l'apparition d'un point visuel est donc relativement invariante à la position. De la même façon, l'amplitude et la direction d'une saccade vers un point donné de l'espace résulte de l'activité d'une population de neurones codant pour différentes amplitudes et directions. Les paramètres spatiaux de la saccade réalisée seraient définis à partir de la moyenne pondérée de l'activité de toute la population de neurones activés. C'est pour cette raison que lors d'une double stimulation visuelle, les yeux se déplacent vers le centre de gravité de la configuration visuelle formée par les stimuli. Van Opstal et Van Gisbergen (1989) ont été les premiers à proposer que cette réponse moyenne ne correspondrait pas à la somme des effets des deux stimulations individuelles mais reflèterait l'existence de mécanismes intra-colliculaires, à savoir les interactions latérales (voir aussi Arai, Keller, & Edelman, 1994; Trappenberg et al., 2001; Wilimzig, Schneider, & Schöner, 2006). Le mécanisme qu'ils ont proposé permet aussi de rendre compte du phénomène de moyennage saccadique observé par Robinson (1972) lors d'une double stimulation électrique des couches profondes du CS (voir section I.2.1.3.). Plus précisément, les interactions excitatrices de courte portée combinées aux inhibitions de longues portées, permettraient, selon ces auteurs, de rendre compte de l'effet global. Ainsi, lorsque deux zones proches de la carte sont activées, cela conduirait dans un premier temps à la création de deux pics d'activité distincts. Au cours du temps, en raison des interactions excitatrices de courte portée, l'activité des neurones se propagerait aux positions voisines et du fait des inhibitions latérales, mènerait à l'apparition d'un unique pic d'activité à une position intermédiaire sur la carte.

Cette interprétation a cependant, dans un premier temps, été débattue. Certains auteurs ont émis l'hypothèse que l'effet global serait le reflet de stratégies d'économie visuo-motrices et non pas une réponse oculomotrice « par défaut » à la présentation simultanée de deux stimuli en périphérie. Les yeux seraient déviés vers une position intermédiaire entre la cible et le distracteur pour faciliter/optimiser le traitement des informations visuelles et la réalisation de la tâche oculomotrice. Cette hypothèse, notamment proposée par He et Kowler (1989; voir aussi McConkie, Kerr, Reddix, & Zola, 1988) s'appuyait sur une expérience dans laquelle la prédictibilité de la position de la cible était manipulée. Dans leur expérience, deux stimuli (une cible et un distracteur) apparaissaient en miroir dans deux hémis-champs opposés (un à gauche et un à droite de l'axe vertical). Lorsque la position de la cible était prédictible (la cible apparaissait toujours dans le même hémis-champ), ils n'observaient pas d'effet global. A l'inverse, lorsque la position de la cible était imprédictible (la cible apparaissait soit dans un hémis-champ, soit dans l'autre au sein d'un bloc d'essais), un effet global était observé et les

yeux atterrissaient au niveau du centre de gravité de la configuration visuelle. Les auteurs ont alors proposé que l'effet global ne serait que le reflet de stratégies visuelles. En effet, choisir de viser une position intermédiaire permettrait de rapprocher les yeux de la cible et du distracteur et correspondrait à la position optimale pour discriminer la cible du distracteur.

Néanmoins, de nombreux arguments vont à l'encontre de cette hypothèse. Le premier est que l'effet global, bien qu'amoiné, reste présent lorsque la position de la cible (présentée simultanément avec un distracteur) est fortement prédictible (Coëffé & O'Regan, 1987; mais voir He & Kowler, 1989). De plus, si cet effet était simplement lié à une « stratégie visuo-motrice » visant à faciliter le traitement des informations, on ne devrait pas observer de déviation vers le stimulus le plus lumineux ou le plus grand (Deubel et al., 1984), mais le contraire, c'est-à-dire une déviation vers le stimulus qui nécessite d'être fixé pour être traité (le plus petit ou le moins lumineux).

Par ailleurs, Robinson (1972) a observé que la stimulation électrique simultanée de deux zones de la carte motrice du colliculus supérieur (CS; voir section I.2.1.3.) entraînait l'exécution d'une saccade vers une position intermédiaire. L'effet global serait donc un effet oculomoteur résultant des propriétés du CS. Ainsi, que l'on stimule simultanément deux sites distincts du CS ou que l'on présente deux stimulations visuelles, on produit toujours une réponse moyennée. Le fait que des résultats similaires aient été rapportés pour des stimulations au niveau des champs oculomoteurs frontaux (Bruce, Goldberg, Bushnell, & Stanton, 1985) n'invalide pas cette interprétation. En effet, dans cette étude, le CS n'était pas désactivé, et comme nous l'avons vu plus haut, toute stimulation de FEF entraîne une activation des neurones du CS à des positions correspondantes (Schlag-Rey et al., 1992; voir section I.1.2.2.3.). Il est à noter néanmoins que la possibilité d'observer un moyennage saccadique par stimulation électrique du CS ou de FEF ne signifie pas pour autant qu'un effet global ne peut aussi être l'effet de stratégies visuo-motrices.

D'ailleurs, il a récemment été proposé que ces deux hypothèses interprétatives de l'effet global, c'est-à-dire « moyennage saccadique par défaut » et « stratégies visuo-motrices » n'étaient pas complètement incompatibles. En effet, Casteau et Vitu (en préparation; voir aussi Casteau, 2012) ont réalisé une expérience visant à tester l'hypothèse de He et Kowler (1989). Dans leur étude, deux stimuli étaient présentés en miroir autour de l'axe vertical ou horizontal et la prédictibilité de la position de la cible était manipulée. Elle pouvait être maximale: la cible était toujours présentée dans le même héli-champ (condition « bloquée ») ou minimale: la cible apparaissait pour la moitié des essais dans un héli-champ et pour l'autre moitié dans l'autre héli-champ (condition « mixée »). Un effet global était observé que les stimuli soient présentés de chaque côté de l'axe vertical ou horizontal, mais surtout lorsque la

prédictibilité de l'hémi-champ de la cible était minimale. Plus précisément, les résultats ont révélé que lorsque la position de la cible était prédictible, un léger effet global était observé; la déviation du regard était faible probablement en raison de la stimulation inter-hémichamp et le fait que les champs récepteurs des neurones codant pour un hémi-champ ne traversent que très légèrement le méridien vertical (ou horizontal). A l'inverse, lorsque la position de la cible n'était pas prédictible, un effet global important était observé. Celui-ci se traduisait par une distribution très étalée des points de fixation, centrée sur le centre de la configuration, mais avec une tendance bi-, voir trimodale, suggérant par conséquent aussi des saccades erronées vers le distracteur. Un tel effet de capture par le distracteur n'avait pas lieu lorsque la cible apparaissait à une position prédictible. Ces résultats montrent qu'un effet global peut être généré par des stratégies visuo-motrices, mais ce uniquement lorsque la position de la cible n'est pas prédictible. En effet, en condition « mixée », l'incertitude est élevée et le participant bouge ses yeux au niveau du centre de gravité car c'est une position optimale pour discriminer la cible du distracteur. Dans de telles conditions, il peut aussi bouger ses yeux aléatoirement vers la cible ou le distracteur. A l'inverse, lorsque la position de la cible est prédictible (condition « bloquée »), un effet global classique est observé, et celui-ci représente le phénomène d'intégration spatiale des informations visuelles (ou moyennage saccadique ; voir section I.2.1.3.). Nous reviendrons sur cette question dans le Chapitre III.

L'effet global est donc un phénomène robuste qui montre que les saccades sont contrôlées par des processus d'intégration spatiale de l'information visuelle, tout au moins lorsque l'on prend soin de maintenir constante la position relative de la cible et du distracteur. Plusieurs études se sont intéressées à l'influence de l'excentricité et de la distance entre les stimuli sur l'amplitude de l'effet global. Vitu, Lancelin, Jean, & Farioli, (2006) ont montré que l'excentricité, c'est-à-dire la position rétinienne des stimuli, joue un rôle important. En effet, ils ont observé qu'un distracteur présenté en fovéa n'affecte pas l'amplitude des saccades et qu'il existe une zone morte pour l'effet global ; cette zone correspondrait à une région d'environ 1° autour de la fovéa (voir aussi Casteau & Vitu, 2012; Vitu, 2008). Par la suite, Casteau et Vitu (en préparation ; voir aussi Casteau, 2012) ont réalisé une série d'expériences chez l'homme dans lesquelles l'excentricité du distracteur et la distance entre cible et distracteur étaient manipulées de façon systématique (voir aussi Ottens et al., 1985; Van der Stigchel, Meeter, & Theeuwes, 2007; Walker et al., 1997). Les stimuli apparaissaient toujours dans l'hémi-champ droit, sur le même axe et la cible était toujours plus excentrée que le distracteur. Leurs résultats ont montré que lorsque la distance entre la cible et le distracteur augmentait, l'amplitude de l'effet global tendait à diminuer. La distance maximale à laquelle l'effet global disparaissait augmentait avec l'excentricité du distracteur. Ainsi, pour une même

distance entre les stimuli (par exemple de  $5^\circ$ ), un effet global était encore présent lorsque le distracteur et la cible étaient présentés respectivement à  $4^\circ$  et  $9^\circ$ , mais il était négligeable lorsqu'ils étaient présentés à  $2^\circ$  et  $7^\circ$ . Néanmoins, lorsque la distance critique, mesurée en degrés d'angle visuel, était convertie en millimètre d'espace colliculaire, en utilisant le modèle du CS chez le singe, développé par Ottes *et al.* (1986), elle ne variait plus selon l'excentricité, suggérant donc que le facteur critique n'est pas la distance en degrés d'angle visuel mais la distance colliculaire. Ainsi, l'effet global tend à disparaître dès lors que la distance entre la cible et le distracteur correspond environ à 0.9 mm d'espace colliculaire. Ce résultat est un argument fort en faveur de l'idée que l'effet global observé chez l'homme reflète le phénomène de moyennage saccadique qui se produit au niveau du CS.

Ainsi, bien que l'effet global puisse, sous certaines conditions, être l'effet de stratégies visuo-motrices, il reflète en premier lieu le moyennage, au niveau du CS, de l'activité de populations de neurones générée par la stimulation visuelle. Etant donné que le CS est une structure hautement intégrative qui reçoit des afférences en provenance de la rétine, du cortex visuel et d'autres régions corticales (voir section I.2.1.2.), et d'autre part que l'effet global se réduit à mesure que le temps de programmation des saccades se prolonge, la question se pose de savoir si les informations rétiniennes et corticales, dont le décours temporel est probablement différent, contribuent également à ce phénomène. Cette question sera abordée à la partie 3, où une revue de question sur le décours temporel des traitements visuels et leurs interactions avec la programmation saccadique sera présentée.

### I.3. Influence des traitements visuels élémentaires sur la programmation des saccades : une distinction entre traitements rétiniens et corticaux ?

Lorsqu'un stimulus visuel est présenté, un premier niveau de traitement est réalisé au niveau de la rétine : il s'agit du traitement du contraste de luminance (voir section I.1.1.3.2.). Puis, cette information est intégrée sur des régions plus étendues du champ visuel donnant lieu dans un premier temps à l'extraction de l'orientation au niveau de l'aire V1 du cortex visuel, et dans un second temps à des traitements plus élaborés comme le traitement des contrastes d'orientation et du contour dans les aires V1 et V2 (voir sections I.1.1.3.3./I.1.1.3.4.).

Comme nous l'avons vu précédemment, une des structures jouant un rôle fondamental dans la programmation des saccades est le colliculus supérieur. Il s'agit d'une structure contenant des neurones avec de larges champs récepteurs, insensibles à la forme, l'orientation ou à la couleur (Hall & Colby, 2014). Le CS est néanmoins une structure hautement intégrative qui reçoit notamment des projections en provenance directe de la rétine mais également en provenance du cortex visuel (Hubel, LeVay, & Wiesel, 1975; Pollack & Hickey, 1979; Tigges & Tigges, 1981; White & Munoz, 2011). Cela suggère que les informations relatives au contraste de luminance, mais aussi celles relatives au traitement de l'orientation, des contrastes d'orientation et des contours peuvent affecter la programmation des saccades. On peut néanmoins se demander avec quel décalage temporel ces informations parviennent au niveau du CS et si cela se reflète sur les propriétés des saccades.

Dans cette troisième partie introductive, nous allons voir que la littérature regorge d'arguments en faveur de deux points de vue théoriques divergents. D'un côté, plusieurs arguments de la neurophysiologie laissent penser que ces traitements visuels élémentaires devraient produire une influence sur la programmation des saccades avec des décalages temporels différents.

Le premier argument est que les informations d'orientation et de contour nécessitent obligatoirement l'emprunt de la voie géniculostriée pour parvenir au CS (rétine – CGL – Cortex – CS), alors que les informations de contraste de luminance peuvent à la fois emprunter la voie géniculostriée et la voie rétino-tectale qui est plus directe (rétine – CS). On peut ainsi soupçonner l'existence d'une distinction entre des traitements rétiniens (de contrastes de luminance) rapides et des traitements corticaux (d'orientation ou de contour) moins rapides. Cependant, une telle hypothèse suppose que la voie rétino-tectale est

empruntée et contribue à la programmation des saccades. Or, nous allons voir que cela est discuté dans la littérature et il est donc également possible que les influences associées au traitement des contrastes de luminance empruntent seulement la voie géniculo-striée puis cortico-tectale.

Le second argument en faveur d'un décalage temporel différent des influences visuelles sur la programmation des saccades est que le traitement de l'orientation au niveau de l'aire V1 est plus précoce que le traitement des contrastes d'orientation effectué aussi en V1. Il est aussi plus précoce que le traitement des contours réalisés dans l'aire V2. Il existerait donc, au sein même du cortex visuel, une influence ordonnée des différents traitements élémentaires. Ainsi, que la voie rétino-tectale soit ou non utilisée, il semble pertinent d'envisager que les informations de contraste de luminance, d'orientation, de contraste d'orientation et de contour ne parviennent pas au CS avec le même décalage temporel. Cela signifie que certaines informations, disponibles plus précocement, pourraient produire une influence plus marquée et plus précoce que d'autres sur le contrôle oculomoteur. Nous verrons que cette hypothèse, inspirée de la hiérarchie des traitements visuels, est envisagée plus ou moins explicitement par une partie des modèles de programmation des saccades. Elle s'oppose néanmoins à celle formulée dans d'autres modèles visant à rendre compte des déplacements de l'attention et du guidage oculaire dans des scènes naturelles. Ces modèles, dits de saillance, reposent en effet sur l'idée qu'un certain nombre de propriétés visuelles (telles que le contraste de luminance, l'orientation, voir même pour certains le contraste d'orientation, et le contraste chromatique) sont pré-attentives et traitées de façon automatique, et par conséquent que la variable critique est la saillance des stimuli. Dans ce cadre, un élément va attirer le regard très rapidement (et donc avec le même décalage temporel) dès lors qu'il est suffisamment saillant, et ce indépendamment de la propriété qui le rend saillant.

Ainsi, on distingue d'un côté des travaux qui envisagent une influence ordonnée des traitements visuels élémentaires sur la programmation des saccades et d'un autre, des travaux qui supposent que ces traitements se réalisent en parallèle et vont parvenir au même moment au niveau du CS.

Dans les prochaines sections, nous allons discuter de cette possible influence ordonnée des traitements visuels sur la programmation des saccades et tenter de déterminer si des arguments en faveur d'une telle hypothèse existent dans la littérature. Nous commencerons par présenter le point de vue théorique des modèles de production de saccades et de saillance. Nous détaillerons ensuite les données de la neurophysiologie et les données comportementales qui supportent ou non l'existence d'une telle distinction entre traitements rétiniens et corticaux et en fonction du niveau plus ou moins élaboré du traitement visuel.

### I.3.1. Propositions théoriques : de l'influence ordonnée des traitements visuels à la saillance

#### I.3.1.1. Les modèles de production de saccades

De nombreux modèles ont été proposés pour rendre compte des propriétés spatiales et temporelles des saccades (pour une revue voir Girard & Berthoz, 2005). Comme nous l'avons déjà évoqué, la plupart des modèles sont des modèles du CS (voir section I.2.). Ils décrivent les mécanismes neuronaux au niveau de cette structure et leurs modulations éventuelles par les différentes afférences qu'elle reçoit. Les modèles tentent ainsi de rendre compte de comment le CS intègre les différentes informations pour conduire à la production d'une saccade et à en déterminer sa métrique. Ils prédisent relativement fidèlement la latence et la métrique des saccades observées classiquement dans des paradigmes simplifiés de visée d'une cible isolée ou accompagnée d'un distracteur. La question que nous posons ici est de savoir si et comment ces modèles considèrent des décours temporels variables pour les différents traitements visuels.

##### I.3.1.1.1. Rappel sur les mécanismes colliculaires impliqués

Deux principaux mécanismes ont été envisagés pour rendre compte du moment où les yeux vont bouger (le « quand »). Le premier, proposé par exemple dans les modèles de Trappenberg *et al.* (2001) et de Meeter, Van der Stigchel et Theeuwes (2010) repose sur les interactions latérales au sein des couches superficielles et intermédiaires du CS (excitatrices de courtes portées ; inhibitrices de longues portées ; voir section I.2.1.3.). Il prédit que lorsque des stimuli sont présentés à des positions voisines, les neurones activés devraient mutuellement renforcer leur activité (interactions excitatrices), ce qui devrait faciliter le déclenchement de la saccade et donc diminuer sa latence par rapport à une condition où une cible est présentée de façon isolée. A l'inverse lorsque des stimuli sont séparés par de grandes distances, le déclenchement de la saccade devrait être ralenti du fait des interactions latérales inhibitrices de longue portée, provoquant ainsi une augmentation des latences. Le second mécanisme, proposé par Findlay et Walker (1999), fait la distinction entre un système de fixation, dépendant principalement de stimulations fovéales et un système de mouvement associé aux stimulations périphériques; c'est la compétition entre ces deux systèmes qui déterminerait le moment où les yeux vont bouger. Une saccade serait déclenchée lorsque l'activité du système de fixation décroît et revient à son niveau de repos.

Les mécanismes envisagés dans la plupart des modèles, pour rendre compte de la position vers laquelle les yeux vont bouger (le « où ») reposent sur la représentation rétinotopique de l'espace au sein du CS, les propriétés des neurones et leurs interactions au

sein de cette carte. Afin d'éviter les confusions, il est important de préciser que dans certains modèles, notamment celui de Findlay et Walker (1999), cette carte est appelée carte de saillance<sup>9</sup> en référence au profil d'activité des neurones au sein de la carte (par exemple, un pic d'activité est plus saillant s'il est plus élevé qu'un autre). Bien que le profil d'activité neuronale puisse être affecté par la saillance intrinsèque des stimuli (leur caractère distinctif par rapport au fond), il n'est pas uniquement fonction de celle-ci, mais peut dépendre d'autres propriétés visuelles des stimuli ainsi que d'influences descendantes. Etant donné que les neurones du CS présentent de larges champs récepteurs qui se chevauchent, le mécanisme par excellence supposé déterminer où les yeux vont bouger est le « moyennage saccadique » (voir section I.2.1.3.). Ainsi, lorsque des régions voisines du champ visuel sont stimulées, les pics individuels d'activité au sein de la carte seraient moyennés en un seul pic, entraînant les yeux à une position intermédiaire entre les stimuli (Lee, Rohrer, & Sparks, 1988; voir aussi Findlay, 1982; Findlay & Walker, 1999). Au contraire, lorsque les stimuli sont distants, les deux pics d'activité entreraient en compétition, et les yeux seraient orientés vers la position de l'espace qui correspond au pic le plus élevé dans la carte. Comme proposé initialement par Van Opstal et Van Gisbergen (1989), ces mécanismes d'intégration et de compétition seraient éventuellement relayés par des interactions latérales au sein du CS (courtes et excitatrices vs. longues et inhibitrices; voir aussi Godijn & Theeuwes, 2002; Trappenberg et al., 2001).

Dans les deux prochaines sections, nous allons discuter des prédictions que l'ensemble de ces modèles permettent de faire quant au rôle des traitements visuels élémentaires sur la programmation des saccades. Nous nous focaliserons sur leur architecture pour déterminer s'ils envisagent différents décours temporels dans l'influence des différents traitements visuels effectués au niveau du cortex visuel et de la rétine.

### I.3.1.1.2. Distinction entre processus exogènes et endogènes

Plusieurs modèles de production de saccades font la distinction entre les facteurs exogènes (directement liés à la stimulation visuelle, sensorielle) et les facteurs endogènes (reflétant le contrôle volontaire interne, attentionnel indépendamment de la stimulation). C'est le cas notamment des modèles de programmation des saccades proposés par Trappenberg *et al.* (2001) et Meeter *et al.* (2010). Ces modèles supposent que les décours temporels des influences exogènes et endogènes diffèrent. Dans le modèle de Trappenberg *et al.* (2001), les signaux exogènes constituant l'information sensorielle atteignent très rapidement le CS car ils ne nécessitent pas de traitement important. Ils suivent donc de très

---

<sup>9</sup> Fecteau et Munoz (2006) et Schall et Cohen (2011) utilisent aussi ce terme, bien que parlant aussi à ce propos de carte de priorité, qui est un terme principalement utilisé dans le domaine de la recherche visuelle et de l'orientation de l'attention.

près l'apparition d'un stimulus visuel et s'apparentent *a priori* aux processus ascendants ("bottom-up" en anglais), bien qu'il ne soit pas clairement précisé si ces traitements correspondent uniquement aux traitements rétiniens ou bien aussi aux traitements effectués dans le cortex visuel. En revanche, les signaux endogènes nécessitent une interprétation plus élaborée par les centres de traitement de plus haut niveau et moduleraient la carte du CS avec un décours temporel plus long que les signaux exogènes. Il est à noter néanmoins que dans des conditions particulières comme celles où un délai est introduit entre la disparition du point de fixation et l'apparition de la cible ("gap"; voir section I.2.2.1.1.), les signaux endogènes pourraient pré-activer la région correspondant à la position de la cible avant même que le signal exogène n'arrive. Dans le modèle de Meeter *et al.* (2010), la distinction entre influences exogènes et endogènes est conservée. Les influences exogènes, liées aux stimulations visuelles ont un décours temporel plus court que les influences endogènes en provenance des aires de plus haut niveau (FEF et cortex préfrontal dorso-latéral). De plus, ils argumentent que bien que l'apparition des premières réponses visuelles puisse survenir avec des décours temporels différents (voir par exemple Schmolesky et al., 1998), les réponses visuelles sont relativement similaires dans de nombreuses régions du lobe occipital (Gawne & Martin, 2002). Ainsi, Meeter *et al.* (2010) proposent que le regroupement de toutes les réponses visuelles évoquées en une seule entrée visuelle (dont la latence est de 70 ms à partir de l'apparition d'un stimulus) est une simplification valide.

C'est ainsi que plusieurs modèles admettent une influence ordonnée des afférences que reçoit le CS. Cependant, il s'agit d'une distinction entre facteurs exogènes et endogènes, mais pas d'une distinction entre les influences visuelles en provenance directe de la rétine et celles provenant du cortex visuel, ni même d'une distinction en fonction du niveau de traitement associé au stimulus visuel. En fait, l'objectif de ces modèles est plutôt de rendre compte de la plupart des phénomènes comportementaux clés (voir section I.2.2.) et ils ne vont donc pas jusqu'à ce niveau de précision.

#### I.3.1.1.3. Vers une distinction en fonction du niveau de traitement visuel

Findlay et Walker (1999) se sont interrogés sur les traitements visuels qui peuvent affecter la production des saccades et avec quelle rapidité. Leur modèle, à la différence des autres modèles cités précédemment, distingue différents niveaux de traitements visuels et leurs décours temporels respectifs. Ils suggèrent alors que seules les informations exogènes de bas niveau peuvent être disponibles suffisamment rapidement au niveau du CS pour influencer dans un premier temps la programmation des saccades. Pour proposer leur hypothèse, ils s'appuient notamment sur une étude de Findlay et Gilchrist (1997) qui a montré, dans une

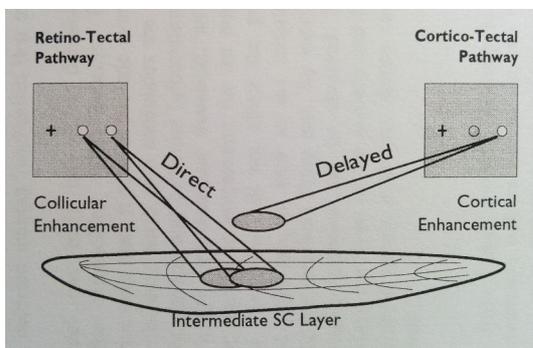
tâche de recherche visuelle, que les informations concernant la forme (carré ou rond) sont disponibles pour influencer les saccades émises avec de longues latences mais pas celles émises avec de courtes latences. Ce résultat montre, selon eux, le rôle critique des vitesses de traitement. La probabilité qu'une information ait une quelconque influence sur la métrique de la saccade dépendrait des contraintes temporelles du système visuel. Cependant, les auteurs expliquent que les vitesses de traitements des informations visuelles ne sont encore pas suffisamment connues pour permettre de répondre à cette question. Ainsi, bien qu'ils n'explicitent pas clairement les circuits et connexions impliqués pour chaque traitement visuel, ils semblent admettre une hiérarchie dans les différents traitements visuels élémentaires.

D'autres modèles, comme ceux proposés par Dominey et Arbib (1992), Gancarz et Grossberg (1999) ou Sheinberg et Zelinsky (1993) modélisent plus directement les différentes afférences reçues par le CS, à savoir celles provenant de la rétine et du cortex. D'après le modèle de Dominey et Arbib (1992), l'information visuelle emprunte les deux voies, rétino-tectale et géniculostriée, et dans le second cas, elle se projette sur le CS soit directement, soit indirectement via FEF. L'emprunt de la voie rétino-tectale conduirait de ce fait, à des latences plus courtes. Cependant, le rôle de cette voie n'est pas clairement détaillé et la seule proposition faite est qu'elle interviendrait dans la production de saccades réflexives en direction de cibles visuelles, mais uniquement lorsque la position à laquelle la cible est présentée n'a pas été fixée précédemment.

Le modèle de Gancarz et Grossberg (1999) a été développé pour rendre compte du phénomène d'adaptation saccadique, qui montre que lorsque la cible visuelle est déplacée d'une amplitude constante pendant la saccade, les participants ajustent, au fil des essais, l'amplitude de leur mouvement de façon à fixer la cible précisément (pour une revue voir Pelisson et al., 2010). Ce modèle suppose l'existence de trois voies principales qui seraient chacune soumise à un apprentissage, notamment pour l'ajustement du gain de la saccade. La première voie dite « réactive » serait impliquée dans la réalisation de saccades réflexives réalisées en direction de flash lumineux. Cette voie serait représentée par les connexions directes entre la rétine et le CS (rétino-tectale). La seconde voie, dite « attentionnelle », serait impliquée dans le contrôle des saccades dans les paradigmes d'adaptation (« step task » ; la cible fait un saut). Cette voie ferait intervenir les projections du cortex visuel et du lobe pariétal vers le CS. Enfin, la troisième voie, dite « de planification » jouerait un rôle dans les tâches de mémoire (saccades mémorisées) et impliquerait le cortex préfrontal et particulièrement FEF. L'emprunt de chacune de ces voies conduirait à l'observation de latences de plus en plus longues. Ainsi, à nouveau, ce modèle prédit que lorsque les informations empruntent la voie rétino-tectale, les

latences sont plus courtes que lorsqu'elles empruntent la voie géniculostriée puis la voie cortico-tectale.

Le modèle de Sheinberg et Zelinsky (1993) visait à rendre compte de la différence entre facteurs exogènes et facteurs endogènes. Ce modèle s'apparente donc au modèle de Trappenberg *et al.* (2001) à la différence que les influences exogènes empruntent la voie rétino-tectale alors que les influences endogènes empruntent la voie cortico-tectale. Ainsi, lorsque par exemple, deux éléments sont présentés, la voie rétino-tectale, qui est la plus directe, va dans un premier temps mener à l'émergence de deux pics d'activité sur la carte du CS. Puis, plus tardivement, les informations en provenance du cortex (voie cortico-tectale) vont intervenir et en renforçant le pic associé à la cible, conduire à sélectionner cette position. Les simulations du modèle sont en accord avec les résultats de Ottes *et al.* (1985) montrant que lorsque deux stimuli sont présentés à des positions voisines, les saccades entraînent le regard au niveau du centre de gravité de la configuration visuelle lorsque leur latence est courte, mais précisément sur la cible lorsque leur latence est longue. Cet effet de balance entre vitesse et précision (« speed accuracy trade-off ») résulte ainsi du fait qu'aux latences courtes seules les informations en provenance de la voie rétino-tectale sont disponibles, et qu'il faut un délai temporel supplémentaire avant que les informations en provenance de la voie cortico-tectale soient intégrées. Le principe de ce modèle est résumé à la Figure 1.25.



**Figure 1.25.** Illustration du modèle de Sheinberg et Zelinsky (1993). Leur modèle prédit clairement que les informations en provenance de la voie rétino-tectale parviennent plus rapidement au niveau du CS que les informations en provenance du cortex. (D'après Sheinberg & Zelinsky, 1993).

Les trois derniers modèles présentés admettent donc clairement que les informations en provenance de la voie rétino-tectale vont parvenir plus rapidement au CS que les informations en provenance de la voie cortico-tectale. Ainsi, si l'on se permet d'extrapoler, cela suggère que les traitements nécessitant l'intervention du cortex visuel (comme par exemple l'orientation et le contour) devraient parvenir au niveau du CS plus tardivement que les traitements rétiniens (contraste de luminance) qui peuvent également emprunter la voie rétino-tectale. Dans une moindre mesure, les modèles proposés par Findlay et Walker (1999) et Sheinberg et Zelinsky (1993), du fait de leur architecture, laissent à penser que plus un traitement visuel est élaboré, plus il devrait contribuer tardivement à la programmation des saccades et par conséquent, plus son influence devrait être réduite.

Comme nous allons le voir, ce point de vue n'est pas partagé par une grande partie de la littérature qui considère que les traitements de contraste de luminance, d'orientation et voir même de contraste d'orientation sont équivalents et effectués en parallèle, probablement parce que supposant que la voie rétino-tectale est peu empruntée, et aussi que la saillance est la dimension visuelle pertinente pour les systèmes attentionnels et oculomoteurs. En ce sens, les modèles de saillance rejoignent des modèles tels que celui proposé par Meeter *et al.* (2010) qui considèrent que tous les traitements visuels (appelés exogènes) ont le même décours temporel.

### I.3.1.2. Les modèles de saillance

La saillance visuelle est un concept très populaire à la base d'un grand nombre de théories de l'attention, qui sont elles-mêmes à l'origine des modèles de saillance. La définition de la saillance prend en fait son origine dans la psychologie de la forme (ou "Gestalt" en allemand; von Ehrenfels, 1890) dont le postulat principal est que la perception n'est pas analytique, mais au contraire un tout. La théorie gestaltiste repose ainsi sur l'idée que le tout est différent de la somme des parties ; c'est donc la forme globale qui prévaut et définit ce que l'on perçoit et non les détails de la forme. Un objet est donc perçu avant les traits visuels qui le composent et sa perception émerge à partir de simples lois comme la similarité, la proximité et la bonne continuité (Wertheimer, 1958). Ces lois structurent notre environnement et mènent à regrouper les éléments, voire même les objets qui sont similaires, qui sont proches ou qui forment des lignes. Ainsi, dès lors qu'un stimulus s'isole facilement d'un (ou forme un) groupement perceptif, il va apparaître comme saillant.

La saillance a un caractère hautement contextuel : un attribut ne peut être saillant en soi, indépendamment de son contexte visuel. Ainsi, un item ne peut devenir saillant que par le contraste qu'il présente vis-à-vis de son entourage. Cet aspect contextuel de la saillance a conduit certains auteurs à proposer que celle-ci se représente comme une combinaison de différences (Theeuwes, 1993) ou de contrastes (Nothdurft, 1993, 2000) de traits. Ainsi, un petit item parmi des grands peut être aussi saillant qu'un grand item parmi des petits (Nothdurft, 2006). Compte tenu d'un ensemble d'objets, un élément de cet ensemble est saillant s'il se distingue par une propriété que les autres éléments n'ont pas : on parle alors de « singleton ». La saillance ne découle donc pas d'une propriété particulière, mais du fait d'être un singleton pour une propriété donnée. Il y a de nombreuses propriétés qui peuvent rendre un objet saillant : sa luminance, son orientation, sa couleur, sa forme, sa taille, sa vitesse de déplacement ou sa simple apparition (Wolfe, 1998).

### I.3.1.2.1. Les fondements théoriques : La psychologie de l'attention

Un grand nombre d'études a montré que dès qu'un stimulus diffère de façon importante des autres éléments de la scène, et donc est hautement saillant, il va « sauter aux yeux » ; on parle alors de « pop out ». Ce phénomène sous-tend également le phénomène de capture attentionnelle (orientation automatique de l'attention). L'étude de la capture attentionnelle se réalise principalement à l'aide du paradigme de recherche visuelle et implique le plus souvent une tâche de détection d'une cible présentée parmi un nombre variable de distracteurs. La saillance d'un des items (cible ou distracteur) est augmentée, soit en réduisant la similarité entre une des propriétés de la cible et des distracteurs, soit en augmentant l'homogénéité entre les distracteurs. Deux types d'effet peuvent témoigner de la capture. En premier lieu, les performances (en termes de temps de réaction et de précision de la réponse) sont considérablement améliorées lorsque la cible est saillante et « saute aux yeux ». Deuxièmement, l'effet du nombre d'items peut être examiné ; il correspond à la relation entre le temps de réaction et le nombre de distracteurs. Cette relation est communément appelée pente de recherche visuelle. Lorsque la saillance de la cible augmente, cela induit une diminution de cette pente, qui peut aller jusqu'à devenir nulle lorsque la cible attire de façon systématique l'attention : les temps de réaction deviennent alors indépendants du nombre de distracteurs. A l'inverse, lorsque la cible ne « saute pas aux yeux », comme c'est le cas lorsque la détection de la cible nécessite la prise en compte d'une conjonction de traits relevant de dimensions différentes (par exemple, détecter une barre horizontale verte parmi des barres horizontales rouges et des barres verticales vertes), la recherche devient de plus en plus difficile et les temps de réaction vont augmenter à mesure que le nombre de distracteurs augmente.

Ces deux résultats majeurs sont à l'origine de bon nombre de théories de l'attention, notamment la théorie d'intégration des traits (« Feature Integration theory ») développée par Treisman et Gelade (1980). Ainsi, lorsque la cible « ressort » perceptivement du reste de la scène, elle va induire une recherche parallèle (Treisman & Gelade, 1980) ou efficace (Wolfe & Horowitz, 2004; Yantis & Egeth, 1999), faisant intervenir un traitement pré-attentif, rapide et complètement automatique. A l'inverse, lorsque la cible ne « ressort » pas perceptivement, elle va induire une recherche sérielle, faisant intervenir un traitement attentif, relativement long et sous le contrôle volontaire. Un des points importants mis en avant par la théorie d'intégration des traits est que l'étape pré-attentive est purement déterminée par la saillance. De plus, la saillance est indépendante de la propriété qui distingue la cible des distracteurs (« saliency is not feature specific »). Ainsi dès lors que la cible « saute aux yeux », elle sera rapidement détectée, et cela indépendamment de la propriété qui la rend saillante.

Les résultats et le point de vue théorique de Treisman ont joué un rôle particulièrement influent dans le domaine de l'attention et de la recherche visuelle et ont également formé la base de nombreux modèles computationnels qui décrivent comment l'attention se déploie dans une scène visuelle. Un point qu'il apparaît important de préciser est que la théorie de Treisman est une théorie de l'attention dite « covert »<sup>10</sup> ; elle ne rend donc pas compte des déplacements des yeux. Or, de nombreux travaux indiquent que les déplacements de l'attention sont couplés à des déplacements du regard (e.g., Deubel & Schneider, 1996; Kowler, Anderson, Doshier, & Blaser, 1995), suggérant par conséquent que l'attention ne peut opérer indépendamment des mouvements oculaires (Findlay, 2004). De plus, comme il a été montré par la suite, cette théorie soulève plusieurs autres problèmes. En particulier, il est rapidement devenu évident que les différentes tâches de recherche visuelle génèrent des profils de recherches très variés, n'impliquant pas nécessairement une discontinuité entre un processus parallèle et un processus sériel (Wolfe, 1998; voir aussi Findlay, 2004). Néanmoins, certaines des hypothèses que Treisman a formulées sont toujours d'actualité dans les domaines de l'attention et de la recherche visuelle. Ainsi, son postulat de base, qui propose que la saillance joue un rôle prédominant dans le déplacement de l'attention et que la saillance est non spécifique (« non feature specific ») forment la base des modèles dits de saillance, comme développé ci-dessous.

Un autre point de vue, non moins influent, mais développé à notre connaissance dans un seul des modèles de saillance (Parkhurst & Niebur, 2004), est celui proposé en psychophysique par Julesz. A partir de la création de scènes visuelles (ou textures) artificielles, il a proposé que la formation de groupements perceptifs (ségrégation de textures) repose sur les propriétés statistiques du pattern vu. Ainsi, deux régions différant par leur distribution de luminance sont discriminées seulement si leur luminance moyenne diffère : par exemple une région composée de carrés noirs et gris foncés sera discriminée d'une région composée de carrés blancs et gris clairs, mais une région composée de carrés noirs et gris clairs ne sera pas discriminée d'une région composée de carrés blancs et gris foncés.

Le système visuel traiterait (au moins dans un premier temps) ces statistiques dites de premier ordre en effectuant des opérations de « moyennage » (c'est-à-dire sans traiter les détails de la scène visuelle). Le système visuel serait aussi à même de traiter des statistiques de second ordre, à savoir discriminer des textures ne différant pas par leur luminance moyenne, mais comportant une granularité ou des orientations différentes (pour une présentation plus

---

<sup>10</sup> L'attention dite « covert » en anglais se définit comme l'habileté à porter attention à un autre endroit du champ visuel que celui du point de regard. On l'oppose à l'attention manifeste (dite « overt » en anglais) qui implique le déplacement du regard (voir Findlay, 2004).

détaillée de la distinction entre premier et second ordre, voir section I.1.1.3.1.). Dans sa théorie initiale, Julesz (1965; 1975) a proposé la distinction entre (i) un système pré-attentif qui traiterait les informations visuelles en parallèle et segmenterait les textures de façon automatique, que celles-ci diffèrent en termes de statistiques de premier ou de second ordre (voir aussi Parkhurst & Niebur, 2004), et (ii) un système attentif, sériel, qui permettrait d'identifier les traits ou "textons" qui composent la texture. Il a par la suite revu sa position, en proposant que seules les statistiques de premier ordre sont traitées de manière pré-attentive (Julesz, 1981). Comme nous le verrons, sa dernière proposition qui suggère que le traitement des statistiques de second ordre n'est pas automatique et prend donc plus de temps, semble plus en accord avec les données de la neurophysiologie et par conséquent avec l'hypothèse d'une hiérarchie temporelle des traitements visuels (voir section I.3.2.).

### I.3.1.2.2. Les principes généraux

Les modèles de saillance visent à rendre compte des déplacements manifestes (« overt » en anglais) de l'attention, soit du guidage oculaire dans des scènes naturelles à partir de processus exogènes et ainsi uniquement sur la base des propriétés visuelles de la stimulation. Ces modèles computationnels construisent une représentation de la scène visuelle dans une carte dite de saillance, qui reproduit les statistiques de la scène en termes de discontinuités. L'hypothèse sous-jacente est que ce sont ces discontinuités qui guident l'attention et donc le regard dans la scène visuelle (e.g., Itti & Koch, 2001; Itti, Koch, & Niebur, 1998; Koch & Ullman, 1985).

Dans le modèle de Itti et Koch (2000; voir aussi Itti et al., 1998; Parkhurst, Law, & Niebur, 2002), les différentes caractéristiques visuelles issues de l'image source sont extraites en parallèle et représentées dans des cartes topographiques appelées cartes de traits (« feature maps »). Ces cartes décomposent la scène visuelle en attributs élémentaires et extraient, à partir d'un mécanisme d'inhibition latérale (chapeau mexicain), différents niveaux de contrastes de luminance et de couleur, et différentes orientations, pour une gamme d'échelles. Ces cartes sont ensuite sommées en une carte de saillance unique (« saliency map ») qui correspond à une représentation de l'environnement accentuant les régions saillantes. Lorsque la scène visuelle contient plusieurs régions saillantes, c'est la zone possédant la plus importante saillance qui est sélectionnée en premier. Une fois que le focus attentionnel s'est déplacé, la région correspondante dans la carte est supprimée via un mécanisme d'« inhibition de retour » (Klein, 1988; Klein, 2000; Posner & Cohen, 1984; Posner, Rafal, Choate, & Vaughan, 1985; voir section I.2.2.1.1.), ce qui permet au deuxième point le plus saillant d'être sélectionné. Le système visuel traite ainsi une scène visuelle de manière séquentielle en inspectant de manière sélective l'information présente dans les régions les plus saillantes.

Ces modèles implémentés présentent de relativement bonnes performances, notamment dans leur capacité à rendre compte de l'emplacement des premières fixations dans une scène (voir par exemple Parkhurst et al., 2002). Cependant, plusieurs auteurs ont montré que ces modèles ne permettent pas de prédire toutes les fixations et que les yeux ne bougent pas toujours vers les régions saillantes. En effet, ces modèles négligent souvent les influences descendantes liées aux intentions de l'observateur par exemple (Henderson, 2003; Henderson, Brockmole, Castelhana, & Mack, 2007; Tatler, 2007 pour une revue voir Tatler, Hayhoe, Land, & Ballard, 2011). Enfin, la plupart des modèles de saillance présentent deux limitations majeures par rapport à notre propos. La première est que ces modèles reposent pour la plupart uniquement sur des statistiques de premier ordre (voir section I.1.1.3.1.), à savoir le contraste de luminance, le contraste chromatique et l'orientation. Or, les scènes visuelles naturelles contiennent beaucoup de variations de texture reposant sur des statistiques de second ordre, qui sont une source d'information importante pour le système visuel (voir Baker & Mareschal, 2001; Schofield, 2000). A notre connaissance, seul le modèle développé par Parkhurst et Niebur (2004) intègre à la fois des statistiques de premier et de second ordre. La seconde limitation est que les différentes cartes qui mènent à la construction de la carte de saillance sont construites en parallèle, ce quelle que soit la dimension traitée. Cela suggère donc que les traitements relatifs aux contrastes de luminance et de couleur et à l'orientation (ou le contraste d'orientation menant à une différence de texture dans le cas du modèle de Parkhurst et Niebur (2004) sont réalisés en même temps. En fait, aucun modèle ne propose par exemple que la carte codant le contraste de luminance est extraite plus rapidement que la carte d'orientation (ou la carte de texture par contrastes d'orientation dans le modèle de Parkhurst & Niebur (2004). Ces modèles ne tiennent donc pas compte du fait que l'information visuelle peut parvenir au centre de production des saccades, le CS, non seulement indirectement par le cortex visuel (via la voie géniculostriée), mais aussi directement à partir de la rétine (via la voie rétino-tectale). De même, le modèle de Parkhurst et Niebur (2004) néglige les étapes de traitement supplémentaires dans le cortex visuel, qui sont associées aux statistiques de second ordre (voir section I.1.1.3.1.).

Ainsi, contrairement à certains modèles de production des saccades qui prennent en compte l'architecture du système visuel, mais de la même manière que les modèles de programmation des saccades qui ne distinguent pas entre les différents signaux exogènes, les modèles de saillance ne considèrent pas du tout une possible hiérarchie temporelle dans l'influence des différents traitements visuels élémentaires.

Il apparaît important de rappeler ici que les modèles de saillance, sont des modèles qui prédisent uniquement « où » les yeux vont bouger (et donc où le focus attentionnel va se

déplacer) mais pas nécessairement « quand » les yeux vont bouger. Cela pourrait expliquer qu'ils n'intègrent pas comment les différentes propriétés sont traitées au cours du temps par le système visuel et comment ces informations sont ensuite transmises au système oculomoteur.

### **I.3.2. Les données de la neurophysiologie : Evidences pour une influence ordonnée des traitements visuels**

Comme nous l'avons vu, seuls certains modèles, parmi les modèles de production des saccades considèrent une possible influence ordonnée des traitements visuels sur la programmation des saccades. De plus, les modèles de saillance considèrent que la seule variable pertinente est la saillance des stimuli quels que soient les traits visuels qui la définissent. Dans cette section, nous allons tenter de distinguer ces points de vue théoriques en examinant tout d'abord le rôle de la voie rétino-tectale qui pourrait sous-tendre une influence plus précoce des contrastes locaux de luminance en comparaison avec des traitements visuels plus élaborés, ne serait-ce que celui de l'orientation. Etant donné que cette voie ne représente que 10% des afférences de la rétine (contre 90% pour la voie géniculostriée), nous explorerons s'il est raisonnable de considérer que certaines informations transitent par cette voie pour guider le regard. Par ailleurs, nous donnerons des estimations à partir des données de la neurophysiologie, des décours temporels des afférences reçues par le CS via la rétine et le cortex visuel, pour les différents traitements visuels auxquels nous nous sommes intéressés (contraste de luminance, contraste d'orientation et contour) afin de déterminer dans quelle mesure il est raisonnable de supposer que certains traitements visuels ont des influences retardées, voir moindres sur la programmation des saccades.

#### **I.3.2.1. Rôle et utilisation de la voie rétino-tectale**

Le nombre de fibres rétino-tectales est connu pour diminuer de façon systématique au profit du nombre de fibres géniculostriées avec l'évolution phylogénétique de l'espèce. Cette voie occupe donc une place de moins en moins importante à mesure que l'on s'élève dans l'échelle animale. Ainsi, le rapport entre fibres rétino-tectales et géniculostriées va de 3 pour 1 chez le hamster, 2 pour 1 chez le rat et 1 pour 8 chez le singe rhésus (Schiller, 1977). Chez les vertébrés inférieurs (des poissons jusqu'aux oiseaux), le tectum (ou colliculus supérieur) est le centre optique le plus important et les projections rétino-tectales correspondent à la voie rétino-fuge principale. Cela signifie que chez ces espèces, le CS est le premier centre d'analyse visuelle et ce n'est donc que chez les mammifères supérieurs, les primates, que ce rôle est transféré aux aires extra-striées du cortex visuel.

### I.3.2.1.1. Voie rétino-tectale et vision aveugle

Bien que le pourcentage des axones rétino-fuges se projetant sur le CS (10%) puisse apparaître faible, cette voie reste très importante. En effet, elle contient chez le primate, environ 150000 axones, ce qui correspond à peu près au nombre total de cellules ganglionnaires rétiniennes chez le chat ou à cinq fois le nombre de fibres contenues dans le nerf auditif. Il n'est donc pas surprenant, que lorsqu'un patient présente une lésion de l'aire V1, et donc une perte de fonctionnalité de la voie géniculostriée, il reste capable de réaliser certaines tâches de discrimination visuelle. En effet, alors que ces patients rapportent qu'ils sont « aveugles » dans les régions correspondant au champ visuel lésé, ils parviennent à réaliser un certain nombre de tâches qui impliquent la discrimination d'un stimulus visuel dans la région du champ visuel dite « aveugle ». Parmi les capacités qui restent préservées, on peut mentionner par exemple, les capacités à (1) détecter la présentation d'un stimulus dans une procédure de choix forcé impliquant une ou plusieurs alternatives (Azzopardi & Cowey, 1998; Fendrich, Wessinger, & Gazzaniga, 1992; Kenridge, Heywood, & Weiskrantz, 1997; Pöppel, Held, & Frost, 1973; Wessinger, Fendrich, & Gazzaniga, 1997), (2) localiser des stimuli avec les mouvements oculaires (Barbur, Forsyth, & Findlay, 1988; Blythe, Kennard, & Ruddock, 1987; Weiskrantz, 1986; Weiskrantz, Warrington, Sanders, & Marshall, 1974; Zihl & Von Cramon, 1980) ou avec une réponse de pointage (Blythe et al., 1987; Bridgeman & Staggs, 1982; Corbetta, Marzi, Tassinari, & Aglioti, 1990; Weiskrantz, 1986), (3) détecter des stimuli flashés ou en mouvements (Barbur, Ruddock, & Waterfield, 1980; Blythe, Bromley, Kennard, & Ruddock, 1986), et (4) extraire une information sémantique (Marcel, 1983, 1998) ou affective d'un stimulus présenté dans le champ « aveugle » (Morris, Öhman, & Dolan, 1999). Pourtant, les patients persistent à dire qu'ils sont « aveugles » dans la région du champ visuel testé et expliquent qu'ils parviennent à réaliser la tâche qu'en « devinant ». Cette capacité à discriminer en l'absence reconnue de conscience porte le nom de vision aveugle (ou « blindsight » en Anglais ; Weiskrantz et al., 1974).

Le fait que certaines capacités persistent suite à une lésion de l'aire V1 laisse fortement supposer que ces fonctions résiduelles sont prises en charge par des voies secondaires. Plusieurs systèmes secondaires ont été envisagés (pour des revues, voir Fendrich, Wessinger, & Gazzaniga, 2001; Weiskrantz, 1986, 1996). On peut principalement citer la voie rétino-tectale, qui permettrait, malgré l'absence de fonctionnalité de l'aire V1 de transmettre les informations visuelles jusqu'aux aires associatives, via le relai vers le thalamus puis vers le cortex (Rodman, Gross, & Albright, 1989). Ainsi de nombreux auteurs supposent qu'une partie de ces fonctions résiduelles (voir même peut-être toutes) serait réalisée par la voie rétino-tectale (Mohler & Wurtz, 1977; Yoshida, Takaura, Kato, Ikeda, & Isa, 2008). Ce point

de vue est d'ailleurs corroboré par plusieurs études réalisées chez l'humain, qui suggèrent que les performances oculomotrices résiduelles sont très probablement régies par la voie rétino-tectale (Morris, DeGelder, Weiskrantz, & Dolan, 2001; Rafal, Smith, Krantz, Cohen, & Brennan, 1990 ; mais voir Walker, Mannan, Maurer, Pambakian, & Kennard, 2000).

Il est tout de même important de noter que d'autres auteurs supposent que toutes ces capacités préservées ne sont pas nécessairement liées à cette voie. Il a notamment été montré que les neurones intra-laminaires des CGL peuvent survivre à l'ablation de l'aire V1 pour se projeter vers les aires V2, V4, V5 et la région inféro-temporale du cortex (Benevento & Yoshida, 1981; Fries, 1981; Webster, Bachevalier, & Ungerleider, 1993). D'autres proposent qu'il existerait chez les patients atteints de cécité corticale, des petites zones dans l'aire V1 qui restent intactes : il s'agit d'îlots de vision (« islands of vision » en anglais ; (Fendrich et al., 1992, 2001). Ainsi, les fonctions préservées pourraient être attribuées au fait que certaines zones du cortex strié et donc certaines projections géniculostriées restent fonctionnelles. Cependant ces différentes explications alternatives permettraient surtout de rendre compte de la préservation des fonctions de plus « haut niveau » (reconnaitre un objet ou extraire une information sémantique) mais sans doute pas des fonctions plus élémentaires, comme produire une saccade en direction d'une cible.

Des arguments qui supportent cette hypothèse ont été proposés par Mohler et Wurtz (1977) et Yoshida *et al.* (2008). Dans deux expériences, les auteurs ont montré chez le singe, qu'à la suite d'une lésion du cortex strié, les sujets pouvaient continuer à effectuer des saccades vers des cibles visuelles présentées dans l'hémi-champ lésé. Cela nécessitait un entraînement approprié et l'ablation de l'aire V1 impliquait certains changements quantitatifs et qualitatifs des performances. Comme décrit plus en détail par Yoshida *et al.* (2008), les distributions des positions d'atterrissage des saccades étaient plus dispersées, les erreurs de direction étaient plus nombreuses, l'imprécision des saccades était plus grande et leur latence était plus courte et moins variable que la latence des saccades dirigées vers l'hémi-champ non lésé. De plus, comme indiqué par Mohler et Wurtz (1977), une lésion des couches superficielles du CS (sans lésion du cortex strié) entraînait à l'inverse une augmentation de la latence des saccades et de la proportion des saccades correctives. Un dernier point qu'il apparaît important de noter est que suite à l'ablation de l'aire V1, le niveau de contraste de luminance de la cible devait être plus élevé dans l'hémi-champ lésé pour que la saccade amène les yeux précisément à la position cible. Ce résultat, observé dans les deux études (Mohler & Wurtz, 1977; Yoshida et al., 2008), suggère que V1 et la rétine sont des afférences complémentaires (plutôt qu'égales et redondantes) pour le CS. Selon les auteurs, tandis que la voie rétino-tectale servirait à orienter le regard de façon réflexive et grossière, les afférences

directes ou indirectes de V1 sur le CS permettraient une localisation plus fine et un contrôle plus délibéré des saccades. On pourrait aussi proposer qu'une saccade est déclenchée dès lors qu'un certain niveau d'activité dans le CS est atteint et que ce niveau d'activité dépendrait à la fois des signaux en provenance de la rétine et de V1. En l'absence de fonctionnalité de V1, les signaux rétiniens reçus directement par le CS pourraient suffire pour déclencher une saccade mais ils nécessiteraient d'être plus importants pour compenser l'absence de signaux en provenance de V1. C'est pourquoi le stimulus visuel devrait être plus lumineux. Ces résultats sont ainsi tout autant d'arguments mettant en évidence que la voie rétino-tectale joue un rôle important dans la production de saccades vers des stimuli lumineux.

#### I.3.2.1.2. Voie rétino-tectale et saccades express ?

Comme nous venons de le voir, tandis qu'une ablation des couches superficielles du CS entraîne une augmentation de la latence des saccades, une ablation du cortex strié a l'effet opposé (Mohler & Wurtz, 1977). Ce résultat amène une autre question posée dans la littérature, à savoir si la voie rétino-tectale ne serait pas impliquée dans la production des saccades « express » (voir section I.1.2.1.3.). Dans un premier temps, plusieurs études ont mis en évidence le rôle du CS dans l'observation de ces saccades aux latences très courtes. En effet, une lésion du CS abolit complètement l'observation de saccades express alors que par ailleurs, une lésion des champs oculomoteurs frontaux par exemple, n'a pas d'incidence sur leur observation (Sandell, Schiller, & Maunsell, 1984; Schiller & Chou, 1998; Schiller, Sandell, & Maunsell, 1987; Sommer, Schiller, & McPeck, 1993). Le fait que les saccades express ne soient plus observées après une lésion du CS n'indique cependant pas quelle voie visuelle ascendante est impliquée dans leur observation. En effet, même s'il est possible que ces latences très courtes soient liées à l'emprunt de la voie rétino-tectale, qui implique un plus petit nombre de synapses que la voie géniculo-striée (Dominey & Arbib, 1992), cette hypothèse n'a jamais été réellement validée. En effet, il a été montré que les saccades express sont également absentes à la suite d'une lésion de l'aire V1 (Boch et al., 1984). Cela suggère donc que le CS, mais également l'aire V1 sont indispensables pour observer des saccades aux latences très courtes. Ainsi, plusieurs auteurs ont proposé que les saccades express impliqueraient la voie géniculo-striée combinée aux projections du cortex visuel vers le CS (Edelman & Keller, 1996; Burkhart Fischer & Weber, 1993; McDowell et al., 2008; Sparks, Rohrer, & Zhang, 2000).

D'autres auteurs, comme Deubel et Franck (1991) ont pour leur part supposé que les saccades express pourraient impliquer le système magno-cellulaire. Ils ont proposé leur hypothèse à la suite d'une expérience dans laquelle ils ont observé que les saccades vers des stimuli texturés qui se définissaient par un contraste d'orientation par rapport au fond avaient

une latence plus longue que les saccades vers des stimuli similaires présentés sur un fond uniforme (et par conséquent définis par leur contraste de luminance). Etant donné que le traitement de stimuli définis par un contraste d'orientation implique vraisemblablement le système parvo-cellulaire et nécessairement le cortex visuel, cela devrait entraîner des délais de réponse plus longs que les stimuli définis par un contraste de luminance qui sont traités par le système magno-cellulaire et peuvent emprunter non seulement cette voie, mais aussi la voie rétino-tectale. Néanmoins, cette hypothèse a été rejetée par la suite par Nothdurft et Parlitz (1993), qui ont tenté de déterminer si des saccades express pouvaient être observées pour des stimuli définis par une texture en mouvement. Le mouvement étant traité par les neurones de la voie magnocellulaire (Cavanagh, Boeglin, & Favreau, 1985; Livingstone & Hubel, 1988 mais voir Schiller, 1991), si l'hypothèse de Deubel et Franck (1991) était correcte, alors des saccades express devraient être observées pour ces stimuli. Or, Nothdurft et Parlitz (1993) ne sont pas parvenus à en observer. Selon eux, la probabilité d'observer des saccades express seraient purement déterminée par la saillance des stimuli. Nous reviendrons sur la relation entre la latence des saccades et la saillance visuelle plus bas (voir section I.3.3.1.).

Les mécanismes neuronaux impliqués dans l'observation de saccades express font ainsi encore aujourd'hui l'objet de nombreux débats. Néanmoins, l'existence de telles saccades ne semble pas permettre d'argumenter en faveur de l'emprunt de la voie rétino-tectale. En même temps, le fait que la voie rétino-tectale ne permette pas de rendre compte de leur observation ne signifie pas pour autant qu'elle n'est pas empruntée. En effet, les saccades express correspondent à une population particulière de saccades qui semblent nécessairement devoir impliquer le cortex visuel. La raison est qu'elles surviennent majoritairement lorsque la position de la cible est très prédictible (Rolfs & Vitu, 2007; Vitu, 1993) et qu'elles correspondent pour la plupart à des saccades anticipatrices qui entraînent les yeux avec la même probabilité du côté où la cible est présentée ou dans la direction opposée (voir par exemple Nothdurft & Parlitz, 1993). Ainsi, on peut envisager que l'observation de saccades express nécessite au minimum une pré-activation de la zone où la cible a le plus de chance d'apparaître. Or cette pré-activation ne peut *a priori* résulter que de projections corticales. Elle ne suffit néanmoins pas pour déclencher le départ de la saccade, mais l'activité neuronale deviendrait suffisante quand le stimulus est très lumineux et son signal est transmis rapidement au CS, rendant ainsi effective la préparation anticipée (voir aussi Bell, Meredith, Van opstal & Munoz, 2006).

### I.3.2.1.3. Conclusion sur la voie rétino-tectale

Pour conclure sur le rôle de la voie rétino-tectale, il apparaît évident que le fait qu'elle ne représente pas la majorité des projections rétino-fuges n'implique pas pour autant qu'elle n'a pas d'utilité fonctionnelle. Il est certain que les études qui mettent en évidence son implication sont pour la plupart des études réalisées sur des patients ayant perdu la vision dans une partie de leur champ visuel. On ne peut donc pas complètement exclure l'hypothèse que les résultats observés puissent être dus aux contraintes anatomiques imposées par la lésion inhérente à la pathologie. Ils seraient alors le reflet d'une plasticité et donc d'une adaptation du système. Ainsi, la voie rétino-tectale ne serait pas naturellement empruntée, mais permettrait principalement de pallier une lésion potentielle. Cette hypothèse apparaît néanmoins peu probable. En effet, il semble difficile d'envisager que cette voie ait perduré dans l'évolution phylogénétique si elle n'a aucune utilité fonctionnelle. De plus, le fait que cette voie serve particulièrement pour les stimuli extrêmement lumineux, comme suggéré par les données de Mohler et Wurtz (1977) pourrait avoir un sens pour la survie. En effet, un signal très prégnant indiquant un danger potentiel a besoin d'être traité le plus rapidement possible et c'est l'emprunt de cette voie qui le permettrait.

### I.3.2.2. Délais des afférences visuelles sur le CS

Nous avons, dans la précédente section, précisé le rôle de la voie rétino-tectale et noté qu'il semble envisageable que des informations liées aux contrastes de luminance transitent par cette voie. Nous allons désormais estimer, à partir des données de la neurophysiologie, le décours temporel des afférences sur le CS, en provenance de la rétine et du cortex visuel, et ce, pour différents types de stimuli associés à différents niveaux de traitement visuel.

Il est très largement admis que notre système visuel est soumis à de fortes contraintes temporelles. Un grand nombre d'études s'est intéressé au temps de transfert de l'information au sein du système visuel (pour des revues, voir Lamme & Roelfsema, 2000; Nowak & Bullier, 1997). Ces études, principalement réalisées chez le chat et le singe ont permis de mesurer les latences des neurones à différentes étapes du traitement d'un stimulus visuel, c'est-à-dire, les délais d'activation de chacune des structures/aires, ainsi que le temps de conduction entre ces différentes régions.

#### I.3.2.2.1. En provenance de la rétine (voie rétino-tectale)

Comme nous l'avons évoqué à plusieurs reprises, les cellules ganglionnaires de la rétine sont impliquées dans le traitement du contraste de luminance (voir section I.1.3.1.2.).

Ainsi les informations qui parviennent au CS en provenance de la rétine (via la voie rétino-tectale) sont uniquement des informations relatives aux contrastes de luminance.

Les cellules ganglionnaires requièrent chez le chat en moyenne entre 15 et 35 ms pour s'activer (Buser & Imbert, 1987; Sestokas, Lehmkuhle, & Kratz, 1987). Ce temps correspond au délai entre l'absorption des photons et la modification du taux de décharge des cellules ganglionnaires qui répondent à la lumière ; ce temps serait également dépendant du contraste de luminance. En effet, Shapley et Victor (1978) ont montré chez le chat que les stimuli qui ont un contraste de luminance élevé évoquent au sein de la rétine des réponses plus précoces que les stimuli de faible contraste. Les neurones mettent ensuite du temps à propager les potentiels d'action d'un endroit à un autre. Cependant, le temps de conduction entre la rétine et le CS pourrait être très court (entre 1 et 9 ms chez le chat ; Hoffmann, 1973).

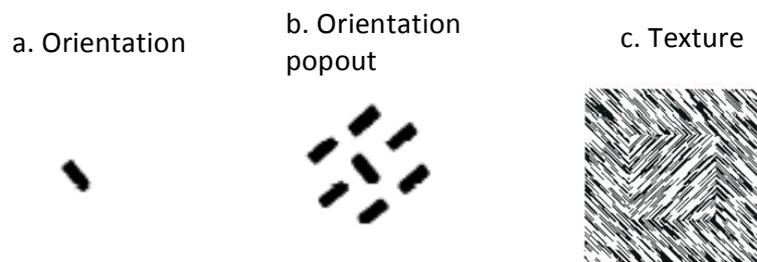
Ces estimations étant réalisées chez le chat, on peut facilement émettre l'hypothèse que ce délai soit plus long chez l'humain. En effet, les distances physiques à parcourir chez l'homme sont considérablement plus importantes que chez le chat ou le singe (Kirchner & Thorpe, 2006). Néanmoins, ces résultats suggèrent tout de même que les informations qui empruntent la voie rétino-tectale sont disponibles très rapidement au niveau du CS, et ce d'autant plus lorsque les stimuli présentent un fort contraste de luminance. Cela semble en adéquation avec les résultats obtenus par Marino *et al.* (2012) qui ont observé que le CS chez le singe, répond de plus en plus tardivement à mesure que la luminance du stimulus présenté diminue (voir aussi Bell *et al.*, 2006 ; Hall & Colby, 2014). Ainsi, lorsqu'un petit cercle d'une luminance supérieure à 3.5 cd/m<sup>2</sup> apparaît sur un fond noir (luminance < 0.001 cd/m<sup>2</sup>), alors les premières réponses des neurones des couches visuelles du CS s'observent environ 50 ms après l'apparition de la cible lumineuse. Par contre, pour des cibles de plus faible luminance (comprise entre 0.005 et 0.4 cd/m<sup>2</sup>), ces mêmes neurones s'activent beaucoup plus tardivement après l'apparition de la cible, autour de 85 ms pour un stimulus de 0.4 cd/m<sup>2</sup> et 130 ms pour un stimulus de 0.005 cd/m<sup>2</sup>. Cependant, il apparaît important de préciser que dans l'étude de Marino *et al.* (2012), les enregistrements des neurones étaient réalisés directement au niveau du CS et il est donc fort probable que les réponses observées n'étaient pas uniquement des réponses liées aux afférences de la rétine, mais également des réponses liées aux afférences du cortex visuel. Néanmoins, on peut supposer que les réponses les plus rapides qui étaient associées aux stimuli les plus lumineux provenaient des afférences de la rétine. En effet, comme nous l'avons vu ci-dessus, la voie rétino-tectale est prioritairement empruntée par les stimuli très lumineux (Mohler & Wurtz, 1977; Yoshida *et al.*, 2008). De plus, comme nous allons le voir dans la seconde section, les afférences que reçoit le CS en provenance du cortex sont plus tardives.

### I.3.2.2.2. En provenance du cortex visuel (voie cortico-tectale)

Dans cette section nous allons commencer par évaluer le décours temporel des réponses de l'aire V1 en réponse à différents stimuli. Nous présenterons ensuite le délai de réponses des neurones de l'aire V2 et comment les informations traitées par cette aire sont ensuite transférées à l'aire V1. Nous finirons cette section en évoquant le temps de transfert entre l'aire V1 et le CS, ce qui nous permettra d'évaluer pour chaque traitement, le temps nécessaire pour que le CS intègre les informations.

Le cortex visuel primaire est impliqué dans le traitement de nombreux attributs et particulièrement l'orientation. Nous avons vu précédemment que les cellules simples de V1 s'activent de façon importante en présence d'une barre orientée, mais pas seulement. En effet, il a été montré qu'elles répondent également au contraste d'orientation associé d'une part au phénomène de « popout », et d'autre part à la segmentation de la texture (voir section I.1.1.3.3.).

Des études comme celles de Knierim et van Essen (1992) ou de Zipser *et al.* (1996) ont permis d'évaluer chez le singe, les délais d'activation des neurones de l'aire V1 pour différents stimuli (voir Figure 1.26)



**Figure 1.26.** Illustration des stimuli principalement utilisés dans les études en électrophysiologie pour estimer les délais d'activation des réponses des neurones de l'aire V1 pour un stimulus qui se définit (a) par son orientation, (b) par son contraste d'orientation local (popout) ou (c) par sa texture. (D'après Knierim & van Essen, 1992 ; Zipser *et al.*, 1996)

Les premières réponses des cellules de l'aire V1 en réponse à une barre orientée (voir Figure 1.26a) surviendraient environ 35 ms suite à l'apparition du stimulus (Knierim & van Essen, 1992 ; voir aussi Lee, Mumford, Romero, & Lamme, 1998). Le temps de réponse moyen de ces cellules serait de 72 ms (Lamme & Roelfsema, 2000) et varierait entre 35 et 97 ms (Nowak & Bullier, 1997 ;  $66 \pm 10.7$  ms, selon Schmolesky *et al.*, 1998). Comme pour les cellules ganglionnaires, il a été montré que des réponses sont évoquées plus précocement lorsque le contraste du stimulus présenté est très élevé (Albrecht, 1995; Carandini, Heeger, & Movshon, 1999; Reich, Mechler, Purpura, & Victor, 2000). Par exemple, lorsqu'un réseau de fréquence spatiale est présenté avec un contraste maximum (égal à 100%), les neurones de

l'aire V1 s'activent dès 35-40 ms, et plus le contraste du réseau diminue, plus les neurones répondent tardivement (entre 70 et 80 ms pour un réseau présenté avec un contraste égal à 20% ; voir Reich et al., 2000).

L'aire V1 répond également au contraste d'orientation associé au phénomène de « pop out », c'est-à-dire lorsqu'une petite barre est présentée entourée de petites barres orientées différemment (voir Figure 1.26b). Néanmoins, les neurones de l'aire V1 répondent plus tardivement que lorsque cette même barre apparaît seule, puisque les premières réponses ne sont observées en moyenne qu'entre 50 et 60 ms après l'apparition du stimulus (soit environ 20 ms plus tard que pour une barre orientée sur un fond homogène ; Knierim & van Essen, 1992 ; Lee et al., 1998 ; Nothdurft et al., 1999). Plusieurs mécanismes sont envisagés pour rendre compte de cette augmentation du délai d'activation lorsque la cible est présentée en contexte (voir section I.1.1.3.3.). Knierim et van Essen (1992) proposent par exemple, que ce délai se décompose en deux délais. Le premier est associé au mécanisme de suppression contextuelle qui est probablement un mécanisme sous-cortical (estimé à environ 8 ms). Le second délai correspond au temps nécessaire à l'extraction du contraste d'orientation en soit, et résulterait soit de connexions horizontales excitatrices de longue portée au sein de V1, soit éventuellement aussi des projections en retour de l'aire V2 (voir aussi Payne et al., 1996 ; Lamme & Roelfsema, 1999).

Finalement, l'aire V1 est aussi impliquée dans l'extraction du contraste d'orientation associé à la ségrégation de textures (stimuli de second ordre ; voir section I.1.1.3.3.). Cela a été mis en évidence à partir de l'utilisation de stimuli comme celui présenté en Figure 1.26c. Lamme *et al.* (1999) ont montré que les neurones de l'aire V1 répondaient avec des délais différents selon si le fond, le bord ou le centre de la figure définie par sa texture d'orientation tombait dans le champ récepteur de la cellule. Ainsi les neurones s'activeraient avec un délai : d'environ 50 ms suite à la présentation du fond, d'environ 57.5-70 ms suite à la présentation du bord et d'environ 90-107.5 ms suite à l'apparition du centre de la figure. D'après les auteurs, ces différents délais résulteraient du fait que la détection du contraste d'orientation et donc du bord nécessite l'intervention de connexions horizontales au sein de V1 alors que l'émergence de la figure sur le fond nécessite ces mêmes interactions latérales combinées à des projections *feedback* de V2 sur V1 (voir aussi Hupe et al., 1998).

Quant à l'aire V2, elle joue un rôle important dans le traitement des contours (voir section I.1.1.3.4.). Le temps d'activation de l'aire V2 chez le singe serait d'environ 80 ms (Peterhans & von der Heydt, 1989; Bullier, 2001: 85 ms; Schmolesky et al., 1998: 82 ms  $\pm$  21 ms). Bien que V2 n'ait pas de connexion directe vers le CS, plusieurs travaux ont montré que les aires V1 et V2 sont étroitement reliées par des connexions *feedforward* et *feedback* (voir

section I.1.1.2. ; Kennedy & Bullier, 1985) et le temps de connexion entre les deux aires est de 1 ou 2 ms pour la plupart des axones (Girard, Hupe, & Bullier, 2001 ; voir aussi (Maunsell et al., 1999; Nowak, Munk, Girard, & Bullier, 1995; Raiguel, Lagae, Gulyàs, & Orban, 1989).

Le temps de conduction entre l'aire V1 et le CS est ensuite de l'ordre de 45-65 ms (Kirchner & Thorpe, 2006 ; Nowak & Bullier, 1998). Ainsi, si l'on ajoute ce temps de conduction aux temps de réponses de l'aire V1 recueillis chez le singe pour chaque type de stimulus, alors on peut envisager que le CS reçoit les premières afférences en provenance de V1 :

- (i) Environ 80 ms après la présentation d'une barre orientée avec un fort contraste (et environ 115 ms pour une barre plus faiblement contrastée).
- (ii) Environ 95 ms après la présentation de stimuli définis par un contraste d'orientation par « popout ». Cette estimation est par ailleurs concordante avec différentes études rapportant le moment où les neurones du CS répondent à des stimuli défini par leur saillance. Celles-ci indiquent en effet que lorsqu'un stimulus est facilement détecté (par exemple un rond rouge parmi des ronds verts), le profil d'activité sur la carte qui est initialement très étalé et diffus, s'affine au profit du stimulus saillant environ 100-150 ms après la présentation de la stimulation (pour une revue, voir Schall & Cohen, 2011).
- (iii) Environ 105 ms après la présentation du bord d'une figure qui diffère par sa texture d'orientation.
- (iv) Environ 125 ms après la présentation d'un contour.
- (v) Environ 135 ms après la présentation d'une figure sur un fond qui diffère par son contraste d'orientation.

Ces estimations des délais d'activation des différentes aires et des temps de conduction des informations jusqu'au CS où sont programmées les saccades permettent de tirer plusieurs conclusions. Premièrement, si l'on admet que certaines informations transitent par la voie rétino-tectale, alors il apparaît évident que le CS reçoit plus précocement des afférences en provenance de la rétine que des afférences en provenance du cortex. Néanmoins, même si l'on considère que la voie rétino-tectale n'est pas empruntée et que les informations transitent seulement par la voie géniculostriée, on observe également qu'il existe une hiérarchie temporelle dans les traitements réalisés par l'aire V1. Ainsi, le CS devrait répondre plus tôt à la présentation d'une barre orientée qu'à la présentation d'un contraste d'orientation associé à un phénomène de "pop out" ou à la ségrégation d'une texture ou encore d'un contour.

Il est important de préciser que toutes ces estimations ne suffisent pas à prédire la latence d'une saccade. Pour cela, il faut aussi considérer le délai entre l'activation du CS et l'exécution d'une saccade. Ce délai, lorsqu'il est estimé à partir de stimulations électriques du

CS est de l'ordre de 25 ms (Robinson, 1972 ; Schiller & Kendall, 2004). Cependant, Marino *et al.* (2012) ont montré que lorsqu'une cible (un petit cercle) est présentée avec une luminance de 3 cd/m<sup>2</sup>, elle produit un premier pic d'activité dans les couches superficielles en moyenne 70 ms après son apparition, mais les saccades sont ensuite initiées avec une latence moyenne de 170 ms. Cela suggère que le délai entre l'activation du CS par un stimulus visuel et l'exécution d'une saccade est relativement long (environ 100 ms) et plus long que celui estimé par simple stimulation électrique du CS.

### **I.3.3. Les données comportementales : une absence de consensus**

Dans notre présentation des propositions théoriques, nous avons vu que plusieurs modèles de programmation des saccades se réduisent à considérer les influences indifférenciées des processus exogènes en opposition aux processus endogènes. Par ailleurs, les modèles de l'attention et de la recherche visuelle dans les scènes naturelles supposent que la saillance est le facteur déterminant l'orientation du regard, et que la saillance d'une cible est indépendante de la propriété qui la distingue. Ainsi, dès lors qu'une cible saillante apparaît en périphérie, elle serait rapidement détectée et les yeux seraient attirés dans sa direction avec le même décours temporel, quelle que soit la propriété qui définit la cible. Cependant, nous avons vu que plusieurs arguments issus de la neurophysiologie nous amènent à penser qu'une telle hypothèse est controversable. En effet, il apparaît nécessaire de considérer la propriété qui définit une cible; une cible sera détectée plus ou moins rapidement selon les structures impliquées dans le traitement de la propriété qui la distingue et des délais de réponses des neurones correspondants. Ainsi, cela revient à opposer deux points de vue : un premier qui suppose que le facteur déterminant est la saillance de la cible par rapport au fond et un second qui suppose que ce sont les propriétés visuelles caractérisant la cible qui sont critiques.

Dans les prochaines sections nous allons présenter les arguments comportementaux qui vont en faveur de chacun de ces points de vue. Nous allons ainsi remarquer qu'il est très difficile, d'après la littérature, de préférer l'une ou l'autre hypothèse, et ce, pour plusieurs raisons. En effet, on ne trouve que très peu d'études dans lesquelles l'influence de différentes propriétés est comparée sans que les effets observés ne puissent être attribués à des effets de saillance et vice-versa. Ainsi, les études existantes se regroupent facilement en deux grandes catégories : une première catégorie qui s'intéresse au rôle prépondérant de la saillance, mais qui ne compare pas différentes propriétés ; une seconde qui s'intéresse à la comparaison de différentes propriétés mais qui, le plus souvent, ne s'affranchit pas d'équilibrer la saillance entre les différentes propriétés.

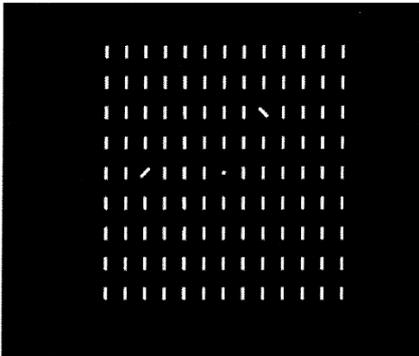
Dans les prochaines sections, nous commencerons par présenter une revue des deux grandes catégories d'études (rôle de la saillance vs. rôle des différentes propriétés), puis nous détaillerons les quelques études qui ont comparé différentes propriétés tout en équilibrant la saillance.

### **I.3.3.1. Saillance et orientation du regard : évidences (débatues) et décours temporel**

La saillance est un facteur connu pour contribuer de façon importante au guidage oculaire. En effet, un grand nombre d'études ont permis de montrer qu'un objet spécifique et saillant dans le champ visuel va capturer l'attention et attirer le regard. Dans ces études, la saillance pouvait être manipulée au travers d'un grand nombre de propriétés visuelles. Une des premières propriétés dont le rôle a été établi est l'apparition soudaine (« onset » en anglais) d'un stimulus. Theeuwes *et al.* (1998) ont réalisé une expérience dans laquelle six cercles gris étaient présentés au participant. Le participant était informé que cinq de ces cercles allaient changer de couleur (pour devenir rouge) et il lui était demandé de réaliser une saccade en direction du cercle qui restait gris. Il s'agissait donc d'une tâche très simple où les participants n'éprouvaient aucune difficulté. La tâche se complexifiait cependant lorsqu'un septième et nouveau cercle rouge apparaissait soudainement au moment où les cercles changeaient de couleur. Theeuwes *et al.* (1998) ont alors observé que les saccades étaient très fréquemment dirigées vers ce stimulus additionnel (qui était soudainement apparu) plutôt que vers la cible (le cercle gris). Ce résultat était particulièrement intéressant car alors que les participants avaient conscience que ce stimulus additionnel n'était en aucun cas pertinent pour la tâche, ils ne pouvaient s'empêcher de bouger leurs yeux dans sa direction. Cela a conduit les auteurs à intituler leur papier « Nos yeux ne vont pas toujours où nous voulons qu'ils aillent » (« Our eyes do not always go where we want them to go » en anglais) et le phénomène observé a alors été surnommé « capture oculomotrice » (Theeuwes, Kramer, Hahn & Irwin, 1998 ; Theeuwes, Kramer, Hahn, Irwin, & Zelinsky, 1999).

Par la suite, il a été montré que la capture oculomotrice ne se produit pas seulement lorsqu'un objet apparaît soudainement. En effet, le regard peut également être capturé en l'absence d'événements visuels transitoires. Dans ce cas, le stimulus est saillant car il diffère des autres éléments présentés par une propriété donnée, comme par exemple, un contraste local d'orientation; il s'agit ici du phénomène de "pop-out" (Donk & van Zoest, 2008; Siebold & Donk, 2014a, 2014b; Siebold, Van Zoest, & Donk, 2011; van Zoest, Donk, 2004). Dans une série d'études, van Zoest et Donk (2004) ont présenté, sur un fond composé de petits segments verticaux et alignés, deux éléments dits « singletons » : une cible et un distracteur.

Ces singletons étaient des petits segments qui étaient inclinés par rapport aux lignes composant le fond (voir Figure 1.27).



**Figure 1.27.** Exemple de stimulation présentée au participant dans l'expérience de van Zoest *et al.* (2004). La cible est le segment incliné (à  $45^\circ$ ) vers la droite. Le distracteur est le segment incliné (à  $45^\circ$ ) vers la gauche. Dans cette condition, le distracteur est aussi saillant que la cible.

La saillance des deux singletons était manipulée systématiquement en modifiant leur degré d'inclinaison. Plus ce singleton était incliné par rapport aux lignes du fond, plus il était considéré comme saillant. La cible était toujours définie comme un segment d'une orientation donnée (un segment incliné à  $45^\circ$  vers la droite). La tâche du participant était d'effectuer, le plus rapidement et le plus précisément possible, une saccade en direction de cette cible. Le distracteur pouvait être : aussi saillant que la cible (le distracteur était incliné à  $45^\circ$  vers la gauche ; voir Figure 1.27), moins saillant (c'est-à-dire incliné à  $22.5^\circ$  vers la gauche) ou plus saillant (c'est-à-dire incliné à  $67.5^\circ$  vers la gauche). Les latences observées étaient ensuite séparées en plusieurs intervalles, ce qui permettait aux auteurs d'évaluer comment la direction des saccades évoluait en fonction des latences. Lorsque les latences étaient courtes, leurs résultats ont montré que (i) dans les conditions où le distracteur était aussi saillant que la cible, les saccades étaient autant dirigées vers le distracteur que vers la cible (la proportion de saccades en direction de la cible était égale à environ 50%), (ii) dans les conditions où le distracteur était moins saillant, la proportion de saccades dirigées vers la cible augmentait (80% environ), et (iii) inversement, lorsque le distracteur était plus saillant, la proportion de saccades vers la cible n'était plus que de 40%. Aux latences courtes, les yeux étaient donc uniquement dirigés par la saillance. Cependant, les saccades émises avec des latences plus longues, étaient, dans la plupart des cas (environ 70%), dirigées correctement vers la cible, et ce indépendamment du fait que le distracteur soit plus, moins ou tout aussi saillant que la cible.

Dans la série d'expériences réalisées par van Zoest et Donk (Donk & van Zoest, 2008, 2011; van Zoest & Donk, 2004, 2005, 2006; 2008, 2010; Van Zoest, Donk, & Theeuwes, 2004), les stimuli n'étaient pas toujours définis par un contraste local d'orientation et la saillance pouvait être manipulée à partir d'autres propriétés. Dans une de leurs expériences, par

exemple, l'élément distracteur était un segment de couleur rouge (mais qui ne différait pas des autres segments du fond en terme d'orientation). La stimulation ne contenait donc qu'un seul élément incliné (la cible). Les résultats observés sont à rapprocher de ceux des travaux de Theeuwes *et al.* (1998) présentés précédemment car à nouveau, le participant était informé que la couleur n'était pas du tout pertinente pour la tâche, et pourtant les saccades émises avec des latences courtes atterrissaient dans 50% des cas dans la zone du distracteur.

D'autres études ont étudié le rôle de la saillance à partir de la manipulation de différentes propriétés comme par exemple : les contrastes de luminance (Siebold & Donk, 2014a), la couleur (Becker, Harris, Venini, & Retell, 2014; Theeuwes, 1992), la forme (Becker et al., 2014 ; Theeuwes, 1992) ou le mouvement (Theeuwes, 1995). L'ensemble de ces résultats suggère que la saillance contribue effectivement à déterminer où les yeux bougent, et ce de façon relativement automatique et indépendamment de la propriété visuelle qui la définit. Ainsi, qu'un stimulus soit défini par sa différence de couleur, de luminance ou d'orientation par rapport aux éléments l'entourant, il tend à capturer le regard. Néanmoins, l'influence de la saillance sur l'orientation du regard semble prépondérante principalement lorsque les saccades sont déclenchées rapidement. Lorsque la latence est allongée, d'autres facteurs de plus haut niveau (descendants) reliés par exemple, aux intentions du sujet et à la pertinence des stimuli pour la tâche, interviennent et contribuent à leur tour à influencer la direction des saccades.

Cette idée que la saillance est pré-attentive, automatique et responsable de l'orientation du regard reste néanmoins controversée (pour une revue complète voir Findlay & Gilchrist, 2005). Par exemple, Findlay (1997) a réalisé une expérience dans laquelle huit items étaient présentés en cercle autour d'un point de fixation. Dans la plupart des cas, un item était désigné comme étant la cible et les autres étaient des distracteurs. La mesure d'intérêt était la proportion des saccades initiales dirigées vers la cible. Parmi les huit items, un était d'une certaine couleur (vert) et les sept distracteurs étaient d'une autre couleur (rouge). Lorsque les participants étaient informés que la tâche était « d'effectuer une saccade en direction d'une cible verte », ils parvenaient à réaliser sans difficulté la tâche (90% des premières saccades atterrissaient précisément sur la cible et les 10% restant étaient essentiellement des saccades légèrement moins précises). Cependant, lorsque les mêmes items étaient présentés et que la tâche donnée aux participants était « d'effectuer une saccade en direction de l'item différent (« oddball » en anglais) », alors les performances diminuaient de façon importante (seulement 75% des premières saccades atterrissaient sur la cible). Dans la même lignée, Ludwig et Gilchrist (2002, 2003) ont observé que la capture par un stimulus apparu soudainement (« onset ») était plus prononcée lorsque celui-ci partageait une propriété visuelle avec la cible (comme la couleur par exemple). Ces résultats montrent que la capture du regard par des

stimuli saillants n'est pas uniquement régie par des processus exogènes mais que les processus endogènes, comme ceux liés à la tâche jouent également un rôle important.

Par ailleurs, il a été proposé plus récemment, par De Vries, Hooge, Wiering, & Verstraten (2011) que les zones d'une scène qui attirent le regard ne sont pas nécessairement les zones les plus saillantes, mais que cela dépend des propriétés visuelles qui ont pu être traitées avant le départ de la saccade. Cette hypothèse repose sur les résultats d'une expérience dans laquelle des cibles de Haute Fréquence Spatiale (HFS) vs. Basse Fréquence Spatiale (BFS) étaient présentées. Les stimuli BFS étant connus pour évoquer des réponses plus précoces dans l'aire V1 que les stimuli HFS (Mazer, Vinje, McDermott, Schiller, & Gallant, 2002), les auteurs ont voulu tester si ce même effet pouvait se répercuter sur la programmation des saccades. Pour cela, ils ont présenté simultanément sur un fond composé de petites barres verticales, deux cibles qui étaient inclinées vers la droite à 45° et qui étaient donc également saillantes. Une des cibles était filtrée avec une haute fréquence spatiale et l'autre avec une basse fréquence spatiale. Le participant devait effectuer une saccade en direction de l'un des deux éléments le plus rapidement possible. Ils ont alors observé que les saccades émises avec des latences courtes (comprises entre 160 et 200 ms) allaient beaucoup plus fréquemment vers la cible de BFS. Puis lorsque les latences augmentaient, les deux cibles BFS et HFS étaient choisies équitablement. Ainsi, le temps de détection d'un élément et le temps requis pour déclencher une saccade dans sa direction dépendraient non pas de la saillance de ce stimulus, mais de la vitesse de traitement des éléments présentés et du nombre d'informations que le système oculomoteur a pu traiter avant que la saccade ne soit déclenchée. En d'autres termes, selon les auteurs, un élément saillant attirerait le regard non pas parce qu'il est saillant par sa différence avec le contexte visuel, mais parce qu'il est traité plus rapidement.

Enfin, en admettant que la saillance reste un facteur pertinent pour déterminer l'orientation du regard, l'hypothèse selon laquelle la saillance joue de façon non spécifique, c'est-à-dire indépendamment de la propriété visuelle qui la définit, n'a jamais été directement testée. Or, les études s'étant intéressées à l'influence des traitements visuels sur la programmation des saccades semblent suggérer que les propriétés visuelles ne sont pas toutes égales en termes d'influence. Néanmoins, nous allons voir que ces études présentent souvent une limitation importante, à savoir que la saillance des stimuli comparés est très rarement appariée.

### I.3.3.2. Les propriétés visuelles qui influencent la programmation des saccades

Une seconde grande catégorie d'expériences s'est intéressée au rôle des propriétés visuelles sur la programmation des saccades et a tenté de déterminer les traitements visuels qui peuvent l'affecter. Ces études reposaient principalement sur l'utilisation de paradigmes de visée de cible dans lesquels la cible était présentée soit de façon isolée, soit en présence d'un (ou plusieurs) stimulus additionnel (le plus souvent un distracteur que le participant devait ignorer, mais dans certaines situations une seconde cible que le participant devait aussi fixer). Ces paradigmes permettent de déterminer quels sont les traitements visuels qui peuvent être intégrés par le système oculomoteur avant la production d'une saccade et présentent de nombreux avantages.

Le paradigme de visée de cible isolée permet, comme son nom l'indique, l'étude isolée et donc bien contrôlée des traitements visuels impliqués. Ainsi, la manipulation des propriétés de la cible (par exemple : sa luminance, sa taille, sa couleur, sa forme, etc.) permet d'en mesurer l'influence sur la direction, la précision et la latence des saccades. Cependant, une des limitations de ce paradigme est qu'il ne permet que rarement d'observer des variations importantes sur la précision des saccades. En effet, la visée d'un stimulus isolé est relativement précise. Ce paradigme présente donc plus d'intérêt lorsque l'on souhaite étudier les latences des saccades. En effet, si l'on observe que les latences sont affectées par la propriété qui distingue la cible, alors cela permet d'évaluer avec quel décalage temporel le système oculomoteur intègre les informations qui caractérisent la cible avant de générer une saccade dans sa direction.

Le paradigme de double stimulation est également très simple : le plus souvent, une cible est présentée accompagnée d'un distracteur et le participant doit viser le plus rapidement et le plus précisément cette cible tout en ignorant le distracteur. Dans ces études, ce sont les propriétés visuelles du distracteur ou de la cible qui sont le plus souvent manipulées et cela dans le but d'en mesurer l'effet sur la métrique et la latence des saccades. Ce paradigme permet d'observer des variations importantes de la précision des saccades, particulièrement en termes d'amplitude. En effet, nous avons vu dans la section I.2.2.2.2. que la présentation simultanée d'une cible et d'un distracteur conduit à l'observation d'un phénomène connu sous le nom d'« effet global ». Ainsi, dans de telles conditions, les yeux n'atterrissent pas précisément sur la cible mais plutôt à une position intermédiaire entre les stimuli. Observer des variations de la taille de l'effet global en fonction des propriétés des stimuli présentés permet ainsi d'étudier aisément les traitements visuels susceptibles d'affecter la programmation des saccades.

Comme nous allons le voir, de nombreuses études reposant sur l'utilisation de ces deux paradigmes ont permis d'identifier les propriétés visuelles qui permettent d'influencer la programmation des saccades.

#### I.3.3.2.1. Contraste de luminance

Parmi les propriétés visuelles qui affectent la programmation des saccades, le rôle du contraste de luminance a été très rapidement établi. En effet, dès lors qu'une cible lumineuse apparaît seule en périphérie, les saccades sont rapidement dirigées dans sa direction et ce de façon relativement précise ; le niveau de précision dépend essentiellement de l'excentricité à laquelle cette cible est présentée (pour une revue voir Becker, 1989; section I.2.2.2.1.). De plus, plus le stimulus est lumineux, plus les saccades sont initiées avec des latences courtes (Bell et al., 2006). En utilisant le paradigme de double stimulation, Deubel, Wolfe et Hauske (1984) ont montré que lorsque deux diodes lumineuses d'intensité variable apparaissaient simultanément en périphérie, les yeux étaient déviés vers le stimulus le plus lumineux. Ce résultat montre combien la luminance influence de façon importante la programmation des saccades. Dans la même lignée, Guez *et al.* (1994) ont montré, dans une tâche dans laquelle ils demandaient aux participants de compter le nombre de coins d'un polygone, que les yeux atterrissaient au niveau du centre de gravité de la configuration formée par les coins (Guez, Marchal, Gargasson, Grall, & O'regan, 1994). Une comparaison entre les positions d'atterrissage observées et le calcul du centre de gravité basé sur la distribution (i) de la luminance, (ii) des contrastes de luminance et (iii) des courbures leur a permis de révéler que le mécanisme d'intégration spatiale reposait sur l'extraction du contraste de luminance. Vishwanath, Kowler & Feldman (2000) ont également montré que lorsqu'on présente des formes incomplètes ou superposées, les yeux tendent à atterrir au centre de la partie visible de la forme et non au centre de la figure telle qu'elle pourrait être reconstruite, suggérant donc que la détermination de la métrique des saccades dépend principalement de l'intégration d'informations de très bas niveau, tels que les contrastes de luminance locaux.

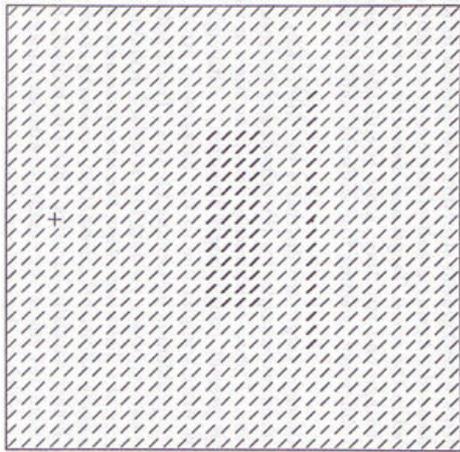
Le rôle de la taille des stimuli a également été mis en évidence dans plusieurs études. Findlay (1982) a observé que lorsque deux stimuli de tailles variables apparaissaient simultanément, les yeux étaient déviés vers le stimulus le plus grand. Findlay, Brogan et Wenban-Smith (1993) ont ensuite retrouvé cet effet, et ce que l'intérieur de l'un des deux stimuli (des damiers sur un fond uniforme) soit rempli ou vide, alors que la luminance moyenne de chacun des stimuli était comparable à celle du fond. Les auteurs ont alors proposé que l'effet de taille était lié à l'extraction des bords de la forme. Ainsi, le facteur critique serait la distance entre les bords des stimuli, suggérant par conséquent que l'amplitude de la saccade

serait calculée à partir de l'extraction des contrastes de luminance et leur intégration en un bord. Ce résultat a cependant été discuté.

Tout d'abord, McGowan, Kowler, Sharma et Chubb (1998) ont réalisé une expérience dans laquelle l'étendue d'un stimulus cible unique était manipulée en variant l'arrangement spatial des points qui le composait. Les résultats ont montré que les yeux des participants atterrissaient près du centre de gravité de la configuration visuelle, quelle que soit l'étendue du pattern de points. La comparaison des données à plusieurs modèles a conduit les auteurs à proposer que la métrique des saccades dépendrait essentiellement du nombre et de l'intensité lumineuse des points composant le stimulus. Plus récemment, Tandonnet et Vitu (2013) ont réalisé une expérience permettant de conforter cette interprétation en termes de traits locaux. Ils ont présenté aux participants une cible accompagnée d'un distracteur. Ce distracteur était toujours composé de 18 pixels arrangés en cercle mais pouvant être plus ou moins espacés, faisant ainsi que le distracteur était plus ou moins grand. Leurs résultats ont montré que quelle que soit la taille du stimulus, la déviation produite par chacun des distracteurs était identique. Ainsi, selon Tandonnet et Vitu (2013), le facteur critique serait le nombre de traits contenus dans le distracteur. Ce résultat a également été confirmé par la suite dans une autre expérience réalisée par Tandonnet, Casteau et Vitu (2013), qui utilisait le même paradigme, à savoir la présentation simultanée d'une cible et d'un distracteur. Dans cette expérience, les propriétés de la cible étaient manipulées. Il s'agissait d'une ellipse dont la taille était manipulée selon la dimension horizontale, verticale ou les deux, mais dont l'aire était maintenue constante. Cela permettait d'avoir des stimuli de même taille mais dont les bords n'étaient pas situés aux mêmes positions. Dans deux autres conditions, la cible était un cercle dont l'aire était soit plus petite, soit plus grande, et dont les bords s'alignaient avec ceux d'une ellipse (de taille moyenne) verticale ou horizontale respectivement. Leurs résultats ont tout d'abord confirmé un effet de la taille du stimulus cible, de telle sorte que les yeux atterrissaient plus près de la cible à mesure que celle-ci augmentait en taille. De façon importante, les positions d'atterrissage des saccades dans la condition où la cible était de taille moyenne ne variaient pas que celle-ci soit un cercle ou une ellipse orientée horizontalement ou verticalement. Ainsi, le facteur critique sous-tendant l'effet de la taille et déterminant par conséquent la métrique des saccades ne serait pas la position des bords des stimuli, mais le nombre et l'étalement de la distribution des traits locaux (c'est-à-dire les pixels) les définissant.

### I.3.3.2.2. Contraste d'orientation, contour et forme

L'ensemble des travaux que nous venons de présenter pourrait laisser supposer que ce sont les informations de très bas niveau telles que les contrastes de luminance locaux qui influencent de façon prédominante la programmation des saccades. Cependant, d'autres études ont tout de même permis de mettre en évidence le rôle de propriétés plus élaborées nécessitant un traitement par les aires visuelles corticales. Le rôle du contraste d'orientation a été mis en évidence par Deubel, Findlay, Jacobs et Brogan (1988). Dans leur expérience, les stimuli cibles et distracteurs étaient présentés sur un fond texturé composé de petites barres similaires en taille et en orientation et alignées horizontalement et verticalement. La cible et le distracteur se distinguaient uniquement par leur différence d'orientation par rapport au fond (stimuli de second ordre ; voir figure 1.28).



**Figure 1.28.** Présentation de la stimulation visuelle utilisée dans l'expérience de Deubel *et al.* (1988).

Leurs résultats ont montré que les yeux étaient déviés vers le centre de la configuration formée par la cible et le distracteur. Le fait qu'un effet global puisse être observé lorsque la cible et le distracteur différaient du fond par leur orientation a mené les auteurs à proposer que les informations visuelles plus élaborées que le contraste de luminance, à savoir la segmentation de texture à partir de l'extraction du contraste d'orientation pouvait également influencer la programmation des saccades. Comme nous l'avons vu, ces traitements sont réalisés dans l'aire V1 du cortex visuel, signifiant donc le rôle des traitements corticaux dans la programmation des saccades. Cependant, les latences qu'ils ont observées étaient globalement plus longues que celles que l'on obtient habituellement dans ce type de paradigme (entre 210 et 260 ms en moyenne). Les auteurs ont attribué cette augmentation des latences à la présence d'un fond, mais on peut également envisager que ce délai plus long avant le déclenchement des saccades ait favorisé l'observation d'un effet du contraste d'orientation. Cela signifierait que la contribution des traitements visuels corticaux n'est pas

aussi immédiate que celle associée à des traitements visuels de plus bas niveau, tels que les contrastes de luminance. En effet, nous avons vu que le contraste de luminance extrait dès la rétine pourrait éventuellement bénéficier d'un accès plus rapide au CS (voie rétino-tectale) que les traitements corticaux nécessitant obligatoirement le passage par la voie géniculo-striée (voir aussi pour une proposition théorique, Sheinberg & Zelinsky, 1993). De plus, les neurones de V1 répondent plus tardivement à un contraste d'orientation qu'à la présentation d'une barre orientée définie uniquement par son contraste de luminance. Néanmoins, une telle conclusion ne peut être tirée à partir des données de Deubel *et al.* (1988). En effet, bien que les auteurs aient aussi testé l'effet global avec des stimuli différant du fond par leur contraste de luminance, l'absence d'un appariement de la saillance entre ces stimuli et ceux définis par un contraste d'orientation empêche une comparaison raisonnable de leurs latences et de la taille de l'effet global (pour d'autres limitations de cette étude, voir Chapitre III). Il est à noter que le même problème se pose pour l'interprétation des données de l'étude réalisée par Deubel et Franck (1991), dans laquelle ils ont comparé la latence des saccades vers une cible isolée définie soit par son contraste de luminance ("onset"), soit par sa texture (voir Chapitre IV).

Par la suite, plusieurs études ont proposé que le contour pouvait également influencer la programmation des saccades (He & Kowler, 1991; Melcher & Kowler, 1999) mais cela nécessite que le contour de la forme soit entièrement visible et non partiellement dégradé (Vishwanath, Kowler & Feldman, 2000). Cependant, ces résultats étaient observés alors que les latences étaient globalement très longues (> 400 ms ; voir par exemple Kowler & Melcher, 1999). Bien qu'il semble pertinent d'envisager que ces longues latences aient pu favoriser le traitement du contour, cela ne signifie pas nécessairement qu'un temps aussi important soit requis pour pouvoir observer une influence des informations de contour. En effet, nous avons vu dans la section I.3.2.2., que le délai temporel estimé pour le traitement des contours est *a priori* beaucoup plus court.

Findlay et Gilchrist (1997) ont pour leur part, réalisé une expérience dans le but d'évaluer la contribution et le décours temporel de différentes informations visuelles (contraste de polarité et forme) dans la programmation des saccades. Pour ce faire, un carré blanc apparaissait à chaque essai, soit seul, soit accompagné d'un distracteur qui pouvait être un carré noir, un cercle blanc ou un cercle noir. La tâche des participants était d'effectuer une saccade en direction du carré blanc. Leurs résultats ont montré que lorsque la cible et le distracteur différaient seulement par la forme (cercle blanc et carré blanc), les yeux des participants atterrissaient au niveau du centre de gravité de la configuration aux latences courtes, puis sur la cible aux latences plus longues. A l'inverse, lorsque le distracteur différait par son contraste de polarité (cible blanche et distracteur noir), alors la cible était sélectionnée

sans difficulté et les participants parvenaient à viser relativement précisément la cible (avec une légère sous visée). Ils ont conclu que la propriété qui caractérisait la surface (blanche ou noire) était traitée plus rapidement que la forme (rond ou carré). Ils n'ont pas évoqué d'hypothèses neurophysiologiques qui pourraient rendre compte de leur résultat. Néanmoins, leur résultat conforte tout de même l'hypothèse d'une influence ordonnée des traitements visuels, telle que des traitements de plus bas niveau produiraient une influence très précoce, et des traitements plus élaborés produiraient une influence plus tardive. Il apparaît également important de préciser que certaines théories de l'attention (voir par exemple, Treisman & Gelade, 1980) pourraient également permettre de rendre compte de ce résultat. En effet, ces théories supposent que les informations de contraste de luminance, qui bénéficient d'un traitement pré-attentif, sont extraites plus rapidement que les informations relatives à la forme, qui nécessitent un traitement attentif.

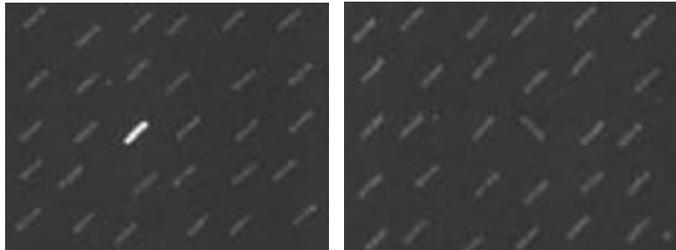
Ainsi, l'ensemble de ces résultats semble confirmer que de nombreuses propriétés peuvent affecter la programmation des saccades. De plus, les résultats suggèrent également que les traitements plus élaborés, comme le contraste d'orientation, le contour ou la forme produisent une influence mais éventuellement plus tardive que les informations de plus bas niveau. Cependant, une importante limitation de ces études est lié au fait que toute manipulation de la luminance ou de la taille d'un stimulus par exemple, revient également à en manipuler sa saillance. On peut donc se demander si certains des effets rapportés ici ne sont pas en partie attribuables à des effets de saillance. De plus, il est certain que ces résultats ne nous permettent pas d'affirmer avec certitude que les traitements des contrastes d'orientation ou des contours influencent la programmation des saccades plus tardivement que le traitement du contraste de luminance. Pour pouvoir faire une telle affirmation, il faudrait en effet, manipuler les propriétés des stimuli tout en s'assurant d'équilibrer leur saillance. Peu d'études ont été menées dans ce sens. Nous allons les présenter dans la prochaine section.

### **I.3.3.3. Rôle et décours temporel des propriétés visuelles quand la saillance est appariée**

Les études qui se sont intéressées à la comparaison entre différentes propriétés visuelles tout en contrôlant la saillance ont principalement été réalisées par des psychophysiciens. Trois études vont être présentées dans cette section. Il nous apparaît important de préciser que ces études ne visaient pas toujours à répondre directement à la question que nous abordons ici, à savoir s'il existe ou non des arguments comportementaux en faveur d'une influence ordonnée des traitements visuels élémentaires sur la programmation des saccades. Néanmoins, nous allons voir que l'on peut extraire à partir de ces expériences, un grand nombre d'informations

qui sont pertinentes pour cette question. Pour chacune des études, nous ne détaillerons donc pas nécessairement les résultats principaux ou les conclusions des auteurs, mais plutôt les arguments qui servent notre propos.

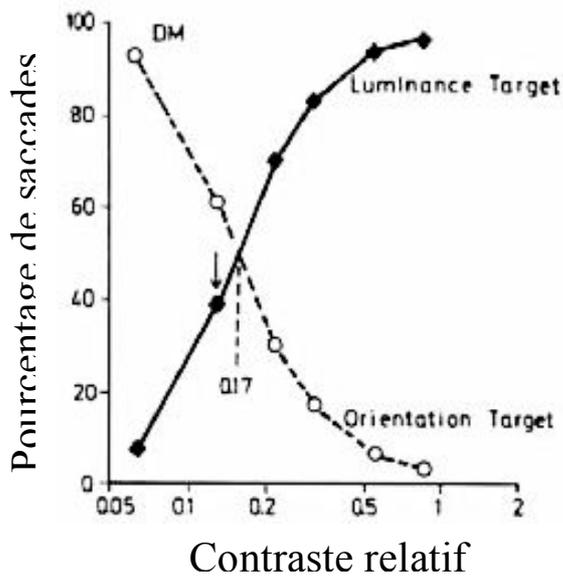
Une première étude, menée par Nothdurft et Parlitz (1993) a comparé les distributions de latences de saccades émises en direction de cibles qui pouvaient être définies par un contraste de luminance ou un contraste d'orientation local. L'objectif principal de leur travail n'était pas vraiment d'estimer le décours temporel de l'influence des informations de contraste de luminance et d'orientation mais de déterminer si des stimuli qui produisent un phénomène de "pop-out" peuvent conduire à l'observation de saccades express. Dans leur expérience, ils présentaient une cible sur un fond composé de petites barres ; la cible, également une petite barre pouvait différer par son contraste de luminance ou par son contraste d'orientation (voir Figure 1.29).



**Figure 1.29.** Stimuli utilisés dans l'expérience de Nothdurft et Parlitz (1993). A gauche la cible se définit par son contraste de luminance et à droite, par son contraste d'orientation.

Dans une expérience préliminaire, les auteurs s'étaient assurés d'équilibrer la saillance entre les deux types de cible pour chaque participant. Pour cela, ils avaient présenté simultanément, à gauche et à droite d'un point de fixation initial, une cible qui différait par un contraste d'orientation constant (une différence de  $90^\circ$  par rapport aux barres du fond) et une cible qui différait par un contraste de luminance variable. Le contraste de luminance pouvait varier entre un niveau pour lequel la cible était indétectable (son contraste était identique à celui des lignes du fond) et un niveau pour lequel la cible était très saillante (son contraste était beaucoup plus élevé que celui des lignes du fond). Les différents niveaux de luminance étaient présentés dans un ordre aléatoire. Le participant devait effectuer une saccade vers la cible qu'il estimait la plus saillante. Seules les directions des saccades étaient ensuite analysées. La figure 1.30 montre un exemple de résultat obtenu lors de la procédure d'appariement de la saillance. Comme on peut l'observer, lorsque le contraste de la cible définie par sa luminance était faible, le participant préférait la cible qui différait par son contraste d'orientation et inversement. Lorsque les deux types de cible étaient également préférées (pourcentage de saccades dans chaque direction égal à 50%), la valeur de contraste de luminance

correspondante était celle nécessaire pour que la cible définie par son contraste de luminance soit aussi saillante que la cible définie par son contraste d'orientation.

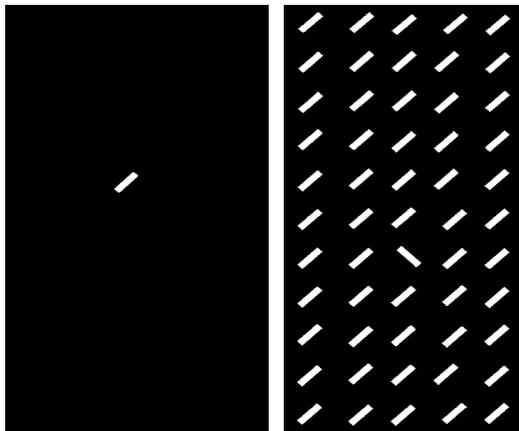


**Figure 1.30.** Résultats obtenus dans la procédure d'équilibre de la saillance pour un participant (DM) dans l'expérience de Nothdurft et Parlitz (1993).

Cette valeur était ensuite utilisée pour créer les stimuli utilisés dans la deuxième partie de l'expérience. A chaque essai, était présentée une cible définie soit par son contraste de luminance, soit par son contraste orientation. Le participant devait effectuer une saccade en direction de la cible et les latences des saccades étaient mesurées. L'hypothèse proposée par Treisman et Gelade (1980) et les modèles de saillance est que la saillance est la seule propriété pertinente pour l'orientation de l'attention et que les propriétés qui la définissent sont traitées automatiquement, de façon pré-attentive (voir section I.3.1.2.1.). Selon cette hypothèse, on aurait dû s'attendre à ce que pour des stimuli de saillance équivalente, les latences soient parfaitement comparables. Les résultats semblent pourtant suggérer le contraire. En effet, deux des participants montraient en moyenne des latences plus longues dans la condition où la cible se définissait par son contraste d'orientation (moyennes = 192.6 ms et 190.2 ms) que dans la condition où la cible se définissait par son contraste de luminance (moyennes = 171.4 ms et 179.3), et ce alors que l'effet ne pouvait en aucun cas être attribué à un effet de saillance. Cependant, aucune analyse statistique n'a été réalisée pour tester la significativité de cet effet et il n'est donc pas possible de conclure avec certitude, d'après ces résultats que le traitement du contraste d'orientation local requiert plus de temps pour influencer la programmation des saccades que le traitement du contraste de luminance. Ce résultat reste néanmoins un premier argument en faveur d'une influence ordonnée des traits visuels élémentaires sur la programmation des saccades.

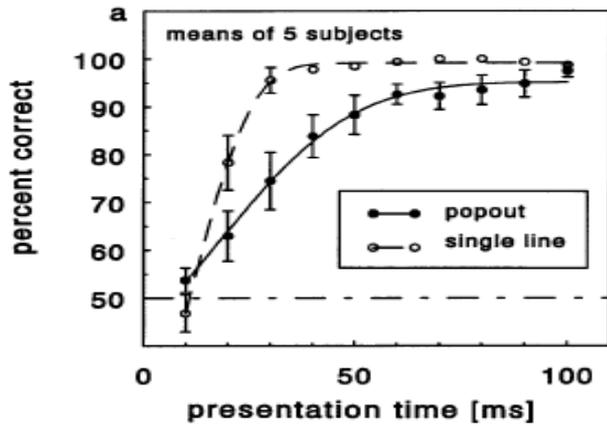
Par la suite, Nothdurft (2000) a réalisé une autre série d'expériences qui a permis d'apporter des arguments supplémentaires en faveur d'une hiérarchie temporelle des traitements visuels. Bien que dans cette étude, les mouvements oculaires n'étaient pas enregistrés, nous allons voir que les résultats qu'il a obtenus n'en sont pas moins intéressants. En effet, le but était de tester si un contraste local d'orientation associé à un phénomène de "pop-out" (voir Figure 1.31b) était détecté plus tardivement qu'une barre orientée présentée de façon isolée (condition « ligne seule »; voir Figure 1.31a), comme le prédiraient les données de la neurophysiologie (voir par exemple Knierim et van Essen, 1992).

**a. Ligne seule**                      **b. Pop out (contraste d'orientation)**



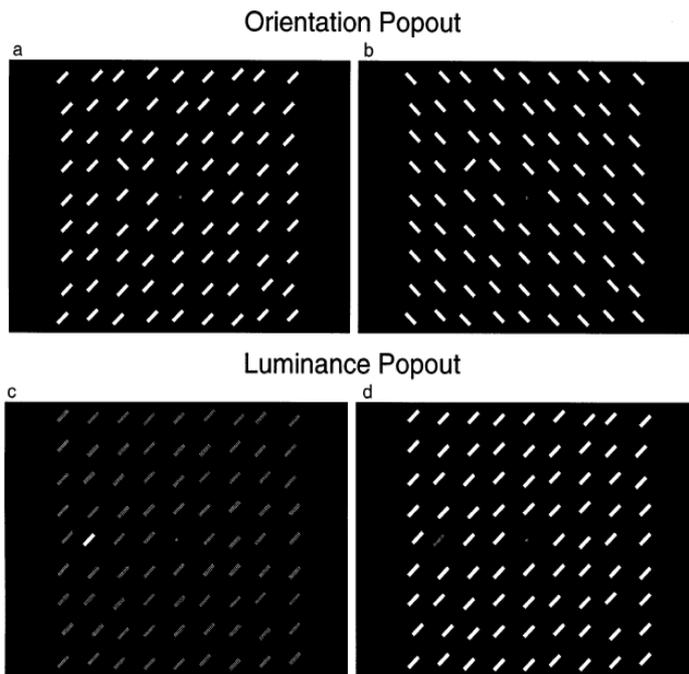
**Figure 1.31.** Illustration de deux cibles saillantes. (a) La cible est une petite barre présentée sur un fond homogène : il s'agit de la condition « ligne seule ». (b) La cible est une petite barre présentée sur un fond composé de petites barres orientées. La cible diffère du fond par un contraste d'orientation et « saute aux yeux » : il s'agit de la condition « pop out ». (D'après Nothdurft, 2000).

Dans l'une des expériences (expérience 2), il présentait soit une cible définie par son contraste de luminance (condition « ligne seule ») soit par son contraste d'orientation (condition « popout orientation ») et le temps de présentation était manipulé (entre 17 et 100 ms). Le participant devait indiquer de quel côté la cible était apparue. Les résultats (Figure 1.32) ont indiqué que pour observer un même niveau de performance (par exemple 90%) le temps de présentation devait être plus court dans la condition « ligne seule » (environ 30 ms) que dans la condition « popout » (environ 50 ms).



**Figure 1.32.** Résultats moyens obtenus dans l'expérience 2 de Nothdurft (2000). Le graphique présente le pourcentage de bonnes détections en fonction du temps de présentation de la stimulation pour la condition « popout orientation » (ligne pleine) et la condition « ligne seule » (ligne pointillée).

Dans une autre expérience (expérience 3), Nothdurft (2000) a à nouveau utilisé une tâche de détection mais le paradigme et les stimuli étaient légèrement différents. En effet, il a comparé le temps de détection d'une cible qui « sautait au yeux » par un contraste d'orientation (« orientation popout ») ou par un contraste de luminance (« luminance popout »). Il présentait en alternance deux images dans lesquelles les propriétés du fond s'inter-changeaient avec les propriétés de la cible. Les stimulations utilisées dans son expérience sont présentées à la Figure 1.33. La fréquence d'alternance entre les deux images était manipulée (entre 50 et 2.5 Hz). La tâche du participant était toujours de déterminer de quel côté la cible était apparue. Il a alors observé que lorsque les deux images s'alternaient lentement, les participants parvenaient facilement à détecter les cibles. Cependant, les performances étaient inférieures à 75% dans la condition où la cible se définissait par son contraste d'orientation local dès lors que la fréquence d'alternance entre les deux images atteignait 8 Hz. Dans la condition où la cible se définissait pas son contraste de luminance, les performances étaient toujours égales à 100% pour cette même fréquence et ne chutaient que lorsque la fréquence était supérieure à 20 Hz. Ainsi, le fait que les deux images s'alternaient très rapidement n'empêchait pas la détection de la cible, alors que la détection de la cible définie par son contraste d'orientation local devenait impossible. Ce résultat montre à nouveau que le système perceptif perçoit plus rapidement les contrastes de luminance que les contrastes d'orientation.

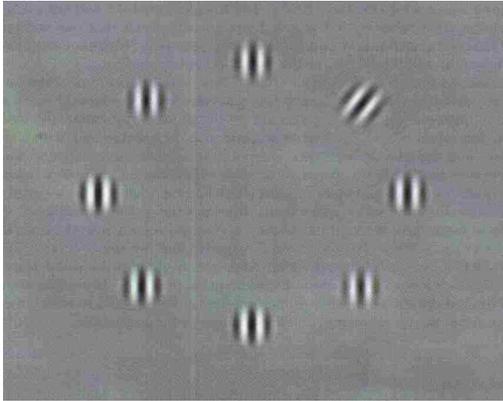


**Figure 1.33.** Stimuli utilisés dans l'expérience 3 de Nothdurft (2000). Les images (a) et «(b) ou (c) et (d) dans lesquelles une cible « sautait aux yeux » par son orientation (patterns du haut) ou par sa luminance (patterns du bas), étaient alternées à différentes fréquences.

Les résultats obtenus par Nothdurft (2000) représentent autant d'arguments supportant le fait que certains traitements élémentaires sont réalisés plus rapidement par le système visuel. Ainsi, détecter un contraste de luminance nécessiterait moins de temps que détecter un contraste d'orientation local, sans doute en raison des structures/aires impliquées et des délais de réponses de leurs neurones pour chaque type de stimulus (voir section I.3.2.2.). L'ensemble de ces évidences comportementales soutient donc l'hypothèse d'une hiérarchie temporelle dans la perception de différents traits élémentaires. Néanmoins, la question de savoir si cette hiérarchie observée pour le système visuel a le moindre impact sur la programmation des saccades reste entière.

Enfin, une dernière expérience qui fournit des résultats intéressants est celle réalisée par Gilchrist, Heywood et Findlay (2003). Dans cette expérience, l'objectif était de comparer les performances de participants dans deux tâches distinctes, une tâche de localisation de cible dans laquelle les participants devaient effectuer des saccades et une tâche dans laquelle les participants devaient seulement indiquer si une cible était présente ou absente en appuyant sur des boutons réponses (réponses manuelles). Nous allons détailler ici seulement les résultats obtenus dans la tâche de visée saccadique. Leur expérience consistait en la présentation de huit patches de Gabor, présentés en cercle autour d'un point de fixation (voir Figure 1.34). L'un des huit patches différait des sept autres, entre autres soit par son orientation, soit par son contraste. Les différences de contraste ou d'orientation pouvaient varier selon neuf niveaux. Cette manipulation peut s'apparenter à une manipulation de la

saillance : plus la cible diffère par rapport à d'autres éléments, plus elle va apparaître saillante, voir même « sauter aux yeux ». Ils ont observé alors que, plus la différence d'orientation ou de contraste entre la cible et le distracteur augmentait, plus la localisation de la cible était réussie, et ce, dans les deux conditions (différence de contraste ou d'orientation).



**Figure 1.34.** Exemple de stimulation présentée dans l'expérience de Gilchrist, Heywood et Findlay (2003). La tâche du participant était d'aller viser l'élément qui se distinguait des autres. Dans l'exemple, un élément diffère par son orientation.

Un premier point important de leur résultat est qu'en moyenne, les latences étaient d'environ 256 ms lorsque la cible différait par son orientation et 246 ms lorsque la cible différait par son contraste. Néanmoins, seuls deux participants avaient pris part à l'expérience et aucune analyse statistique n'était présentée. De plus, ce résultat est difficilement interprétable tel quel car il pourrait s'expliquer par le fait qu'au travers de tous les niveaux testés, la saillance du stimulus défini par son contraste était probablement plus importante que celle du stimulus défini par son orientation. Néanmoins, il est possible d'extraire à partir de leurs graphiques (bien que l'échelle qu'ils aient choisie ne soit pas optimale), les latences pour un même niveau de performance dans les deux conditions « contraste » et « orientation ». En effet, on considère ici que lorsque les deux cibles étaient localisées avec le même niveau de performance, elles étaient également détectables, et donc également saillantes. Par exemple, si l'on choisit une performance de 0.8 pour les deux conditions on observe alors que les latences sont d'environ 270 et 220 ms respectivement pour les deux participants dans la condition orientation et environ de 250 et 205 ms dans la condition contraste.

Ce résultat est à nouveau un argument qui suggère que le traitement de l'orientation réalisé dans l'aire V1 requiert plus de temps que le traitement du contraste de luminance effectué dès la rétine. De plus, il était observé dans une tâche de visée saccadique, suggérant que les latences des saccades sont plus longues lorsqu'elles sont dirigées vers une cible qui diffère par son orientation que vers une cible qui diffère par son contraste. Il faudrait néanmoins un plus grand nombre de sujets et des analyses statistiques pour confirmer ce résultat.

Les différentes études présentées dans cette section apparaissent comme des évidences comportementales pour une hiérarchie temporelle des traitements visuels et une influence ordonnée des traits visuels élémentaires sur la programmation des saccades. Cependant, nous avons vu que chaque expérience présente certaines limitations et il est donc encore à ce jour difficile de déterminer si la hiérarchie temporelle des traitements visuels se retrouve également dans la programmation des saccades. Comme développé dans la prochaine section, cela correspondait à l'objectif de cette thèse.

## I.4. Problématique

Les différentes notions abordées précédemment nous ont permis de voir que les systèmes visuels et oculomoteurs sont étroitement reliés. En effet, les structures qui réalisent les traitements des informations visuelles élémentaires comme la rétine ou le cortex visuel ont des projections vers le CS. Or, le CS est une structure clé impliquée dans la programmation des saccades. Cela nous a amené à nous interroger sur les interactions qu'entretiennent ces deux systèmes. Notamment, étant donné d'une part, que le temps imparti pour déclencher une saccade est contraint par les propriétés du système oculomoteur et d'autre part, que certains traitements visuels sont effectués plus précocement que d'autres selon les structures/aires, voies et mécanismes impliqués, nous nous sommes demandés, (i) quelles informations en provenance des aires visuelles sont intégrées par le CS lors de la programmation d'une saccade, et (ii) quel est le décours temporel de l'influence de ces différentes informations ?

Notre intérêt s'est porté sur trois traitements visuels en particulier à savoir le contraste de luminance, le contraste d'orientation et le contour, qui présentent l'intérêt d'être réalisés dans des structures qui sont étroitement reliées au CS, tout en nécessitant, *a priori*, des délais de traitement différents. En effet, le traitement du contraste de luminance est réalisé dès la rétine par les cellules ganglionnaires (voir I.1.1.3.2.), alors que le traitement de l'orientation et des contrastes d'orientation sont réalisés dans l'aire V1 (voir par exemple Hubel & Wiesel, 1962; Nothdurft & Li, 1985 ; Knierim & van Essen, 1992; Lamme et al., 1999; voir section I.1.1.3.3.). Etant donné que le CS reçoit des afférences de la rétine et directement et indirectement de l'aire V1 (White & Munoz, 2011 ; voir section I.2.1.2.1.), c'est par l'intermédiaire de ces afférences que ces différents traitements devraient pouvoir affecter la programmation des saccades. Pour le traitement des contours, celui-ci implique l'aire V2 (Peterhans & von der Heydt, 1989 ; von der Heydt & Peterhans, 1989 ; voir section I.1.1.3.4.). L'aire V2 n'a pas de projections directes vers le CS mais est interconnectée avec l'aire V1, qui elle, a des projections directes. De plus, l'information entre l'aire V1 et V2 circule avec une très grande rapidité (entre 1 et 2 ms ; Girard, Hupé & Bullier, 2001; voir section I.3.2.2.2.). Il semble donc pertinent d'envisager que les informations de contour puissent également être intégrées par le CS. Notre travail visait ainsi à déterminer si les trois traitements relatifs au contraste de luminance, au contraste d'orientation et au contour, influencent la programmation des saccades et si oui, d'évaluer le décours temporel de leurs influences.

Nous avons vu dans la troisième partie du chapitre introductif que plusieurs arguments issus des données de la neurophysiologie nous permettent de supposer que les informations de

contraste de luminance, de contraste d'orientation (ou texture) et de contour devraient pouvoir influencer la programmation des saccades mais avec des décours temporels différents. Plus précisément, les informations de contraste d'orientation ainsi que les informations de contour devraient atteindre plus tardivement le CS que les informations de contraste de luminance. Il existerait ainsi une influence ordonnée des traitements visuels élémentaires sur la programmation des saccades.

Les deux arguments principaux en faveur de cette hypothèse sont les suivants. Premièrement, lorsqu'un stimulus formant un contour ou différant du fond par son orientation (soit localement, soit plus globalement par sa texture) est présenté, le cortex visuel est obligatoirement impliqué. Pour parvenir au CS, les informations doivent nécessairement emprunter la voie géniculostriée (Rétine-CGL-Cortex) avant une projection (directe ou indirecte via FEF) sur le CS. Cependant, le traitement des contrastes de luminance peut emprunter ces mêmes voies, mais également la voie rétino-tectale qui est plus directe (rétine-CS). L'emprunt de cette voie pourrait donc favoriser une influence plus précoce des traitements des contrastes de luminance sur la programmation des saccades. L'utilisation de la voie rétino-tectale pour la programmation de saccades en l'absence de lésions du cortex visuel primaire est néanmoins discutée (voir section I.3.2.1.) et il est donc aussi possible que toutes les informations transitent uniquement par la voie géniculostriée. Cependant, si tel était le cas, un deuxième argument vient supporter l'hypothèse d'une influence ordonnée des traitements visuels. En effet, au sein même du cortex visuel primaire, les neurones de l'aire V1 ne répondent pas avec le même décours temporel en fonction des stimuli présentés (voir section I.3.2.1.). Ainsi, V1 s'active par exemple avec un délai temporel moindre suite à l'apparition d'une barre (ou d'un "onset" lumineux) qu'à l'apparition d'un contraste d'orientation local ou encore d'un contraste de texture (voir par exemple Knierim & van Essen, 1992; Lamme et al., 1999). Ainsi, que l'on considère ou non l'emprunt de la voie rétino-tectale, les informations visuelles associées à différents niveaux de traitements devraient parvenir au CS avec différents décours temporels.

Dans notre revue de la littérature visant à présenter les arguments théoriques et comportementaux qui supportaient ou non l'existence d'une influence ordonnée des traitements visuels élémentaires sur la programmation des saccades, nous avons vu qu'il n'existe pas de consensus vis-à-vis de cette question. En effet, bien que les différents modèles théoriques proposés pour rendre compte de la programmation des saccades soient pour la plupart des modèles du CS (pour une revue voir Girard & Berthoz, 2005), peu modélisent le parcours des informations via les voies rétino-tectale vs. cortico-tectale ou les différents délais d'activation de l'aire V1 en fonction de la propriété visuelle à traiter. Ainsi, la plupart des

modèles ne distinguent pas les différentes propriétés visuelles exogènes qui peuvent influencer les saccades (voir par exemple Meeter et al., 2010). Ces modèles prédisent donc que les traitements des propriétés visuelles élémentaires telles que le contraste de luminance, l'orientation et le contraste d'orientation sont équivalents et effectués avec la même rapidité, probablement parce que supposant que la voie rétino-tectale n'est pas ou peu utilisée ou encore pour certains que la saillance est la dimension visuelle pertinente pour les systèmes attentionnels et oculomoteurs (voir par exemple, Itti & Koch, 1998; Parkhurst & Niebur, 2004). Néanmoins, certains modèles, du fait de leur architecture, laissent à penser que plus un traitement visuel est élaboré, plus il devrait contribuer tardivement à la programmation des saccades. Le modèle proposé par Sheinberg et Zelinsky (1993) fait la distinction entre la voie rétino-tectale rapide, qui tend à entraîner le regard au centre de gravité de la configuration visuelle formée par les différents stimuli, et la voie cortico-tectale, plus lente, mais permettant une visée sélective guidée par des processus endogènes. Par ailleurs, le modèle de Findlay et Walker (1999) intègre la notion de hiérarchie temporelle en proposant que les saccades sont affectées différemment selon le niveau de traitement visuel impliqué; plus un traitement est élaboré, plus la saccade devra être déclenchée tardivement pour que sa métrique dépende de ce traitement. A l'égard de la divergence des points de vue proposés et de l'absence d'hypothèses plus précises quant au rôle et au décours temporel des traitements visuels, il apparaît donc crucial de déterminer si les différents traits visuels élémentaires ont une influence ordonnée sur la programmation des saccades.

De nombreuses études comportementales se sont intéressées à l'influence de la saillance d'une part et des propriétés visuelles d'autre part, sur l'orientation du regard et les propriétés des saccades (voir section I.3.3.1.). Néanmoins, chacune de ces catégories d'études présente des limitations, notamment celle de ne pas permettre de spécifier sans ambiguïté le décours temporel des différents traitements visuels. Dans la première catégorie d'études, l'hypothèse selon laquelle la saillance joue de façon non spécifique, c'est-à-dire aussi rapidement quelle que soit la propriété visuelle qui définit la cible, n'a à notre connaissance jamais été directement testée. Dans la seconde catégorie d'études, différentes propriétés visuelles ont été comparées, mais peu s'affranchissent d'équilibrer la saillance entre les différentes propriétés. Ainsi, même si ces études tendent à montrer que différentes propriétés visuelles influencent la programmation des saccades et cela, avec des décours temporels différents, on peut néanmoins se demander si certains des effets rapportés ne sont pas en partie attribuables à des effets de saillance. Cela s'explique sans doute par le fait qu'il est difficile de mettre au point un paradigme qui permette de s'assurer par exemple qu'un stimulus qui diffère du fond par sa couleur est aussi saillant qu'un stimulus qui diffère du fond

par son orientation. Enfin, les quelques études dans lesquelles l'influence de différentes propriétés visuelles sur la programmation des saccades a été comparée sans que les effets observés ne puissent être liés à des effets de saillance sont rarement des études qui abordent directement la question du déroulement temporel des différents traitements visuels. Il apparaît donc clairement d'après la littérature, que la question de l'existence d'une influence ordonnée des traitements visuels n'est pas résolue.

L'ensemble des travaux que nous allons présenter vise à apporter des éléments de réponse à cette question et ainsi à déterminer quelles sont les informations qui dans le court laps de temps de la programmation d'une saccade, parviennent à être intégrées par le système oculomoteur. Ce travail présente aussi l'intérêt d'aborder de façon conjointe l'étude des traitements visuels et la programmation des saccades.

Trois projets reposant sur des études comportementales ont été conduits dans ce but. Les premières expériences réalisées utilisaient le paradigme de double stimulation, dans lequel une cible était accompagnée d'un distracteur dans le même hémichamp (voir Chapitres II et III). Ce paradigme présentait l'avantage d'étudier l'effet global (ou la tendance à porter notre regard au centre de gravité de la configuration visuelle; Findlay, 1982; pour des revues voir van der Stigchel & Njiboer, 2011; Vitu, 2008). Etant donné que ce phénomène reflète *a priori* le moyennage de l'activité de populations de neurones au sein du CS (van Opstal & van Gisbergen, 1989; voir section I.2.2.2.1.), nous avons considéré que son étude en fonction des propriétés visuelles de la stimulation permettrait d'aborder directement la question des interactions entre les systèmes visuel et oculomoteur. L'idée de base était d'utiliser ce paradigme pour déterminer si une propriété visuelle donnée peut influencer, voire générer un effet global et cela en fonction des latences des saccades, afin de mesurer aussi le déroulement temporel des effets. La dernière série d'expériences reposait sur l'utilisation du paradigme de choix forcé saccadique, dans lequel une cible était présentée de façon isolée dans l'un ou l'autre hémichamp (Kirchner & Thorpe, 2006), paradigme que nous avons combiné à des mesures psychophysiques (voir Chapitre IV). Ce paradigme présentait l'avantage de nous permettre non seulement de mesurer le délai nécessaire pour déclencher une saccade vers un stimulus en fonction des propriétés visuelles qui le définissaient, et ainsi d'étudier plus directement le déroulement temporel associé à différents traitements visuels, mais aussi de nous assurer que nos différents stimuli étaient appariés en saillance (voir aussi Chapitre III).

Dans chaque expérience, le contraste de luminance était manipulé et servait de référence dans le temps. En effet, l'objectif des expériences menées était de comparer le déroulement temporel de l'influence du traitement des contrastes de luminance en comparaison avec des traitements plus élaborés comme le traitement des contrastes d'orientation ou du

contour. Notre hypothèse de travail, basée sur la neurophysiologie des traitements visuels, était que pour les saccades avec les latences les plus courtes, seules les informations de luminance devraient avoir le temps d'être intégrées par le CS, alors qu'aux latences plus longues, les informations plus élaborées liées au traitement des contrastes d'orientation ou de contour devaient également pouvoir produire une influence sur la métrique et/ou la latence des saccades. Ainsi, chacune des expériences nous permettait de déterminer si le traitement des contrastes de luminance produisait une influence plus précoce sur la programmation des saccades que les traitements des contrastes d'orientation (Chapitre III et IV) ou du contour (Chapitre II).

Ces trois projets sont présentés dans les chapitres suivants. Au chapitre II, nous nous intéressons au rôle et au décours temporel du traitement des contours. Nous consacrons les chapitres III et IV au rôle et au décours temporel des contrastes d'orientation, en nous focalisant plus particulièrement sur la métrique dans le chapitre III et sur la latence dans le chapitre IV.

Les travaux expérimentaux les plus représentatifs sont présentés sous la forme d'articles en anglais (publiés ou en préparation). Néanmoins, il apparaît important de préciser que d'autres expériences que celles qui figurent dans les articles en anglais ont été réalisées. En effet, nous avons abordé dans ce travail des questions nouvelles qui ont nécessité de nombreux ajustements. Afin de permettre au lecteur de suivre l'évolution de nos approches et études, chaque chapitre sera préfacé par une introduction en français dans laquelle nous présenterons les autres expériences réalisées, mais qui n'ont pas (encore) donné lieu à l'écriture d'un article. Elles seront cependant exposées succinctement, sans les détails de la méthode et les analyses statistiques.

## Chapitre II : Influence des contours sur la programmation des saccades oculaires

---

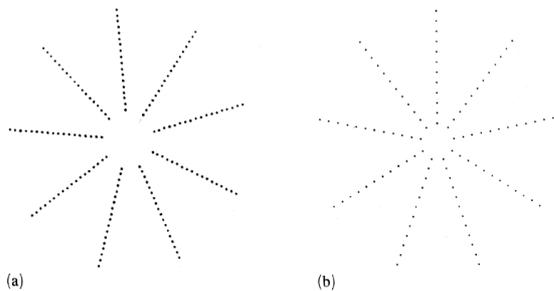
Comme nous l'avons vu lors de notre revue de la littérature (voir section I.3.3.2.), les propriétés spatiales des saccades peuvent être fortement influencées par des traitements visuels de bas niveaux comme les contrastes de luminance. Cependant, d'autres traitements, plus élaborés, comme les traitements de l'orientation ou des contours semblent également pouvoir produire une influence. Pourtant, la part de ces différentes influences ainsi que leur déroulement temporel restent l'objet de débats. Dans ce chapitre, nous allons présenter une étude dans laquelle nous avons testé si et avec quel déroulement temporel les informations de contour peuvent influencer la programmation des saccades. Cette étude, récemment publiée dans *Vision Research*, s'inscrit dans la continuité des travaux menés au cours de ma seconde année de master. Afin de situer dans quel contexte l'étude principale de ce chapitre a vu le jour, nous allons commencer par présenter les résultats de deux expériences réalisées préalablement (Expérience 2.1 et Expérience 2.2), puis nous présenterons l'étude principale de ce chapitre (Expérience 2.3) sous forme d'article en anglais.

Toutes les expériences présentées dans ce chapitre utilisaient un paradigme simple: on présentait dans le champ visuel périphérique, une cible seule ou accompagnée d'un distracteur et le participant devait effectuer une saccade afin de fixer le plus rapidement et le plus précisément possible la cible, tout en ignorant le distracteur. Comme nous l'avons détaillé dans la section I.2.2.2.2., ce paradigme est connu pour donner lieu à l'effet global (les yeux atterrissent au centre de gravité de la configuration visuelle ; Findlay, 1982) et présente l'avantage de tester implicitement l'influence des propriétés visuelles des stimuli sur la métrique des saccades en modifiant les caractéristiques du distracteur. Ici nous avons donc manipulé les propriétés visuelles du distracteur et testé leurs effets sur la métrique et la latence des saccades.

## II.1. Première approche expérimentale : Manipuler l'espace

### II.1.1. Expérience 2.1 : Objectif et approche

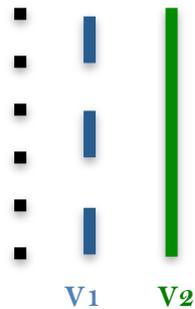
L'objectif principal de l'expérience 2.1 était de préciser le déroulement temporel et l'implication des traitements d'orientation et de contour dans la programmation des saccades. Pour cela, nous avons manipulé la proximité spatiale des points qui composaient le distracteur en nous inspirant des travaux de Zucker et Davis (1988). Ceux-ci ont montré l'existence d'une distance critique en deçà de laquelle des éléments discrets sont intégrés et traités de la même manière qu'une ligne continue. Pour cela, ils ont repris la figure du soleil d'Ehrenstein (1941; cité par Zucker et Davis, 1988), qui favorise la perception d'un rehaussement de luminosité au centre, si bien que le centre apparaît plus blanc que le fond. Dans leur expérience, des barres organisées en soleil, qui étaient soit continues, soit composées de points plus ou moins espacés étaient présentées (voir figure 2.1). Les participants avaient pour consigne de signaler la présence ou l'absence d'un rehaussement de luminosité pour chaque type de stimulus. Les résultats ont montré que le rehaussement était perçu jusqu'à une distance de l'ordre de six minutes d'arc (soit  $0.1^\circ$ ) entre les points.



**Figure 2.1.** Illusion du soleil d'Ehrenstein adapté par Zucker & Davis (1988). Un rehaussement de luminosité est perçu au centre de la figure (a). Dans la figure (b), l'espacement entre les points ne permet plus la perception de ce rehaussement. (D'après Zucker & Davis, 1988).

Les auteurs ont suggéré que l'activation des champs récepteurs des cellules sensibles à l'orientation situées dans V1 est déterminée par la densité des éléments tombant dans leur région excitatrice. Il s'agit de l'effet de proximité spatiale : plus la densité des points est élevée, plus le champ récepteur de ces cellules est stimulé. Lorsque l'espacement devient trop important, les éléments activent des champs récepteurs différents. Cette limite de 6 minutes d'arc (=  $0.1$  degré d'angle visuel) correspondrait à l'écartement maximum des éléments intégrables par des neurones sélectifs à l'orientation, situés dans l'aire visuelle primaire. De façon similaire, les études réalisées en neurophysiologie par Peterhans et von der Heydt (1989) ont montré chez le singe que V1 ne répond plus aux bords discontinus au-delà d'une

distance comprise entre deux et huit minutes d'arc. A l'inverse, les neurones de V2, répondent majoritairement à des points discontinus et se chargent de reconstruire la ligne continue via les interactions avec V1. Ainsi lorsque les points sont proches et alignés, V1 reconstruit des orientations locales, puis V2 se charge de reconstruire un contour global (voir Figure 2.2.). A l'inverse lorsque les points sont éloignés, aucune orientation locale ne peut être extraite et aucun contour ne peut non plus être reconstruit.



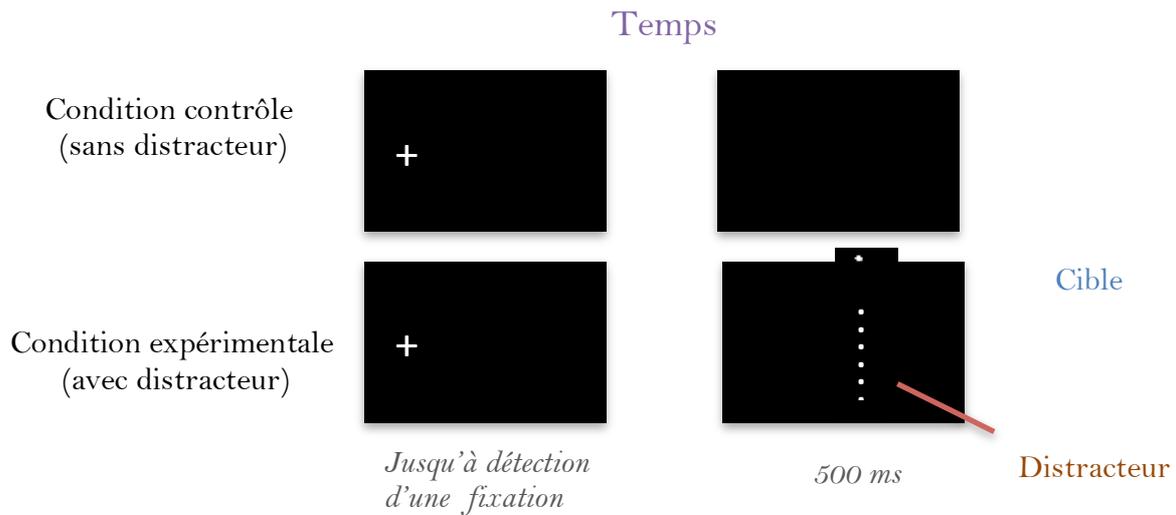
**Figure 2.2.** Illustration du phénomène de groupement perceptif. Lorsque des points alignés et espacés sont présentés, V1 reconstruit des orientations locales (en bleu) puis V2 reconstruit un contour global (en vert). Cependant, ce phénomène ne se produit que lorsque les points sont suffisamment proches.

Afin d'évaluer dans quelle mesure les saccades pouvaient être influencées par les traitements d'orientation et de contour, nous avons donc utilisé une manipulation très similaire et fait varier l'espacement des points qui composaient le distracteur. Celui-ci était composé d'un ensemble de huit points alignés verticalement et espacés de 0, 2, 4, 8, 12 ou 16 minutes d'arc (voir Figure 2.3).

	Condition esp 0	Condition esp 2	Condition esp 4	Condition esp 8	Condition esp 12	Condition esp 16
Schéma						
Espacement entre les points (en degré)	0	0.003	0.07	0.13	0.2	0.27
Taille des distracteurs (en degré)	0.27	0.5	0.73	1.2	1.67	2.13

**Figure 2.3.** Tableau présentant les caractéristiques des six distracteurs utilisés dans l'expérience 2.1.

La procédure de l'expérience 2.1. est présentée Figure 2.4.

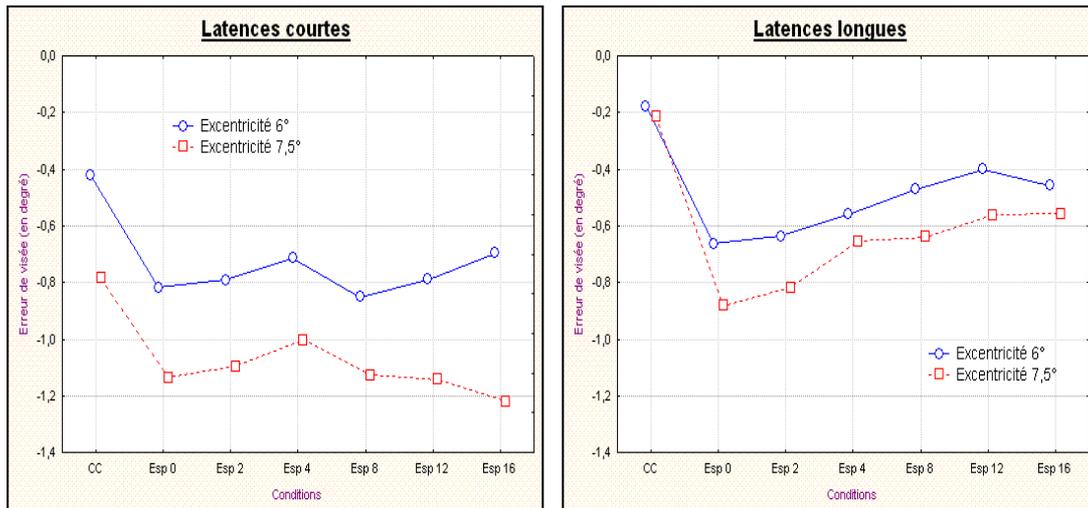


**Figure 2.4.** Figure présentant la procédure de l'expérience 2.1. Dans la condition contrôle, la cible (un cercle de  $0.2^\circ$ ) apparaissait seule. Dans les conditions expérimentales, la cible apparaissait accompagnée d'un distracteur, toujours composé de huit pixels, qui pouvaient être plus ou moins espacés (6 niveaux d'espacement au total). La cible pouvait apparaître à une excentricité de  $6^\circ$  ou  $7.5^\circ$ . Le distracteur était toujours moins excentré que la cible et présenté à une distance de  $3^\circ$ .

## II.1.2. Expérience 2.1 : Prédications et résultats principaux

Nos prédictions étaient les suivantes. Premièrement, nous nous attendions à observer un effet global (Findlay, 1982) c'est-à-dire une erreur de visée plus importante dans les conditions expérimentales où la cible était accompagnée d'un distracteur que dans la condition contrôle sans distracteur. Deuxièmement, selon l'hypothèse où les traitements de l'orientation et des contours peuvent influencer la programmation des saccades, nous nous attendions à ce que l'erreur de visée, et par conséquent l'effet global diminue avec l'espacement inter-points. En effet, lorsque les points composant le distracteur sont proches, ils peuvent être groupés, sans doute grâce à l'intervention des traitements en V1 et V2 qui reconstruisent le contour. Cela aurait pour conséquence d'augmenter le poids du distracteur et donc la perturbation qu'il produit. A l'inverse, des points trop éloignés ne peuvent donner lieu à un groupement perceptif. Cela aurait pour conséquence de réduire le poids du distracteur et donc la perturbation qu'il produit. Néanmoins, étant donné que les traitements de l'orientation et des contours impliquent l'intervention des cortex visuels primaire et secondaire, ils nécessitent plus de temps que la simple extraction des contrastes de luminance (voir section I.1.1.3.2.). Ainsi, nous avons envisagé que l'effet des groupements perceptifs ne s'observerait que pour des saccades dont les latences sont les plus longues.

Afin de tester ces différentes hypothèses, nous avons analysé les données en les découpant en deux groupes différant par la latence des saccades. Nous avons calculé la médiane des latences pour chaque participant et sur cette base, séparé les données de chaque participant en deux groupes : latences courtes et latences longues. La moyenne des médianes des huit sujets était de 205 ms. L'erreur de visée moyenne en fonction des conditions pour les deux groupes de latences est présentée Figure 2.5.



**Figure 2.5.** Erreur de visée moyenne produite par chacun des distracteurs pour les latences courtes et pour les latences longues dans l'expérience 2.1. Sur l'axe des ordonnées, le 0 correspond à la position de la cible. Sur l'axe des abscisses, « CC » correspond à la condition contrôle (sans distracteur) et les six autres conditions correspondent aux différents niveaux d'espacement des distracteurs.

Les résultats étaient parfaitement conformes à nos prédictions et peuvent se résumer de la façon suivante. Premièrement, la présence d'un distracteur déviait le regard de la cible, par rapport à la condition contrôle sans distracteur, confirmant ainsi la présence d'un effet global. Néanmoins, pour les saccades dont les latences étaient courtes, aucune différence significative entre nos conditions expérimentales n'était observée. Chaque distracteur (quel que soit l'espacement entre ses points) affectait de la même façon la précision de la saccade. Pour les latences longues, au contraire, l'erreur de visée variait en fonction de l'espacement entre les points du distracteur. Des points proches déviaient plus le regard que des points éloignés. Ces résultats suggèrent donc fortement que l'amplitude des saccades peut être influencée par des groupements perceptifs et donc par le traitement de l'orientation et des contours. Néanmoins, ces traitements n'opéreraient pas aux latences les plus courtes.

## II.1.3. Limitations de la manipulation de l'espace

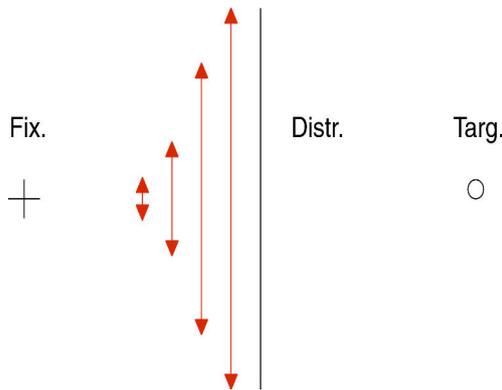
### II.1.3.1. Un rôle du contraste perçu ?

A la suite des résultats observés, nous nous sommes pourtant interrogés. En effet, nous avons réalisé que l'effet du groupement perceptif pouvait également être interprété différemment, c'est-à-dire comme un effet de groupement de plus bas niveau lié au contraste perçu du stimulus. Ainsi, même si chaque distracteur était composé du même nombre de pixels, lorsque les points sont proches, les différents contrastes locaux sont intégrés ensemble (grâce à des mécanismes de sommation spatiale réalisés au niveau des cellules ganglionnaires ; voir par exemple la loi proposée par Ricco (1877), et cela aurait des conséquences pour la perception : ils apparaîtraient comme étant plus lumineux, c'est-à-dire comme ayant un contraste par rapport au fond plus élevé. À l'inverse, lorsque les points sont éloignés, les points diminuent la possibilité d'intégrer plusieurs contrastes locaux ensemble, ce qui reviendrait à diminuer le contraste global du stimulus par rapport au fond. Ainsi, il serait relativement trivial d'avoir observé que le distracteur composé de points proches, donc perçu comme plus contrasté par rapport au fond, produisait une plus grande déviation par rapport à la cible que le distracteur composé de points éloignés, qui était perçu comme moins contrasté par rapport au fond.

### II.1.3.2. Expérience 2.2. : Un rôle de la taille et des interactions latérales ?

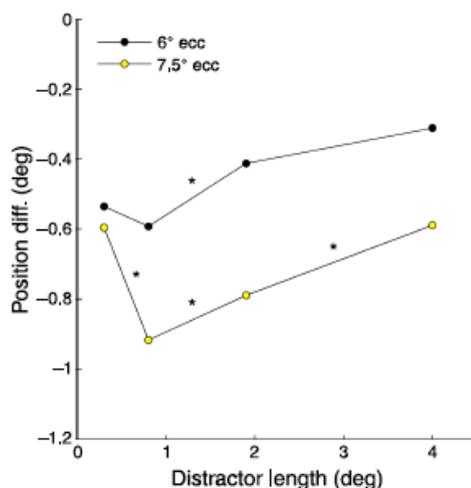
Une autre limitation de cette manipulation de l'espace est qu'elle induisait également une modification de la taille des distracteurs. Findlay (1982) avait mis en évidence qu'un distracteur de grande taille produisait une erreur de visée plus importante qu'un distracteur de petite taille. Ainsi, selon Findlay (1982), nous aurions dû observer un effet de l'espace dans le sens inverse : plus l'espace entre les points était important (et donc plus le distracteur était long), plus l'erreur de visée aurait dû être importante. Le fait que nous ayons observé l'inverse semblait indiquer, *a priori*, que la taille des distracteurs n'était pas un paramètre pertinent pour justifier de notre effet. Cependant, la manipulation de la taille réalisée par Findlay (1982) était très faible (entre  $0.2^\circ$  et  $0.4^\circ$ ), alors que notre expérience utilisait des variations un peu plus importantes comprises entre  $0.27^\circ$  et  $2.13^\circ$ . Cela nous a amené à nous questionner. En effet, la littérature montre que la façon dont l'activité neuronale est intégrée au niveau du CS dépend d'interactions latérales. Ces interactions seraient soit de courte portée et excitatrices, soit de longue portée et inhibitrices (pour des revues, voir Casteau & Vitu, 2012; Isa & Hall, 2009), bien que les interactions

inhibitrices seraient à l'oeuvre plus particulièrement au niveau des couches superficielles du CS (Phongphanphanee et al., 2014; voir section I.2.1.3.). Ainsi, un stimulus plus grand pourrait faire intervenir des interactions inhibitrices de longue portée qui tendraient à réduire le poids du distracteur. Cette hypothèse a été testée dans cette expérience, dans laquelle nous avons présenté un distracteur sous forme de lignes continues mais de plus ou moins grande taille (voir Figure 2.6).



**Figure 2.6.** Illustration des stimuli de l'Expérience 2.2. La cible était toujours un cercle de  $0.2^\circ$  et pouvait apparaître à une excentricité de  $6^\circ$  ou  $7.5^\circ$ . La distance entre la cible et le distracteur était toujours de  $3^\circ$  et le distracteur était toujours moins excentré que la cible. Les flèches rouges indiquent les différentes longueurs possibles du distracteur ( $0.3^\circ$ ,  $0.8^\circ$ ,  $1.9^\circ$  et  $4^\circ$ ). (D'après Tandonnet, Massendari et Vitu, 2012).

Les résultats observés (voir Figure 2.7) ont montré que la présence d'un distracteur produisait un effet global; les yeux atterrissaient entre les deux stimuli. Conformément aux résultats originaux de Findlay (1982), la perturbation produite par le distracteur augmentait avec la longueur du distracteur, mais la nouveauté était que cet effet s'observait seulement jusqu'à une longueur critique du distracteur ( $0.8^\circ$  environ). En effet, pour les distracteurs plus longs, l'effet s'inversait; à mesure que ceux-ci s'allongeaient, ils produisaient une déviation de moins en moins grande.



**Figure 2.7.** Résultats observés dans l'expérience II.2. Le graphique présente l'erreur de visée (en degrés d'angle visuel). L'erreur de visée est calculée comme la différence entre la position d'atterrissage moyenne dans les conditions contrôles (sans distracteur) et dans les conditions avec distracteurs. Le 0 de l'axe des ordonnées correspond donc à la précision dans la condition contrôle. (D'après Tandonnet, Massendari et Vitu, 2012).

Ces résultats suggèrent donc que les distracteurs les plus longs induisent un pattern d'activité neuronale suffisamment large pour impliquer des inhibitions latérales. Cela aurait pour conséquence de diminuer le poids du distracteur dans le phénomène d'intégration spatiale du distracteur et de la cible. Ainsi, ce résultat (qui a fait l'objet d'une publication dans *Journal of Vision*; voir Tandonnet, Massendari, & Vitu, 2012) venait perturber l'interprétation des résultats de la première expérience. En effet, dans l'expérience 2.1. (« ligne pointillée »), la moitié de nos stimuli avaient des tailles supérieures à  $0.8^\circ$  et impliquaient donc vraisemblablement des interactions latérales inhibitrices. Le fait que les distracteurs les plus espacés (et les plus grands) produisaient moins de déviation pouvait donc aussi être interprété en termes d'inhibition latérale. Seulement, il apparaît important de préciser que cette interprétation alternative ne permet pas d'expliquer le fait que nous n'observions pas, comme dans notre étude où la ligne était continue (Expérience 2.2.) d'effet de la taille pour les distracteurs dont la longueur était inférieure à  $0.8^\circ$ . En effet, pour les distracteurs qui étaient composés de points espacés de 0, 2 ou 4 minutes d'arc et dont la longueur était respectivement de  $0.27^\circ$ ,  $0.5^\circ$  et  $0.73^\circ$ , on aurait dû observer une augmentation de la déviation à mesure que la taille augmentait, à moins que l'absence d'un tel effet provenait du fait que tous les distracteurs, quels que soient leur taille et leur espacement, étaient composés du même nombre de pixels (voir Tandonnet & Vitu, 2013). Or les résultats ont montré que dès le premier niveau d'espacement, l'effet global tendait à se réduire. Cela pourrait signifier que la première interprétation que nous avons envisagée, en termes de contraste perçu du stimulus, est plus à même de rendre compte de nos résultats.

Un argument vient cependant à l'encontre de ces deux interprétations alternatives. En effet, notre effet d'espacement s'observait uniquement pour les latences les plus longues. Cela suggère que les effets du contraste ou des inhibitions latérales n'étaient pas les seuls phénomènes qui permettaient de rendre compte de nos résultats. En effet, l'effet de contraste s'apparente à un effet de très bas niveau qui aurait donc dû être observé dès les latences les plus courtes. De même, les inhibitions latérales au sein des couches du CS sont connues pour opérer rapidement (Munoz & Istvan, 1998). D'ailleurs, dans notre expérience « ligne continue » (2.2.), on observait un effet d'inhibition latérale sur toute la gamme de latences observées. Ainsi, l'apparition d'un effet d'espacement dans l'expérience « ligne pointillée » (II.1), seulement dans le deuxième intervalle de latences, pourrait suggérer qu'il faut du temps pour que les informations d'orientation et de contour en provenance du cortex visuel parviennent au CS et influencent par conséquent l'amplitude des saccades.

Cependant, il apparaît relativement évident que la manipulation de l'espacement implique des groupements de plusieurs niveaux (un groupement bas niveau interprétable en

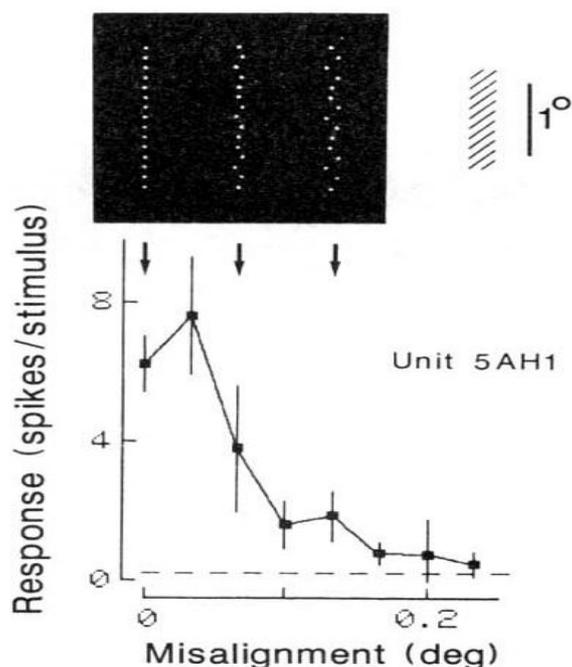
termes de contraste perçu ou un groupement plus élaboré interprétable en terme de reconstruction des orientations locales et du contour). Cette manipulation ne semble donc pas la plus adéquate pour d'étudier le rôle de l'orientation et du contour dans la programmation des saccades.

## II.2. Seconde approche expérimentale : manipuler l'alignement

Cette expérience a fait l'objet d'une publication. Les sections suivantes visent à résumer l'approche et les principaux résultats observés. L'article sera présenté à la section II.2.3.

### II.2.1. Expérience 2.3. : Objectif et approche

Pour cette nouvelle expérience, nous avons choisi de ne plus utiliser la manipulation de l'espace et au contraire de nous baser sur la manipulation de l'alignement de points pour étudier plus spécifiquement le rôle et le déroulement temporel des informations de contour sur la programmation des saccades. Dans cette expérience, nous avons cependant pris soin d'utiliser des stimuli de petite taille (inférieur à  $0.8^\circ$ ), qui n'impliquent *a priori* pas de phénomène d'inhibition latérale. Nous avons construit les stimuli en nous inspirant des travaux de Peterhans et Von der Heydt (1991) qui ont mis en évidence que les neurones de contour (V2) sont majoritairement activés par des points alignés. A l'inverse, des points non alignés vont réduire l'activité des neurones de V2 (voir Figure 2.8.).



**Figure 2.8.** Réponses d'un neurone de l'aire V2 pour des lignes pointillées dont on fait varier l'alignement. Le niveau de « désalignement » est indiqué sur l'axe des abscisses et le niveau d'activité du neurone est indiqué sur l'axe des ordonnées. Lorsque les points sont désalignés, la réponse du neurone est réduite. Un désalignement aussi petit que  $0.06^\circ$  réduit la réponse du neurone de moitié. Un espacement supérieur à  $0.2^\circ$  annule totalement la réponse du neurone. (D'après Peterhans et von der Heydt, 1991).

Nos distracteurs étaient donc composés de points alignés ou non alignés. Lorsque les points étaient alignés, un contour pouvait être extrait alors que lorsque les points étaient désalignés, le contour ne pouvait être extrait. Notre manipulation impliquait également une modification de la taille du distracteur ; les distracteurs désalignés s'étendaient sur une plus grande surface que les distracteurs alignés. Cependant, nous avons considéré que cela ne devrait pas interférer avec notre étude de l'effet du contour sur la métrique des saccades. Premièrement, Peterhans et Von der Heydt (1991) ont montré que la plus grande réponse des neurones de contour (situés dans V2) pour les points alignés en comparaison aux points désalignés n'était pas due à un changement de la taille ou du contraste du stimulus. De plus, d'après les données obtenues par Tandonnet et Vitu (2013), il semble que la taille d'un distracteur n'affecte pas la métrique des saccades si le nombre de ses traits élémentaires est maintenu constant. Or cela était le cas dans notre expérience ; chaque distracteur était composé de 16 pixels.

Par ailleurs, nous souhaitons également nous intéresser au décours temporel de l'influence des informations de contour. En effet, notre hypothèse reposait sur l'idée que l'influence des informations de contour repose sur un traitement cortical (aire visuelle secondaire) et devrait ainsi produire une influence plus tardive que des traitements plus bas-niveaux tels que la luminance, qui sont réalisés dès la rétine (voir section I.1.1.3.2.). Nous avons donc choisi d'ajouter une manipulation supplémentaire : le distracteur pouvait être présenté avec une haute ou une faible luminance. En effet, le contraste de luminance étant l'information traitée la plus rapidement, son influence devrait s'observer dès les latences les plus courtes, alors que l'influence des informations de contour devrait s'observer pour des latences légèrement plus longues. La manipulation de la luminance nous servait donc de référence dans le temps.

### **II.2.2. Expérience 2.3 : Prédiction et résultats principaux**

Notre expérience permettait de tester la prédiction suivante : si les informations de contour sont prises en compte par le système oculomoteur, alors les yeux devraient être déviés de façon plus importante vers le distracteur lorsque celui-ci est composé de points alignés (un contour peut être extrait) que lorsque celui-ci est composé de points non alignés (aucun contour ne peut être extrait). Contrairement à cette prédiction, nos résultats ont montré que les yeux étaient déviés de façon plus importante vers le distracteur lorsque celui-ci était désaligné, mais cela était néanmoins fonction de la luminance des stimuli. En effet, lorsque la luminance du distracteur était faible, les distracteurs produisaient tous le même

niveau de déviation. A l'inverse, lorsque la luminance était élevée, ce sont les distracteurs désalignés qui produisaient la plus grande déviation.

Nous avons proposé que cet effet s'explique par le fait que les distracteurs désalignés s'étendaient sur une plus grande surface. En effet, plus le distracteur était désaligné, plus il était « dispersé » et plus il produisait une déviation importante. Ainsi, bien que chacun des distracteurs était composé du même nombre de pixels (16 au total), leur arrangement spatial et la surface qu'ils occupaient influençaient fortement la métrique des saccades. Cependant, un tel effet ne se retrouvait pas lorsque les stimuli étaient de faible luminance, en accord avec les données de Tandonnet et Vitu (2013) montrant que pour des stimuli de faible luminance, la taille des stimuli n'a pas d'effet sur l'amplitude de l'effet global lorsque le nombre de pixels est maintenu constant. Ainsi, l'effet de taille, à proprement parler, serait largement dépendant de la luminance des stimuli et ne s'observerait que pour des stimuli très lumineux.

Par ailleurs, notre analyse de la métrique des saccades en fonction de leur latence nous a permis d'observer, à faible luminance, un effet du contour (c'est-à-dire que les distracteurs alignés produisaient une déviation plus importante) pour les saccades émises avec les latences les plus courtes (moyenne de l'intervalle des latences les plus courtes à faible luminance = 169 ms) mais pas pour les intervalles de latences intermédiaires ou longues (moyennes des intervalles de latences intermédiaires et longues à faible luminance = 200 ms et 248 ms respectivement). A haute luminance, l'effet de la taille était observé dans les deux premiers intervalles de latences (moyennes des intervalles de latences courtes et intermédiaires à haute luminance = 164 ms et 192 ms respectivement). Cela pourrait suggérer que l'effet de contour était présent pour tous les intervalles de latences mais qu'il était masqué, voir annulé par l'effet plus massif et légèrement plus rapide de l'effet de la taille. Ainsi, on peut envisager que pour les stimuli les plus lumineux, le déclenchement précoce de la saccade ne permettait d'observer qu'un effet de la taille du distracteur. A l'inverse, pour les stimuli les moins lumineux, l'effet de la taille était amenuisé et comme les latences étaient plus longues, le contour pouvait intervenir et influencer aussi la métrique des saccades.

### **II.2.3. Expérience 2.3 : Conclusion et questions en suspens**

Nos résultats suggèrent que le traitement des contours ne peut produire d'influence sur la métrique des saccades lorsque d'autres propriétés, comme la taille du stimulus, qui reposent principalement sur l'extraction du contraste de luminance sont disponibles précocement et ont un effet inverse à l'effet potentiel du contour. Ainsi, il semble difficile à ce stade, de conclure quant au rôle du contour dans la programmation des saccades et notre étude laisse donc

plusieurs questions en suspens. Premièrement, il reste à démontrer que les traitements impliquant le cortex visuel sont réalisés suffisamment précocement pour influencer la programmation des saccades, et dans quelle mesure leur influence est plus tardive que celle associée au traitement des contrastes de luminance (voir Chapitre IV). D'autre part, il nous faut déterminer si ces facteurs visuels corticaux peuvent influencer la métrique des saccades et produire un effet global lorsqu'ils ne sont pas confondus avec des facteurs de plus bas niveau comme la taille ou le contraste de luminance (voir Chapitre 3).

## II.3. Article

Massendari, D., Tandonnet, C., & Vitu, F. (2014). On the reduced influence of contour on saccade metrics and its competition with stimulus size. *Vision research*, 101, 158-166.



## On the reduced influence of contour on saccade metrics and its competition with stimulus size



Delphine Massendari<sup>a,\*</sup>, Christophe Tandonnet<sup>a,b</sup>, Françoise Vitu<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de Psychologie Cognitive, Centre National de la Recherche Scientifique, Aix-Marseille Université, Marseille, France

<sup>b</sup> Faculté de Psychologie et des Sciences de l'Éducation, Université de Genève, Genève, Switzerland

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 2 February 2014

Received in revised form 25 June 2014

Available online 5 July 2014

#### Keywords:

Human

Eye movement

Global effect

Saccade metrics

Contour extraction

Stimulus size

### ABSTRACT

It is well known that the metrical properties of saccadic eye movements are strongly influenced by the extraction of low-level visual features (e.g., luminance). Higher-level visual features (e.g., contour) also play a role, but their relative contribution and time course remain undetermined. Here, we investigated this issue, by testing the influence of contour on saccade metrics. We used a saccade-targeting task in which a peripheral target was, on some trials, simultaneously displayed with a less eccentric distractor. This paradigm is known to yield a global effect, that is a deviation of the eyes towards an intermediate location between the stimuli. The novelty was to test whether this effect would vary with the alignment of the distractor's elementary features. Distractors were of high vs. low luminance, and composed of 16 pixels that were either aligned or misaligned by 0.23° or 0.43°. Our prediction, under the hypothesis that contour intervenes, was that aligned distractors, which formed a definite contour, would deviate the eyes more strongly than misaligned distractors. On the contrary, we found that distractors of high luminance produced greater eye deviations when they were misaligned, and hence more largely spread, than when they were aligned. Furthermore, low-luminance distractors deviated the eyes to the same extent irrespective of their alignment, though showing a reversed, contour-like, effect of alignment for early-triggered saccades. We proposed that contour has only limited influence on saccade metrics, when other, lower-level and more salient visual features, such as the extent of the stimulus pattern, are available.

© 2014 Elsevier Ltd. All rights reserved.

### 1. Introduction

It has long been known that the very brief, saccadic movements of the eyes, that intervene during the viewing of visual scenes are influenced by the visual properties of the stimuli as well as top-down, cognitive processes (for reviews see Henderson & Hollingworth, 1998; Rayner, 1998). Still, as suggested by recent research, eye guidance relies primarily on the extraction of elementary visual features, that may not only drive the eyes to visually-salient regions (e.g., Itti & Koch, 2000), but may also guide them to objects of interest (Tatler, Baddeley, & Gilchrist, 2005; Torralba et al., 2006; see also Nuthmann & Henderson, 2010; Zelinsky, 2008). These features include contrast, color as well as orientation and possibly also contour, thus suggesting that both low-level retinal processes and higher-level cortical processes in

Areas V1 and V2 are involved. However, whether these features influence to the same extent and with the same time course where the eyes move remains a matter of debate in research on saccade programming. Here, we thus re-examined the role of contour, by testing whether it influences saccade metrics in a simplified visual display.

The critical role of low-level visual features in saccade programming was first suggested by the tendency for the eyes to initially move towards the center of gravity of the peripheral configuration, whether this is made of one single target element or several, visually distinct stimuli (Coren & Hoenig, 1972; Findlay, 1982; for reviews see Van der Stigchel & Nijboer, 2011; Vitu, 2008). This phenomenon, called global effect, which likely reflects the rather poor spatial resolution of the superior colliculus (SC), was interpreted in terms of population coding (Findlay, 1982; Lee, Rohrer, & Sparks, 1988; Van Opstal & van Gisbergen, 1989) that is the averaging of the activity of populations of neurons with large and overlapping receptive fields (Goldberg & Wurtz, 1972; McIlwain, 1975). Given that the SC receives afferent projections not only from the visual cortex (and other cortical areas), but also from the retina, it was then hypothesized that the global effect reflects the population

\* Corresponding author. Address: Aix-Marseille Université, CNRS, Laboratoire de Psychologie Cognitive, Faculté St Charles, Bâtiment 9, Case D, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille, France. Fax: +33 4 88 57 68 95.

E-mail addresses: [Delphine.Massendari@gmail.com](mailto:Delphine.Massendari@gmail.com) (D. Massendari), [Christophe.Tandonnet@unige.ch](mailto:Christophe.Tandonnet@unige.ch) (C. Tandonnet), [Francoise.Vitu-Thibault@univ-amu.fr](mailto:Francoise.Vitu-Thibault@univ-amu.fr) (F. Vitu).

activity pattern that forms as a result of direct retinal input to the SC, and hence before descending projections to the SC reshape the activity profile in favor of the target (Coëffé & O’regan, 1987; Findlay & Walker, 1999).<sup>1</sup>

Further evidence for this low-level hypothesis came from the finding that the global effect greatly depends on stimulus features such as contrast and luminance. First, Deubel, Wolf, and Hauske (1984) showed that when two light-emitting diodes of variable intensity were simultaneously switched on in the periphery, the eyes moved closer to the stimulus that was the brightest. Furthermore, Findlay (1982) reported that when two stimuli of variable size were simultaneously displayed, the eyes were more largely deviated towards the largest stimulus of the pair. However, since the effect was maintained irrespective of whether the shape was filled or left empty (and only the frame was available), it was assumed that the effect of stimulus size resulted from stimulus boundaries over-riding the integration of local contrast (Findlay, Brogan, & Wenban-Smith, 1993). Still, the possibility remains that it was simply a result of larger stimuli, whether filled or empty, being composed of a greater number of lighted pixels. Indeed, as shown recently, the global effect is unaffected by stimulus size when the overall stimulus intensity is held constant (Tandonnet & Vitu, 2013; see also McGowan et al., 1998) and it is not influenced by the location of stimulus boundaries (Tandonnet, Casteau, & Vitu, 2013; see also Guez et al., 1994).

At the same time, as shown in several other studies, more elaborate visual features do influence where the eyes move in simplified visual displays, but their time course and contribution relative to that of lower-level features remain undetermined. First, Deubel et al. (1988) reported a global effect while both the target and the simultaneously-displayed distractor stimulus were uniquely defined by their orientation contrast to a textured background (an array of tilted lines). Their finding thus suggested that saccade averaging can also rely on orientation contrast signals. Still, this could be a result of increased exposure to distractor and target stimuli. Indeed, saccade latencies were overall longer than usually observed in a typical saccade-target task (i.e. between about 210 and 260 ms on average in individuals), and longer compared to a condition with no background (i.e. by about 20–40 ms). Furthermore, Van Zoest, Donk, and Theeuwes (2004) found in a visual-search task, that it takes about 225–275 ms from stimulus onset, for the eyes to first move to a target defined by its orientation contrast to a textured background, when this is displayed with an equally salient remote distractor of the same orientation.

In a similar manner, Kowler and colleagues found that contour, or the area delimited by an isolated shape in the periphery also influences where the eyes move (He & Kowler, 1991; Melcher & Kowler, 1999), at least as long as the frame of the shape is entirely visible and not occluded or partly degraded (see Vishwanath, Kowler, & Feldman, 2000). Contour may even override the effect of the density of visual elements (i.e. dots), that form the contour or are inserted within the shape, but only for saccades with rather long latencies (>400 ms; Melcher & Kowler, 1999), and at least under certain task instructions (Vishwanath & Kowler, 2003).

To shed further light on the role of visual-cortical processes in saccade programming, the present study thus investigated whether contour information influences the accuracy of saccades that are generated with shorter latencies than in previous studies. A two-stimulus visual display was used, in which the saccade-target stimulus was presented simultaneously with an ipsilateral distractor. When combined with a step (0-ms gap) paradigm (Saslow, 1967), this typically yields a global effect (i.e., the eyes land at an

intermediate location between the stimuli), as well as saccade latencies in the order of about 200 ms or less (e.g., Walker et al., 1997). To ensure that the global effect would not be a result of the uncertainty of target location (i.e., He & Kowler, 1989), the target (i.e., a small circle) always appeared at a more eccentric location than the distractor, on the right horizontal axis. Furthermore, in order to determine the visual properties that are implicitly processed during saccade programming, whilst changing neither the target object nor the participants’ task, the visual features of the distractor were manipulated, and their influence on saccade accuracy was measured by comparison with a control condition with no distractor.

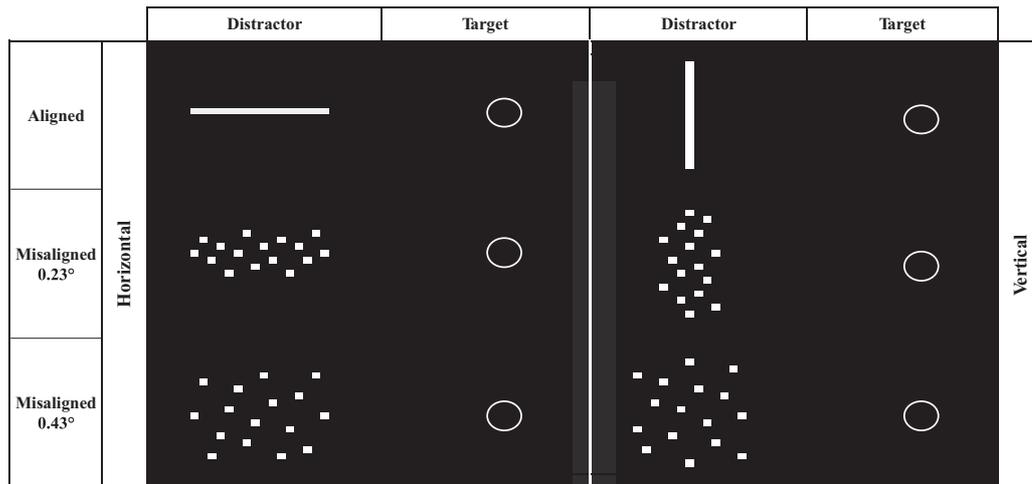
Distractor stimuli were designed following Peterhans and von der Heydt’s (1991) finding that contour neurons in Area V2 of the visual cortex, decrease their response by half when the dots that compose the stimulus pattern are misaligned by 0.06°, and then cease to fire when the dots are misaligned by 0.20°. They consisted of 16 vertically- or horizontally-arranged dots that were either aligned or misaligned, with misalignment varying between 0.23° and 0.43° (see Fig. 1). Aligned distractors extended over smaller areas (smaller in width) in comparison with misaligned distractors, while laying also slightly further from the saccade-target stimulus when they were vertically oriented. However, contour neurons are likely blind to stimulus size, as suggested by Peterhans and von der Heydt’s (1991) additional report, showing that the reduced response of neurons in Area V2 for misaligned compared to aligned stimuli is not due to a related change in their width or mean contrast. Furthermore, stimulus size affects where the eyes land in two-stimulus visual displays (Findlay, 1982; Findlay, Brogan, & Wenban-Smith, 1993), but presumably not when the number of elementary features (i.e. pixels) of the distractor is held constant (Tandonnet & Vitu, 2013), as in the present study. On the other hand, it has been shown that the global effect varies systematically with the center-to-center distance between the stimuli (see Casteau & Vitu, 2009; Ottes, Van Gisbergen, & Eggemont, 1984), but small variations, at least, in the distance between stimulus borders have no impact on where the eyes land (Tandonnet, Casteau, & Vitu, 2013; but see Findlay, Brogan, & Wenban-Smith, 1993). In turn, the border-to-border distance between our stimuli was unlikely a source of confound for vertically-oriented distractors, and certainly not for horizontal distractors, since these laid at exactly the same distance from the target irrespective of misalignment. Thus, under the assumption that contour plays a role, we expected aligned distractors, that formed definite contours, to produce greater eye deviations compared to misaligned distractors, but no main effect if contour does not contribute. In addition, if contour would have a reduced influence because it comes in slightly later than lower-level, retinal features, its effect on saccade accuracy would likely be delayed compared to the effect of luminance contrast for instance. Thus, as a further control, the brightness of the distractor was also manipulated, and the time course of both the effects of alignment and luminance were estimated by comparing saccade accuracy over the observed range of saccade latencies.

## 2. Method

### 2.1. Participants

Participants were seven volunteers (two men and five women), who were between 18 and 27 years old (23 years on average); they reported having normal vision and being in good health. They were paid for their participation. Informed consent was obtained according to the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki.

<sup>1</sup> Note that the role of the retino-tectal pathway has been debated (e.g., Fendrich, Wessinger, & Gazzaniga, 2001).



**Fig. 1.** Target-distractor configurations used in the experiment. The target was a small circle of 0.2-degree diameter. The distractors consisted of 16 vertically- or horizontally-arranged pixels that subtended an area of 0.53° and that were either aligned or misaligned, with misalignment varying between 0.23° and 0.43°.

## 2.2. Procedure and stimuli

The participant was seated in an adjustable chair. A bite bar minimized his/her head movements. After setting up the eye tracker, a calibration phase began. Calibration was made using 15 points presented successively on the entire screen (5 points on both diagonal axes, and 5 points around the central horizontal axis of the screen (2 above and 3 below)). The first calibration point was presented in the left upper corner of the screen until the participant pressed a button; this made the point disappear, and reappear at another location. Participants were asked to press the button only when they were fixating very precisely at the displayed dot location. If the calibration was not satisfactory (or the correlation between the actual and the estimated eye location was less than 0.99 for both horizontal and vertical coordinates), another calibration phase was initiated. Otherwise, a block of trials began.

Each trial began with the presentation of a white fixation cross (“+” sign; 0.4°; 2.2 cd/m<sup>2</sup>) on a black background (<0.1 cd/m<sup>2</sup>). When the computer detected a fixation within a vertically-oriented rectangle zone centered on the fixation cross (width: 0.27°; height: 1°), the fixation cross was switched off and the target stimulus (a circle with a diameter of 0.2° and a luminance of 2.2 cd/m<sup>2</sup>) was presented at an eccentricity of 6° or 7.5° to the right of fixation on the horizontal axis. On 92% of the trials, a 3-degree less eccentric, non-target, distractor stimulus was displayed simultaneously, thus resulting in two distractor and target eccentricity pairings: 3° and 6°, and 4.5° and 7.5°. The distractor was composed of 16 pixels (1) of high (7.8 cd/m<sup>2</sup>) vs. low (1.1 cd/m<sup>2</sup>) luminance, (2) that were vertically- or horizontally-arranged, and (3) aligned or misaligned, with misalignment varying between 0.23° and 0.43° (Fig. 1). The length of the distractor subtended 0.53°, with each pixel subtending 0.03°. Participants were asked to fixate the target as quickly and as accurately as possible, while ignoring the distractor. When their eye crossed a boundary one-degree to the right of the fixation cross, a delay of 500 ms elapsed before the stimuli were removed. This was followed by the presentation of the trial number in the lower part of the screen for a duration of 1000 ms. After another delay of 1000 ms, the next trial began.

Participants ran a block of 26 practice trials, followed by 20 blocks of 130 trials. In each block, there were five repetitions of each condition (thus yielding a total of 100 repetitions per

condition) and the order of the conditions was randomized. Each block was preceded by a new calibration phase and was followed by a short break.

## 2.3. Apparatus

Eye movements were recorded using a 5th generation Dual-Purkinje-Image Eye-Tracker (Ward Electro-Optics, Inc.), sampling the right eye position every millisecond with a spatial accuracy of 10 min of arc (Cornsweet & Crane, 1973). The eye tracker was interfaced with two IBM-compatible microcomputers. The first computer recorded the eye movement parameters, and analyzed them on line, using the software developed at the Catholic University of Leuven by Van Rensbergen and de Troy (1993). The second computer controlled the visual presentation of the stimuli. Eye movement parameters were continuously sent to the second computer, so that the visual display could be changed contingent on the position of the eyes.

The stimuli were displayed in graphics mode on a 17 CRT monitor with 60-Hz refresh rate. The distance between the participants’ eyes and the monitor was set to 85 cm. The room was dark except for a dim indirect light source. The background luminance was less than 0.01 cd/m<sup>2</sup>. Vision was binocular.

## 2.4. Data selection and analysis

The eye-position signal was re-analyzed offline, using the offline saccade-fixation detection algorithm developed by Van Rensbergen and de Troy (1993). Both the landing position and the latency of the initial saccade that followed stimulus onset were considered for analysis. Trials were rejected when the stimuli were displayed during a saccade and not a fixation (4.8%), the averaged eye position before saccade onset (as measured offline) deviated from the fixation cross by more than ±0.5° and ±1° in the horizontal and the vertical directions respectively (10.4%), a blink occurred before or after the saccade (6.94%), the saccade was anticipatory (latency less than 80 ms; 9.66%) or it landed no further than 1° to the right of fixation (10.39%), resulting in a total of 24.6% rejected trials on average across participants. Note that rejection percentages in the range of 20% are commonly observed in this type of task and setup (e.g., Vitu et al., 2006). After rejection, there remained 527 trials on average (range: 504–544) in each

elementary condition and 75 trials on average (range: 59–91) for each individual in each condition.

In all analyses, means were calculated for each participant, and these were then averaged across participants. Analyses of variance were run on the means for each participant in each condition, using a 2 (target eccentricity)  $\times$  2 (distractor luminance contrast)  $\times$  3 (distractor alignment)  $\times$  2 (distractor orientation) within-subject design in the experimental condition and a single factor (target eccentricity with 2 levels) within-subject design in the control condition. Furthermore, to test the presence of a global effect, saccade accuracy in the 24 experimental conditions and the two control conditions were compared, using contrast analyses in a single factor (with 26 levels) within-subject design. Tukey tests were used for post hoc comparisons.

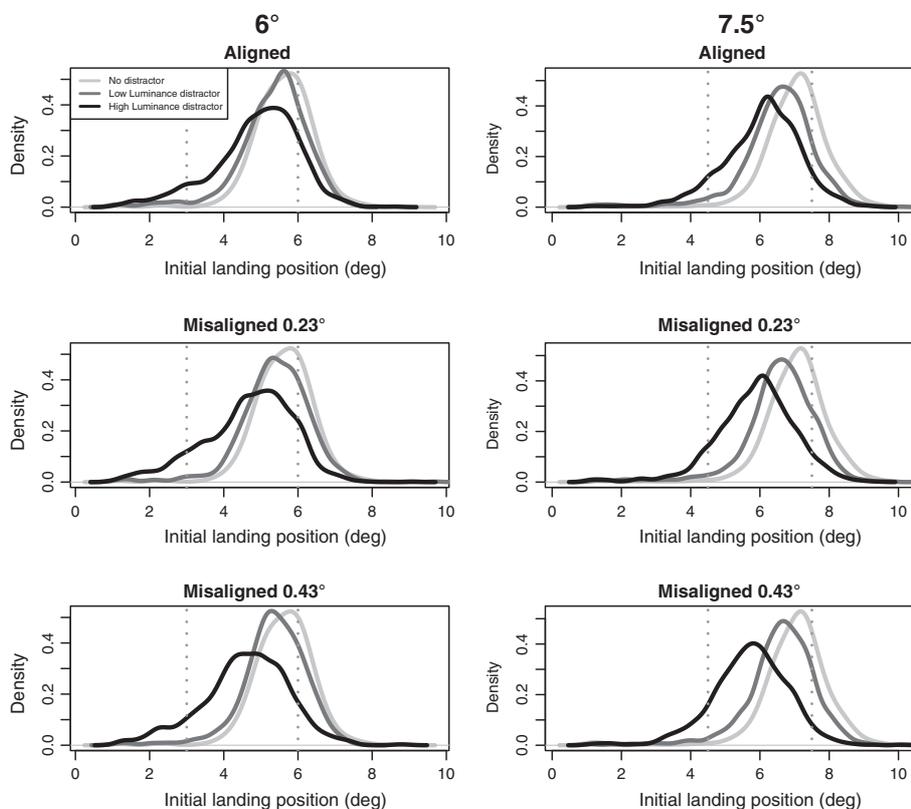
### 3. Results

#### 3.1. Saccade accuracy

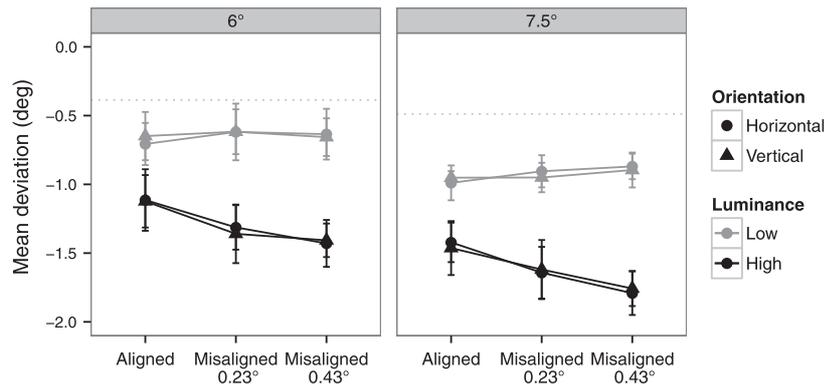
In the control condition with no distractor, the eyes landed relatively accurately on the target, undershooting it only slightly (mean =  $-0.4^\circ$ ), but to the same extent for both eccentricities ( $F(1,6) = 1.70$ ). In the experimental condition where the target was presented with a distractor, the eyes more greatly undershot the target (mean =  $-1.12^\circ$ ), thus indicating as expected, a deviation of the eyes' landing position towards the distractor. As shown in Fig. 2, where the distributions of the eyes' initial landing positions in the experimental conditions were plotted against the corresponding control distributions (across all participants), this pattern was not the result of the eyes sometimes landing on the target, and sometimes landing on the distractor. Rather, the whole distribution of initial landing positions in the experimental condition

was shifted compared to the distribution in the corresponding control condition; this was also true at the individual level (not shown here). The contrast comparison between the 24 experimental conditions and the two no-distractor, control conditions was significant ( $F(1,6) = 63.26$ ,  $p < .001$ ). Post-hoc tests confirmed that each experimental condition differed significantly from its corresponding no-distractor, control condition ( $p < .001$ ), except in the particular case where the target was displayed at an eccentricity of  $6^\circ$  and the distractor had a low luminance ( $p > .20$ ). Thus, at the smallest eccentricity, distractors of low luminance failed to generate a significant deviation of the eyes from the target.

To examine the role of contour information at the distractor location, the mean deviation of the eyes from the target in distractor trials was plotted as a function of the alignment of the distractor as well as its luminance and orientation, and separately for the two target eccentricities. In contradiction with the hypothesis that contour intervened in determining saccade metrics, Fig. 3 shows that irrespective of their orientation, distractors of high-luminance produced greater, but not smaller eye deviations when they were misaligned than when they were aligned. Still, low-luminance distractors which produced overall smaller deviations had the same impact irrespective of their alignment. The effects of alignment and luminance were significant ( $F(2,12) = 12.85$ ,  $p < .01$  and  $F(1,6) = 90.56$ ,  $p < .001$  respectively) as well as the interaction ( $F(2,12) = 44.87$ ,  $p < .001$ ); other effects and interactions were non-significant ( $F_s \leq 2.65$ ), except for the effect of eccentricity ( $F(1,6) = 19.44$ ,  $p < .005$ ), which revealed a greater deviation for 7.5- compared to 6-degree target eccentricities. Furthermore, as confirmed by post hoc tests, saccade accuracy did not differ between the three levels of alignment for low-luminance distractors ( $p > 0.35$ ); for high-luminance distractors, it differed significantly between aligned and 0.23-degree misaligned distractors



**Fig. 2.** Distributions of initial landing positions (in degrees) for high- and low-luminance distractor trials (black and grey respectively) against no-distractor, control trials (light grey) separately for the three conditions of alignment (rows) and the two target eccentricities (columns). The two vertical dotted lines indicated the positions of the distractor and the target.



**Fig. 3.** Mean deviation of the initial landing positions (in degrees) from the target as a function of distractor alignment, luminance and orientation, and separately for the two target eccentricities in the experimental condition; horizontal dotted lines represent the mean eye deviation in the corresponding no-distractor, control conditions. A deviation of zero corresponded to landing positions on the target, while negative values indicated that the eyes undershot the target. Error bars represent within-subjects confidence intervals (Morey, 2008). Left panel: target eccentricity of 6°. Right panel: target eccentricity of 7.5°.

( $p < .001$ ) and between 0.23- and 0.43-degree misaligned distractors ( $p < .001$ ).

### 3.2. Saccade latency

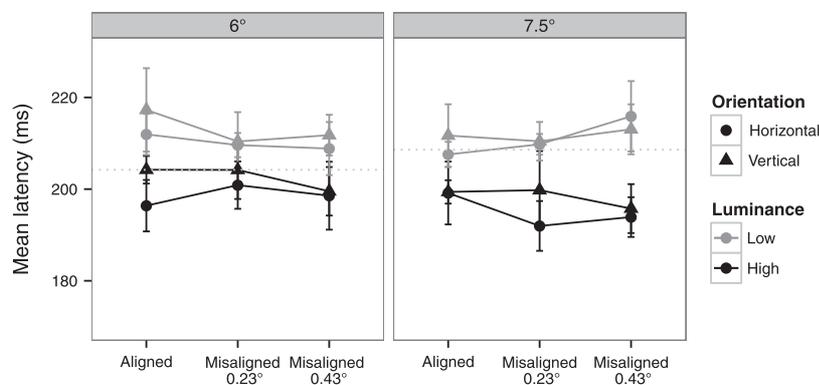
In Fig. 4, the mean latency of the initial saccade in the experimental condition was plotted as a function of alignment, luminance and orientation, and separately for the two target eccentricities. For comparison, saccade latency in the control, no-distractor condition, that was 206 ms on average, was indicated by the horizontal dashed line; there was no significant effect of target eccentricity ( $F(1,6) = 0.47$ ). This figure shows that a distractor of low luminance tended to slightly increase saccade latency (mean = 211 ms) compared to the control condition, while high-luminance distractors tended to slightly facilitate saccade onset (mean = 198 ms), particularly when the target was displayed at an eccentricity of 7.5°. However, the contrast comparison between the 24 experimental conditions and the two no-distractor, control conditions was not significant ( $F(1,6) = 0.69$ ). In addition, as indicated by post hoc tests, only the shortening of saccade latency with high luminance distractors was significant, and this only in a few conditions, i.e., the target was displayed at an eccentricity of 7.5° and the distractor was either vertically-arranged and misaligned by 0.43° ( $p < .05$ ) or horizontally-arranged and misaligned by 0.23° ( $p < .001$ ) or by 0.43° ( $p < .01$ ; other  $ps > .37$ ).

The analysis of variance in the experimental condition showed a significant effect of luminance (13 ms on average,  $F(1,6) = 85.19$ ,

$p < .001$ ), but neither the effect of alignment nor the interaction between luminance and alignment were significant ( $F(2,12) = 1.44$  and  $F(2,12) = 2.06$  respectively). The effects of eccentricity and orientation were significant ( $F(1,6) = 8.66$ ,  $p < .05$  and  $F(1,6) = 7.09$ ,  $p < .05$  respectively), but the difference between the two levels of each variable was only of 2 ms on average. The only interaction that was significant was between eccentricity, luminance and alignment ( $F(2,12) = 3.94$ ,  $p < .05$ ). As revealed by post hoc tests, this came from the difference between high- and low-luminance distractors being significant for the three levels of alignment ( $p < .05$ ) in the 7.5-degree target-eccentricity condition, but only for aligned distractors ( $p < .01$ ) in the 6-degree target-eccentricity condition. Note that for the two eccentricities, as well as the two levels of luminance, post hoc tests revealed no difference between the three levels of alignment ( $p > .63$ ).

### 3.3. Saccade accuracy by saccade latency

In order to assess the time course of the effects of the manipulated variables on saccade accuracy, each individual's saccade latency distribution was divided into three equal bins. The first bin comprised saccades with latencies between 80 ms (the above selection criterion) and the 33rd percentile of the participants' distribution (mean: 184 ms; range: 161–216 ms). The second included saccades with latencies between the 33rd, and the 66th percentile (mean: 216 ms; range: 180–270 ms) and the last bin included all remaining saccades. Mean saccade latency in the three



**Fig. 4.** Mean initial saccade latencies (in ms) as a function of distractor alignment, luminance and orientation, and separately for the two target eccentricities in the experimental condition; horizontal dotted lines represent the mean latency of saccades in the corresponding no-distractor, control conditions. Error bars represent within-subjects confidence intervals. Left panel: target eccentricity of 6°. Right panel: target eccentricity of 7.5°.

bins was respectively 164 ms (range: 147–188 ms), 198 ms (range: 169–238 ms) and 250 ms (range: 194–335 ms).

Fig. 5 presents the mean accuracy of saccades in the experimental condition as a function of alignment, luminance and orientation, separately for the two target eccentricities and the three saccade-latency bins. It shows that saccade accuracy in the experimental as well as the control conditions (horizontal dashed line) tended to increase over time, thus replicating previous findings (e.g., Coëffé & O’regan, 1987). The contrast comparison between the 24 experimental conditions and the two control conditions was significant in all bins ( $ps < .01$ ), thus indicating that a global effect was still overall maintained over the three saccade-latency bins. Post-hoc comparisons between the experimental and the control conditions confirmed a global effect in all three bins for high-luminance distractors ( $ps < .05$ ), except for vertically-aligned distractors displayed with a 6-degree eccentric target, which had no effect in the third bin ( $p = .56$ ). On the contrary, low-luminance distractors significantly deviated the eyes in the first two saccade-latency intervals only in some specific conditions and when the target was displayed at an eccentricity of  $7.5^\circ$  ( $ps < .05$ ), and failed to generate a significant deviation of the eyes in the last bin ( $ps > .07$ ).

Fig. 5 also shows that most of the above-reported patterns held over time, and this was confirmed in three separate analyses of variance (for the three saccade-latency bins respectively) in both the experimental and the control condition. In all three bins, high-luminance distractors produced greater eye deviations when they were misaligned than when they were aligned. In contrast, low-luminance distractors generated overall smaller, but similar eye deviations irrespective of their alignment, in all but the first bin; in that case, the eye deviation actually slightly increased with alignment, as expected under the contour hypothesis. The effect of alignment was significant only in Bins 2 and 3 ( $F(2,12) = 1.34$ ,  $F(2,12) = 17.97$ ,  $p < .001$  and  $F(2,12) = 4.87$ ,  $p < .05$  for Bins 1–3 respectively), but the effect of luminance and the interaction

between alignment and luminance were significant in all bins (Bin 1:  $F(1,6) = 55.90$ ,  $p < .001$  and  $F(2,12) = 17.83$ ,  $p < .001$ ; Bin 2:  $F(1,6) = 57.77$ ,  $p < .001$  and  $F(2,12) = 20.99$ ,  $p < .001$ ; Bin 3:  $F(1,6) = 67.01$  and  $F(2,12) = 4.06$ ,  $p < .05$  respectively). Furthermore, as indicated by post hoc comparisons between the three levels of alignment in each of the three bins, both the non-contour and the contour-like trends observed in the first bin, for high- and low-luminance distractors respectively were significant ( $ps < .05$ ). In Bin 2, only the difference between aligned and  $0.23^\circ$ -degree misaligned distractors of high-luminance remained significant ( $p < .001$ ), and in Bin 3 none of the tested differences were significant ( $ps > .06$ ).

It is also worth noting that the reduction of saccade accuracy with target eccentricity, that was observed in the experimental condition, was present in the first two bins only ( $F(1,6) = 59.70$ ,  $p < .001$ ,  $F(1,6) = 11.17$ ,  $p < .05$  and  $F(1,6) = 2.90$  for Bins 1–3 respectively), and that there was a significant interaction between target eccentricity and distractor luminance in the first bin ( $F(1,6) = 6.25$ ,  $p < .05$ ,  $F(1,6) = 0.42$  and  $F(1,6) = 2.29$ ). In the control condition, saccade accuracy was also slightly less for more eccentric targets, but only in the first bin ( $F(1,6) = 7.86$ ,  $p < .05$ ,  $F(1,6) = 1.11$  and  $F(1,6) = 0.01$ , for Bins 1–3 respectively). Other effects and interactions were non-significant ( $F_s \leq 2.28$ ).

#### 4. Discussion

The goal of the present study was to investigate the influence of contour information on the metrics of saccadic eye movements. To this aim, a saccade-targeting task was used, in which a peripheral target was, on some trials, simultaneously displayed with a less eccentric, though proximal distractor. This paradigm is known to yield a global effect, that is a deviation of the eyes toward an intermediate location between the stimuli (Findlay, 1982). The novelty here was to test whether the global effect would vary with the

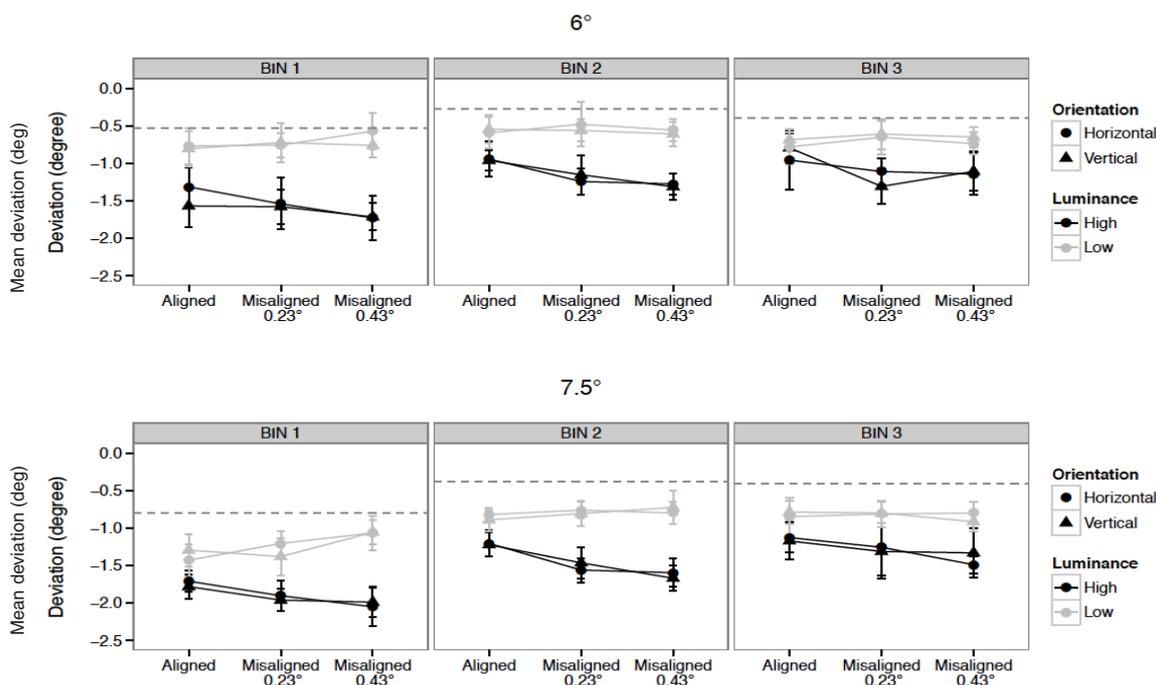


Fig. 5. Mean deviation of the initial landing positions (in degrees) from the target in the experimental condition as a function of distractor alignment, luminance and orientation, and separately for the two target eccentricities and the three saccade-latency bins (as defined after dividing the distributions of saccade latencies for each participant, in three equal bins; see text). Horizontal dotted lines represent the mean eye deviation from the target in the corresponding no-distractor, control conditions. Error bars represent within-subjects confidence intervals. Upper panels: target eccentricity of  $6^\circ$ . Lower panels: target eccentricity of  $7.5^\circ$ .

luminance and the alignment, relative to the vertical or the horizontal, of the elementary features (i.e., pixels) that composed the distractor. Under the hypothesis that contour contributes to the computation of saccade metrics, it was expected that aligned distractors, forming a definite contour, would deviate the eyes more largely than misaligned distractors, that did not form a contour. Results showed, in contradiction with this prediction, that distractors of high luminance produced greater eye deviations when they were misaligned than when they were aligned, while low-luminance distractors deviated the eyes to the same extent irrespective of their alignment and orientation, and tended to show a reversed, contour-like effect of alignment only in the case of early-triggered saccades.

In the following sections, we will first argue that the effect of (mis)alignment for high-luminance distractors likely reflected an effect of stimulus size. We will then discuss alternative interpretations for the reduced influence of contour, and we will propose a competition-type account that might also explain the absence of an effect of stimulus alignment for low-luminance distractors.

#### 4.1. The greater impact of misaligned distractors: an effect of stimulus size

As we have seen above, the finding that distractors of high luminance became gradually more disruptive as their elementary features deviated more largely from a straight line argues against the hypothesis that contour extraction processes determined where the eyes moved. It is also inconsistent with an interpretation in terms of inter-stimulus distance. Indeed, while vertically-oriented distractor patterns laid closer to the target as their alignment reduced, the borders of horizontal distractors laid at exactly the same distance from the target irrespective of alignment. Yet, an effect of alignment was observed irrespective of stimulus orientation. Thus, a more likely interpretation is in terms of stimulus size; misaligned distractor patterns more greatly deviated the eyes from the target because they were more largely spread.

Previous research has shown that saccade metrics in two-stimulus displays is greatly affected by the spatial extent of the stimuli, and that the eyes tend to move closer to the larger stimulus of a pair (Findlay, 1982; Findlay, Brogan, & Wenban-Smith, 1993). Still, recent findings revealed that the effect of stimulus size does not replicate when the number of elementary features (pixels) that compose the shape is held constant (Tandonnet & Vitu, 2013). It was thus proposed that the greater disruption associated with larger stimuli may not come from their boundaries being further apart (Findlay, Brogan, & Wenban-Smith, 1993), but may instead result from larger stimuli containing more lighted pixels and hence being overall more luminous (Tandonnet & Vitu, 2013; see also McGowan et al., 1998; but see Guez et al., 1994). In the present experiment, all distractor patterns contained the same number of lighted pixels (i.e., 16). Thus, according to this latter, elementary-feature account of the effect of stimulus size, the distractors should not affect the eye's landing position differently depending on their spatial extent. This is what we found when the luminance level of the distractor was low and actually similar to that of Tandonnet and Vitu's (2013) low-luminance stimuli. Still, high-luminance distractors, which were actually much brighter than Tandonnet and Vitu's high-luminance distractors, deviated the eye more largely when they were more widely spread. Thus, it appears that the effect of stimulus size cannot be attributed entirely to the number of elementary features that compose the stimuli. Rather, it depends also on the spatial extent of the stimulus pattern and the luminance level of its elementary features. The finding that both the effect of stimulus luminance and the interaction between luminance and alignment were significant already in the first saccade-latency interval further confirms this view and actually

suggests that the effect of stimulus size was a low-level, collicular effect.

In line with previous models of saccade programming (e.g., Van Opstal & van Gisbergen, 1989), one may speculate that as the elementary features of our distractor patterns were more largely spread, they recruited a larger population of neurons in the SC map, though mainly when their luminance level was high. This in turn pulled the center of gravity of the entire active population closer to the representation of the distractor, and hence more greatly deviated the eyes from the saccade target. Importantly, this occurred whether the spread of the distractor pattern was along or perpendicular to the saccade-target axis, as suggested by the similar effect of alignment for horizontally- and vertically-oriented distractors. Thus, within the tested range of inter-stimulus distances, the size effect was more a question of how large and/or salient the distractor-related population was, than how far it laid from that associated with the saccade target (see also Tandonnet, Casteau, & Vitu, 2013). This effect failed to emerge with low-luminance distractors probably because the corresponding neuronal activity pattern was not salient enough, although it is quite likely, as further explained below, that it was also because contour information competed with stimulus size.

#### 4.2. The reduced influence of contour information

Several previous studies reported an influence of high-level visual cortical processes on saccade metrics, and in particular a role of orientation (Deubel et al., 1988; Van Zoest, Donk, & Theeuwes, 2004) and contour (He & Kowler, 1991; Melcher & Kowler, 1999; Vishwanath & Kowler, 2003; Vishwanath, Kowler, & Feldman, 2000; see also Findlay, Brogan, & Wenban-Smith, 1993). The result here that the distractor pattern did not deviate the eyes from the target stimulus more greatly when it was aligned and hence contour information could be extracted (Peterhans & von der Heydt, 1991), than when it was misaligned is in conflict with these findings. It is possible, though rather unlikely, that this came from the task assigned to our participants, which contrary to most previously used tasks, did not explicitly involve shape recognition or the extraction of contour information. However, our participants were also not, explicitly or implicitly, asked to process the size of the distractor, and yet the extent of the distractor pattern did influence where their eyes moved at least when this was of high luminance. Furthermore, Vishwanath and Kowler (2003) did find a role of contour on saccade metrics, despite their task being very similar to ours. On the other hand, our distractor patterns did not form closed contours or known shapes, unlike the stimuli used in most previous studies (Findlay, Brogan, & Wenban-Smith, 1993; He & Kowler, 1991; Vishwanath & Kowler, 2003). However, we do not think this was responsible for the lack of an effect of contour on saccade metrics. Indeed, Melcher and Kowler (1999) reported that the accuracy of saccades to the center of single shapes remained unaffected by whether the shapes were closed or open.

We initially hypothesized that the role of orientation and contour shown in previous research was favored by the relatively long saccade latencies under which these effects were being observed (Deubel et al., 1988; Melcher & Kowler, 1999; Van Zoest, Donk, & Theeuwes, 2004; Vishwanath & Kowler, 2003). Our underlying assumption was that visual cortical processes likely lag behind, lower-level retinal processes, due to their indirect route to the SC where saccades are being programmed, and in turn that their contribution requires prolonged stimulus exposure time (see Coëffé & O'regan, 1987; Findlay & Walker, 1999). In our experiment, saccade latencies (205 ms on average; range 171–255 ms) were indeed shorter than the mean latency of saccades in previous studies (e.g., 210–260 ms, mean: 216 ms; Deubel et al., 1988; >400 ms; Melcher & Kowler, 1999, respectively). However, as suggested by

our time-based analysis, the fact that saccade latencies were shorter in our study was unlikely responsible for failure to reveal an effect of contour.

First, high-luminance distractors showed an effect of alignment in a direction opposite to that expected if contour was involved, in all three tested saccade-latency bins. Thus, even the latest-triggered saccades (i.e., last bin) that were launched on average with latencies more comparable to that in previous studies (247 ms) showed no effect of contour. Second, low-luminance distractors showed an early, contour-like effect of alignment in the first saccade-latency bin (168 ms on average), such that the eye landed further away from the target as the distractor became more like a straight line. It is difficult to tell whether this effect was spurious, particularly given that it did not hold over time. Still, it was present in all participants (not shown here), even the fastest (mean latency in the first bin for low-luminance distractors: 147 ms). Thus, the lack of an effect of contour in our experiment was unlikely due to contour information being too slow to build up and to affect where the eyes moved.

A more likely interpretation relates to the possible competition between stimulus size and contour, that came as a result of our manipulation of alignment. As we have just seen, low-luminance distractors showed a contour-like effect of alignment in the first saccade-latency interval, but not later in time, and high-luminance distractors exhibited a reverse, stimulus-size effect of alignment during the first two saccade-latency intervals. This may suggest that an effect of contour was there, in all conditions and time intervals, but that it was overridden or alternatively cancelled out by the likely more prominent and slightly faster effect of stimulus size. For brighter distractors, the competition between size and contour was minimal and turned in favor of stimulus size, probably as a result of the cooperative influence of luminance and size, that made the corresponding neuronal activity pattern being sharper and rise faster. Saccades were indeed triggered slightly earlier when high-luminance distractors were displayed. Furthermore, as suggested by neurophysiological data, the direct route to the SC for low-level visual features may be favored for very bright stimuli (Mohler & Wurtz, 1977). Conversely, for low-luminance distractors, the competition was maximal and ended up in favor of neither size nor contour probably because both were available at about the same time and cancelled each other out. Thus, only in a few instances (i.e., the shortest latency saccades in this particular case) did contour succeed in affecting the eye's landing position, while the reverse stimulus size effect never emerged.

## 5. Conclusion

As previously shown, elaborated processes in the visual cortices that allow the extraction of orientation and contour contribute to determine where the eyes move in a large variety of tasks and visual settings. The results of the present study however revealed that contour-extraction processes fail to affect saccade metrics when other, lower-level and more salient visual features, such as the extent of the stimulus pattern are available. We proposed, in line with several models of saccade generation (e.g., Findlay & Walker, 1999), that where the eyes move is the result of competitive interaction between fast low-level processes and slightly slower cortical visual processes, with the former generally dominating. Future research will determine whether the same dynamics underlie eye guidance in natural visual scenes, where longer inter-saccadic intervals (for a review see Rayner, 1998), as well as contextual, top-down processes may help overcome the supremacy of early and salient retinal features.

## Acknowledgments

This research was supported by two French-German ANR-DFG Grants (ANR-07-FRAL-014 and ANR-10-FRAL-009-01) attributed to F. Vitu and R. Engbert, and supporting C. Tandonnet (2008–2013). D. Massendari was supported by a Grant (“allocation de recherche”) from the French Ministry of Research (2010–2013). C. Tandonnet is supported by a grant from the Swiss National Foundation (100014-149600).

## References

- Casteau, S., & Vitu, F. (2009). Evidence for and against a role of lateral interactions in saccade generation. In 15th European conference on eye movements, Southampton, UK.
- Coëffé, C., & O'Regan, J. K. (1987). Reducing the influence of non-target stimuli on saccade accuracy: Predictability and latency effects. *Vision Research*, 27(2), 227–240.
- Coren, S., & Hoenig, P. (1972). Effects of non-target stimuli upon length of voluntary saccades. *Perceptual & Motor Skills*, 34, 499–508.
- Cornsweet, T. N., & Crane, H. D. (1973). Accurate two dimensional eye tracker using first and fourth Purkinje images. *Journal of the Optical Society of America*, 63, 6–13.
- Deubel, H., Findlay, J., Jacobs, A., & Brogan, D. (1988). Saccadic eye movements to targets defined by structure differences. In G. Luer, U. Lass, & J. Shallo-Hoffman (Eds.), *Eye movement research: Physiological and psychological aspects* (pp. 107–145). Toronto: Hogrefe.
- Deubel, H., Wolf, W., & Hauske, G. (1984). The evaluation of the oculomotor error signal. In A. G. Gale & F. Johnson (Eds.), *Theoretical and applied aspects of eye movement research* (pp. 55–62). North Holland, Elsevier Science B.V..
- Fendrich, R., Wessinger, C. M., & Gazzaniga, M. S. (2001). Speculations on the neural basis of islands of blindsight. *Progress in Brain Research*, 134, 353–366.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, 22, 1033–1045.
- Findlay, J. M., Brogan, D., & Wenban-Smith, M. G. (1993). The spatial signal for saccadic eye movements emphasizes visual boundaries. *Perception & Psychophysics*, 53, 633–641.
- Findlay, J. M., & Walker, R. (1999). A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. *The Behavioral and Brain Sciences*, 22, 661–674.
- Goldberg, M. E., & Wurtz, R. H. (1972). Activity of superior colliculus in behaving monkey. I. Visual receptive fields of single neurons. *Journal of Neurophysiology*, 35, 542–559.
- Guez, J. E., Marchal, P., Le Gargasson, J. F., Grall, Y., & O'Regan, J. K. (1994). Eye fixations near corners: Evidence for a centre of gravity calculation based on contrast, rather than luminance or curvature. *Vision Research*, 34(12), 1625–1635.
- He, P., & Kowler, E. (1989). The role of location probability in the programming of saccades: Implications for “center-of-gravity” tendencies. *Vision Research*, 29(9), 1165–1181.
- He, P. Y., & Kowler, E. (1991). Saccadic localization of eccentric forms. *Journal of the Optical Society of America A: Optics and Image Science*, 8(2), 440–449.
- Henderson, J. M., & Hollingworth, A. (1998). Eye movements during scene viewing: An overview. In G. Underwood (Ed.), *Eye guidance while reading and while watching dynamic scenes* (pp. 269–293). Oxford: Elsevier.
- Itti, L., & Koch, C. (2000). A saliency-based search mechanism for overt and covert shifts of visual attention. *Vision Research*, 40, 1489–1506.
- Lee, C., Rohrer, W. H., & Sparks, D. L. (1988). Population coding of saccadic eye movements by neurons in the superior colliculus. *Nature*, 332, 357–360.
- McGowan, J. W., Kowler, E., Sharma, A., & Chubb, C. (1998). Saccadic localization of random dot targets. *Vision Research*, 38, 895–909.
- McIlwain, J. T. (1975). Visual receptive-fields and their images in superior colliculus of cat. *Journal of Neurophysiology*, 38, 219–230.
- Melcher, D., & Kowler, E. (1999). Shapes, surfaces and saccades. *Vision Research*, 39(17), 2929–2946.
- Mohler, C. W., & Wurtz, R. H. (1977). Role of Striate Cortex and Superior Colliculus in Visual Guidance of Saccadic Eye Movements in Monkeys. *Journal of Neurophysiology*, 40(1).
- Morey, R. D. (2008). Confidence intervals from normalized data: A correction to Cousineau (2005). *Reason*, 4, 61–64.
- Nuthmann, A., & Henderson, J. M. (2010). Object-based attentional selection in scene viewing. *Journal of Vision*, 10(8), 1–12 (article no. 20).
- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., & Eggemont, J. J. (1984). Metrics of saccade responses to visual double stimuli: Two different modes. *Vision Research*, 24(10), 1169–1179.
- Peterhans, E., & von der Heydt, R. (1991). Elements of form perception in monkey prestriate cortex. In A. Gorea (Ed.), *Representations of vision* (pp. 111–124). Cambridge: Cambridge University Press.
- Rayner, K. (1998). Eye movements in reading and information processing: 20 years of research. *Psychological Bulletin*, 124, 372–422.

- Saslow, M. G. (1967). Effects of components of displacement-step stimuli upon latency for saccadic eye movement. *Journal of the Optical Society of America*, 57(8), 1024–1029.
- Tandonnet, C., Casteau, S., & Vitu, F. (2013). On the limited effect of stimulus boundaries on saccade metrics. *Journal of Vision*, 13(12), 13.
- Tandonnet, C., & Vitu, F. (2013). Stimulus properties and saccade metrics: When local features are more critical than global features. *Behavioral Neuroscience*, 127(1), 121.
- Tatler, B. W., Baddeley, R. J., & Gilchrist, I. D. (2005). Visual correlates of fixation selection: Effects of scale and time. *Vision Research*, 45, 643–659.
- Torralba, A., Oliva, A., Castelano, M. S., & Henderson, J. M. (2006). Contextual guidance of eye movements and attention in real-world scenes: The role of global features in object search. *Psychological Review*, 113(4), 766–786.
- Van der Stigchel, S., & Nijboer, T. C. W. (2011). The global effect: What determines where the eyes land? *Journal of Eye Movement Research*, 4(2), 1–13.
- Van Opstal, A. J., & van Gisbergen, J. A. M. (1989). A nonlinear model for collicular spatial interactions underlying the metrical properties of electrically elicited saccades. *Biological Cybernetics*, 60, 171–183.
- Van Rensbergen, J., & de Troy, A. (1993). *A reference guide for the Leuven dual-pc controlled purking eyetracking system (technical report)*. Laboratory of Experimental Psychology, Catholic University of Leuven.
- Van Zoest, W., Donk, M., & Theeuwes, J. (2004). The role of stimulus-driven and goal-driven control in saccadic visual selection. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 30, 746–759.
- Vishwanath, D., & Kowler, E. (2003). Localization of shapes: Eye movements and perception compared. *Vision Research*, 43(15), 1637–1653.
- Vishwanath, D., Kowler, E., & Feldman, J. (2000). Saccadic localization of occluded targets. *Vision Research*, 40, 2797–2811.
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity: Implications for eye movements in reading. *Journal of Eye Movement Research*, 2, 1–18.
- Vitu, F., Lancelin, D., Jean, A., & Farioli, F. (2006). Influence of foveal distractors on saccadic eye movements: A dead zone for the global effect. *Vision Research*, 46, 4684–4708.
- Walker, R., Deubel, H., Schneider, W. X., & Findlay, J. M. (1997). Effect of remote distractors on saccade programming: Evidence for an extended fixation zone. *Journal of Neurophysiology*, 78(2), 1108–1119.
- Zelinsky, G. (2008). A theory of eye movements during target acquisition. *Psychological Review*, 115(4), 787.



# Chapitre III : Influence des contrastes de luminance et d'orientation sur la métrique des saccades

---

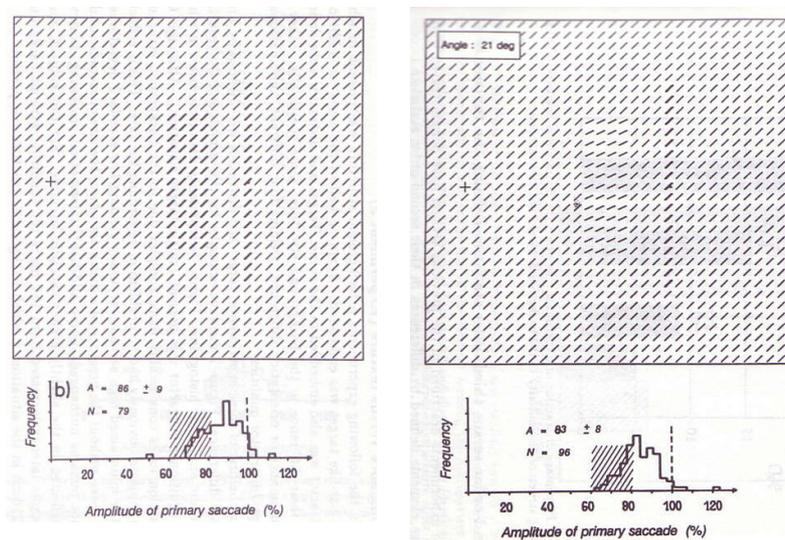
## III.1. Contexte et objectif

Les études présentées dans le chapitre précédent ne nous ont pas permis de déterminer si des traitements visuels impliquant le cortex (comme le contour) peuvent influencer l'amplitude des saccades dans un paradigme d'effet global. En effet, la manipulation de l'information de contour impliquait aussi une manipulation de la taille des stimuli. Or le rôle de la taille s'est avéré être prépondérant, limitant ainsi la possibilité d'observer une quelconque influence de traitements visuels plus élaborés. L'enjeu des expériences que nous allons présenter dans ce chapitre était donc de déterminer si des traitements visuels nécessitant l'intervention du cortex visuel peuvent influencer la programmation des saccades et plus précisément contribuer au phénomène de « moyennage saccadique ». Ces études visaient également à évaluer avec quel décalage temporel ces influences surviennent. Elles portaient sur le traitement du contraste d'orientation (ou texture) qui du fait qu'il est réalisé au niveau du cortex visuel primaire, devrait produire une influence plus tardive que les traitements réalisés dès le niveau de la rétine, comme ceux associés à l'extraction du contraste de luminance (voir Findlay & Walker, 1999; voir aussi Sheinberg & Zelinsky, 1993).

Comme nous l'avons déjà évoqué à plusieurs reprises, l'extraction du contraste d'orientation associée à la différence de texture requiert non seulement l'activation des cellules de l'aire V1, qui sont sensibles aux orientations locales (Hubel & Wiesel, 1962; Nothdurft & Li, 1985), mais aussi l'activation des mécanismes intégrateurs, légèrement plus tardifs. Ces derniers reposent sur des interactions latérales au sein de V1, voire éventuellement aussi sur des projections en retour d'autres aires visuelles comme V2 (Lamme et al., 1999; voir section I.1.1.3.3.). Pour que cette propriété influence la programmation des saccades, il faut donc que l'information rétinienne soit transmise au cortex visuel primaire par la voie géniculostriée, qu'elle transite éventuellement par V2 avant de revenir sur V1, puis qu'elle soit transmise au CS par des projections descendantes directes ou indirectes (via FEF). En contrepartie, les influences liées au contraste de luminance peuvent également emprunter la voie rétino-tectale qui est la voie la plus directe vers le CS

(rétine - CS). Néanmoins, il n'a encore pas été clairement déterminé si les informations de contraste de luminance et de contraste d'orientation influencent dans la même mesure et avec le même décours temporel où nos yeux vont bouger. Dans ce chapitre, nous avons étudié cette question dans un paradigme simplifié en testant la contribution des traitements des contrastes de luminance et d'orientation à la programmation des saccades.

Comme nous l'avons décrit dans la section I.3.3.2., Deubel *et al.* (1988) ont été les premiers à montrer que les contrastes de luminance ne sont pas les seules informations qui peuvent être intégrées par le système oculomoteur pour la programmation des saccades dans des paradigmes simplifiés. En effet, des informations visuelles plus élaborées comme les contrastes d'orientation peuvent aussi jouer un rôle. Leur hypothèse reposait sur les résultats d'une expérience dans laquelle une cible était présentée soit seule, soit accompagnée d'un distracteur, au sein d'un fond texturé composé de barres de taille constante et alignées horizontalement et verticalement (voir Figure 3.1.). La cible et le distracteur se distinguaient par la différence d'orientation ou de luminance de leurs barres par rapport au fond. Leurs résultats ont montré que quelle que soit la propriété qui définissait la cible ou le distracteur (contraste de luminance ou d'orientation), les yeux étaient déviés vers le centre de la configuration formée par les deux stimuli. Le fait que l'effet global apparaissait pour les deux types de distracteur a mené les auteurs à conclure que le mécanisme de moyennage saccadique au niveau du CS ne dépend pas uniquement de la luminance des stimuli mais peut aussi résulter de processus de plus haut niveau, impliquant l'aire visuelle primaire (V1).



**Figure 3.1.** Exemples de scènes présentées dans l'expérience de Deubel *et al.* (1988). Dans les deux scènes, la cible est la longue « barre » dont les éléments qui la composent diffèrent du fond par un contraste de luminance. Le distracteur est le « rectangle » dont les éléments diffèrent du fond par un contraste de luminance (à gauche) ou d'orientation (à droite). La distribution de l'amplitude des premières saccades (présentée en dessous de chaque scène) montre que les deux types de distracteurs produisaient un effet global : les yeux atterrirent au niveau du centre de gravité de la configuration visuelle. (*D'après Deubel et al., 1988*).

Cependant, l'examen attentif de la configuration des stimuli et des résultats observés par Deubel *et al.* (1988) suggère que l'effet global qu'ils ont observé pourrait être l'effet de stratégies visuo-motrices et non d'un « moyennage saccadique » résultant des propriétés des neurones du CS. En effet, comme nous l'avons évoqué dans la section I.2.2.2.2., l'effet global a reçu deux interprétations majeures : une interprétation en terme de « moyennage saccadique » qui reflèterait les propriétés des champs récepteurs du CS (Findlay, 1982) et une interprétation en terme de « stratégies visuo-motrices » (He & Kowler, 1989). Selon cette seconde interprétation, le participant bougerait ses yeux au niveau du centre de gravité en raison du fait que c'est la position optimale pour discriminer la cible du distracteur. Récemment, Casteau et Vitu (en préparation) ont montré que ces deux mécanismes pourraient expliquer le phénomène d'effet global mais que leurs contributions respectives dépendraient du niveau d'incertitude de la position de la cible par rapport au distracteur. Dans leur expérience, la cible et le distracteur apparaissaient dans deux héli-champs opposés et la prédictibilité de la position relative de la cible et du distracteur était manipulée, de telle sorte que la cible apparaissait soit toujours dans le même héli-champ (la cible était toujours à droite et le distracteur toujours à gauche ; incertitude minimale), soit également dans l'un ou l'autre héli-champ (la cible apparaissait soit à droite, soit à gauche et inversement pour le distracteur ; incertitude maximale). Les résultats obtenus dans chacune des deux conditions d'incertitude ont révélé que lorsque la cible apparaissait à une position prédictible par rapport au distracteur (incertitude minimale), les distributions des positions d'atterrissage, qui étaient décalées vers le centre de gravité de la configuration (formée par le distracteur et la cible), étaient uni-modales et très peu étalées, révélant ainsi une très faible variabilité. Au contraire, lorsque la position de la cible par rapport au distracteur était imprédictible (incertitude maximale), les distributions des positions d'atterrissage étaient beaucoup plus étendues et contenaient le plus souvent : (i) une proportion de saccades dirigées vers le distracteur, (ii) une proportion de saccades dirigées à une position intermédiaire entre le distracteur et la cible), (iii) une troisième (mais plus faible) proportion de réponses dirigées vers la cible. Ainsi, dans les deux conditions d'incertitude (minimale ou maximale), un effet global était observé, mais l'allure des distributions des positions d'atterrissage indiquait que ce n'étaient pas les mêmes mécanismes qui étaient mis en jeu. Lorsque l'incertitude était maximale, des stratégies visuo-motrices visant soit une position intermédiaire, soit aléatoirement l'un ou l'autre des deux stimuli semblaient privilégiées. A l'inverse, lorsque l'incertitude était minimale, et que des stratégies ne pouvaient rendre compte de l'effet global, seule une interprétation en termes de « moyennage saccadique » semblait possible.

Dans l'expérience de Deubel *et al.* (1988), le distracteur apparaissait à droite ou à

gauche de la cible de façon aléatoire au sein d'un bloc d'essais, ce qui signifie que la position relative de la cible et du distracteur était incertaine. De plus, comme attendu sur la base des résultats de Casteau et Vitu (en préparation), les distributions des positions d'atterrissage observées étaient très étalées (voir Figure 3.1). Il est donc fort probable que des stratégies visuo-motrices sous-tendaient les déplacements de leurs yeux. Celles-ci amenaient les participants à porter leur regard soit à une position intermédiaire entre les positions possibles (des stimuli), c'est-à-dire à une position qui était optimale (au travers des essais) pour repérer la position de la cible, soit au milieu des deux stimuli qui se distinguaient du fond, mais avant même de pouvoir faire la distinction entre ceux-ci, suggérant que le traitement du contraste d'orientation pouvait très bien ne pas avoir été complètement effectué lorsque la saccade était programmée.

Ainsi, le fait que Deubel *et al.* (1988) aient observé un effet global avec des stimuli définis soit par leur contraste de luminance, soit par leur contraste d'orientation par rapport au fond, pouvait être simplement le reflet de stratégies visuo-motrices liées aux conditions d'incertitude de la position de la cible. On ne peut donc considérer qu'ils aient mis en évidence un rôle des traitements visuels corticaux (impliqués dans le traitement des contrastes d'orientation) dans le phénomène de « moyennage saccadique ». En effet, comme suggéré par Casteau et Vitu (en préparation), le seul moyen de s'affranchir d'une interprétation de l'effet global en termes de stratégies visuo-motrices (et ainsi d'étudier exclusivement le phénomène de « moyennage saccadique ») aurait été d'utiliser un plan expérimental dans lequel la position relative de la cible et du distracteur était prédictible (par exemple la cible est toujours à droite du distracteur).

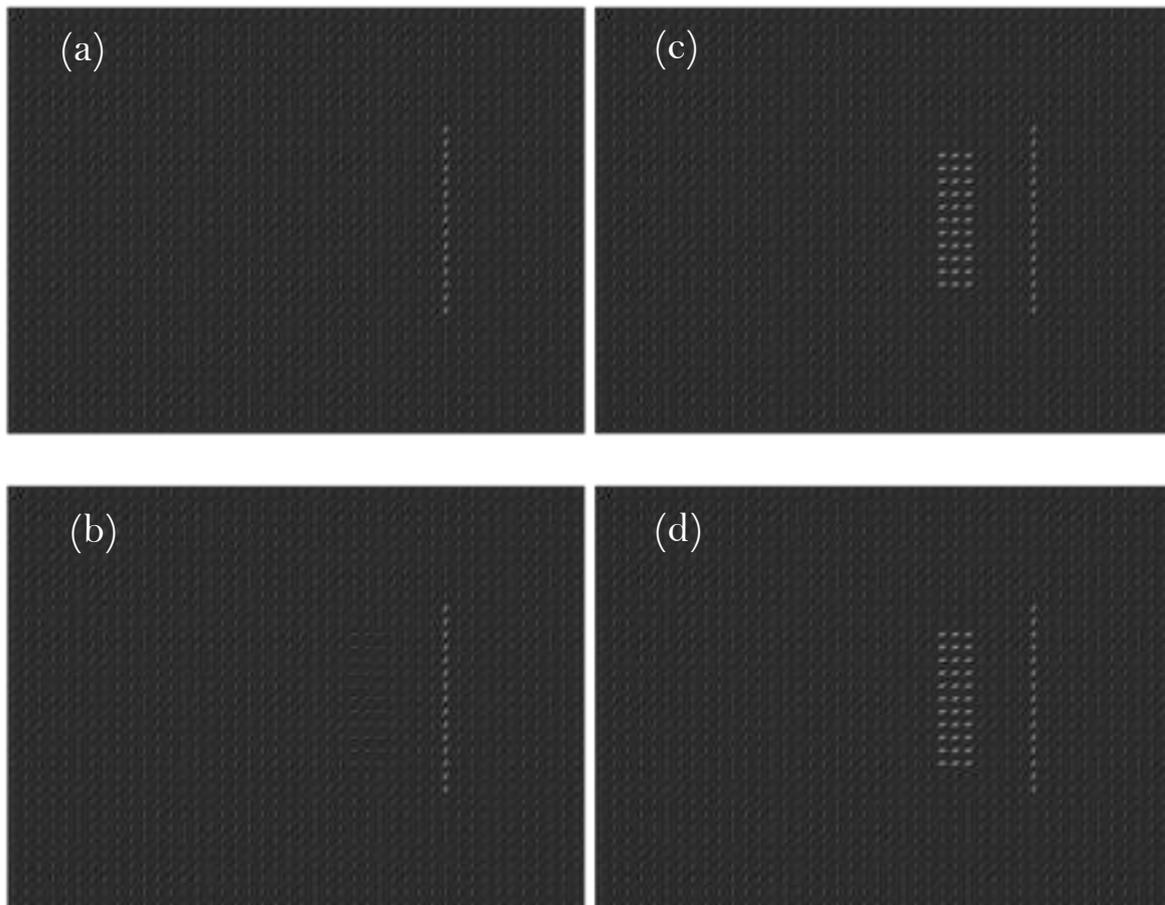
L'objectif des deux études présentées dans ce chapitre était donc de déterminer si le traitement du contraste d'orientation peut contribuer au phénomène de « moyennage saccadique » de la même façon que le contraste de luminance, et cela, dans des conditions appropriées pour mesurer ce phénomène en l'absence de stratégies visuo-motrices. De plus, nous nous sommes intéressés également à caractériser le décours temporel de ces influences. Nous commencerons par présenter brièvement l'Expérience 3.1 et discuterons des problèmes rencontrés. Nous présenterons ensuite l'approche expérimentale que nous avons utilisée dans l'Expérience 3.2 pour pallier les problèmes rencontrés dans la première expérience. Cette seconde expérience sera présentée plus en détails, sous la forme d'un article en anglais (article en préparation).

## III.2. Approches expérimentales et résultats principaux

### III.2.1. Expérience 3.1.

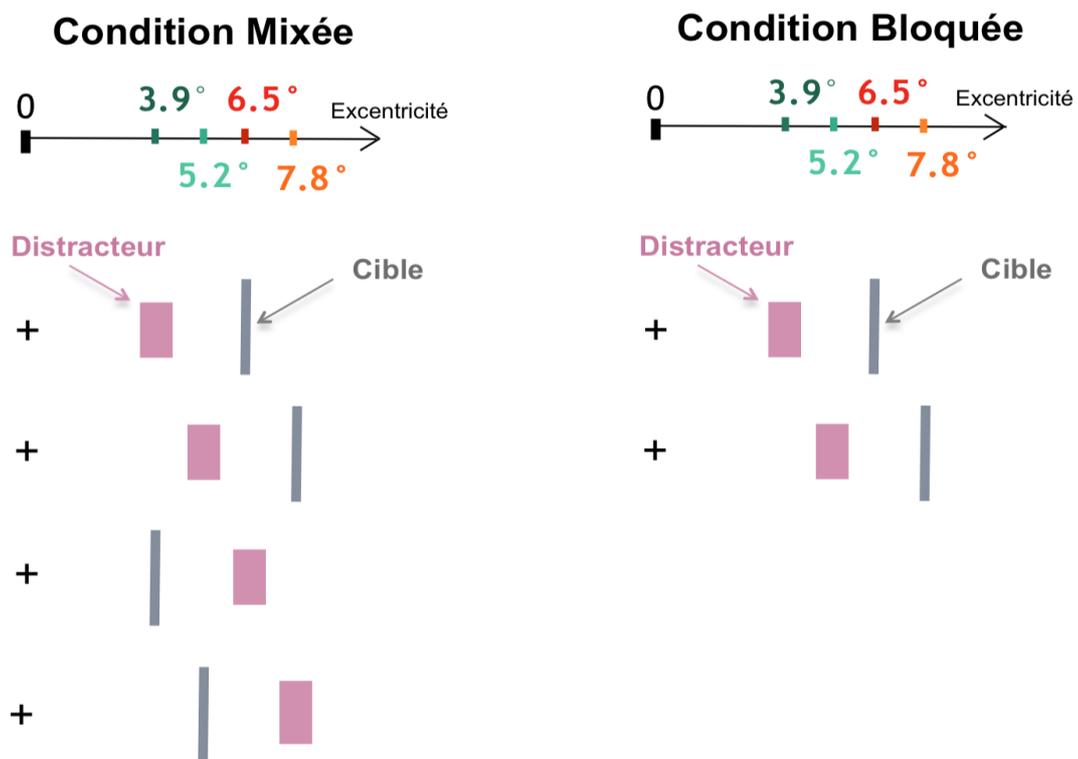
#### III.2.1.1. Objectif et approche de l'expérience 3.1.

L'objectif de cette expérience était de déterminer si un distracteur défini par un contraste d'orientation pouvait produire un effet global et cela même dans des conditions où la position relative de la cible et du distracteur était prédictible. Dans cette expérience, la cible était donc présentée soit seule, soit accompagnée d'un distracteur. Les stimuli se fondaient dans un fond composé de patches de Gabor (voir Figure 3.2.). La cible correspondait à une barre de 1 x 15 patches de Gabor et le distracteur, plus large était composé de 3 x 11 patches de Gabor. Ainsi, les patches de Gabor composant la cible différaient toujours des patches de Gabor composant le fond par leur luminance. Les patches de Gabor composant le distracteur différaient de ceux du fond soit par leur luminance, soit par leur orientation ou bien par une combinaison des deux (voir Figure 3.2.).



**Figure 3.2.** Scènes présentées dans l'Expérience 3.1. Chaque panneau présente une condition de l'expérience: (a) Condition contrôle (sans distracteur). (b) Condition distracteur Orientation. (c) Condition distracteur Luminance. (d) Condition distracteur Luminance + Orientation.

La nouveauté de notre expérience par rapport à celle de Deubel *et al.* (1988) résidait dans la manipulation de l'incertitude de la position relative de la cible et du distracteur. Notre expérience contenait deux types de blocs d'essais : des blocs dans lesquels la position de la cible par rapport au distracteur était prédictible (toujours plus excentrée ; condition bloquée) et des blocs dans lesquels la position de la cible par rapport au distracteur était imprédictible (plus ou moins excentrée ; condition mixée). La cible apparaissait également à une excentricité variable par rapport au point de fixation. Cela permettait d'éviter les anticipations et obligeait le participant à localiser la cible avant de programmer son mouvement. Ainsi, dans la condition bloquée, la cible pouvait apparaître à deux excentricités, alors que dans la condition mixée, la cible pouvait apparaître à quatre excentricités (les deux excentricités de la cible et du distracteur dans la condition bloquée ; voir Figure 3.3) au sein d'un bloc d'essais.



**Figure 3.3.** Excentricités des cibles et des distracteurs en fonction de la condition (bloquée ou mixée) dans l'Expérience 3.1. Dans la condition mixée, la cible pouvait apparaître à quatre excentricités et le distracteur était soit plus excentré, soit moins excentré que la cible. En condition bloquée, la cible pouvait apparaître à deux excentricités et le distracteur était toujours moins excentré que la cible.

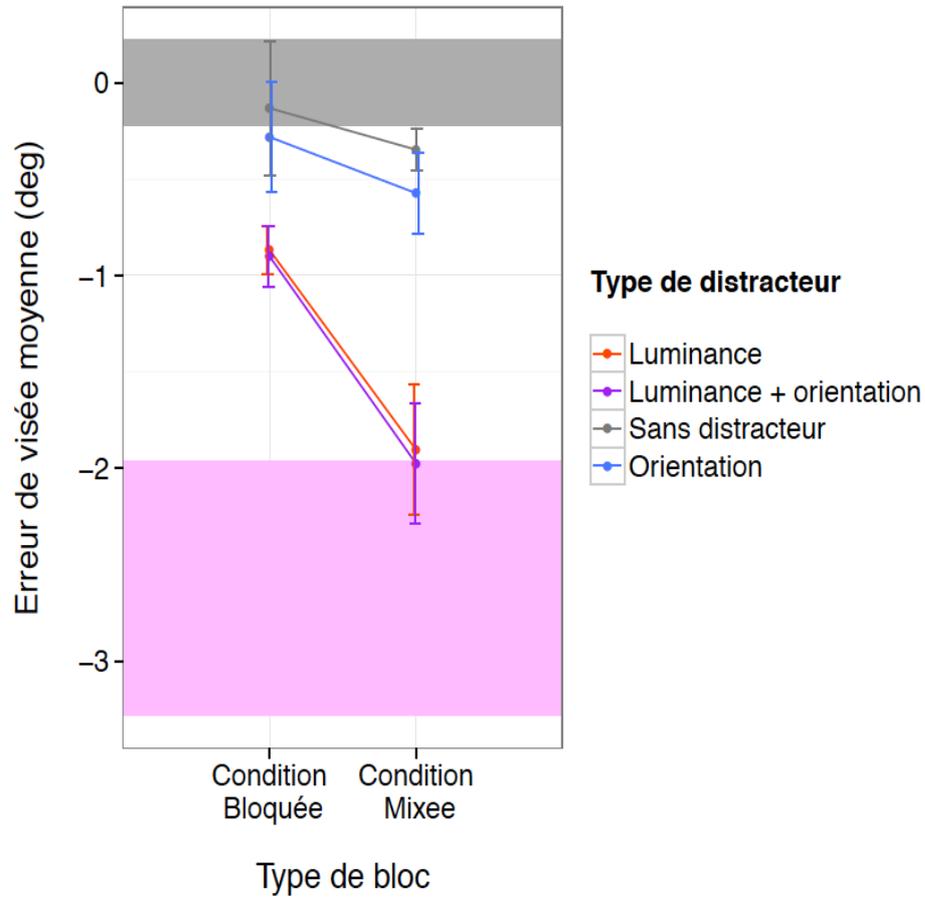
### III.1.1.1. Prédications et résultats principaux de l'expérience 3.1

Quelle que soit la condition, la tâche du participant était toujours la même : effectuer une saccade le plus rapidement et le plus précisément possible en direction de la cible, tout en ignorant l'éventuel distracteur. On mesurait la position d'atterrissage de la saccade (et plus précisément l'erreur de visée par rapport à la cible) dans chacune des conditions.

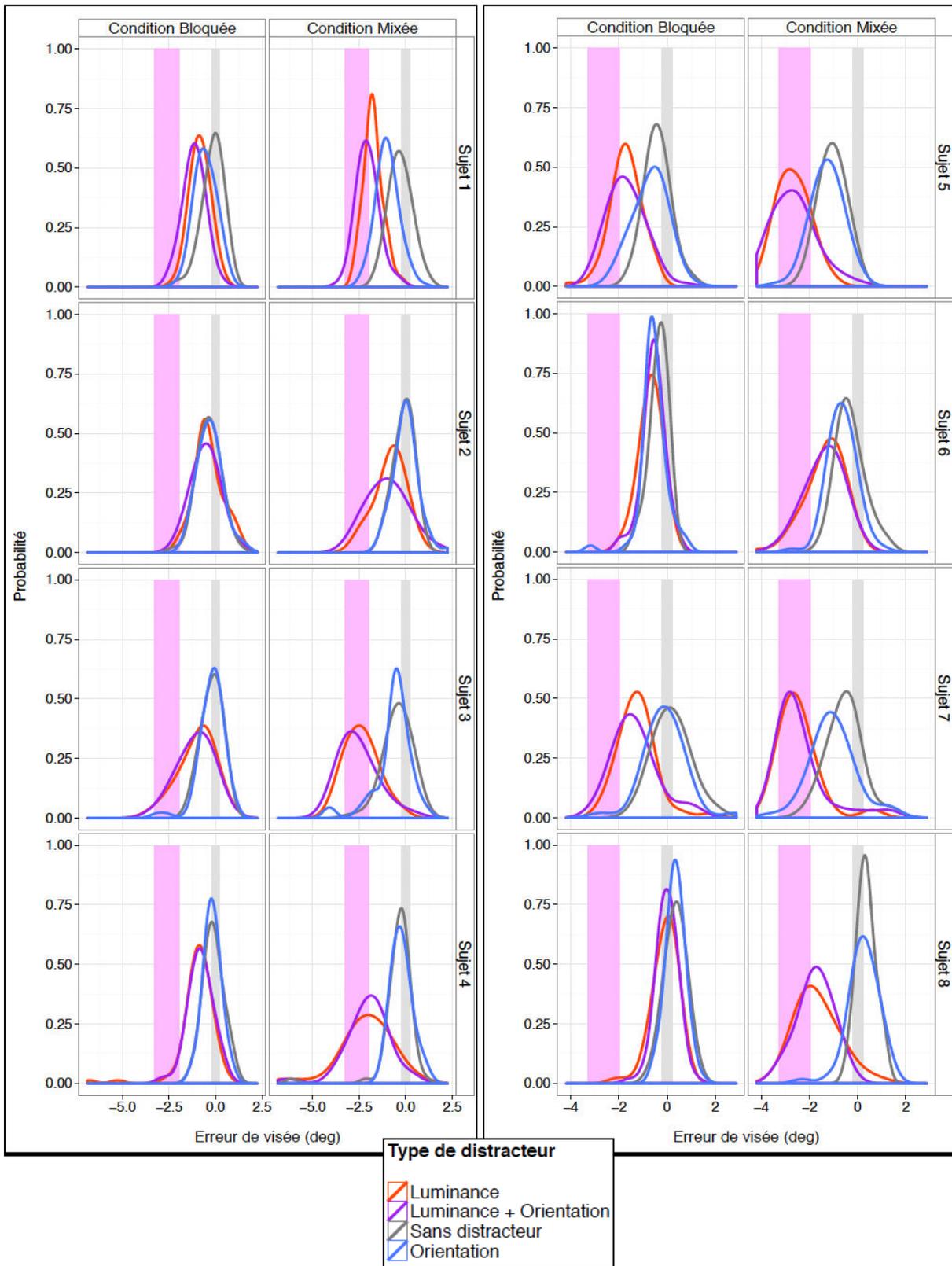
Nos prédictions étaient les suivantes. Dans la condition bloquée, nous nous attendions à observer un effet global pour les distracteurs définis par leur contraste de luminance. En effet, il est connu que le CS intègre les informations de contraste de luminance et de nombreux auteurs ont montré que la luminance peut influencer le phénomène de « moyennage saccadique » (Deubel et al., 1984; Massendari et al., 2014; Tandonnet & Vitu, 2013). Cependant, pour les distracteurs définis par leur contraste d'orientation, deux possibilités étaient envisagées. En effet, cette question n'avait encore jamais été investiguée dans des conditions où la position de la cible par rapport au distracteur était prédictible. La première possibilité était d'observer que les distracteurs définis par leur orientation produisent, tout comme les distracteurs définis par leur luminance, une déviation de la position d'atterrissage des saccades (c'est-à-dire un effet global), auquel cas cela montrerait que les informations relatives aux contrastes de luminance et d'orientation sont intégrées par le CS. La deuxième possibilité, suggérée par l'hypothèse d'une influence ordonnée des différents traitements visuels, était que les influences associées au traitement du contraste d'orientation, seraient plus tardives que celles associées au traitement du contraste de luminance, et éventuellement trop tardives pour pouvoir produire un effet global. Si tel était le cas, alors cela indiquerait que le traitement du contraste d'orientation ne peut contribuer au « moyennage saccadique », et par conséquent que l'effet observé par Deubel *et al.* (1988) était probablement le reflet de stratégies visuo-motrices.

Enfin, dans la condition mixée, nous nous attendions simplement à répliquer les résultats de Deubel *et al.* (1988), à savoir un effet global pour les trois types de distracteurs (« Distracteur luminance », « Distracteur orientation » et « Distracteur Luminance + orientation »). De plus, en accord avec les données de Casteau et Vitu (en préparation), nous nous attendions à ce que les distributions soient beaucoup plus étalées dans la condition mixée en comparaison avec la condition bloquée.

Les résultats que nous avons obtenus sur huit participants dans l'expérience 3.1 sont présentés dans les Figures 3.4 et 3.5; celles-ci représentent respectivement l'erreur de visée moyenne et la distribution des erreurs de visée par participant en fonction du type de bloc, du type de distracteur et du type de cible.



**Figure 3.4.** Résultats de l'expérience 3.1. : Erreur de visée moyenne (en degré) en fonction du type de bloc et du type de distracteur. Le graphique ne considère qu'une seule excentricité ( $7.8^\circ$ ). Le rectangle gris correspond à la position de la cible. Le rectangle rose correspond à la position du distracteur. Une erreur de visée négative correspond donc à une sous-visée de la cible. Les barres d'erreurs représentent un intervalle de confiance à 95% et ne tiennent pas compte de la variabilité entre les participants (*Morey, 2008*).



**Figure 3.5.** Résultats de l'expérience 3.1. : Distributions des positions d'atterrissage (en degrés) relatives à la position de la cible en fonction du type de distracteur, séparément pour chaque type de bloc et chaque participant. Le graphique ne considère qu'une seule excentricité ( $7.8^\circ$ ). Le rectangle gris correspond à la position de la cible. Le rectangle rose correspond à la position du distracteur.

Les deux figures mettent en évidence plusieurs résultats importants. Dans la condition bloquée, on observe premièrement que l'erreur de visée était très faible en condition contrôle (sans distracteur) : les yeux atterrissaient relativement précisément sur la cible (déviation de seulement  $-0.23^\circ$  en moyenne). Deuxièmement, les distracteurs « Luminance » et « Luminance + Orientation » produisaient un effet global : les yeux étaient déviés de leur cible, atterrissant le plus souvent au centre de la configuration visuelle (Findlay, 1982), avec parfois une légère tendance à atterrir sur le distracteur. Cependant, le distracteur « Orientation » ne semblait pas produire d'effet global pour quatre des participants (participants 2-4 et 8); pour les quatre autres, les yeux ne semblaient que très légèrement déviés par le distracteur (déviation d'environ  $-0.42^\circ$  en moyenne) et dans une moindre mesure que lorsque le distracteur était défini par sa luminance ou sa luminance et son orientation.

Dans la condition mixée, on peut noter que pour les essais « sans distracteur » et « distracteur orientation », l'erreur de visée était légèrement plus importante qu'en condition bloquée. Cependant, l'effet était bien moindre que celui observé avec les distracteurs « Luminance » et « Luminance + Orientation » pour lesquels l'erreur de visée était encore plus importante qu'en condition bloquée. Les résultats montrent aussi que la variabilité des positions d'atterrissages était beaucoup plus importante dans la condition mixée que dans la condition bloquée, excepté pour la condition contrôle où la variabilité était comparable dans les conditions bloquée et mixée. Ce pattern s'observait particulièrement bien chez les participants 4 et 8 (voir Figure 3.5.).

Ainsi, en l'absence d'incertitude sur la position de la cible par rapport au distracteur (condition bloquée), les yeux atterrissaient au centre de la configuration visuelle formée par la cible et le distracteur ou bien à une position entre le centre de gravité et la position de la cible. Par contre, lorsque la position de la cible par rapport au distracteur était imprédictible (condition mixée), les distributions étaient beaucoup plus étalées et l'on observait qu'une grande partie des saccades atterrissaient complètement sur le distracteur, qui tendait à « capturer » le regard. Ainsi, conformément à Casteau et Vitu (en préparation) les résultats de cette première expérience ont permis de montrer que l'effet global observé lorsque la cible apparaît à une position prédictible par rapport au distracteur est quantitativement et qualitativement différent de celui observé en l'absence d'une telle prédictibilité. La raison *a priori*, est que le premier reflète uniquement les erreurs de visée dues à l'intégration spatiale des deux stimuli qui se réalise au niveau du CS, alors que le dernier reflète l'effet additionnel de l'incertitude et vraisemblablement de stratégies visuo-motrices. Ces dernières semblent instables, d'où la plus grande variabilité des positions des fixations et elles prennent le plus souvent la forme d'une capture par le stimulus le moins excentré.

Néanmoins, bien que la manipulation de l'incertitude de la position de la cible par rapport au distracteur se soit révélée pertinente, nous ne sommes pas parvenus à répliquer les résultats observés par Deubel *et al.* (1988) en condition Mixée. En effet, dans cette condition (qui était celle employée dans leur expérience), nous nous attendions à observer un effet global pour le distracteur défini par son contraste d'orientation. Or, ce n'est pas ce que nous avons observé. Nous avons alors envisagé deux hypothèses pouvant rendre compte de cette différence entre notre expérience et celle de Deubel *et al.* (1988). La première était que le distracteur défini par son contraste d'orientation n'était pas suffisamment « saillant » pour pouvoir produire un effet global. Cela s'observe relativement bien sur la figure 3.2.b présentée précédemment. En effet, nous avons maximisé la visibilité de la cible lumineuse : celle-ci était donc très saillante. Il est alors fort possible que la différence entre la saillance de la cible lumineuse et la saillance du distracteur défini par son orientation était trop importante pour que ce distracteur puisse dévier le regard de la cible. A l'inverse les distracteurs qui se définissaient par la luminance étaient au moins aussi saillants que la cible (voir plus saillants puisqu'ils étaient composés d'un plus grand nombre de patches de Gabor) et étaient donc des compétiteurs pouvant rivaliser avec la cible.

La deuxième hypothèse que nous avons émise était qu'il pourrait s'agir d'un effet de « pertinence » du distracteur pour la tâche. En effet, dans notre expérience, la cible était toujours définie par son contraste de luminance, ce qui signifie que le traitement du contraste d'orientation n'était pas pertinent pour réaliser la tâche, alors que le traitement du contraste de luminance l'était. Or, plusieurs études ont montré que les saccades sont plus souvent déviées par des distracteurs qui sont similaires à la cible dans des tâches de recherche visuelle (par exemple lorsque le distracteur partage une propriété avec la cible ; Findlay, 1997; Motter & Belky, 1998). De plus, un distracteur similaire à la cible tend à « capturer » précocement le regard (Ludwig & Gilchrist, 2002, 2003). Il a ainsi été proposé que l'effet de capture n'est pas simplement un phénomène « bas niveau » lié aux propriétés des stimuli, mais qu'il s'agirait également d'un effet lié à la tâche, c'est-à-dire relatif aux caractéristiques de la cible qui sont recherchées. Selon Findlay et Gilchrist (2005), lorsque le distracteur partage une propriété avec la cible, cela conduit à augmenter sa « saillance » endogène et donc à dévier la position d'atterrissage des saccades. A l'inverse, les stimuli qui ne partagent pas de propriété avec la cible deviendraient moins « saillants » et influenceraient de façon moindre les saccades. On peut ainsi envisager que de tels processus étaient à l'œuvre dans notre expérience, expliquant ainsi l'absence d'effet global pour le distracteur défini par son orientation.

Au vu des résultats observés par Deubel *et al.* (1988), cette possibilité semble envisageable. En effet dans leur expérience, ils avaient des conditions dans lesquelles la cible

et le distracteur différaient par la même propriété ou par des propriétés différentes, rendant ainsi le distracteur pertinent ou non pertinent pour la tâche. Les résultats qu'ils ont observés montraient que lorsque le distracteur était pertinent, il produisait un effet global numériquement plus grand que lorsqu'il était non pertinent, même si aucun test statistique n'était rapporté. Néanmoins, comme nous souhaitons nous placer dans des conditions optimales pour observer un effet du contraste d'orientation, nous avons choisi d'introduire cette manipulation dans une seconde expérience.

### III.2.2. Expérience 3.2.

#### III.2.2.1. Objectif et Approche de l'expérience 3.2

Cette seconde expérience a été menée toujours dans le même objectif, à savoir déterminer si le traitement des contrastes d'orientation peut contribuer au phénomène de « moyennage saccadique » dans la même mesure et avec le même décours temporel que le traitement des contrastes de luminance. Cette seconde expérience (3.2.) était donc très similaire à l'expérience 3.1., à la différence que nous avons pris soin de pallier les problèmes soulevés par notre première étude. Les différences entre les deux expériences étaient donc les suivantes :

- Nous avons ajouté une condition dans laquelle la cible se définissait par son contraste d'orientation, ce qui signifie que nous avons deux types de cible (cible luminance ou cible orientation). Cela nous permettait de tester l'hypothèse selon laquelle c'est la pertinence pour la tâche de la propriété manipulée qui détermine si oui ou non un distracteur peut dévier le regard. Cette hypothèse serait vérifiée si nous montrions qu'un distracteur qui diffère par la même propriété que la cible produit une déviation du regard plus importante qu'un distracteur qui ne partage pas les propriétés de la cible.
- Nous avons mis en place une procédure psychophysique qui nous permettait d'équilibrer la saillance des deux types de cibles et donc également des deux types de distracteurs. Nous nous sommes ainsi assurés que la cible « luminance » était aussi saillante que la cible « orientation ».
- Nous avons supprimé la condition dans laquelle le distracteur se définissait à la fois par sa luminance et son orientation. Il est vrai que cette condition aurait pu présenter de nombreux intérêts, mais cela aurait nécessité des mesures psychophysiques supplémentaires et aurait donc considérablement rallongé la durée de l'expérience.
- Nous avons également choisi de réaliser cette expérience seulement en condition bloquée. En effet, dans la première expérience, nous avons observé qu'en condition mixée

(condition d'incertitude sur la position de la cible par rapport au distracteur), des stratégies visuo-motrices et plus particulièrement de forts effets de capture par le distracteur venaient bruyamment les distributions des positions d'atterrissage des saccades. De tels effets, bien qu'également intéressants ne correspondaient pas à notre objet d'étude et nous avons donc préféré nous focaliser sur la condition bloquée, qui présentait le plus grand intérêt pour notre question.

L'expérience 3.2. était donc divisée en deux parties. Dans la première partie, nous avons réalisé des mesures psychophysiques pour chacun des participants afin d'équilibrer la saillance respective des cibles « luminance » et « orientation ». Dans la deuxième partie, nous avons utilisé exactement la même procédure que dans l'expérience 3.1, à savoir la visée d'une cible qui était présentée soit seule, soit accompagnée d'un distracteur.

*Appariement de la saillance des stimuli : Mesures psychophysiques dans un paradigme de choix forcé saccadique*

La démarche expérimentale en psychophysique vise à traduire les sensations évoquées ou les changements d'état de conscience d'un sujet, en fonction d'une stimulation physique. Ainsi, la psychophysique repose essentiellement sur le concept de seuil de détection. Il s'agit du niveau de stimulation à partir duquel un individu va être capable de détecter la présence d'une stimulation. Il existe différentes méthodes permettant de déterminer un seuil de détection : la méthode des ajustements, la méthode des limites et la méthode des stimuli constants. Nous nous contenterons ici de détailler la méthode des stimuli constants qui est celle que nous avons utilisée pour effectuer nos mesures.

Le principe de cette méthode consiste à présenter plusieurs fois au participant, différents niveaux d'un stimulus. En théorie, sept niveaux suffisent. Le choix de ces niveaux n'est pas facile à effectuer car il faut essayer d'éviter de présenter des valeurs d'intensité trop faibles (où le participant ne répondrait jamais) ou d'intensité trop forte (où le participant répondrait toujours). On présente ensuite chacun des sept niveaux un grand nombre de fois (20 fois minimum; plus le nombre de répétitions est grand, plus la mesure sera précise) et dans un ordre aléatoire. A chaque présentation le participant répond si oui ou non il a perçu un stimulus en appuyant sur un bouton réponse. On peut également réaliser la même procédure, mais en choix forcé, ce qui a notamment l'avantage d'éviter des biais de réponse : par exemple, le stimulus apparaît alors à droite ou à gauche et le participant doit indiquer le côté d'apparition du stimulus. Dans les deux cas, on mesure le niveau de détection pour chacune des valeurs du stimulus et sur cette base on estime un seuil « perceptif ».

Dans ce travail, nous avons souhaité déterminer des seuils « oculomoteurs », c'est-à-dire le niveau minimal d'un stimulus pour qu'il puisse déclencher l'exécution d'une saccade. Il semble en effet envisageable que le système oculomoteur n'ait pas la même sensibilité que le système perceptif. Des expériences ont d'ailleurs montré qu'un même stimulus peut être perçu par le système oculomoteur, alors qu'il ne l'est pas par le système perceptif (voir par exemple Bridgeman, Lewis, Heit, & Nagle, 1979). Pour cette raison, nous avons choisi une procédure de choix forcé, dans laquelle le participant devait non pas répondre en appuyant sur un bouton pour indiquer sa réponse, mais effectuer une saccade en direction du côté où le stimulus apparaissait. Cette procédure correspond à une tâche de choix forcé saccadique, (« forced-choice saccadic task »; Kirchner & Thorpe, 2006). Couplée à la méthode des stimuli constants, cette tâche visait à mesurer les performances de détection de nos différents participants pour différents niveaux de contraste de luminance et d'orientation de nos stimuli, pour pouvoir ensuite déterminer les niveaux de contraste de luminance et d'orientation de chaque cible qui conduisaient au même niveau de détection. Ainsi, dès lors que les deux cibles étaient également détectées par le système oculomoteur, on considérait que les deux cibles étaient équilibrées en termes de saillance. Plus précisément nous avons choisi un seuil égal à 98%. Cette valeur élevée a été choisie pour nous assurer que les cibles seraient parfaitement visibles et que les participants n'auraient pas de difficulté à les localiser. Les détails de la procédure psychophysique sont présentés dans la méthode de l'article en anglais.

#### *Utilisation des modèles Linéaires à Effets Mixtes (LME)*

Dans ce chapitre et le suivant, nous avons choisi d'analyser nos données avec des modèles de régression linéaires à effets mixtes. Les modèles de régression linéaires classiques permettent d'établir une relation affine (de type  $y = ax+b$ ) entre une variable dépendante ( $y$ ) et un facteur explicatif ou prédictor ( $x$ ). Si l'on incorpore plusieurs prédictors au modèle, il sera de la forme  $y = b + a_1x_1 + a_2x_2 + a_nx_n$ . La particularité du modèle à effets mixtes est qu'il permet de faire la différence entre les effets dits « fixes » qui sont dus à des variables contrôlées par l'expérimentateur et les effets dits « aléatoires » qui peuvent varier entre les participants. Si l'on rentre le numéro des participants comme facteur aléatoire, le modèle va prendre en compte la corrélation des mesures provenant d'un même participant et ne pas surestimer la dispersion des données si par exemple un participant présente un pattern de résultats très différent de celui des autres participants. Pour réaliser ces modèles nous avons utilisé la fonction « lme » du package LME4 (Pinheiro, Bates, DebRoy, & Sarkar, 2011) compris dans R (R Development Core Team, 2008).

Dans ce chapitre, nous avons utilisé la méthode de Zuur *et al.* (2009) pour déterminer les structures fixes et aléatoires optimales pour notre modèle. Cette méthode nécessite dans un premier temps de créer un modèle avec la structure fixe la plus complexe possible contenant tous les facteurs manipulés et leurs interactions. Ensuite, une deuxième étape permet de déterminer la structure aléatoire optimale. Pour cela, on crée différents modèles en ajoutant au fur et à mesure différents prédicteurs dans la structure aléatoire (toujours en gardant la structure fixe la plus complexe). On compare alors les différents modèles en regardant le niveau d'ajustement du modèle. La qualité de l'ajustement (ou de vraisemblance) peut être estimée grâce aux valeurs AIC (critère d'information Akaike) et BIC (critère d'information Bayésien). Plus ces valeurs sont petites, meilleur est l'ajustement du modèle aux données. On choisit alors le modèle dont la structure aléatoire donne le meilleur ajustement. La dernière étape consiste à choisir la structure fixe optimale. Pour cela, on enlève au fur et à mesure les prédicteurs de la structure fixe (en commençant par les interactions les plus complexes) et on regarde si le fait d'enlever ces prédicteurs modifie la qualité de l'ajustement du modèle. Lorsque l'on observe que l'on ne peut plus enlever de prédicteurs sans diminuer le niveau d'ajustement du modèle, alors cela indique que la structure fixe optimale a été trouvée. On obtient ainsi un modèle avec des structures fixes et aléatoires optimales. Le modèle linéaire mixte nous donne ensuite les paramètres estimés de la relation linéaire entre notre mesure (par exemple l'erreur de visée) et les variables entrées comme prédicteurs dans la structure fixe (par exemple, le type de distracteur).

Ce type de modèle est d'autant plus pertinent lorsque l'on souhaite incorporer un prédicteur continu. En effet, les questions abordées dans ce travail visent le plus souvent à étudier l'effet d'un facteur au cours du temps. Dans le chapitre II, nous avons dû avoir recours à des analyses relativement fastidieuses pour analyser les effets en fonction des latences, en découpant nos données en plusieurs intervalles de latences. Cela nous a conduits à réaliser plusieurs ANOVA consécutives sur un même set de données, ce qui était *a priori* peu recommandé. En ayant recours aux modèles mixtes et donc en intégrant la variable continue « Latence » en prédicteur, il est possible d'estimer comment nos effets évoluent au cours du temps. Par ailleurs, dans cette expérience, nous avons seulement quatre participants, ce qui est relativement peu et l'un des participants présentait un pattern de résultats qui différait de façon importante de celui des trois autres. Le modèle mixte a permis de prendre en considération cette variabilité dans l'estimation des effets.

### III.2.2.2. Présentation et interprétation des résultats principaux de l'expérience 3.2.

Notre objectif était de déterminer si un distracteur défini par son contraste d'orientation pouvait dévier le regard de sa cible (et ainsi produire un effet global) de la même façon qu'un distracteur défini par son contraste de luminance. Nos résultats ont montré que c'est bien le cas et que lorsque les deux types de distracteurs étaient appariés en terme de saillance, le distracteur orientation produisait une déviation aussi importante que le distracteur luminance. L'effet global, lorsqu'il est mesuré dans des conditions où l'incertitude de la position de la cible est minimale, est supposé refléter un « moyennage saccadique », c'est-à-dire le moyennage de populations de neurones au niveau du CS codant pour des positions proximales dans le champ visuel. Il reflète donc l'intégration spatiale des informations visuelles au niveau du CS. Le CS est une structure intégrative qui reçoit des afférences à la fois en provenance de la rétine et du cortex visuel primaire. Nos résultats indiquent que ces afférences surviennent suffisamment rapidement pour moduler le profil d'activité neuronale au niveau du CS et notamment que les afférences corticales qui sont obligatoires pour rendre compte du traitement du contraste d'orientation sont prises en compte dans le calcul de l'amplitude de la saccade. Ainsi, le phénomène de « moyennage saccadique » peut reposer sur des traitements visuels corticaux. Jusqu'à présent, les travaux réalisés n'avaient pas permis de montrer sans ambiguïté que ce phénomène repose sur des traitements plus élaborés que les traitements de contraste de luminance effectués dès la rétine. Nos résultats représentent donc la première évidence en faveur d'une contribution des facteurs corticaux.

Néanmoins, nous avons émis l'hypothèse que l'effet du traitement du contraste d'orientation surviendrait plus tardivement que l'effet du contraste de luminance. Notre hypothèse reposait sur deux arguments. Le premier est que le traitement du contraste d'orientation requiert l'intervention de l'aire V1 du cortex visuel et donc le passage par la voie indirecte géniculo-striée (Rétine-CGL-V1) avant une projection (directe ou indirecte) sur le CS. A l'inverse, le contraste de luminance, traité dès la rétine peut emprunter non seulement la voie géniculo-striée, mais aussi la voie rétino-tectale (Rétine-CS) qui est plus rapide. Le second argument était que le traitement du contraste d'orientation menant à une différence de texture requiert un temps supplémentaire par rapport au traitement d'un contraste de luminance orienté, du fait de l'intervention d'interactions latérales en V1 et éventuellement aussi des projections en retour de V2 sur V1 (Lamme et al., 1999). L'analyse des positions d'atterrissage au cours du temps, c'est-à-dire en fonction de la latence des saccades a révélé que les deux types de distracteurs (luminance et orientation) produisaient

une déviation du regard équivalente quel que soit le délai entre l'apparition du stimulus et le déclenchement de la saccade, tout au moins pour la gamme de latences observées. Cela pourrait laisser suggérer que le traitement du contraste d'orientation survient aussi précocement que le traitement du contraste de luminance, soit parce que le facteur critique pour déterminer l'amplitude des saccades est seulement la saillance des stimuli, soit parce que l'emprunt de la voie géniculo-striée est en quelque sorte obligatoire même pour les stimuli définis uniquement par leur contraste de luminance. Ainsi, la maigre différence de temps de traitement en V1 pour le contraste d'orientation en opposition au contraste de luminance ne se répercute pas sur la programmation des saccades. Cependant, un argument dans nos résultats suggère le contraire. En effet, nous avons observé que lorsque la configuration contenait uniquement des stimuli définis par leur contraste d'orientation (c'est-à-dire la cible orientation sans distracteur ou accompagnée d'un distracteur orientation), les latences étaient plus longues que dans toutes les autres conditions où au moins un stimulus défini par son contraste de luminance était présenté. Cela suggère fortement que le contraste de luminance était traité plus rapidement que le contraste d'orientation et que dès qu'il entrait en jeu, les latences des saccades étaient raccourcies. Ce résultat apparaît d'autant plus intéressant que dans notre expérience, les stimuli étaient appariés en saillance, signifiant donc que la saillance n'est pas le seul paramètre déterminant quand le regard va se déplacer. Néanmoins, cet effet sur les latences ne se répercute pas directement sur les positions d'atterrissage. Ainsi, le système oculomoteur semble avoir besoin de plus de temps pour intégrer les informations de contraste d'orientation que les informations de contraste de luminance, mais une fois que ces informations sont intégrées elles contribuent de la même façon à déterminer où les yeux vont bouger.

Enfin, nous nous étions demandé si le fait que la cible et le distracteur partagent ou non la même propriété pourrait influencer l'amplitude de l'effet global. Nos résultats ne montrent aucune différence en fonction de la pertinence de la propriété du distracteur pour la tâche. Cela peut paraître surprenant car plusieurs auteurs ont montré que lorsqu'un distracteur est « pertinent » pour la tâche, il tend à produire une plus grande déviation (Findlay, 1997; Motter & Belky, 1998). Il est fort probable que nous ne soyons pas parvenus à observer un tel effet en raison de nos latences. En effet, les effets relatifs à la tâche sont des effets de haut niveau et requièrent probablement plus de temps pour intervenir. Ainsi, les latences que nous avons observées (moyenne = 197 ms) étaient sans doute trop courtes pour que des influences descendantes aient le temps de survenir. Une autre explication serait que les effets de pertinence pour la tâche interviennent particulièrement dans des tâches de recherche visuelle. Or, lorsque l'incertitude sur la position de la cible par rapport au distracteur est minimale, comme c'était le cas dans notre condition bloquée, la recherche

visuelle est minimale puisque les participants peuvent parvenir à réaliser la tâche simplement en visant toujours l'élément le plus éloigné. Ainsi, le fait qu'un distracteur défini par son contraste d'orientation ne déviait pas le regard dans l'expérience 3.1. n'était vraisemblablement pas lié au fait que le distracteur ne partageait pas les propriétés de la cible. L'alternative que nous avons proposée, à savoir que ce distracteur n'était pas suffisamment saillant pour produire un effet global était donc sans doute la bonne explication.

### III.2.2.3. Conclusion

Les résultats obtenus nous ont permis de montrer que les informations de contraste de luminance et d'orientation peuvent sous-tendre un « moyennage saccadique ». Le CS intègre donc à la fois les informations en provenance de la rétine (liées au traitement initial du contraste de luminance) et en provenance du cortex visuel (liées au traitement du contraste d'orientation) pour la programmation des saccades. Nos résultats nous ont donné également quelques indications quant au déroulement temporel de ces influences et suggèrent que le traitement des contrastes d'orientation pourrait être intégré par le CS avec un déroulement temporel légèrement plus long. Cette question sera étudiée plus directement dans le chapitre IV.

## III.3. Article

Massendari, D., Tandonnet, C., Nazarian, B., Castet, E. & Vitu, F. (*in prep.*). On the influence of luminance and orientation contrast on saccade programming

# **On the influence of luminance and orientation contrast on saccade programming**

## **In preparation**

Delphine Massendari<sup>1</sup>, Christophe Tandonnet<sup>1 2</sup>, Bruno Nazarian<sup>3</sup>,  
Eric Castet<sup>1</sup> & Françoise Vitu<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire de Psychologie Cognitive, Centre National de la Recherche Scientifique,  
Aix-Marseille Université, Marseille, France

<sup>2</sup> Faculté de Psychologie et des Sciences de l'Education,  
Université de Genève, Genève, Switzerland

<sup>3</sup> Institut des Neurosciences de la Timone, Centre National de la recherche Scientifique,  
Aix-Marseille Université, Marseille, France

Delphine.Massendari@gmail.com

Christophe.Tandonnet@unige.ch

Bruno.Nazarian@univ-amu.fr

Eric.castet@univ-amu.fr

Francoise.Vitu-Thibault@univ-amu.fr

Corresponding author: Delphine Massendari, Aix-Marseille Université & CNRS, Laboratoire de Psychologie Cognitive, Faculté St Charles, Bâtiment 9 Case D, 3 place Victor Hugo, 13331 Marseille, France. Ph: +33 4 88 57 69 20. Fax: +33 4 88 57 68 95.

E-mail: delphine.massendari@gmail.com

## ABSTRACT

The goal of the present study was to investigate whether the processing of orientation contrast influences saccade programming to the same extent and with the same time course as luminance contrast. To this end, we carried out a saccade targeting task in which participants made a saccade towards a target (a bar of Gabor patches) that differed from a texture background (an array of Gabor patches) either by its mean luminance or its orientation. The target appeared either alone or simultaneously with a distractor (i.e., a rectangular area of Gabor patches that also differed from the texture background either by its mean luminance or its orientation). This paradigm is known to yield a global effect, that is, a deviation of the eyes towards an intermediate location between the stimuli. Importantly, luminance and orientation-contrast stimuli were matched in saliency, based on prior psychophysical measurements. Furthermore, to ensure that this effect would not be the result of visuo-motor strategies, we held the relative position of target and distractor stimuli constant (i.e., the target was always more eccentric than the distractor when present). We found that the eyes' initial landing position on distractor trials was deviated away from the target and towards the distractor, and that neither the strength nor the time course of this global effect varied as a function of distractor type. In other words, the global effect was equally strong for luminance- and orientation-contrast distractors across the whole range of observed saccade latencies. Still, we found that saccades were launched earlier when either the target or the distractor (or both) differed from the background by their luminance compared to when both the target and the distractor were defined by an orientation contrast. These findings are an important complement to previous literature on saccade programming and the global effect, which typically investigated the effect of retinal features (e.g., luminance) but not cortical features (e.g., orientation).

**Keywords:** human, saccadic eye movement, global effect, luminance contrast, orientation contrast

## 1. INTRODUCTION

During the exploration of visual scenes, observers successively make saccades from one location to another in the visual field. Computation of the saccadic endpoint presumably operates at the level of the superior colliculus (SC), a midbrain structure involved in saccade programming (Arai, Keller, & Edelman, 1994; Findlay & Walker, 1999; Van Opstal & Van Gisbergen, 1989; Wilimzig, Schneider, & Schöner, 2006; see also Trappenberg, Dorris, Munoz, & Klein, 2001; Meeter, Van der Stigchel, & Theeuwes, 2010). The SC is an integrative midbrain structure that receives visual inputs through its superficial layers from the retina as well as from the primary visual cortex (V1) (May, 2006; Ogawa & Takahashi, 1981; (Robinson & McClurkin, 1988). This suggests that both low-level retinal processes and higher-level cortical processes in V1 can influence where the eyes move. However, influences from V1, which are associated for instance with the extraction of orientation contrast, would likely be delayed compared to retinal influences, associated with luminance contrast (see Findlay & Walker, 1999). Indeed, the former requires the activation of V1 complex cells (Hubel & Wiesel, 1962) as well as further cortical mechanisms in V1 and possibly also V2 (Lamme, Rodriguez-Rodriguez & Spekreijse, 1999), and hence necessarily involves the geniculo-striate pathway followed by descending projections (directly or indirectly) to the SC. In contrast, luminance contrast can also use the more direct retino-tectal pathway (Mohler & Wurtz, 1977; Yoshida et al., 2008; see also Massendari, Tandonnet, Castet & Vitu, 2014). Whether luminance and orientation contrast influences to the same extent and with the same time course where people fixate is still unknown. Here, we thus investigated this issue in a simplified visual paradigm by testing the contribution of luminance- and orientation-contrast to saccade programming.

The critical role of the SC in saccade programming is well illustrated by the tendency of the eyes to move towards the centre of gravity of a peripheral visual configuration. This phenomenon, commonly referred to as the "global effect", not only occurs when a single target is presented (the eyes land at the centre of gravity of the target stimulus) but also when the visual scene is composed of multiple stimuli (for reviews see Van der Stigchel & Nijboer, 2011; Vitu, 2008). When the display contains two (or more) visual stimuli, saccades land at an intermediate position between the stimuli (Coren & Hoenig, 1972; Findlay, 1982). The global effect suggests that the spatial integration of visual information is an inherent aspect of the computation of saccade metrics. It presumably reflects the properties of neurons in the visual and motor maps of the superficial and deeper layers of the SC (Findlay, 1982; Van Opstal & Van Gisbergen, 1989b; Lee, Rohrer & Sparks, 1988). In these maps, each neuron

codes for a region in visual space (Cynader & Berman, 1972), or a range of saccade amplitudes and directions (Robinson, 1972). As shown in several studies, the neurons' receptive/movement fields are large and greatly overlap (Goldberg & Wurtz, 1972; McIlwain, 1975; Sparks, Holland & Guthrie, 1976). Thus, when two neighbouring regions in visual space are stimulated, corresponding peaks of activity in the collicular map(s) would average in a single peak, causing the eyes to move to an intermediate location between the stimuli (Findlay & Walker, 1999; Godijn & Theeuwes, 2003; Trappenberg et al., 2001; Van Opstal & Van Gisbergen, 1989).

Several previous studies have shown that the global effect greatly depends on stimulus features such as luminance contrast. In particular, when one of two stimuli is brighter (Deubel, Wolf, & Hauske, 1984; Massendari, Tandonnet, & Vitu, 2014) or is presented with a higher luminance contrast (Deubel & Hauske, 1988), the first saccade lands closer to this stimulus. The global effect is also weighted by stimulus size, such that the eyes move closer to the stimulus that is the largest (Findlay, 1982; but see Tandonnet, Massendari, & Vitu, 2012). As the size effect was found to be similar for filled and empty stimuli, it was attributed to the extraction of stimulus boundaries (Findlay, Brogan, & Wenban-Smith, 1993). However, several findings challenged this view by showing that the spatial distribution of luminance contrast and/or the number of elementary features that compose the stimuli prevails over visual boundaries and may be responsible for the effect of stimulus size (Tandonnet & Vitu, 2013; Tandonnet, Casteau & Vitu, 2013; Massendari et al., 2014). Thus, early retinal features may contribute exclusively to the phenomenon of saccade averaging.

In one paper, however, Deubel, Findlay, Jacobs and Brogan (1988) showed that the global effect could also be a result of higher-level processes in V1. The stimuli they used, that is, a target with or without a distractor, were embedded in a texture background composed of horizontally and vertically aligned bars of constant size. Target and distractor stimuli differed from the background either by their orientation- or their luminance-contrast. Deubel *et al.* (1988) found that all stimuli gave rise to a global effect. The eyes landed at an intermediate location between the distractor and the target not only when these differed from the background by their luminance contrast (first-order contrast), but also when both (or one of the two) differed from the background by their (its) orientation contrast (second-order contrast). These results indicated that the spatial signal for a saccade is sensitive to the discrimination of texture areas defined by local orientation differences among small elements. This implies that a global effect can arise as a result of the spatial integration of retinal features as well as more elaborate visual features such as orientation contrast. This was a

finding of considerable importance. The detection of texture boundaries likely takes place in V1, and only after the extraction of local orientations (see Lamme, Rodriguez-Rodriguez & Spekreijse, 1999). The observation of a global effect for orientation-contrast stimuli thus suggests, under the common assumption that the global effect is the result of saccade averaging in the SC, that projections from V1 to the SC are also involved in saccade programming. Thus, although likely slower, these projections would be fast enough to reshape the activity profile in the collicular map and in turn generate a global effect.

Still, there were two caveats in Deubel *et al.*'s (1988) original study, which suggest that it may be worth re-investigating this issue under slightly different conditions. Firstly, orientation-defined distractors tended to produce a larger deviation than luminance-defined distractors. Furthermore, the contribution of orientation contrast to saccade programming may have been facilitated by the likely greater saliency of orientation- compared to luminance-defined stimuli. Indeed, saccades were launched later when the target was defined by a luminance contrast than when it was defined by an orientation contrast, while saccade latencies are known to be shorter for luminance- compared to orientation-contrast stimuli when saliency is held constant (Massendari, Tandonnet, Castet & Vitu, 2014).

Secondly, and more importantly, Deubel *et al.* (1988) used a mixed design, in which the target was either more or less eccentric than the distractor. Under these circumstances, two hypotheses can account for the fact that the eyes land at an intermediate location between two stimuli. The first and dominant view is the one presented above, which assumes that the global effect reflects spatial-integration processes that arise as a result of the properties of the SC. We refer to this as the “saccade-averaging” account. The second, alternative account proposed by He and Kowler (1989) is that the global effect is not a default, reflex-like response related to the properties of the SC, but instead reflects visuo-motor strategies (see also McConkie, Kerr, Reddix, & Zola, 1988). The eyes would land at an intermediate position between two stimuli in order to optimize visual information intake and target localization. We refer to this as the “visuo-motor-strategy” account.

The visuo-motor-strategy account was rejected based on a number of global-effect-related findings that can only be explained in terms of saccade averaging (for reviews see Findlay & Walker, 1999; Vitu, 2008). Probably most convincing is the fact noted above, that the eyes move closer to the brightest or the largest stimulus of a pair, while a visuo-motor-strategy account that aims at optimizing visual processing would predict exactly the opposite, that is a deviation towards the stimulus that requires to be fixated for it to be processed (the least bright or the smallest; see Deubel *et al.*, 1988).

Still, as suggested by Casteau and Vitu (*in prep.*), visuo-motor-strategy and saccade-averaging accounts are not incompatible and both mechanisms may intervene, all depending on the uncertainty of target location. They found that the global effect (as measured by the mean eye deviation from the target and the variability of landing positions) was greater when the target appeared at an unpredictable location relative to the distractor compared to when there was no uncertainty about the relative location of both stimuli. On that basis, they concluded that visuo-motor strategies intervene on top of pure saccade averaging, when the saccade-targeting task is more difficult due to the uncertainty of target location. Thus, the possibility remains that the design in Deubel *et al.*'s (1988) study, together with the probably low visibility of target stimuli favoured the adoption of visuo-motor strategies that took the eyes in between the two (possible) stimulus locations, irrespective of whether the stimuli were defined by their luminance or their orientation contrast. It is therefore impossible to conclude, based on their results, that the processing of orientation and texture boundaries in V1 can generate saccade averaging in the SC, in a manner similar to lower-level, retinal features.

In order to re-address this question, we attempted to replicate Deubel *et al.*'s (1988) study, using very similar stimuli, but in conditions under which there was no uncertainty about the relative location of target and distractor stimuli. The saccade target, when not presented alone, was always more eccentric than an ipsilateral distractor and it appeared only at two possible eccentricities. This enabled us to minimize a possible role of visuo-motor strategies and to more directly investigate saccade averaging. As in Deubel *et al.*'s study, the target and the distractor were embedded in a texture background (here composed of Gabor patches). They formed vertical Gabor-patches areas, with the thinner area corresponding to the target. The two stimuli were defined by a luminance- or an orientation-contrast (of their Gabor patches) relative to the background, thus resulting in four different combinations of target/distractor types and two no-distractor, control conditions for each target type. Importantly, the saliency of luminance- and orientation-defined stimuli was equated based on psychophysical measurements in a first part of the experiment. We determined the luminance and orientation levels that yielded similar stimulus-detection performance in a forced-choice saccadic task (Kirchner & Thorpe, 2006).

Our hypotheses were the following. A global effect, as measured by comparison of the accuracy of the initial saccade between distractor and no-distractor control trials, was expected for luminance-defined distractors, as already shown in several previous studies (Deubel *et al.*, 1984; Tandonnet & Vitu, 2013; Massendari, Tandonnet & Vitu, 2014). Whether a similar effect would be observed for orientation-defined distractors and with the

same time course (that is for the same range of saccade latencies) was the main question. Because the SC integrates visual input from the retina as well as from V1, both luminance and orientation contrast can potentially influence saccade programming. However, given the possibly slower route to the SC for orientation contrast that is processed in V1, compared to luminance contrast that is first extracted in the retina, the eye deviation induced by orientation-defined distractors could be weaker and delayed. This prediction was tested using linear mixed effect modelling in which saccade latency was entered as a predictor of saccade accuracy.

## **2. METHODS**

### **2.1. Participants**

Participants were four volunteers (one male), who were between 24 and 32 years old (28.2 years on average); they reported having normal vision and being in good health. They were paid for their participation. Informed consent was obtained according to the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki.

### **2.2. Apparatus**

Eye movements were recorded using a 5th generation Dual-Purkinje-Image (DPI) Eye-Tracker (Ward Electro-Optics, Inc.), sampling the right eye position every millisecond with a spatial accuracy of 10 min of arc (Cornsweet & Crane, 1973). The eye tracker was connected through a National-Instruments (USB 6221 multifunction card) converter to an Intel Xeon dual-core computer running Windows XP. The computer was connected to two screens (one for the experimenter and one for the participant). Custom software was developed with the NI LabVIEW ® 2009 Integrated Development Environment to acquire the eye-movement signal while controlling stimulus presentation.

Horizontal and vertical eye position was recorded by the DPI Eye Tracker as two analog signals in the  $\pm 10$  Volts range. The eye tracker also provided online a blink signal, indicating whether a blink was occurring, and a track signal, indicating whether the eyes were being successfully tracked. In addition, there were two button signals, for the custom right- and left-hand response buttons. All analog signals were digitized to a 16 bit, 1000 Hz signal.

The control software was designed as two parallel loops, clocked on the hardware clock of the converter, to avoid Windows timing instabilities. The acquisition loop provided real-time gaze coordinates on the stimulation screen. The eye-fixation logic flag was continuously estimated in real-time on a floating 5 ms X/Y signal sample. The stimulation

loop controlled the visual display so that it could be changed contingent on the position of the eye. All behavioural data (eye position, targets, fixations, calibrations...) were saved in a binary file for further processing or replay of the whole experiment. The eye-position signal was re-analyzed offline, using the offline saccade-fixation detection algorithm developed by Engbert and Kliegl (2003) and implemented in R by Laubrock and Kliegl (eyetrackR package; *in prep.*).

Stimuli were generated using PsychoPy and saved as bitmaps. They were displayed on a gamma-corrected 21" CRT monitor with 85-Hz refresh Rate. The screen resolution was set to 1280 x 960 pixels. The distance between the participant's eye and the monitor was set to 118 cm. The room was dark except for a dim indirect light source. Vision was binocular.

### **2.3. General procedure**

The participant was seated in an adjustable chair. A bite bar minimized his/her head movements. After setting up the eye tracker, a calibration phase began. Calibration was carried out using 15 points presented successively on the entire screen (5 points on both diagonal axes, and 5 points around the central horizontal axis of the screen (2 above and 3 below)). The first calibration point was presented in the left upper corner of the screen until the participant pressed a button. Then, the point disappeared, and re-appeared at another location. Participants were asked to press the button only when they were fixating very precisely at the displayed dot location. If the calibration was not satisfactory (i.e., the correlation between the actual and the estimated eye location was less than 0.99 for both horizontal and vertical coordinates), another calibration phase was initiated. Otherwise, a block of trials began. Each block was preceded by a new calibration phase and was followed by a short break. The experiment was divided in two parts and the maximum delay between the two parts was 36 hours.

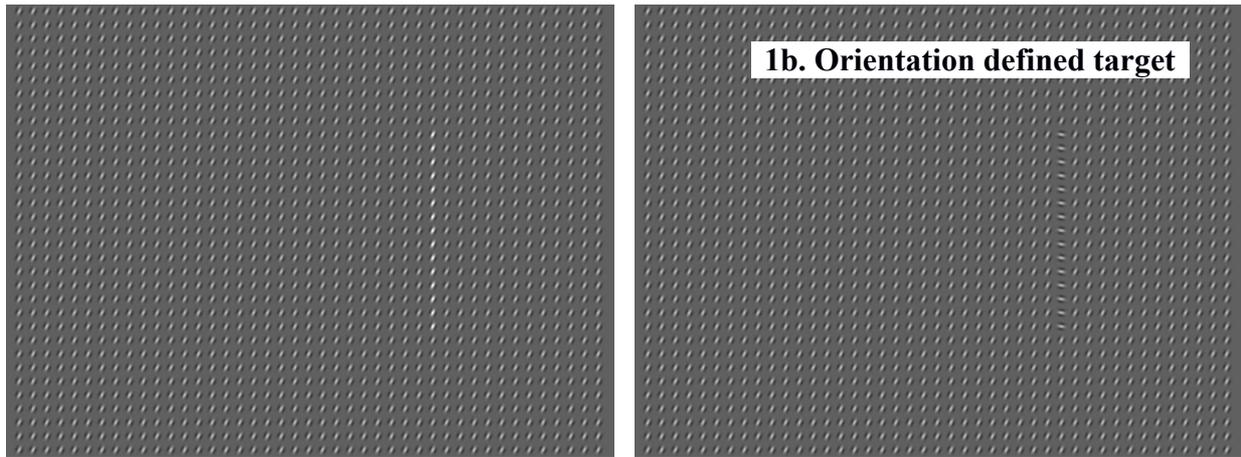
### **2.4. Part 1**

#### **2.4.1. Procedure, stimuli and design**

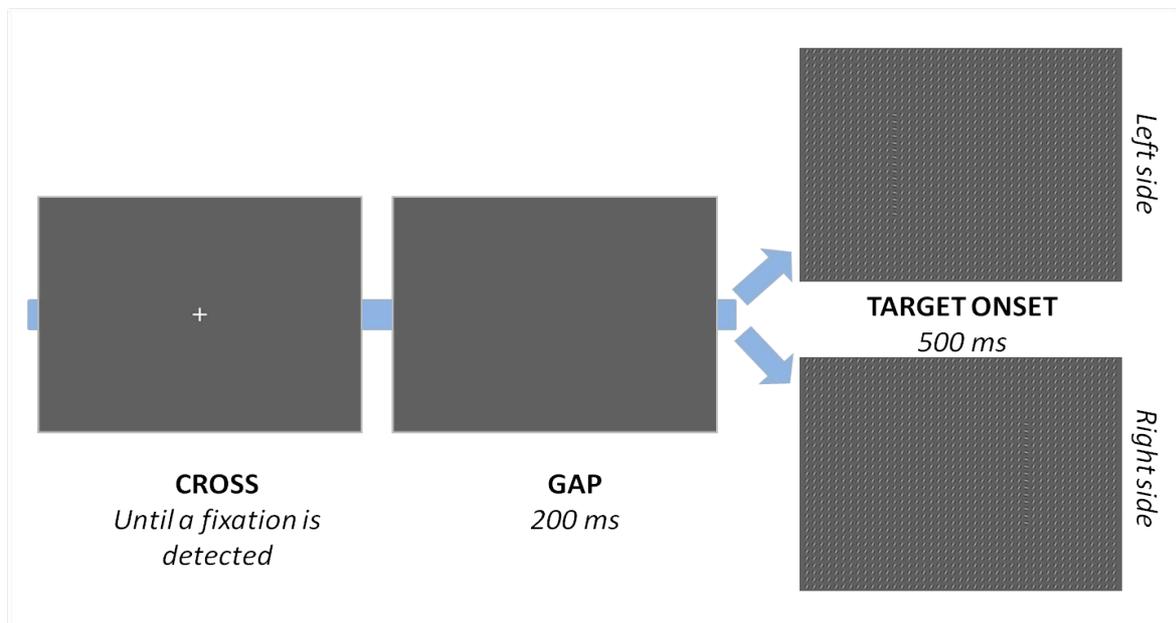
The aim of the first part of the experiment was to match for each individual the relative salience of luminance- and orientation-defined stimuli at the different tested eccentricities (i.e., the eccentricities of target and distractor stimuli in Part 2). To this end, we used a forced-choice saccadic task (Kirchner & Thorpe, 2006) in which a target, displayed on a non-homogeneous background, could appear randomly to the right or to the left of an initial fixation cross. Participants were asked to make a saccade as quickly as possible to the target

side. The luminance- or orientation-contrast of the target relative to the background was manipulated in order to determine the contrast level that yielded 98% of saccades in the correct direction for both stimulus types.

Each trial began with the presentation of a white central fixation cross ("+" sign;  $0.24^\circ$ ;  $85 \text{ cd/m}^2$ ; minimum presentation time: 50 ms) on a grey background ( $5.2 \text{ cd/m}^2$ ). When a fixation was detected within a circular region of  $0.48^\circ$ -radius around the fixation cross, the fixation cross disappeared. After a delay of 200 ms (gap), the display (i.e., the texture background and the target) was presented. The display consisted of 43 columns of 33 Gabor Patches that were vertically and horizontally aligned; the horizontal and vertical distance between the Gabor patches was held constant to  $0.43^\circ$ . Gabor patches ( $sf = 4.6 \text{ cycles/deg}$ ; contrast = 100%) had a Gaussian envelope with a standard deviation of  $0.07^\circ$ . Background Gabor patches were rotated  $25^\circ$  clockwise from the vertical and had a mean luminance of  $5.2 \text{ cd/m}^2$ . The target, embedded in the background, was a column of 15 Gabor patches (i.e., a column of 15 Gabor patches) that differed from the background Gabor patches either by their luminance (see Figure 1a) or their orientation (see Figure 1b). The target was centred at an eccentricity of  $3.9^\circ$ ,  $5.2^\circ$ ,  $6.5^\circ$  or  $7.8^\circ$  to the right (on half the trials) or to the left of the fixation cross (on the remaining half). Participants were instructed to make a saccade as quickly as possible towards the target. Saccadic responses were scored as correct if they landed on the target side. After a delay of 500 ms, the entire display (background and target) was removed. This was followed by the presentation of a grey screen during 1000 ms and after this delay the next trial began. The general procedure is summarized in Figure 2.



**Figure 1.** Examples of visual displays used in Part 1. Displays consisted of a grid of Gabor patches. A column of 15 Gabor patches differed from the homogeneous background and constituted the target. In Figure 1a, the target Gabor patches differ from the background in mean luminance. In Figure 1b, the target Gabor patches differ from the background in orientation. No other property of the target Gabor patches was manipulated (the maximum contrast of the target Gabor patches was held constant at 100%). We made the luminance of the Gabor patches higher in the figure than in the experiment to facilitate visibility of the targets.



**Figure 2.** General procedure used in Part 1. We used a forced-choice saccadic task. The target appeared randomly to the right or to the left of the initial fixation cross, following a 200-ms time interval (gap) where the screen remained empty. There were four possible target eccentricities (not shown here). Participants made a saccade as quickly as possible to the side where the target appeared.

To match the salience of luminance- and orientation-defined targets (and distractors), we randomly varied within blocks of trials, either the mean luminance or the orientation of the target Gabor patches relative to the background, using the method of constant stimuli. Seven different luminance and orientation levels were tested for each individual.

There were two sessions of ten blocks for luminance and orientation targets respectively. The order of the two sessions was counterbalanced across participants. In each session, participants started with a practice block of 56 trials followed by ten blocks of 112 trials. In each block, there were four repetitions of the seven luminance or orientation levels for each eccentricity; this yielded a total of 40 repetitions per level and eccentricity.

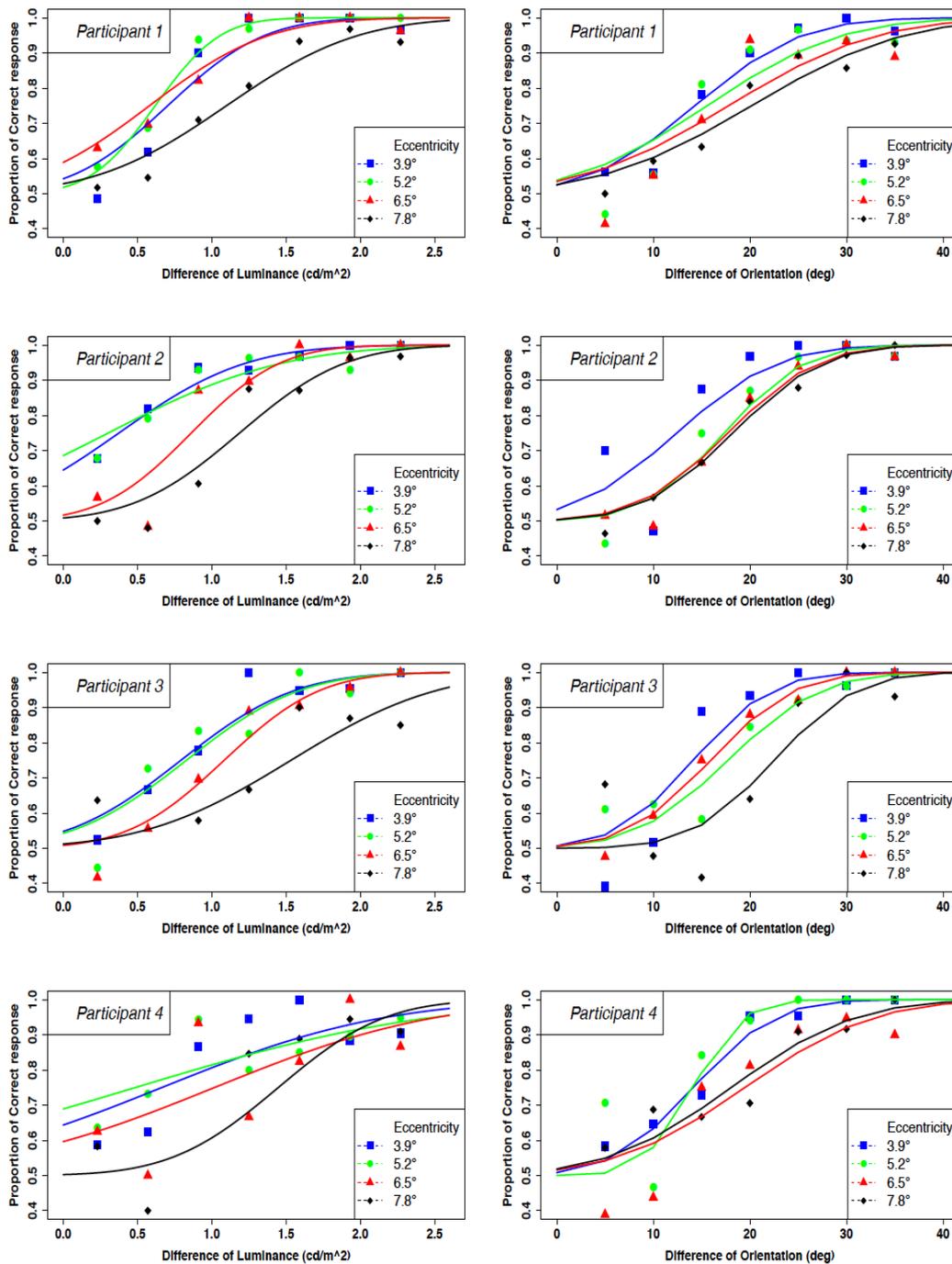
#### **2.4.2. Data selection, results and analyses**

The eye-position signal was re-analyzed offline, using the saccade-fixation detection algorithm developed by Engbert and Kliegl (2003) and implemented in R by Laubrock and Kliegl (eyetrackR package; *in prep.*). Only the initial saccade that followed stimulus onset was considered for analysis.

Trials were rejected when the stimuli were displayed during a saccade and not a fixation (7.20%), no saccade was detected after target onset (2.68%), the average eye position before saccade onset (as measured offline) deviated from the fixation cross by more than  $\pm 1^\circ$  (3.04%), a blink occurred before or after the saccade (11.26%) or the eyes landed no further than  $1^\circ$  to the right or to the left of fixation (14.09%). This resulted in a rejection of 24.79% trials in the first part. Rejection percentages in the range of 20% are commonly observed in this type of task and setup (e.g., Vitu, Lancelin, Jean, & Farioli, 2006). On average, 29 luminance-target trials (range 13-39) and 30 orientation-target trials (range 16-39) per participant and level remained for further analysis.

For each individual, we measured the proportion of correct responses (i.e., the number of selected trials in which the first saccade was initiated in the correct direction (i.e., to the target side) divided by the total number of selected trials) for the seven orientation / luminance levels and the four eccentricities. Because the target was half of the time presented on the right or left side, chance level was 0.5 (2-alternative forced choice). For each participant, each eccentricity and each target type, we fitted a psychometric function to the data (see Figure 3), using the R statistical software (R Core Team, 2012). We ran a generalized linear model (“glm” function) and used the psyphy R package (“mafc” function; Knoblauch & Maloney, 2012). From these estimated psychometric functions, 98% thresholds were derived for each participant, each eccentricity and each target type (see Table 1). We

expected a continuous increase of the estimated threshold with increasing target eccentricity. This is what we observed in most of the cases but when it was not the case, we readjusted the threshold, by taking the estimated threshold of the one-step smaller eccentricity (see grey boxes in Table 1). The luminance and orientation thresholds measured for each eccentricity in this first part determined, for each individual, the luminance and orientation levels of targets and distractors used in the second part of the experiment (see below).



**Figure 3.** Individual results of Part 1. The graphs represent the proportion of correct responses as a function of the difference of mean luminance (in  $\text{cd/m}^2$ ; left panel), or as a function of the difference of orientation (in deg; right panel), between the target and the background for each eccentricity and participant. Coloured lines correspond to the fitted psychometric functions.

Threshold values (98%)

	Luminance (cd/ m <sup>2</sup> )				Orientation (deg)			
	3.9°	5.2°	6.5°	7.8°	3.9°	5.2°	6.5°	7.8°
Participant 1	<b>1.60</b>	<i>1.28</i> <b>1.60</b>	<b>1.68</b>	<b>2.31</b>	<b>29.47</b>	<b>34.64</b>	<b>38.83</b>	<b>41.75</b>
Participant 2	<b>1.56</b>	<b>1.92</b>	<i>1.69</i> <b>1.92</b>	<b>2.17</b>	<b>26.76</b>	<b>28.82</b>	<b>30.52</b>	<b>31.03</b>
Participant 3	<b>1.85</b>	<b>1.89</b>	<b>1.97</b>	<b>2.89</b>	<b>25.29</b>	<b>30.97</b>	<i>27.90</i> <b>30.97</b>	<b>34.27</b>
Participant 4	<b>2.73</b>	<b>3.23</b>	<i>3.07</i> <b>3.23</b>	<i>2.44</i> <b>3.23</b>	<b>25.78</b>	<i>21.36</i> <b>25.78</b>	<b>37.84</b>	<i>35.76</i> <b>37.84</b>

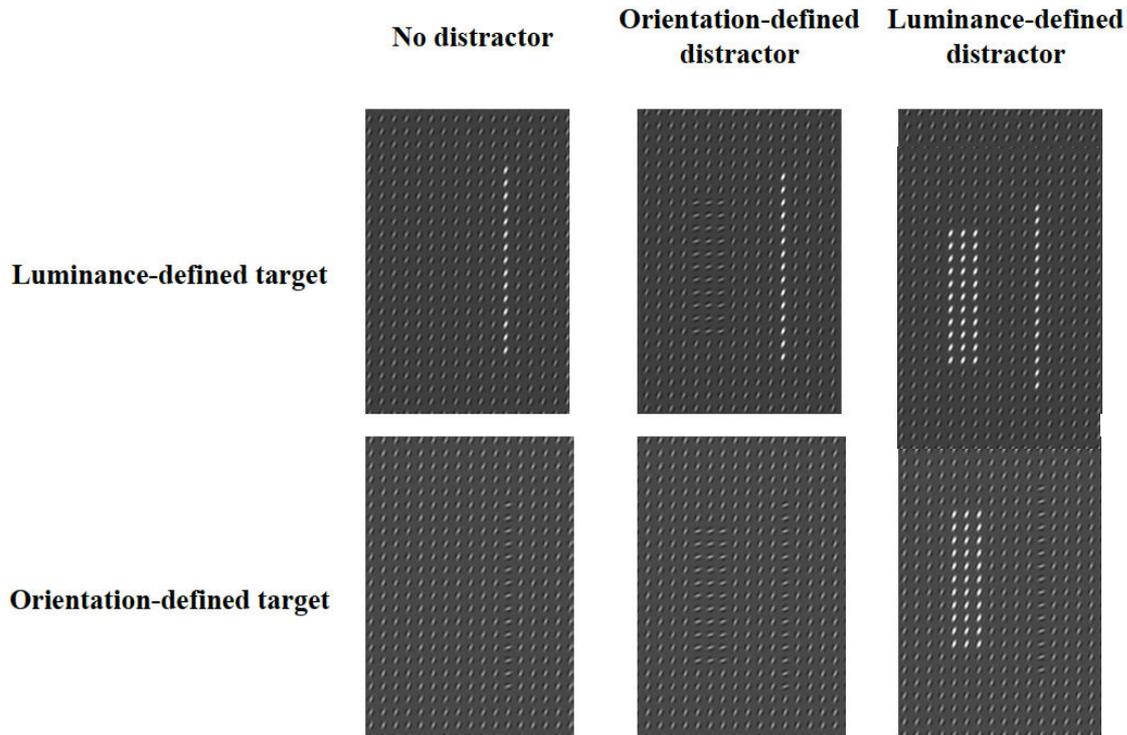
**Table 1.** Threshold values estimated for each participant, each eccentricity and each target type. Each value corresponds to the difference of mean luminance (in cd/m<sup>2</sup>), or the difference of orientation (in deg), between the target and the background that yielded a saccade in the correct direction in 98 % of the cases. The grey boxes indicate the cases in which the thresholds were corrected due to them not being higher than the estimated threshold for the preceding target eccentricity. In these cases, the thresholds were readjusted by choosing the threshold value of the prior eccentricity.

## 2.5. Part 2

### 2.5.1. Procedure and stimuli

In Part 2, the goal was to test whether a global effect could be observed with luminance and orientation-defined distractor stimuli that were matched in salience. Each trial began with the presentation of a white fixation cross (“+” sign; 0.24°; 85 cd/m<sup>2</sup>; minimum presentation time: 50 ms) on a grey background (5.2 cd/m<sup>2</sup>). When the computer detected a fixation within a circular region of 0.48° radius around the fixation cross, the fixation cross disappeared and the display was immediately presented (gap = 0 ms). The display consisted of a background and a target in the control conditions; a distractor stimulus was added in the experimental conditions. The background and the target had the same properties as in Part 1, except that the luminance/orientation difference of the target relative to the background was held constant to the luminance/orientation threshold assessed in Part 1 (for the corresponding eccentricity and participant -see Table 1): the luminance and orientation targets were thus matched in salience. The distractor, in the experimental conditions, was also embedded in the background. It was larger in width but smaller in height than the target, forming a grid of 3 x 11 Gabor patches. The distractor differed from the background either by its mean luminance or by its orientation, with its luminance/orientation level set to the threshold assessed in Part 1 for the corresponding eccentricity and participant. Four different visual configurations

resulted from combining the two target and distractor types (luminance- or orientation-defined) in the experimental conditions (see Figure 4).



**Figure 4.** Configurations used in the experiment. The target appeared either alone (No distractor condition; left column), or with an orientation- (middle column) or a luminance-defined distractor (right column). In the experiment, the saliency of luminance- and orientation-defined stimuli was matched, based on the results of Part 1; but for visualization they were not matched in the Figure.

The target appeared at a variable eccentricity ( $6.5^\circ$  or  $7.8^\circ$ ), and was always more eccentric than the distractor, which appeared at a distance of  $2.6^\circ$  from the target, and hence at an eccentricity of either  $3.9^\circ$  or  $5.2^\circ$  respectively, from the fixation cross. Thus, even though the target appeared at an unpredictable eccentricity, its position relative to the distractor was held constant. This is the most important difference with the study of Deubel *et al.* (1988), where the unpredictable location of the target relative to the distractor could eventually favor visuo-motor strategies that were unrelated to saccade averaging per se (see above).

Participants were asked to fixate the target as quickly and as accurately as possible, while ignoring the distractor. They were informed that the target was always more eccentric than the distractor. When their eyes were detected to fixate in a circular area of diameter  $3^\circ$  centred on the target, a delay of 200 ms elapsed before the whole display (i.e., the target, the possible distractor and the background) was removed. This was followed by the presentation of a grey screen (mean luminance =  $5.2 \text{ cd/m}^2$ ) for 2000 ms. After this delay, the next trial began.

The experiment was divided in two types of blocks, one where the target was defined by its luminance contrast and another where the target was defined by its orientation contrast. Thus, target type was manipulated between, rather than within blocks. This was done to ensure that, in each block, there was no confusion about the contrast property that defined the target (see also Deubel et al., 1988).

In each block, the target could appear alone or with one of both distractor types, thus leading to three elementary conditions per block. Participants ran four blocks of each target type in a row. The order of the two block types was counterbalanced across participants, such that half of the participants started with the Luminance blocks, whereas the other half started with the Orientation blocks. In each block, there were 132 trials, leading to 22 repetitions of each condition (88 repetitions in total). The order of the conditions was randomized in each block. A short practice block of 44 trials preceded each block session.

### **2.5.2. Data selection and analysis**

The goal of this second part of the experiment was to measure in each condition the landing position and latency of the first saccade that occurred after target onset. Trials were rejected when the stimuli were displayed during a saccade and not a fixation (12.29%), no saccade was detected after target onset (0.05%), the average eye position before saccade onset (as measured offline) deviated from the fixation cross by more than  $\pm 0.7^\circ$  (9.09%), a blink occurred before or after the saccade (9.26%), the saccade was anticipatory (latency less than 80 ms; 5.02%) or it landed no further than  $1^\circ$  to the right of fixation (18.4 %). This resulted in a rejection of 30.3 % trials. On average 61 trials (range: 42-77) per participant and level remained for further analysis.

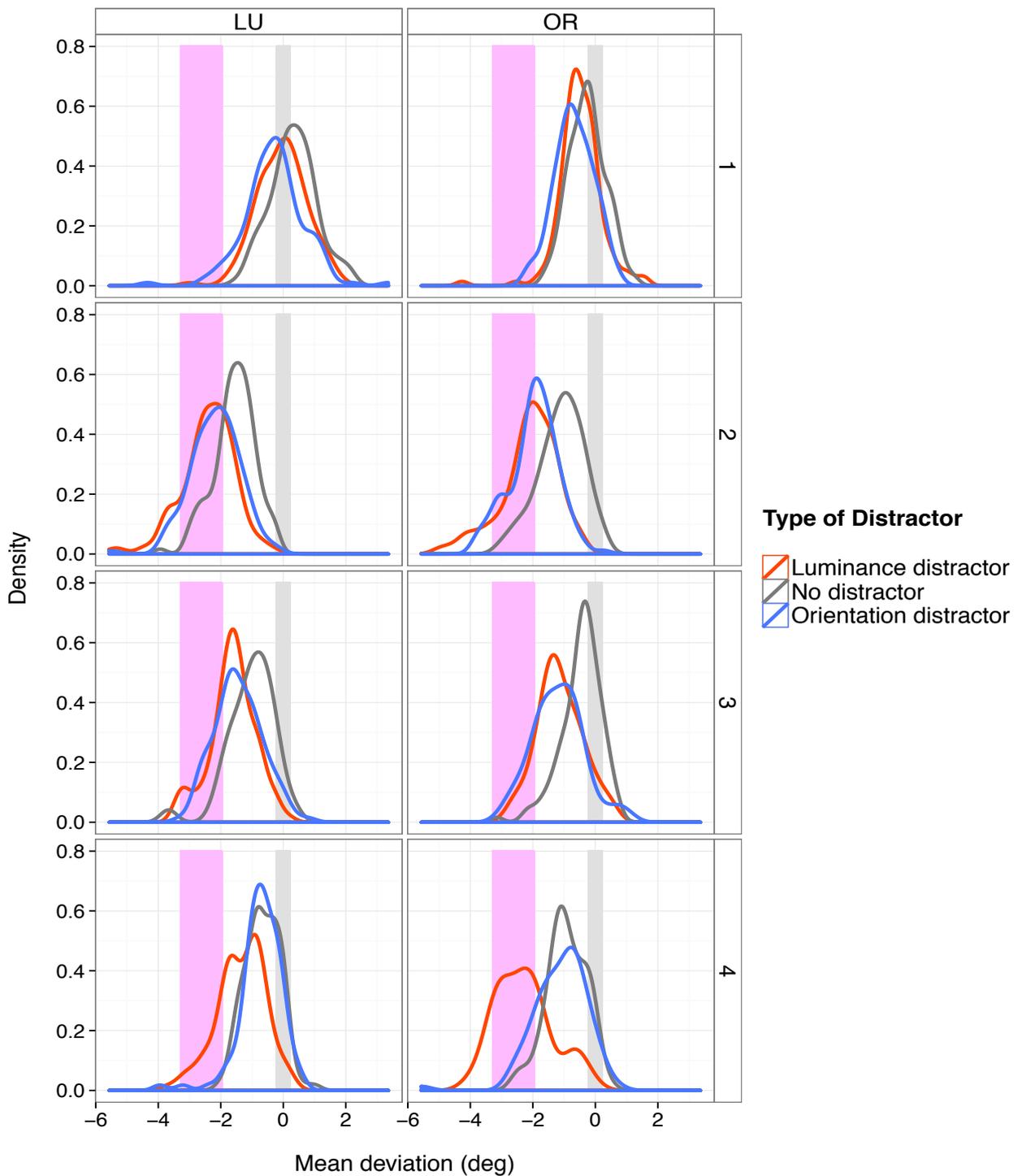
Data were analyzed using linear mixed-effects modeling. The R system for statistical computing was used along with the nlme package (Pinheiro, Bates, DebRoy, & Sarkar, 2011; R Core Team, 2012). We ran two models, one for each dependent variable (landing-position error and latency). The fixed and random structures of each model were determined following

the top-down structure approach proposed by Zuur, Ieno, Walker, Saveliev, & Smith (2009). The approach first consists in first finding the best random structure, when the fixed component of the model contains all explanatory variables and all possible interactions between the three factors (i.e., Distractor type, Target type, Latency). Once the optimal random structure has been found, the next and last step aims at finding the optimal fixed structure.

### **3. RESULTS**

#### **3.1. Saccade accuracy**

To visualize the effect of the manipulated factors, we first plotted individual distributions of the eyes' initial landing-position errors as a function of target and distractor Types for one target eccentricity (see Figure 5). This first indicated that saccade accuracy in the no-distractor control condition was relatively good in some participants, but not all; the usual undershoot of eccentric targets (see Becker, 1989) was greater in some participants, in particular Participant 2, than others. However, in the experimental conditions (with distractor) for most participants and stimulus types, the landing-position distributions were shifted towards the distractor, compared to the corresponding control distributions. This was evidence for a global effect (Findlay, 1982). Critically, the global effect was of about the same extent for luminance- and orientation-defined distractors, except for Participant 4 who showed a deviation in the luminance-, but not the orientation-distractor condition. For all participants, the effects seemed to be similar for the two target types.



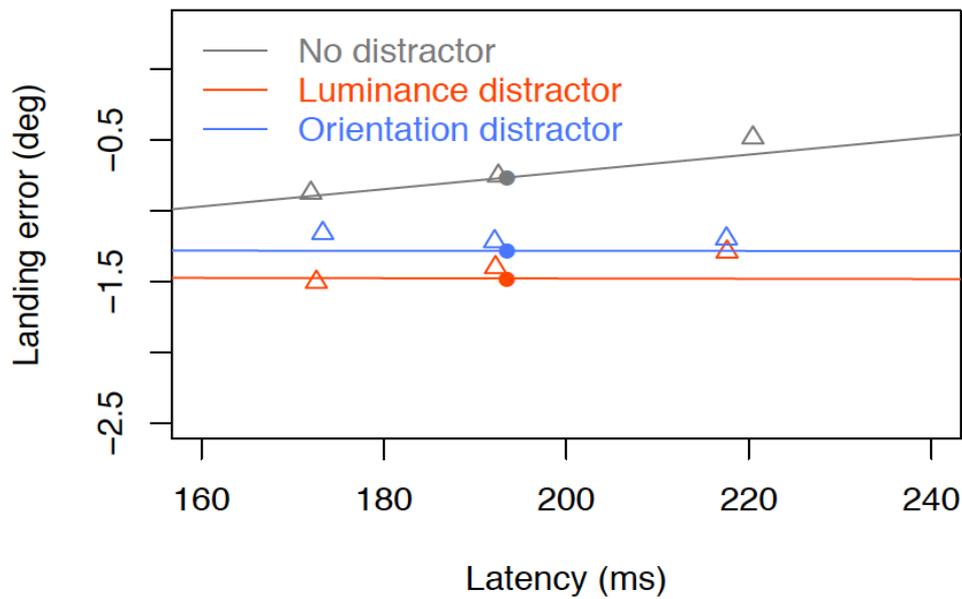
**Figure 5.** Distributions of initial landing position errors (in degrees) when the target was presented at  $7.8^\circ$  for orientation- and luminance-distractor trials (blue and red respectively) against no-distractor control trials (grey) separately for each participant (rows) and the two (luminance- vs. orientation-defined) target types (columns). The grey rectangle indicates the position of the target and the purple rectangle indicates the position of the distractor.

Linear Mixed Effect (LME) modelling was used to assess the variations of the landing-position error (relative to the target) of all initial saccades. The optimal random and fixed structures were obtained using Zuur *et al.*'s (2009) top-down approach. The optimal random structure included a random intercept and a random slope for the effects of target and distractor types across participants. The optimal fixed-effects structure included Distractor type as a categorical factor (Luminance distractor -reference condition- vs. No distractor vs. Orientation distractor), Latency as a continuous factor (centred around the mean; M = 194.2 ms) and the interaction between Latency and Distractor type.

Results for the fixed effects are presented in Table 2 and plotted in Figure 6. Figure 6 represents the linear relationship predicted by the LME model between landing-position error and latency with distractor type as a parameter; this also shows, for visualization purposes only, mean landing position errors for three equal saccade-latency bins. The values presented in the first column of Table 2 are the estimates of the fixed-effects coefficients. The intercept estimate (-1.48° ; red point in Figure 6) represents the mean landing-position error relative to the target position (in degrees) when the categorical factor 'Distractor Type' was at its reference value (Luminance distractor) and the continuous factor Latency was at its mean value (as the latencies were centred around the mean).

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
Intercept	-1.4789	0.3850	-3.8415	0.0001
Latency	-0.0001	0.0006	-0.2271	0.8204
Distractor type (No distractor)	0.7118	0.1217	5.8467	<.0001 ***
Distractor type (Orientation)	0.1946	0.2178	0.8935	0.3717
Latency: Distractor type (No distractor)	0.0061	0.0011	5.6064	<.0001 ***
Latency: Distractor type (Orientation)	-0.0000	0.0012	-0.0295	0.9765

**Table 2.** Results for the fixed effects obtained with Linear Mixed Effects model : landing-position error is the dependent variable. Estimates and standard deviations are in degrees. The intercept represents the predicted landing-position error when all the predictors were at their reference value (Distractor type: Luminance distractor; Latency: mean = 194.2 ms). Interaction effects are represented by a colon.



**Figure 6.** Linear relationship predicted by the Linear Mixed Effect model between landing-position error and latency with distractor type as a reference. The three filled points represent the estimated landing-position errors for each type of distractor when the Latency predictor was at its reference value (mean = 194.2). Triangles represent the mean landing error across participants in each condition and for three equal latency bins, that were determined based on each individual's saccade-latency distribution. They are plotted for visualization purposes only.

Estimates corresponding to the two levels of the categorical factor, Distractor Type (No distractor and Orientation distractor), represent the value to be added to the intercept to obtain the landing-position error predicted in these two conditions. In the no-distractor condition, the estimate was positive (0.71), which means that the predicted landing-position error ( $-1.48+0.71= -0.77$ ; see grey point in Figure 6) was significantly smaller than in the luminance-distractor condition ( $p < .0001$ ), and hence that there was a global effect in the luminance-distractor condition. In the orientation-distractor condition (estimate = 0.19), the predicted landing-position error ( $-1.48+0.19= -1.29$ ;  $p = .37$ ; see blue point in Figure 6), did not differ significantly from that in the luminance-distractor condition thus suggesting a global effect of the same size as in the luminance-distractor condition. The model was rerun in order to have the no-distractor condition as the reference (not shown here). The results showed that the orientation-distractor condition differed significantly from the no-distractor condition ( $p < .001$ ), and hence that there was a global effect also in the orientation-distractor condition.

The slope estimate for the latency effect, when the categorical factor Distractor Type was at its reference value (Luminance distractor) was small and non-significant ( $-0.0001$ ;  $p = .82$ ; slope of the red line in Figure 6). This indicates that the model did not predict a significant effect of Latency on landing-position error in the Luminance-distractor condition.

The model also reveals an important significant interaction: the landing-position error in the no-distractor condition was  $0.006^\circ$  smaller per millisecond increase of saccade latency (cf. the positive slope of the grey line in Figure 6) compared to the reference luminance-distractor condition (slope of the red line in Figure 6 =  $-0.0001$ ). However, the model did not predict a different effect of latency in the Orientation- (slope of the blue line in Figure 6 =  $-0.0001 - 0.00003 = -0.00013$ ;  $p = .97$ ) compared to the luminance-distractor condition. Results of the model with the no-distractor condition as the reference level (not shown) showed that the predicted slope in the Orientation distractor condition differed significantly from the predicted slope in the No distractor condition ( $p < .0001$ ).

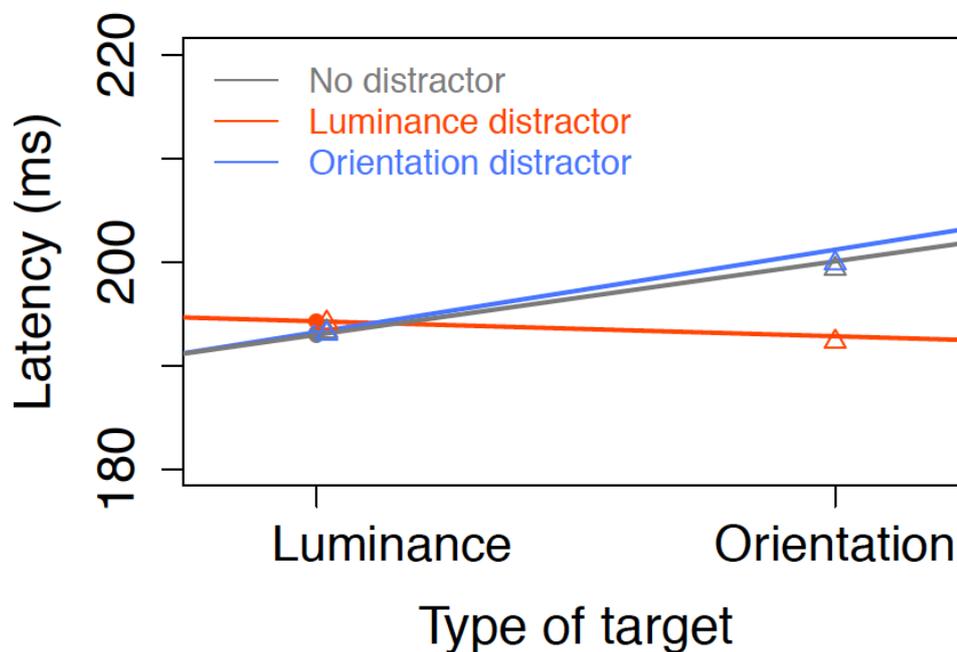
To sum up, the landing-position error was relatively small in the no-distractor control condition (estimate =  $-0.77^\circ$ ) and was significantly larger when a luminance-contrast (estimate =  $-1.48^\circ$ ) or an orientation-contrast distractor (estimate =  $-1.29^\circ$ ) was displayed with the target, showing the presence of a global effect. Importantly, the landing-position error did not vary between the two distractor conditions. Finally, the landing-position error decreased when latency increased in the no-distractor condition (i.e., a positive slope), likely as a result of a speed-accuracy trade-off, but it remained unaffected by saccade latency in the luminance- and orientation-distractor conditions. Thus, although the global effect increased over time, it was not larger for luminance- compared to orientation-defined distractors, not even at the shortest saccade latencies.

### 3.2. Saccade latency

A second Linear Mixed Effect model was run to assess the variations of saccade latency as a function of target and distractor type. Following Zuur *et al.*'s (2009) approach, the optimal model included Distractor Type (Luminance distractor vs. No distractor vs. Orientation distractor), Target Type (Luminance target vs. Orientation target) and the interaction between the two variables as fixed effects, and both a random intercept and a random slope for the effect of target type across participants.

In Figure 7, we plotted the mean latency of the initial saccades as a function of target and distractor type (triangles) as well as the latency predicted by the LME model. The graph suggests that saccade latency did not differ between the three different distractor conditions when the target was defined by its luminance contrast relative to the background. In contrast,

the latency of saccades towards orientation-defined targets were longer in both the orientation- and the no-distractor condition compared to the luminance-distractor condition.



**Figure 7.** Latency predicted by the Linear Mixed Effect model as a function of distractor and target type. The three points represent the latency estimates for each type of distractor when the categorical factor ‘Type of target’ was at its reference value (Luminance target). The triangles represent the mean initial saccade latencies (in ms) as a function of target type and distractor type. They are plotted for visualization purposes only.

Results for the fixed effects are presented in Table 3. The intercept (194.28) represents the mean latency (in ms) when the categorical factors were at their reference value (Luminance distractor and Luminance target). In luminance-distractor conditions, the model did not predict a latency difference between the Luminance target (Intercept = 194.3; red point in Figure 8) and the Orientation target (estimate = -1.45;  $p = .76$ ). Furthermore, in luminance-target conditions, the model did not predict a latency difference between the luminance distractor and the other two distractor conditions (no-distractor condition: estimate = -1.04,  $p = .59$ ; orientation-distractor condition: estimate = -1.31,  $p = .51$ ; see grey and blue points in Figure 7). The model with the no-distractor condition as the reference (not shown) indicated that, in luminance-target conditions, the difference between no-distractor and orientation-distractor conditions was not significant ( $p = .89$ ).

	Value	Std. Error	t-value	p-value
Intercept	194.28	6.64	29.3	0.0000
Type of Target (Orientation)	- 1.45	4.47	- 0.33	0.7564
Type of distractor (No distractor)	- 1.04	1.98	- 0.53	0.5974
Type of distractor (Orientation)	- 1.31	1.97	- 0.67	0.5051
Type of Target (Orientation): Type of distractor (No distractor)	7.10	2.80	2.55	<.05 *
Type of Target (Orientation): Type of distractor (Orientation)	7.96	2.80	2.86	<.01**

**Table 3.** Results for the fixed effects obtained with Linear Mixed Effects modeling: saccade latency is the dependent variable. Estimates and standard deviations are in milliseconds. The intercept represents the predicted latency when all the categorical factors are at their reference value (Target Type= Luminance; Distractor Type = Luminance). Interaction effects are represented by a colon.

The model predicted significant interactions, such that the effect of target type, non-significant with luminance distractors (slope of the red line = -1.45;  $p = .76$ ) as we have seen above, became significant in both the no-distractor (slope of the grey line in Figure 7 =  $-1.45+7.10 = 5.65$ ;  $p < .05$ ) and the orientation-distractor (slope of the blue line in Figure 7 =  $-1.45+7.96 = 6.51$ ;  $p < .01$ ) conditions. However, the model with the no-distractor condition as the reference level (not shown) indicated that the effect of target type did not differ between the No-distractor condition and the Orientation-distractor condition ( $p = .76$ ), and that the simple effect of target type in the No-distractor condition was not significant ( $p = .21$ ).

To sum up, the latency of saccades towards luminance targets was about the same irrespective of distractor type (red, grey and blue points in Figure 8), but shorter compared to the latency of saccades towards orientation targets displayed on their own or with an orientation-contrast distractor.

#### 4. DISCUSSION

The goal of the present study was to investigate whether the processing of orientation contrast, which takes place in V1, influences saccade programming, and hence can produce a global effect, to the same extent and with the same time course as luminance contrast that is extracted already in the retina. To this end, we carried out a saccade-targeting task in which participants made a saccade towards a target that differed from the background either by its

mean luminance or its orientation. The target was presented either alone or simultaneously with an ipsilateral distractor that was always less eccentric than the target. The distractor, in turn, also differed from the background either by its mean luminance or its orientation. We found that, in the experimental, distractor condition, the eye's initial landing position was deviated towards the distractor, irrespective of whether the distractor was defined by a luminance or an orientation contrast and across the whole range of observed saccade latencies. Still, saccades were launched earlier when the display contained at least one stimulus that differed from the background by its mean luminance compared to when the display contained only orientation-contrast stimuli at the target and/or the distractor location.

Below, we will discuss our results in light of previous behavioural and neurophysiological findings. We will argue that orientation contrast can form the basis of saccade averaging as much as luminance contrast. We will then discuss the neural bases of the different time course of luminance- and orientation-contrast processing and what this implies for when and where the eyes move.

#### **4.1. Orientation contrast can generate saccade averaging**

We found that both luminance- and orientation-contrast distractors deviated the eyes from the saccade target in a global-effect manner (Findlay, 1982). Importantly, the deviation was of comparable size for both distractor types. These findings are an important complement to previous literature on saccade averaging and the global effect, which typically investigated the effect of retinal features (e.g., luminance) and not cortical features (e.g., orientation). A notable exception is a study carried out by Deubel, Findlay, Jacobs and Brogan (1988), in which they compared the influence of luminance versus orientation-defined targets on the global effect. In line with the present results, they found that distractors deviated the eyes to the same extent irrespective of whether the distractor was defined by a luminance- or orientation-contrast relative to a texture background. However, they did not hold the location of the target relative to the distractor constant; instead, the target was either less or more eccentric than the ipsilateral distractor, making its relative location uncertain. As explained in the Introduction, under these specific circumstances, two mechanisms, or a combination of the two, can account for the global effect (see Casteau & Vitu, *in prep.*). The first is saccade averaging that reflects spatial integration in the SC (Findlay, 1982; van Opstal & van Gisbergen, 1989). The second mechanism corresponds to visuo-motor strategies that aim at optimizing visual-information intake (He & Kowler, 1989). Even though saccade averaging is a default mechanism that likely operates as long as visual stimuli do generate activity in the

SC, visuo-motor strategies probably also contributed to the observed global effect in Deubel *et al.*'s study. Indeed, given the uncertainty of target and distractor locations in a block, one might conjecture that on a proportion trials participants moved their eyes to the centre of the display or at an intermediate location between the possible stimulus locations, thus before visual information was extracted.

Our study differed from Deubel *et al.*'s (1988) paradigm on this crucial aspect. We held the target position relative to the distractor constant (i.e., the target was always more eccentric than the ipsilateral distractor), thereby preventing a possible interpretation of the global effect in terms of visuo-motor strategies (Casteau & Vitu, *in prep.*). We still found a global effect of equal strength for both luminance and orientation distractors. Thus, our experiment provides the first evidence that the processing of orientation contrast can produce pure saccade averaging, and hence contribute to the computation of saccade metrics. This phenomenon, known to occur at the level of the SC (Findlay, 1982; Lee et al., 1988; Van Opstal & Van Gisbergen, 1989), would reflect the averaging of the activity of population of neurons with large and overlapping receptive fields (Goldberg & Wurtz, 1972; McIlwain, 1975). Such large receptive fields result in the spatial integration of visual inputs and in turn tend to constrain the eyes to move toward the centre of gravity of the global visual configuration in the periphery. Since the SC is an integrative structure receiving afferent projections not only from the retina but also from V1, saccade averaging can in theory emerge as a result of the integration of low-level, retinal inputs, but also higher-level, visual-cortical signals. However, to date, there was only clear evidence for saccade averaging induced by luminance-contrast signals that form already at the level of the retina. Our results showed that texture-based orientation-contrast signals, processed in V1 (Lamme et al., 1999), can also produce saccade averaging, by forming spatially distinct, though proximal peaks of activity. This suggests that the SC integrates afferent inputs from the retina as well as from V1 before triggering a saccade, and hence that V1 is involved in the programming of visually elicited saccades.

On a side note, we found that luminance- and orientation-defined distractors produced the same eye deviation from the target, independently of whether the target differed from the background by its luminance or orientation. In our experiment, each block of trials contained only one target type; the participant had to initiate a saccade towards a luminance-defined target in half of the blocks and towards an orientation-defined target in the remaining half. Thus, in each block, the distractor was defined either by the same feature as the target or a different feature, and was therefore either “relevant” to the task (e.g., a luminance distractor

was relevant in luminance-defined target blocks) or “irrelevant” to the task (e.g., an orientation distractor was irrelevant in luminance-defined target blocks). Several authors showed that in visual-search paradigms, a distractor defined by the relevant, feature is more likely to attract the gaze than a distractor defined by the irrelevant feature (see for example Findlay, 1997; Ludwig & Gilchrist, 2002, 2003; Motter & Belky, 1998). Assuming that such high-level, top-down processes would be at work, we would expect a larger deviating effect of the distractor when the distractor matched the target template of the block. Yet, we did not find any effect of task relevance (or visual similarity between the distractor and the target) on landing-position errors. We consider this as further evidence that only low-level saccade averaging determined where the eyes landed in our experiment.

#### **4.2. The time course of luminance- and orientation-contrast processing**

One of the purposes of the present work was to investigate the time course of luminance- and orientation-contrast processing on the global effect. As explained above, both retinal and cortical areas project to the SC. However, the processing of orientation contrast first requires the activation of V1 simple cells (Hubel & Wiesel, 1962) and then lateral interactions in V1 possibly combined with backward projections from Area V2 (Lamme et al., 1999). It thus necessarily involves the geniculo-striate pathway followed by descending projections (directly or indirectly via the Frontal Eye Field) to the SC. In contrast, luminance contrast, which is extracted already in the retina can also use the more direct retino-tectal pathway. This implies that orientation-contrast information cannot trigger saccades without cortical projections, whereas luminance contrast can. We thus expected that the influences associated with the processing of orientation contrast would be delayed and in turn weaker compared to luminance-contrast influences. However, our results showed that luminance- and orientation-defined distractor stimuli generated a global effect of equal size across the whole range of observed saccade latencies.

Still, saccades were launched later in the two conditions where the display uniquely contained orientation-contrast stimuli (i.e., an orientation target without a distractor or with an orientation distractor), compared to the four other conditions where the display contained at least one luminance-contrast stimulus. Importantly, this effect was not the result of a speed-accuracy trade-off since saccade (in)accuracy was comparable across the different distractor and target conditions. The observed latency difference was also not a result of orientation-contrast stimuli being less salient than luminance-contrast stimuli. Indeed, both stimulus types were matched in salience, using prior psychophysical threshold estimates in a forced-choice

saccadic task (Kirchner & Thorpe, 2006) that ensured that they yielded equal detection performance. Therefore, it appears that the oculomotor system requires more time to initiate a saccade towards orientation- compared to luminance-contrast stimuli. This is in accordance with the existence of a visual-processing hierarchy and the idea that some visual processes take longer to reach the SC, due to the different neural substrates and/or pathways involved (see Massendari et al., 2014; see also De Vries et al., 2011). Thus, we conclude that orientation contrast intervenes later than luminance contrast in determining when the eyes move, consistent with differences in the way they are processed by the visual and oculomotor systems.

The question remains why the different time course of orientation and luminance contrast neither influenced saccade accuracy and nor the likelihood and strength of the global effect. One simple response in addition to the fact that the observed time difference was small (i.e., about 8 ms), may be that as long as stimuli are not processed and neurons coding for eccentric locations in the collicular map remain silent, the eyes simply cannot move. But when neurons in the SC do become activated and the eyes can move, then spatially separate (though proximal) visual signals are averaged in the same manner regardless of whether they result from low-level retinal extraction processes or higher-level cortical processes.

## **5. CONCLUSION**

In the current work, we found that orientation contrast affects saccade averaging in the SC to the same extent as luminance contrast. This suggests that retinal as well as cortical information is integrated in the SC during saccade programming. Yet, we also found that the processing of orientation contrast delays saccade onset. This is presumably because orientation-contrast information reaches the SC later than luminance contrast, due to the different neural substrates and pathways involved. Thus, the speed of visual processing seems to constrain mainly when, but not where the eyes move. This needs to be further investigated in future research and in the framework of models of saccade programming. It will also be worth extending our approach to other visual features and processing levels as natural scenes are not only defined by luminance and orientation contrasts.

### *Acknowledgments*

We would like to greatly thank Carlos Aguilar and Sebastiaan Mathôt for their help in creating the stimuli. This research was supported by two French-German ANR-DFG Grants (ANR-07- FRAL-014 and ANR-10-FRAL-009-01) attributed to F.Vitu and R. Engbert and supporting C. Tandonnet (2010-2013). C. Tandonnet is now supported by a grant from the Swiss National Foundation (100014-149600). D. Massendari was supported by a grant (“allocation de recherche”) from the French Ministry of Research (2010-2013) and a teaching-research contract with Aix-Marseille University (A.T.E.R. position; 2013-2014).

# Chapitre IV. Décours temporel de l'influence des contrastes de luminance et d'orientation sur la programmation des saccades

---

## IV.1. Contexte et objectif de l'étude

Comme nous l'avons vu dans le chapitre III, les informations de contraste de luminance et de contraste d'orientation peuvent influencer la programmation des saccades et sous-tendre un effet global dont la seule explication, dans les conditions où nous l'avons observé, est en termes de moyennage saccadique. Ce mécanisme est connu pour refléter les propriétés du CS (voir section I.2.2.2.2.). Les résultats observés nous permettent donc d'affirmer que le CS intègre les informations relatives aux contrastes de luminance et d'orientation, et par conséquent qu'il peut intégrer les informations non seulement en provenance de la rétine, mais aussi du cortex visuel (V1) lors de programmation des saccades. Ainsi, malgré le fait que ces deux types d'informations correspondent à des niveaux de traitement différents, elles peuvent contribuer à déterminer où les yeux vont bouger. Nous avons néanmoins eu des difficultés à conclure quant au décours temporel exact de ces influences puisque nous n'avons pas observé qu'un distracteur défini par un contraste d'orientation produisait une influence plus tardive qu'un distracteur défini par un contraste de luminance. En effet, la déviation du regard produite par l'un ou l'autre (c'est-à-dire l'effet global était comparable au cours du temps qui s'écoulait entre l'apparition des stimuli et le départ de la saccade). Nous avons néanmoins observé que les latences des saccades étaient en moyenne plus longues lorsque la cible et le distracteur étaient tous les deux définis par leur contraste d'orientation que lorsqu'au moins l'un des stimuli présentés différait par son contraste de luminance.

Ce résultat a tout de suite attiré notre attention car il suggère que deux stimuli qui diffèrent par des propriétés différentes ne sont pas traités avec le même décours temporel. Ainsi, cela semble conforme à l'hypothèse que nous avons déjà évoquée à plusieurs reprises (voir section I.3.2.), à savoir que l'intégration au niveau du CS, des informations relatives aux contrastes d'orientation devrait être plus tardive que celle relative aux contrastes de luminance.

En effet, l'extraction des contrastes d'orientation associés à une différence de texture requiert en premier lieu l'activation des cellules de l'aire V1, qui sont sensibles aux orientations locales (Hubel & Wiesel, 1962), puis des mécanismes intégrateurs, légèrement plus tardifs et qui reposent sur des interactions latérales au sein de V1, voire éventuellement aussi des projections en retour d'autres aires visuelles comme V2 (Lamme et al., 1999; voir section I.1.1.3.3.). Pour que cette propriété influence la programmation des saccades, il faut donc non seulement que l'information de contraste de luminance traitée par la rétine soit transmise au cortex visuel primaire par la voie géniculo-striée, mais ensuite qu'elle soit transmise au CS par des projections descendantes directes ou indirectes (via FEF). En contrepartie, les influences liées au contraste de luminance peuvent également emprunter la voie rétino-tectale qui est la voie la plus directe (rétine - CS). De plus, sous l'hypothèse où le passage par la voie géniculo-striée est obligatoire pour la production des saccades, les informations de contraste de luminance sont traitées plus précocement dans l'aire V1 que les informations plus élaborées de contraste d'orientation (voir par exemple Lamme et al., 1999).

Certaines études comportementales, comme celles de Nothdurft et Parlitz (1993) ou Deubel et Franck (1991) ont montré que les saccades sont déclenchées plus rapidement en direction de cibles définies par un contraste de luminance qu'en direction de cibles définies par un contraste d'orientation (voir section I.3.3.2.). Néanmoins ces expériences présentent chacune certaines limitations. En effet, seuls trois participants ont pris part à l'étude de Nothdurft et Parlitz (1993) et aucune analyse statistique n'a été réalisée. De plus, le contraste d'orientation testé était un contraste d'orientation local menant au phénomène de "pop-out". Dans l'étude de Deubel et Franck, qui opposait le contraste de luminance associé à un « onset » et le contraste d'orientation associé à une différence de texture, la saillance des stimuli comparés n'était pas équilibrée. Ainsi, le décours temporel de l'influence des contrastes de luminance et d'orientation sur la programmation des saccades n'est pas encore établi.

Les études que nous allons présenter dans ce chapitre avaient pour objectif de tester spécifiquement l'hypothèse d'un décours temporel différent des influences associées aux contrastes de luminance et aux contrastes d'orientation sur le déclenchement des saccades. Ces études reposaient sur la mesure de la latence de saccades émises en direction de cibles qui se définissaient soit par leur contraste de luminance, soit par leur contraste d'orientation.

## IV.2. Approche expérimentale et résultats principaux

Nous avons réalisé deux expériences dans lesquelles nous avons à nouveau utilisé le paradigme de Kirchner et Thorpe (2006) combiné à une approche psychophysique. Comme détaillé précédemment dans la section III.2.2., ce paradigme est très simple : une cible apparaît à droite ou à gauche du point de fixation et la tâche du participant consiste à effectuer le plus rapidement possible une saccade du côté où la cible est apparue.

Chacune des expériences était divisée en deux parties. Cependant, contrairement à l'expérience 3.2, dans laquelle ces deux parties utilisaient des paradigmes différents (paradigme de tâche de choix forcé saccadique et paradigme d'effet global, respectivement), la présente expérience se découpait en deux parties utilisant exactement la même procédure, à savoir la tâche de choix forcé saccadique. En effet, cette tâche est plus appropriée pour l'étude de la latence des saccades et notamment du délai minimal nécessaire pour déclencher une saccade vers un stimulus donné.

La première partie de chacune des expériences avait pour objectif d'apparier la saillance de nos deux types cibles (définies respectivement par un contraste de luminance ou un contraste d'orientation), et ainsi de s'assurer qu'elles étaient également détectables. Pour ce faire, nous avons utilisé, tout comme dans le chapitre III, des mesures psychophysiques. Celles-ci permettaient d'estimer les niveaux seuils auxquels la cible lumineuse était tout aussi détectable que la cible définie par son orientation, et ce, pour chacun des participants. La seconde partie nous a permis de mesurer les latences pour les deux types de cibles à un seuil donné. Dans l'expérience 1, nous avons comparé les latences de saccades réalisées en direction d'une cible qui se définissait soit par un rehaussement de luminosité par rapport au fond, soit par un contraste d'orientation. Dans l'expérience 2, nous avons effectué le même type de comparaison, mais cette fois-ci, la cible lumineuse se définissait par un abaissement de sa luminosité par rapport au fond.

Nos résultats ont montré que, conformément à nos hypothèses, les participants déclenchaient des saccades avec des latences plus longues lorsqu'ils devaient viser une cible définie par son contraste d'orientation que lorsqu'ils devaient viser une cible définie par son contraste de luminance. La différence observée entre les deux types de cibles était d'environ 10 ms. De façon importante, ce résultat se retrouvait dans les deux expériences, c'est-à-dire à la fois lorsque la cible se définissait par un rehaussement ou un abaissement de son contraste de luminance.

Nous avons interprété nos résultats à partir des données de la neurophysiologie montrant que l'extraction des contrastes de luminance est plus tardive que l'extraction des contrastes d'orientation. En effet, l'extraction des contrastes d'orientation requiert un

traitement par les cellules de l'aire V1 et l'intervention de mécanismes intégrateurs légèrement plus tardifs (voir Lamme et al., 1999). De plus, le traitement des contrastes de luminance, à la différence des contrastes d'orientation, est réalisé dès la rétine. Il est donc probable que ce traitement influence également la programmation des saccades par la voie directe qui relie la rétine au CS (voie rétino-tectale) et que cela contribue à l'observation de latences plus courtes lorsque la cible se définit par son contraste de luminance.

### IV.3. Conclusion

Nos résultats sont la première évidence comportementale montrant que le système oculomoteur intègre plus précocement les informations liées aux contrastes de luminance que celles liées aux contrastes d'orientation. Il s'agit d'un nouvel argument en faveur de l'existence d'une influence ordonnée des traitements visuels élémentaires sur la programmation des saccades. Ce résultat a d'autant plus d'importance que, comme nous l'avons vu dans notre introduction générale, la plupart des modèles de génération des saccades ne font pas la distinction au sein des influences exogènes entre les rôles joués par différentes propriétés visuelles. Nous reviendrons sur ce point dans la discussion générale.

### IV.4. Article

Massendari, D., Tandonnet, C., Castet, E. & Vitu, F. (*in prep.*). Orientation-contrast processing takes longer than luminance-contrast processing : Evidence from saccadic eye movements.

# **Orientation-contrast processing takes longer than luminance-contrast processing: Evidence from saccadic eye movements**

**In preparation**

Delphine Massendari<sup>1</sup>, Christophe Tandonnet<sup>1 2</sup>, Eric Castet<sup>1</sup> & Françoise Vitu<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire de Psychologie Cognitive, Centre National de la Recherche Scientifique,  
Aix-Marseille Université, Marseille, France

<sup>2</sup> Faculté de Psychologie et des Sciences de l'Éducation,  
Université de Genève, Genève, Switzerland

Delphine.Massendari@gmail.com

Christophe.Tandonnet@unige.ch

Eric.castet@univ-amu.fr

Francoise.Vitu-Thibault@univ-amu.fr

Corresponding author: Delphine Massendari, Aix-Marseille Université & CNRS, Laboratoire de Psychologie Cognitive, Faculté St Charles, Bâtiment 9 Case D, 3 place Victor Hugo, 13331 Marseille, France. Ph: +33 4 88 57 69 20. Fax: +33 4 88 57 68 95.  
E-mail: delphine.massendari@gmail.com

## ABSTRACT

Models of saccade generation often make the distinction between exogenous and endogenous processes without subdividing “exogenous processes” into different visual-processing levels. Yet, there is clear evidence that even elementary visual processes have different neural bases and time courses. To address this issue, we compared the influence of luminance and orientation contrasts on oculomotor behavior, and investigated whether these visual features influence saccade programming with a different time course. We conducted two experiments in which we compared the time required to initiate a saccade toward a peripheral target that was defined either by its luminance or its orientation contrast relative to a texture background. Each experiment was divided in two parts but both parts used the same procedure: a forced-choice saccade task (Kirchner & Thorpe, 2006). In this task, a target appeared randomly to the left or to the right of a fixation cross. Participants were asked to make a speeded saccade towards the target. The target was a vertical array of Gabor patches, which differed from a texture background (a grid of tilted Gabor patches) by its mean luminance (higher luminance in Experiment 1; lower luminance in Experiment 2) or its orientation. In the first part of each experiment, we used psychophysical measures to match the salience and hence the detection of the two targets to avoid trivial differences in saccade latency. In the second part, we measured the latency of saccades towards these salience-matched luminance- and orientation-contrast targets. In both experiments, we observed that individual latency distributions were shifted towards longer latencies for orientation-compared to luminance-defined targets, while saccade accuracy remained unaffected. Thus, orientation contrast intervenes later than luminance contrast in determining when the eyes move, consistent with differences in the way luminance and orientation contrasts are processed by the visual system.

**Keywords:** Human, eye movement, luminance contrast, orientation contrast, saccade latencies.

## 1. INTRODUCTION

It has long been assumed that the programming of saccadic eye movements takes place in the Superior Colliculus (SC). The SC is a midbrain structure that is one of the last relays before the command for a saccade is being sent, while being at the same time an integrative structure that receives afferents from various brain areas as well as directly from the retina. Many models have been implemented to describe the collicular mechanisms involved in the generation of saccadic eye movements (for a review see Girard & Berthoz, 2005). The majority focuses on the distinction between exogenous and endogenous processes, but does not further subdivide “exogenous processes” into different visual features (e.g., luminance, orientation, shape, color, etc.). Thus, they do not consider that different visual features may contribute differently, and with a different time course, to saccade programming (e.g., Meeter, Van der Stigchel, & Theeuwes, 2010; Trappenberg, Dorris, Munoz, & Klein, 2001). And for the few models that make such a distinction, the role, time course and neural basis of different visual-processing levels are underspecified (Findlay & Walker, 1999; see also Sheinberg & Zelinsky, 1993). This is surprising given the many neurophysiological studies that have described the neural substrates and time course of the extraction of different visual attributes by the visual system. Therefore, the question arises whether the saccadic system responds with different delays depending on the level of visual processing involved. The present study addressed this issue by contrasting the influence on saccade generation of elementary visual features, namely luminance and orientation contrasts.

Many neurophysiological studies have been conducted that indicate that luminance contrast is processed more quickly than orientation contrast and that it may in turn affect saccade programming with different delays. First, the extraction of luminance contrast takes place already in the retina, based on the activity of retinal ganglion cells. In contrast, the processing of orientation contrast, which first requires the extraction of local orientations, cannot occur before visual information is transferred to Area V1 of the visual cortex, where simple cells respond selectively to different orientations (Hubel & Wiesel, 1962). As visual information can take at least two routes from the retina to the superior colliculus (SC), one being the direct retino-tectal route that flows from the retina to the SC, and the other being the indirect geniculostriate route from the retina to V1, followed by direct or indirect projections from V1 to the SC (or cortico-tectal route), luminance contrast can thus potentially use the direct pathway, while orientation contrast cannot. This suggests that luminance-contrast information may eventually reach the SC sooner than orientation contrast, and hence trigger saccades more quickly, assuming however that the retino-tectal route is indeed involved in the

generation of saccadic eye movements, which has not been yet unambiguously determined (see Mohler & Wurtz, 1977; Yoshida, Takaura, Kato, Ikeda & Isa, 2008; but see Fischer & Weber, 1993; Nothdurft & Parlitz, 1993).

However, even under the assumption that both types of information flow exclusively through the indirect cortico-tectal pathway, and considering also that luminance contrast is further processed in Area V1 of the visual cortex, the processing of orientation contrast still takes longer than that of luminance contrast. Indeed, as shown in several studies, when a single tilted bar pops out from a texture background made of tilted bars of a different orientation, neurons in Area V1 respond later than when the test bar is displayed on a homogeneous background and thus differs from it only by its luminance (Knierim & van Essen, 1992). Furthermore, V1 cells do not only respond to such local orientation contrasts, but also respond to orientation contrasts that yield texture differences. These responses arise later than those associated with the presentation of a homogeneous orientation-based texture (see for example, Lamme, Rodriguez-Rodriguez & Spekreijse, 1999). This is because, as proposed by Lamme *et al.* (1999), the extraction of orientation contrast involves (i) the activation of orientation sensitive cells in V1; (ii) lateral interactions in V1 and likely also backward projections from Area V2 to Area V1. The resulting extra processing time leads again to the same prediction that the latency of saccades towards luminance-contrast targets should be shorter than towards orientation-contrast targets.

Yet, there is so far only little and indirect evidence that saccades towards orientation-contrast targets are launched later than saccades towards luminance-contrast targets. Nothdurft and Parlitz (1993) compared saccade latencies towards targets defined by luminance contrast (a bar that was more luminous than the bars composing the background) vs. local orientation contrast (a bar that was oriented differently than the background). Importantly, the salience of the two target types was matched. They showed that saccade latencies were shorter for luminance- compared to orientation-contrast targets. However, this result was only briefly mentioned within a larger study with a different purpose. Also, the effect was only observed for two out of three participants and no statistical analyses were carried out.

Deubel and Franck (1991) compared saccade latencies towards targets composed of a vertical array of tilted bars that were presented either on an empty background (“no background” condition) or on a background composed of differently tilted bars (“orientation texture difference” condition). In the no-background condition, saccades could be triggered without the intervention of V1 whereas this was not the case for the texture-difference

condition. In line with this, they observed that saccade latencies were faster in the no-background condition. In a similar study, Deubel, Findlay, Jacobs and Brogan (1988) compared the orientation-texture condition with a luminance-texture condition (the target was more luminous but not different in orientation compared to the background). Here, they found quite surprisingly that saccade latencies tended to be numerically longer for luminance-compared to orientation-contrast targets, even though no stats were reported. However, in both experiments, the salience of the two target types was not matched. So, it remains uncertain to what extent the observed results were really due to the time required to extract the two different features and not due to differences in salience.

In the present study, the goal was therefore to track the time course of the influences of luminance and orientation contrast on saccade generation in a more systematic way. This was done using a forced-choice saccadic task (Kirchner & Thorpe, 2006), which has proved to be a valuable tool to investigate the onset time of visual processes. A target appeared randomly to the left or to the right of an initial fixation cross, and participants were asked to make a saccade as quickly as possible to the target. We compared the latency of saccades towards targets that were either defined by their luminance or their orientation contrast, but that were matched in salience and hence were equally detectable.

Our experiments were divided in two parts. In the first part, referred to as salience-matching phase, the luminance or the orientation of the target, relative to the background was varied randomly using the method of constant stimuli. This allowed us to estimate for each participant the luminance-/orientation-contrast thresholds that yielded a saccade in the correct direction in 98% (Experiment 1) or 90% of the cases (Experiment 2), and hence to determine the levels that made luminance and orientation targets equally detectable. In the second part, referred to as test phase, we measured saccadic reaction times for these salience-matched luminance- and orientation-defined targets. The luminance-contrast target was defined as an increase in luminance relative to the background (Experiment 1) or as a decrease in luminance relative to the background (Experiment 2).

Our hypothesis, based on neurophysiological evidence that the processing of luminance and orientation contrasts rely on different neural substrates and possibly also reach the SC through different neural pathways, was that we should observe shorter saccade latencies for luminance- compared to orientation-defined targets.

## **2. METHOD**

### **2.1. Participants**

In Experiment 1, participants were seven volunteers (three men and four women), who were between 22 and 32 years old (26.4 years on average); In Experiment 2, participants were seven volunteers (three men and four women) who were between 22 and 32 years old (26.57 years on average); three of them had participated in Experiment 1. All participants reported having normal vision and being in good health. They were paid for their participation. Informed consent was obtained according to the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki.

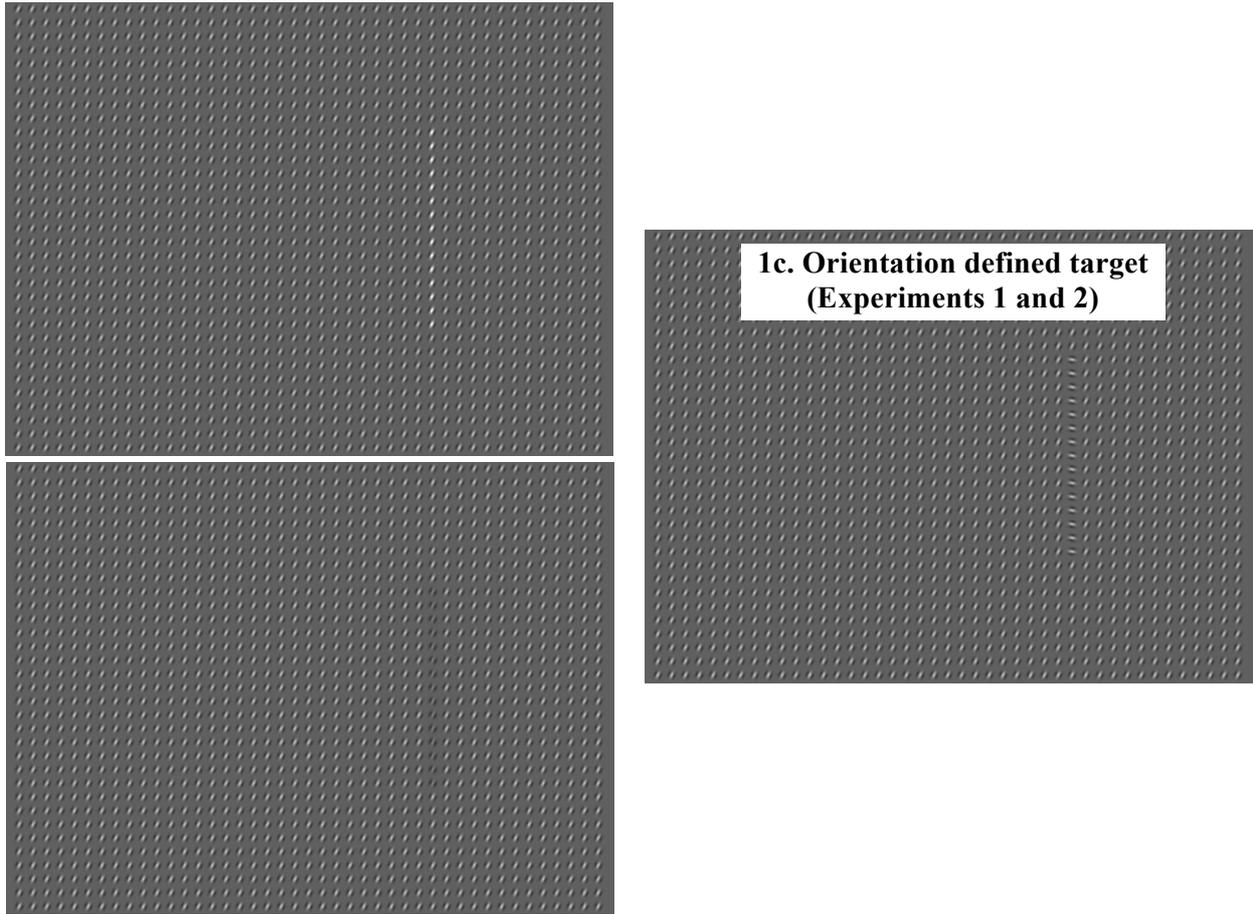
### **2.2. General procedure and stimuli**

The participant was seated in an adjustable chair. A bite bar minimized his/her head movements. After setting up the eye tracker, a calibration phase began. Calibration was done using 15 points presented successively on the entire screen (5 points on both diagonal axes, and 5 points around the central horizontal axis of the screen (2 above and 3 below)). The first calibration point was presented in the left upper corner of the screen until the participant pressed a button; this made the point disappear and re-appear at another location. Participants were asked to press the button only when they were fixating very precisely at the displayed dot location. If the calibration was not satisfactory (or the correlation between the actual and the estimated eye location was less than 0.99 for both horizontal and vertical coordinates), another calibration phase was initiated. Otherwise, a block of trials began. Each block was preceded by a new calibration phase and was followed by a short break.

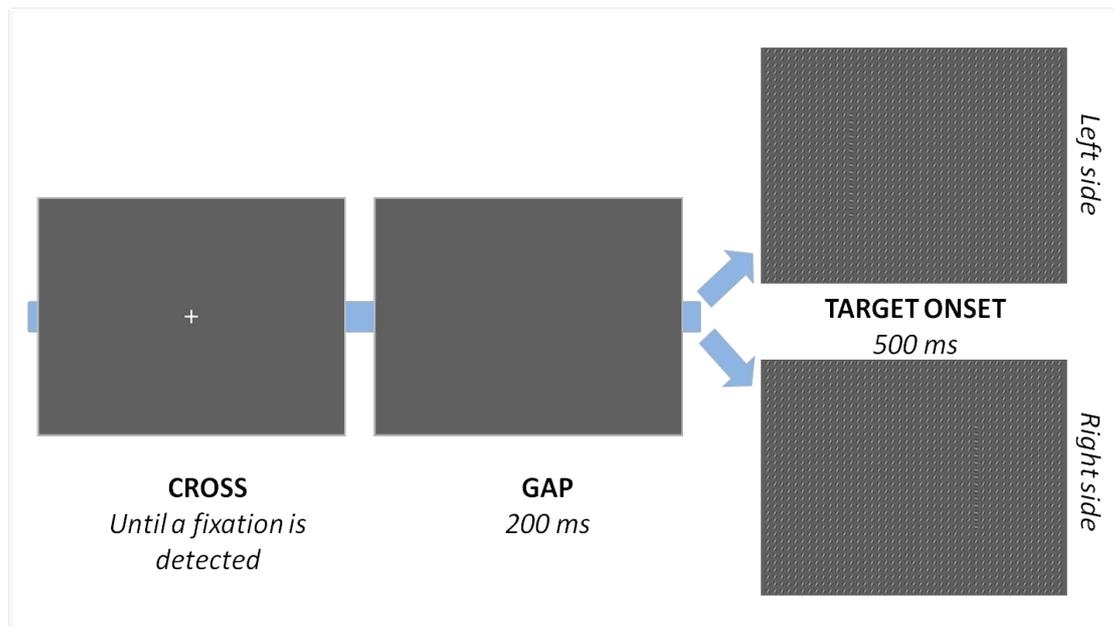
Each experiment was divided in two parts but both parts of each experiment used the same procedure: a forced-choice saccadic task (Kirchner & Thorpe, 2006). Each trial began with the presentation of a white central fixation cross ("+" sign;  $0.24^\circ$ ;  $85 \text{ cd/m}^2$ ; minimum presentation time: 50 ms) on a grey background ( $5.2 \text{ cd/m}^2$ ). When a fixation was detected within a circular region of  $0.48^\circ$ -radius around the fixation cross, the fixation cross was switched off and after a delay of 200 ms (gap), the scene was displayed. By definition, the scene consisted of a background and a target. The whole display was filled with 43 times 33 Gabor patches. The Gabor patches ( $\text{sf} = 4.6 \text{ cycles/deg}$ ; contrast = 100%) had a Gaussian envelope with a standard deviation of  $0.07^\circ$  and were vertically and horizontally aligned (i.e., the distance between the Gabor patches on the horizontal and vertical axes was held constant at  $0.43^\circ$ ). The Gabor patches composing the background were rotated  $25^\circ$  clockwise from a vertical orientation and had a mean luminance of  $5.2 \text{ cd/m}^2$ . The target, embedded in the

background, was a column of 15 Gabor patches that differed from the background Gabor patches either by their mean luminance (higher (Exp. 1; see figure 1a) or lower (Exp. 2; see figure 1b)) or their orientation (Exp. 1 and 2; see Figure 1c).

The vertically defined target was displayed at an eccentricity of  $3.94^\circ$  to the right (on half the trials) or to the left of the fixation cross (on the remaining half). Participants were instructed to make a saccade as quickly as possible towards the unique stimulus (i.e., the target). They were informed that the target differed from the background either in luminance or in orientation. Saccadic responses were scored as correct if they landed on the target side. After a delay of 500 ms, the entire scene (background and target) was removed. This was followed by the presentation of a grey screen during 1000 ms and after this delay the next trial began. The general procedure is summarized in Figure 2.



**Figure 1.** Examples of visual displays used in Experiment 1 and 2. Displays consisted of a grid of Gabor patches. Fifteen vertically aligned Gabor patches differed from the homogeneous background and constituted the target. In Figure 1a and 1b the Gabor patches composing the target differ from the background in mean luminance (Experiment 1: mean target luminance was higher than the background, Experiment 2: mean target luminance was lower than the background). In Figure 1c, the Gabor patches composing the target differ from the background in orientation (Experiments 1 and 2). No other property of the Gabor patches was manipulated (the contrast of the Gabor patches was held constant at 100%). In the figure, stimulus contrast was adjusted to improve visibility for printing.



**Figure 2.** General procedure used in the experiments. We used a forced-choice saccadic task. The target appeared randomly to the right or to the left of the initial fixation cross, following a 200-ms time interval (gap) where the screen remained empty. Participants made a saccade as quickly as possible towards the target.

### 2.3. Apparatus

Eye movements were recorded using a 5th generation Dual-Purkinje-Image (DPI) Eye-Tracker (Ward Electro-Optics, Inc.), sampling the right eye position every millisecond with a spatial accuracy of 10 min of arc (Cornsweet & Crane, 1973). The eye tracker was connected through a National-Instruments (USB 6221 multifunction card) converter to an Intel Xeon dual-core computer running Windows XP. The computer was connected to two screens (one for the experimenter and one for the participant). Custom software was developed with the NI LabVIEW ® 2009 Integrated Development Environment to acquire the eye-movement signal while controlling stimulus presentation.

Horizontal and vertical eye position was recorded by the DPI Eye Tracker as two analog signals in the  $\pm 10$  Volts range. The eye tracker also provided an online blink signal, indicating whether a blink was occurring, and a track signal, indicating whether the eyes were being successfully tracked. In addition, there were two button signals, for the custom right- and left-hand response buttons. All analog signals were digitized to a 16 bit, 1000 Hz signal.

The control software was designed as two parallel loops, clocked on the hardware clock of the converter, to avoid Windows timing instabilities. The acquisition loop provided real-time gaze coordinates on the stimulation screen. The eye-fixation logic flag was continuously estimated in real-time on a floating 5 ms X/Y signal sample. The stimulation

loop controlled the display process so that the visual display could be changed contingent on the position of the eyes. All behavioral data (eye position, target position, fixations/saccades onset/offset, calibrations...) were saved in a binary file for further processing or replay of the whole experiment. The eye-position signal was re-analyzed offline, using the offline saccade-fixation detection algorithm developed by Engbert and Kliegl (2003) and implemented in R by Laubrock and Kliegl (eyetrackR package; *in prep.*).

Stimuli were generated using PsychoPy and saved as bitmaps. They were displayed on a gamma-corrected 21" CRT monitor with 85-Hz refresh Rate. The screen resolution was set to 1280 x 960 pixels. The distance between the participants' eyes and the monitor was set to 118 cm. The room was dark except for a dim indirect light source. Vision was binocular.

## **2.4. Part 1: Saliency-matching phase**

### **2.4.1. Design**

The aim of the first part of the two experiments was to match the relative saliency of the two target types (high-luminance- vs. orientation-defined targets in Experiment 1, and low-luminance- vs. orientation-defined targets in Experiment 2). To this end, we randomly varied, within blocks of trials, the mean luminance or the orientation of the Gabor patches of the target, while holding constant the mean luminance and the orientation of the background Gabor patches, using the method of constant stimuli; manipulation of the different luminance and orientation levels was either blocked (Experiment 1) or mixed (Experiment 2).

### **2.4.2. Data Analysis**

We measured the proportion of correct responses (i.e., the number of trials in which the first saccade was initiated in the correct direction (i.e., to the target side) divided by the total number of selected trials -see Data Selection) for seven orientation/ luminance levels. Because the target was half the time presented on the right or left side, chance level was 0.5 (2-alternative forced choice). For each participant, a psychometric function was fit to these data (see Fig 3 and 6), using the R statistical software (R Core Team, 2012). To do this, we ran a generalized linear model ("glm" function) and used the psyphy R package ("mafc" function; Knoblauch, 2012; Knoblauch & Maloney, 2012). From these estimated psychometric functions, 98% (Experiment 1) and 90% (Experiment 2) thresholds were derived for each participant (see Tables 1 and 5). The luminance and orientation thresholds measured in the first part allowed us to match the saliency of luminance- and orientation-defined targets in the second, test part of the experiment.

## **2.5. Part 2: Test Phase**

### **2.5.1. Design**

The aim of the second part of the experiments was to measure saccade latency for salience-matched (i.e., threshold-matched) luminance- and orientation-defined targets. On each trial, one of these two threshold targets was presented at an eccentricity of  $3.94^\circ$  either to the right or to the left of the fixation cross. Trials were randomly interleaved within a block. Participants ran four blocks of 120 trials. In each block, there were 60 repetitions of each condition (30 repetitions for each side), thus yielding a total of 240 repetitions per condition.

### **2.5.2. Data Analysis**

For each trial, we measured the characteristics of the first saccade following target onset, leading to three dependent variables: saccade latency (in ms), the horizontal deviation of the saccade's landing position from the center of the target (in degrees), and the correctness of the saccadic response, that is whether the saccade was initiated in the correct direction (i.e. to the target side) or not (binary data, correct vs. incorrect response).

Statistical analyses of the data collected in the second part of each experiment were performed using R (R Core Team, 2012). The dependent variables “Saccade latency” and “Deviation from the target” were analyzed using linear mixed-effects models. Only trials with correct responses were included in these two analyses (i.e., saccades to the target side). In a third analysis, all trials were included and the proportion of correct responses was analyzed with a generalized linear mixed model. In the three models, the only fixed effect that was included was Target type (Luminance- vs. Orientation-defined target). The intercept was allowed to vary across participants.

## **3. EXPERIMENT 1: HIGH-LUMINANCE- VS. ORIENTATION-DEFINED TARGETS**

Experiment 1 compared the time course of the processing of luminance and orientation contrast, using salience-matched stimuli and with luminance-defined stimuli having a mean luminance greater than that of the texture background. The results of both the salience-matching and the test phases are presented here.

### **3.1. Part 1: Saliency-matching phase**

#### **3.1.1. Design**

All participants started the experiment with two preliminary blocks of trials, one in which the target differed from the background by its mean luminance and one in which the target differed from the background by its orientation (the order of the two blocks was randomized). In each of these blocks respectively, the mean luminance or the orientation of the target Gabor patches was varied randomly (method of constant stimuli) in order to find the proper range of levels to be tested for each participant.

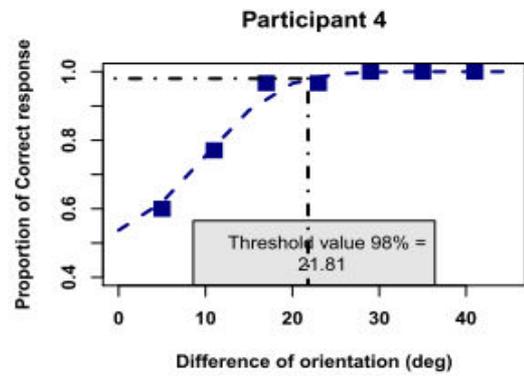
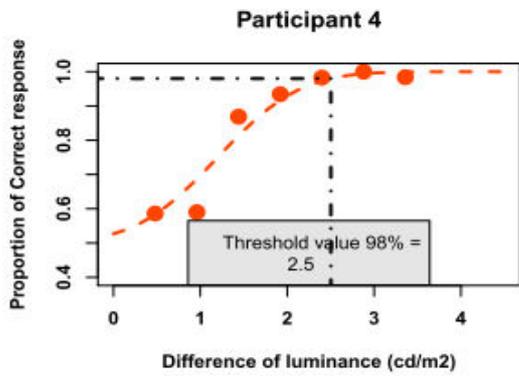
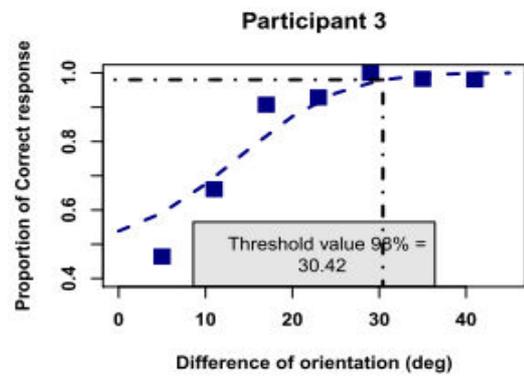
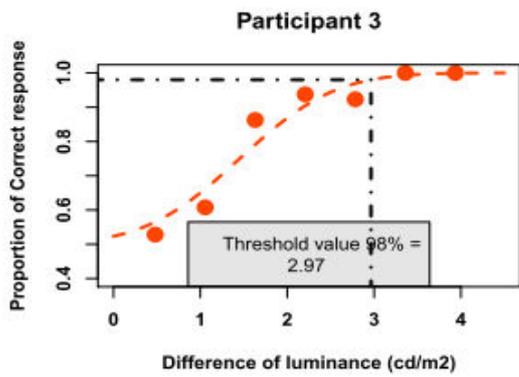
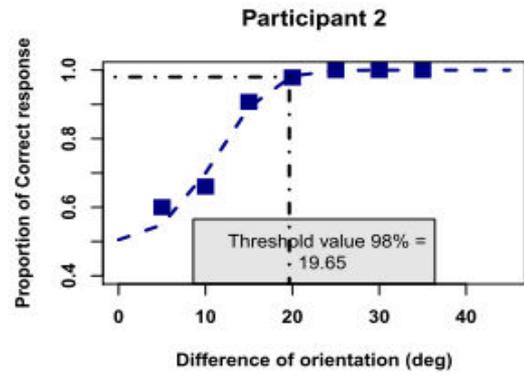
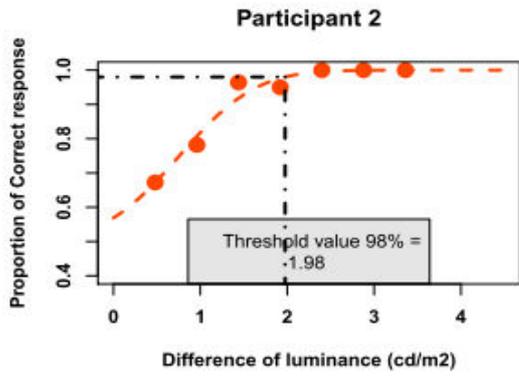
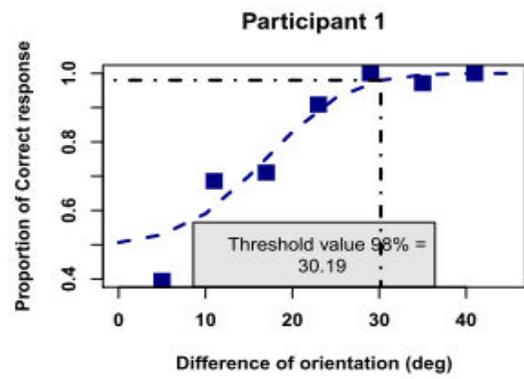
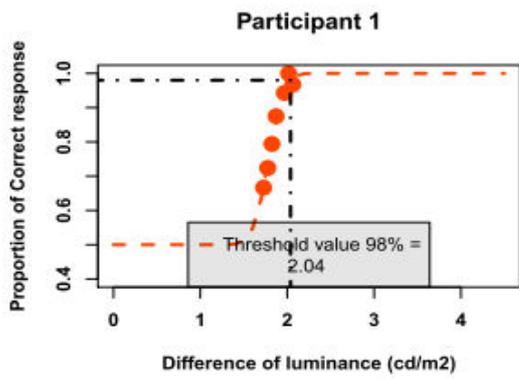
After these preliminary blocks, participants ran four blocks of 112 trials in which the target differed by its mean luminance and four blocks of 112 trials in which the target differed by its orientation. In each block, there were 16 repetitions of each level (eight repetitions for each side), yielding a total of 64 repetitions per level for each target type. The order of the eight blocks was randomized.

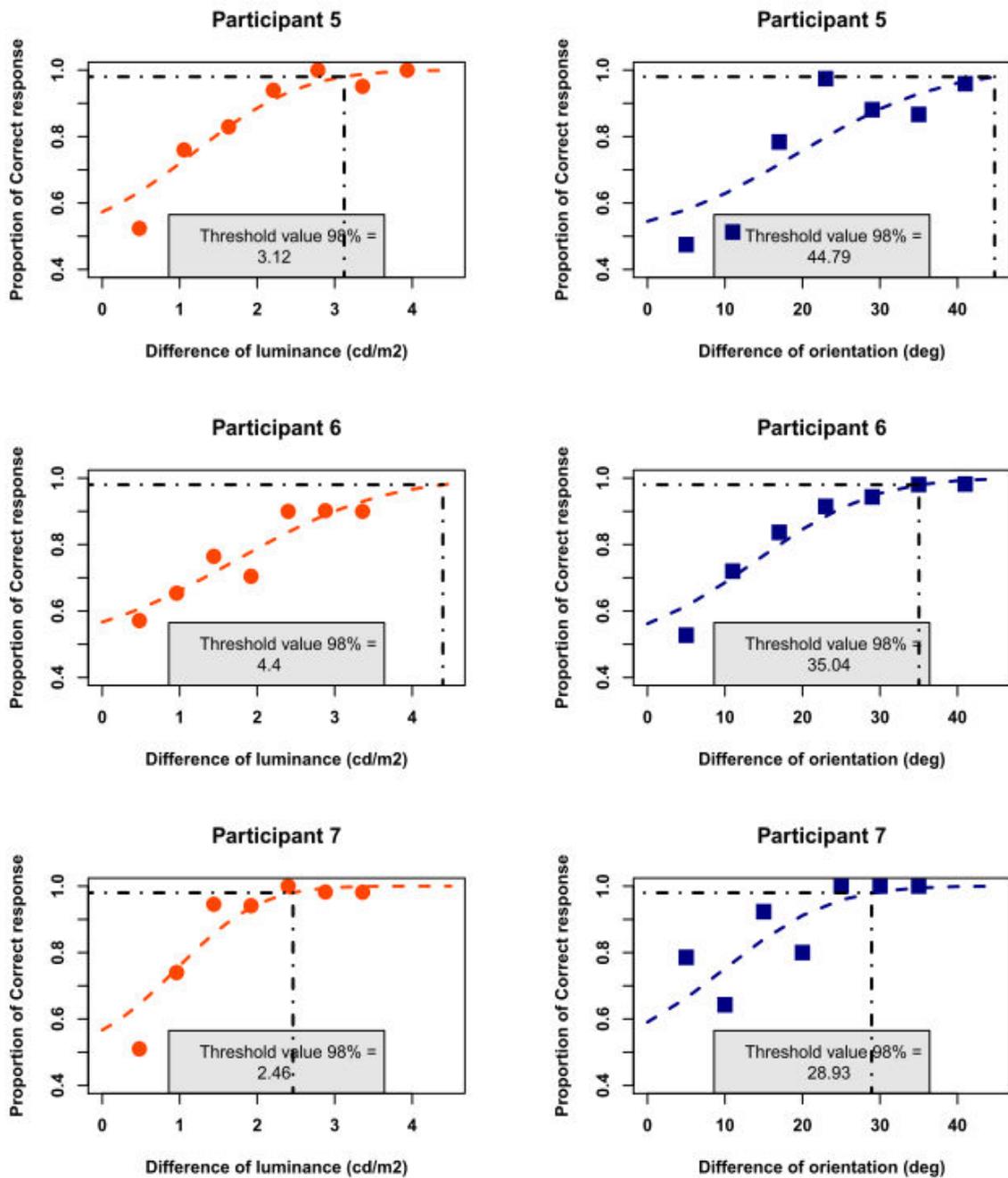
#### **3.1.2. Data selection**

Trials were rejected when the stimuli were displayed during a saccade and not a fixation (5.32%), no saccade was detected after target onset (2.12%), the average eye position before saccade onset (as measured offline) deviated from the fixation cross by more than  $\pm 1^\circ$  (4.3%), a blink occurred before or after the saccade (6.55%) or the eyes landed no further than  $1^\circ$  to the right or to the left of fixation (10.78%). This resulted in the rejection of 19.6% trials in the first part. Rejection percentages around 20 % are commonly observed in this type of task and setup (e.g., Vitu et al. 2006). In Part 1, on average, 51 luminance-target trials (range 21-62) and 52 orientation-target trials (range 37-61) per participant and per level remained for further analysis.

#### **3.1.3. Results**

Figure 3 shows the results observed in Part 1 of Experiment 1. Table 1 summarizes the 98% threshold values for luminance- and orientation-defined targets per participant.





**Figure 3.** Individual results of the first, salience-matching phase of Experiment 1. The graphs represent the proportion of correct responses as a function of the target-background difference in mean luminance (in cd/m<sup>2</sup>; left panel) or orientation (in deg; right panel). Color dashed lines correspond to the fitted psychometric function. Black dotted lines indicate the threshold value for 98% accuracy.

Threshold values (98%)		
Experiment 1		
	Luminance (cd/m <sup>2</sup> )	Orientation (deg)
Participant 1	2.04	30.19
Participant 2	1.96	19.65
Participant 3	2.97	30.42
Participant 4	2.50	21.81
Participant 5	3.12	44.79
Participant 6	4.4	35.04
Participant 7	2.46	28.93

**Table 1.** Threshold values estimated for each participant in Experiment 1. Each value corresponds to the difference of mean luminance (in cd/m<sup>2</sup>) or the difference of orientation (in deg) between the target and the background that yielded a saccade in the correct direction in 98 % of the cases.

### 3.2. Part 2: Test phase

#### 3.2.1. Data selection

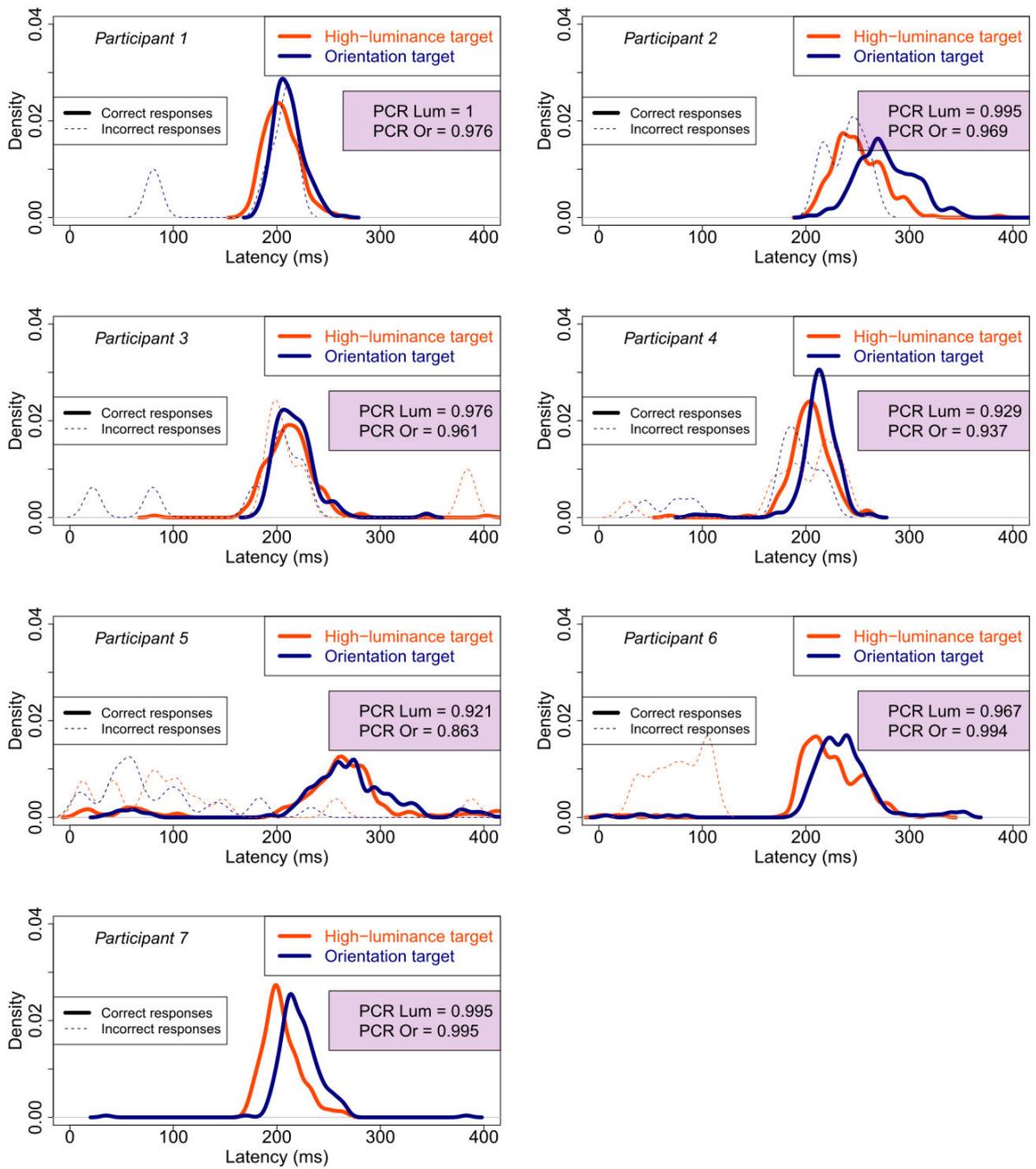
Trials were rejected when the stimuli were displayed during a saccade and not a fixation (3.07 %), no saccade was detected after target onset (1.22 %), the average eye position before saccade onset (as measured offline) deviated from the fixation cross by more than  $\pm 1^\circ$  (3.54 %), a blink occurred before or after the saccade (7.05 %) or the eyes landed no further than  $1^\circ$  to the right or to the left of fixation (7.61 %). This resulted in 16.99 % trials being rejected. On average 200 trials (range: 164-222) per participant and per level remained for further analysis.

#### 3.2.2. Results

**Saccade latency.** To examine the effect of target type on saccade latencies, the individual latency distributions were plotted as a function of target type, but across both target sides. Figure 4 shows that for each participant (except Participant 5), the distributions, which tended to be positively skewed, presented a clear shift towards longer latencies for orientation- compared to luminance-defined targets (mean = 233 vs. 222 ms respectively). Note that saccades in the incorrect direction were mainly anticipatory (with a latency less than 80-100 ms) in Participants 5 and 6. Furthermore, when incorrect saccades were not anticipatory (as for Participants 2-4), they tended to have slightly shorter latencies than saccades in the correct

direction, but the fact that they failed to bring the eyes on the target side attests for the fact that at such shorter latencies, the target was not detected.

The linear mixed-effect model presented in Table 2 confirms the above-described pattern as this predicts significantly longer latencies (by approximately 13 ms) for orientation-compared to luminance-defined targets.



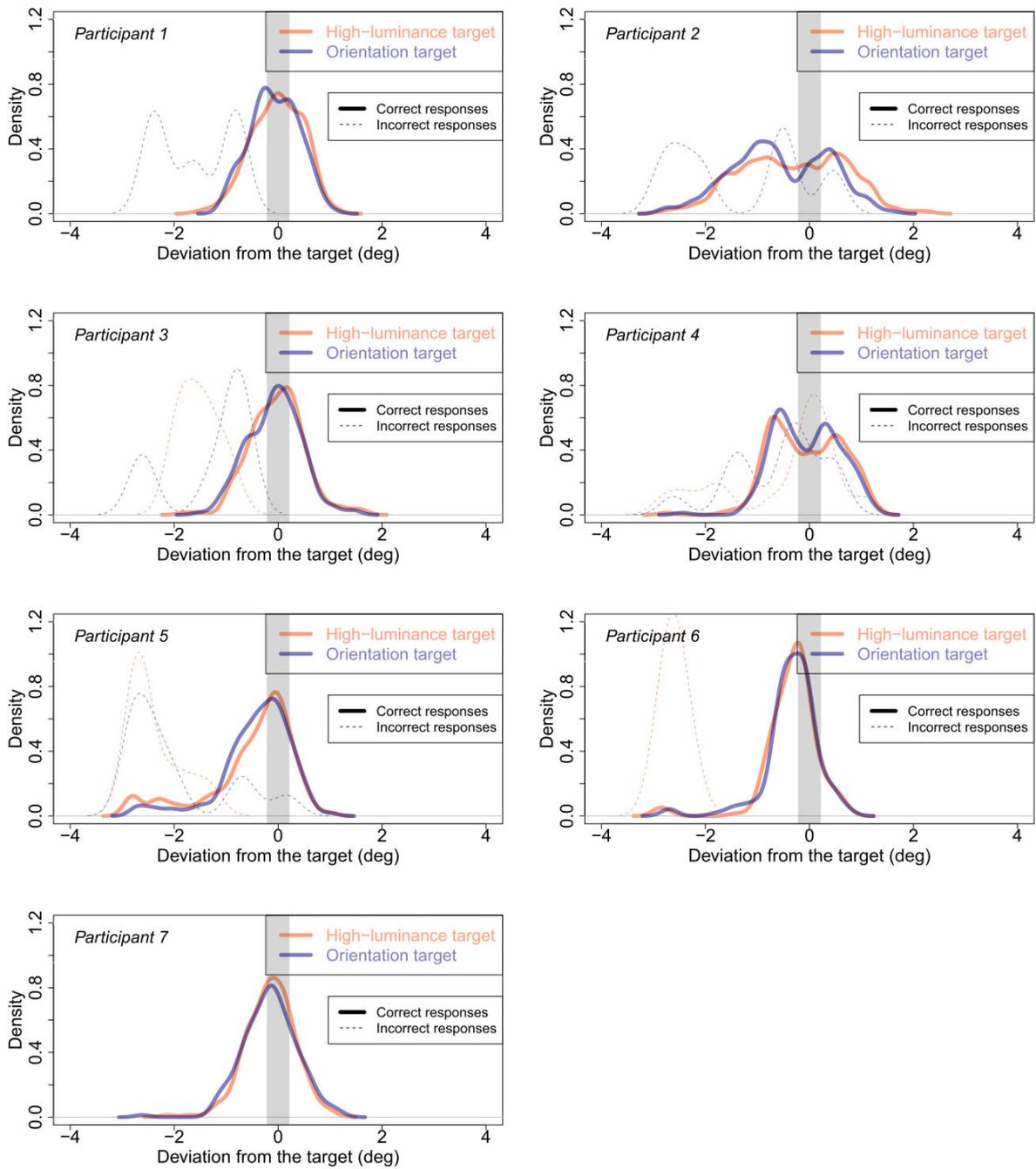
**Figure 4.** Distribution of saccade latencies per participant and target type (luminance or orientation defined) in the test phase of Experiment 1. Solid lines correspond to the correct responses and dashed lines correspond to the incorrect responses. Purple boxes indicate the proportion of correct responses (PCR) per target type (“Lum” for High-luminance target; “Or” for Orientation target).

**Saccade latency (ms) Experiment 1**

	Estimate	Std. Error	T-value	p-value
Intercept	224.78	11.42	19.68	.0000
Target type (Orientation)	13.40	2.14	6.28	< .0001***

**Table 2.** Results for the fixed effect obtained with a Linear Mixed-Effects model, with saccade latency as the dependent variable (Experiment 1). The intercept represents the predicted latency (ms) when Target type was at its reference value (i.e., “Luminance”). Asterisks indicate significant effects.

**Landing position.** In Figure 5, the distributions of saccades' landing positions expressed as deviations relative to the target location are plotted as a function of target type for each participant. A negative deviation indicates that the eyes undershot the target, a deviation of 0° indicates that the eyes landed exactly at the center of the target and a positive deviation indicates an overshoot. When participants moved their eye in the correct direction, they tended to generally undershoot the target (mean = -0.21°). Importantly, however the deviation of landing positions did not seem to vary with target type (luminance target: mean = -0.19°; orientation target: mean = -0.22°). This is confirmed by the results of the linear mixed-effect model presented in Table 3 since the model did not show an effect of target type. This indicates that the deviation of landing positions was similar for luminance- and orientation-defined targets. Note that saccades in the incorrect direction mainly undershot the target.



**Figure 5.** Distributions of saccades' landing positions expressed relative to the center of the target (deg) for each participant for high-luminance- (orange) and orientation- (blue) defined targets in Experiment 1. Solid lines correspond to the correct responses and dashed lines correspond to the incorrect responses. The grey area indicates the position of the target.

**Deviation from the target (deg) Experiment 1**

	Estimate	Std. Error	T-value	p-value
Intercept	-0.20	0.072	-2.77	.0057
Target type (Orientation)	- 0.037	0.025	-1.50	.1325 <sup>n.s.</sup>

**Table 3.** Results for the fixed effect obtained with a Linear Mixed-Effects model, with landing-position deviation from the target as the dependent variable (Experiment 1). The intercept represents the predicted deviation from the target (deg) when Target type was at its reference value (i.e., “Luminance”).

**Proportion of correct responses.** The mean proportion of correct responses for each target type and each participant is indicated in each graph of Figure 4 (purple boxes). Results of the generalized linear model (GLM) analysis are presented in Table 4. Logistic models use the logit transformation to fit the probability distribution of binary data. Thus, estimates and standard deviations of the fixed effects coefficients are expressed in logit units and can be back transformed into probabilities using the inverse logit formula ( $p = \exp^{(x)} / (1 + \exp^{(x)})$ ). The values presented in the first column of Table 4 are the estimates of the fixed effects coefficients in logit units. The intercept estimate (logit = 3.85) corresponds to the performance when the categorical factor “Target type” is at its reference value (i.e., “Luminance”). The proportion of correct responses at the reference level is obtained by applying the inverse logit formula to the intercept estimate ( $\exp^{(3.85)} / (1 + \exp^{(3.85)}) = 0.979$ ). The probability corresponding to the non-reference level of a categorical factor is obtained by adding its estimated value to the intercept value (in logits), and then back transforming the result with the inverse logit formula. For example, the predicted proportion of correct responses for target type “Orientation” is  $p = \exp^{(3.85-0.36)} / (1 + \exp^{(3.85-0.36)}) = 0.970$ .

The model shows that the proportion of correct responses did not vary with Target type. It confirms that the psychophysical threshold estimates made in the first, salience-matching phase of the experiment held over time, that is over the test phase. In the first phase, we measured a threshold of 98% and the proportion of correct responses for the two target types was about the same (mean = 0.964) here.

**Proportion of correct responses (Experiment 1)**

	Estimate (logit units)	Std. Error	T-value	p-value
Intercept	3.85	0.40	9.67	.0000
Target type (Orientation)	-0.36	0.210	-1.71	.0868 <sup>n.s.</sup>

**Table 4.** Results for the fixed effect obtained with a Generalized Linear Mixed-Effects model, with proportion of correct responses as the dependent variable (Experiment 1). Estimates and standard deviations are in logit units and can be back transformed to obtain the corresponding probability (see text). The intercept represents the predicted proportion of correct responses (logit units) when Target type was at its reference value (i.e., “luminance”).

### 3.3. Discussion

Experiment 1 revealed that saccades were initiated faster when they were directed towards a target defined by luminance contrast (higher mean luminance than background luminance) compared to orientation contrast. This result was not due to a speed accuracy trade-off. While saccade latencies were strongly affected by target type, neither the saccades' landing positions (i.e., the deviation from the target) nor the proportion of correct responses were affected by target type. Thus, to obtain similar performance for both target types (i.e., same accuracy in landing positions, same proportion of correct responses), saccades towards orientation-contrast targets were triggered later than saccades towards luminance-contrast targets.

Saccade latencies were overall longer (about 215 ms) than we might expect in a 200-ms gap paradigm. This gap period generally speeds up saccade initiation and at least in some specific conditions generates a bimodal latency distribution where the first peak corresponds to express saccades (Boch et al., 1984; Fischer, 1986; Fischer & Boch, 1993; Pare & Munoz, 1996) and the second peak corresponds to regular saccades. However, we did not observe express saccades in our data. Several factors can account for the absence of express saccades. It has been shown that the gap effect is eliminated when the luminance contrast of the target is low (Munoz & Marino, 2009; see also Nothdurft & Parlitz, 1993), which was the case in our experiment. In addition, the target appeared in a background that was presented on the entire screen and an onset in the fovea is known to lengthen latencies (Walker et al, 1997; Casteau & Vitu, 2012; but see White, Gegenfurtner & Kerzel, 2005). Finally, Nothdurft and Parlitz (1993) did not find express saccades when the target was defined by a texture difference.

Experiment 1 still had two main limitations. First, our choice of a high, 98% threshold was not optimal because it was too close to maximal performance, thus allowing for unwanted ceiling effects. Second, saccades towards luminance-contrast targets might have been

triggered earlier simply because they were higher in mean luminance than orientation-contrast targets. We matched the salience of luminance- and orientation-contrast stimuli. Still, luminance-contrast stimuli were defined by an *increase* in mean luminance relative to the background. In contrast, orientation-defined targets had the same mean luminance as the background. Thus, if we only consider the two targets, independently of the background, the shorter latency of the saccades towards luminance- compared to orientation-defined targets may simply come from less time being needed to initiate a saccade towards a target of higher luminance. It has been shown that the higher in luminance the target is, the shorter the latencies are (Marino & Munoz, 2009; Marino et al., 2012). In other words, it remains unclear whether, for equal performance, saccades towards luminance-contrast targets would also be triggered earlier than saccades towards orientation-contrast targets, when they would be defined by a *decrease* and not an *increase* of luminance relative to the background.

To overcome these two limitations, we conducted a second experiment, in which a lower threshold (90%) was chosen when matching the salience of luminance- and orientation-defined targets. Furthermore, the mean luminance of the luminance-defined targets was now lower than that of the background, and hence of the orientation-defined targets. In all other respects, the procedure remained unchanged. If the results of Experiment 1 were not due to the luminance increase but rather to the different neural mechanisms and substrates/pathways involved in the extraction of luminance and orientation contrasts, we should still observe shorter saccade latencies for luminance- (now defined as a decrease) compared to orientation-contrast targets.

#### **4. EXPERIMENT 2: LOW-LUMINANCE- VS. ORIENTATION-DEFINED TARGETS**

Experiment 2 used the same procedure as the first experiment, but differed on three points. First, the luminance-contrast target was of lower (see Figure 1c), and not higher luminance than the background. Second, the threshold used to match the salience of both target types was of 90 % instead of 98%. Third, luminance- and orientation-defined targets were no longer presented in separate blocks during the salience-matching phase, but were mixed within blocks.

## **4.1. Part 1: Saliency-matching phase**

### **4.1.1. Design**

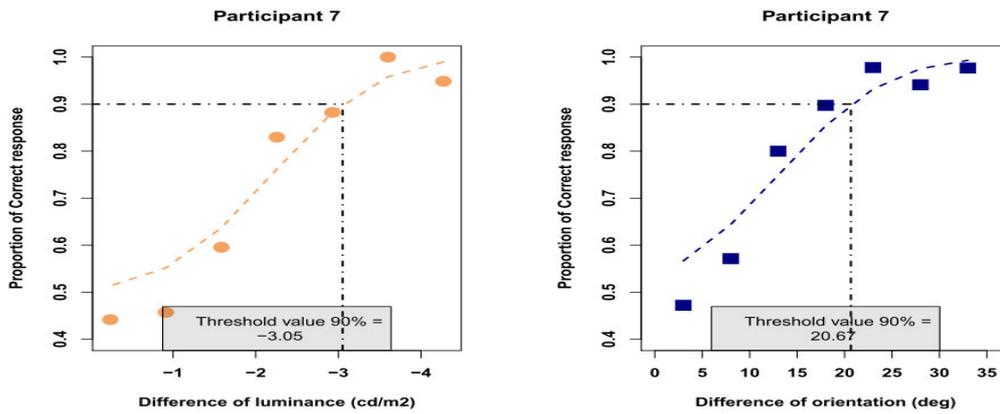
All participants started the experiment with a preliminary block of 112 mixed trials in which the luminance difference or the orientation difference between the target and the background varied randomly (method of constant stimuli). After this preliminary block, participants ran eight blocks of 112 trials. In each block, there were four repetitions of each level (2 repetitions for each side) of luminance-defined targets and four repetitions of each level of orientation-defined targets, yielding a total of 64 repetitions per level, for each target type.

### **4.1.2. Data selection**

Trials were rejected when the stimuli were displayed during a saccade and not a fixation (8.4%), no saccade was detected after target onset (2.28%), the average eye position before saccade onset (as measured offline) deviated from the fixation cross by more than  $\pm 1^\circ$  (2.8%), a blink occurred before or after the saccade (8.78%) or the eyes landed no further than  $1^\circ$  to the right or to the left of fixation (7.73%). This resulted in 19.09% of trials being rejected. On average 55 luminance-target trials (range 31-65) and 47 orientation-target trials (range 29-64) per participant and level remained for further analysis.

### **4.1.3. Results**

Figure 6 shows the results observed in the saliency-matching phase of Experiment 2, for one representative participant. Table 5 summarizes threshold values per participant per target type (for 90% accuracy).



**Figure 6.** Example result observed in the first, salience-matching phase of Experiment 2 for one representative participant. The graphs represent the proportion of correct responses as a function of the difference of mean luminance (in  $\text{cd/m}^2$ ; left graph) or orientation (in deg; right graph), between the target and the background. Color dashed lines correspond to the fitted psychometric functions. Black dotted lines indicate the threshold value for 90% accuracy.

	Threshold values (90%)	
	Experiment 2	
	Luminance ( $\text{cd/m}^2$ )	Orientation (deg)
Participant 1	-2.68	21.21
Participant 2	-1.93	15.89
Participant 3	-2.04	16.36
Participant 4	-2.17	17.66
Participant 5	-2.93	22.92
Participant 6	-2.78	25.1
Participant 7	-3.05	20.67

**Table 5.** Threshold values for each participant in Experiment 2. Values correspond to the difference of mean luminance (in  $\text{cd/m}^2$ ) or the difference of orientation (in deg) between the target and the background that yielded saccades in the correct direction in 90 % of the cases.

## 4.2. Part 2: Test phase

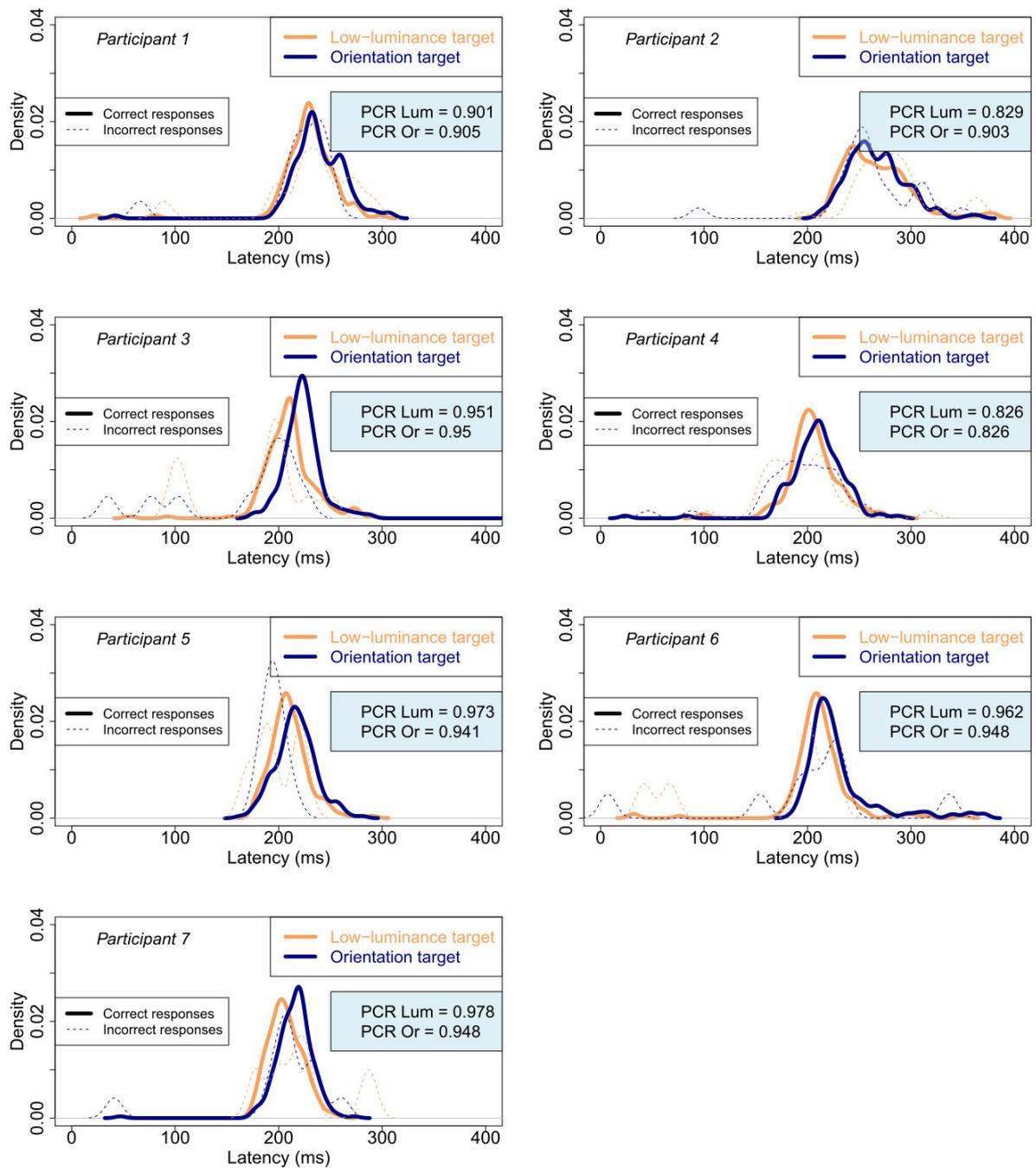
### 4.2.1. Data selection

Trials were rejected when the stimuli were displayed during a saccade and not a fixation (6.7%), no saccade was detected after target onset (2.23%), the averaged eye position before saccade onset (as measured offline) deviated from the fixation cross by more than +/-

1° (2.14%), a blink occurred before or after the saccade (9.23%) or the eyes landed no further than 1° to the right of fixation (5.51 %). This resulted in 16.62% trials being rejected. On average 199 trials (range: 142-237) per participant per level remained for further analysis.

#### **4.2.2. Results**

*Saccade latency.* Figure 7 shows individual latency distributions as a function of target type. As in Experiment 1, saccades were again initiated faster for luminance- compared to orientation- contrast targets and this pattern was observed for each participant (except Participant 2). The linear mixed-effect model (presented in Table 6) indicated that the latency of saccades towards luminance-defined targets was shorter than in Experiment 1 (intercept value: 219 ms). However, it again predicted a saccade-latency increase for orientation targets; this was of about 9 ms, which is slightly smaller than in Experiment 1 (13 ms).



**Figure 7.** Distribution of saccade latencies per participant and target type (luminance vs. orientation defined) for Experiment 2. Solid lines correspond to the correct responses and dashed lines correspond to the incorrect responses. Blue boxes indicate the proportion of correct responses (PCR) per target type (“Lum” for Low-luminance target; “Or” for Orientation target).

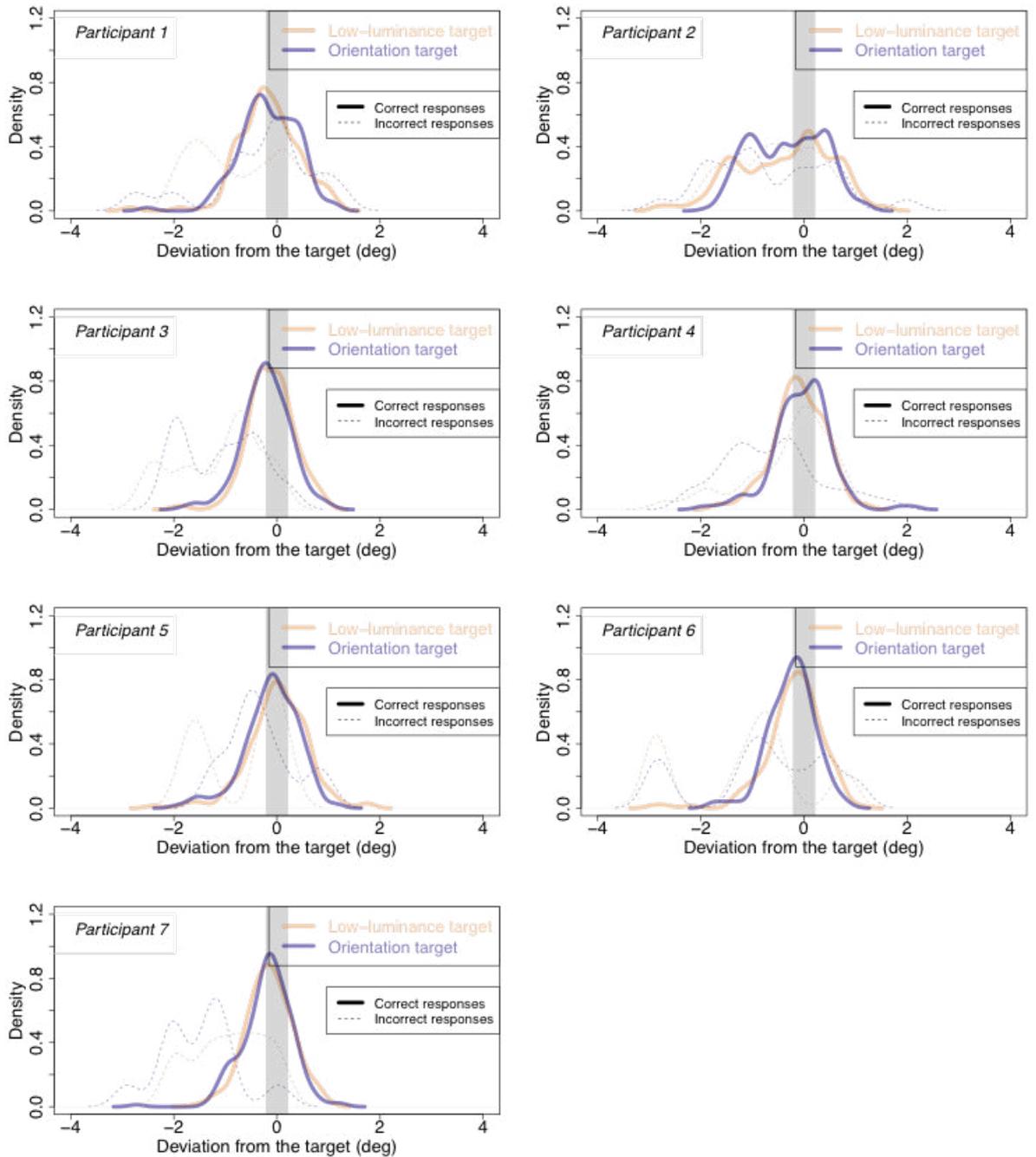
**Saccade latency (ms) (Experiment 2)**

	Estimate	Std. Error	T-value	p-value
Intercept	219.81	7.70	28.53	.0000
Target type (Orientation)	8.73	1.03	8.48	< .0001***

**Table 6.** Results of the Linear Mixed-Effects model of saccade latency in Experiment 2. The intercept represents the predicted latency (ms) when Target type was at its reference value (i.e., “Luminance”). Asterisks indicate significant effects.

**Landing position.** In Figure 8, the distributions of saccades’ landing positions expressed as deviations relative to the center of the target are plotted as a function of target type. Participants again slightly undershot the target (mean =  $-0.17^\circ$ ) but their eyes were deviated to the same extent for the two target types (luminance-target: mean =  $-0.15^\circ$ ; orientation-target: mean =  $-0.19^\circ$ ).

As in Experiment 1, results of the linear mixed effect model (presented in Table 7) confirm this pattern by predicting no difference between orientation- and luminance-defined targets.



**Figure 8.** Individuals' distributions of saccades' landing positions expressed relative to the center of the target (deg) for low-luminance- (orange) and orientation- (blue) defined targets in Experiment 2. Solid lines correspond to the correct responses and dashed-lines correspond to the incorrect responses. The grey area indicates the position of the target.

**Deviation from the target (deg) (Experiment 2)**

	Estimate	Std. Error	T-value	p-value
Intercept	-0.15	0.039	-3.82	.0000
Target type (Orientation)	-0.03	0.022	-1.42	.1549 <sup>n.s.</sup>

**Table 7.** Results of the Linear Mixed-Effects model of the landing-position deviation from the target in Experiment 2. The intercept represents the predicted deviation from the target (deg) when Target type was at its reference value (i.e., “Luminance”).

**Proportion of correct responses.** The mean proportion of correct responses for each target type and each participant is presented in the graphs of Figure 7 (blue box). This varied between 0.82 and 0.98 depending on the participant, being on average close to 0.90.

Results of the GLM analysis are presented in Table 8. As described above, estimates and standard deviations of the fixed-effects coefficients are expressed in logit units and can be back-transformed into probabilities. When back-transforming the estimated intercept of the performance when Target Type was at its reference value (i.e., Luminance), we obtained a proportion of correct responses of 0.928 ( $p = \text{estimate} \exp^{(2.55)} / (1 + \exp^{(2.55)}) = 0.928$ ). As in Experiment 1, this shows that the thresholds estimated for each target type in the first, salience-matching phase held over time. The model did not show a significant effect of Target type.

**Proportion of correct responses (Experiment 2)**

	Estimate (logitunits)	Std. Error	T-value	p-value
Intercept	2.55	0.25	10.10	.0000
Target type (Orientation)	0.02	0.14	0.177	.86 <sup>n.s.</sup>

**Table 8.** Results obtained with a Generalized Linear Mixed-Effects model of the proportion of correct responses in Experiment 2. Estimates and standard deviations are given in logit units and can be back transformed to obtain the corresponding probability (see text). The intercept represents the predicted proportion of correct responses (logit units) when Target type was at its reference value (i.e., “Luminance”).

### **4.3. Discussion**

The pattern of results observed in Experiment 1 was confirmed in Experiment 2. The analysis performed for the three dependent variables “Saccade latencies”, “Deviation from the target” and “Proportion of correct responses” revealed exactly the same pattern in both experiments.

Thus, saccades towards luminance-defined targets are initiated with shorter latencies than saccades towards orientation-defined targets. The effect, while slightly less pronounced than in the first experiment, was significant and present in all participants. This suggests that stimuli that are defined by an orientation contrast are processed more slowly than stimuli defined by a luminance contrast, regardless of whether they are defined by a luminance increase or decrease relative to the background.

## **5. GENERAL DISCUSSION**

The goal of the present work was to investigate the time course of the effects of luminance and orientation contrasts on saccadic behavior. To this end, we conducted two experiments in which we compared the latency of saccades towards high-luminance- (Experiment 1) and low-luminance- (Experiment 2) contrast targets with the latency of saccades towards orientation-contrast targets. The targets were matched in salience, using psychophysical measures based on oculomotor responses.

We hypothesized that saccades towards orientation-contrast targets would be initiated later than saccades towards luminance-contrast targets, even when performance (precision and correct direction of the saccade) is equal. In both experiments, the results were consistent with this prediction, showing longer saccade latencies for orientation- compared to luminance-contrast targets. Importantly, individual distributions of saccade latencies presented a systematic overall shift towards longer latencies for targets defined by an orientation contrast.

In the following sections, we will first argue that our results show that the oculomotor system responds faster to luminance- compared to orientation-contrast stimuli. We will then speculate about the possible neural substrates and mechanisms that may underlie the different time course of saccadic responses to these two stimulus types.

### 5.1. Luminance-contrast processing is faster than orientation-contrast processing

In both experiments, we observed that the latency of saccades was shorter when the target was defined by a luminance contrast than when it was defined by an orientation contrast. This finding could not be explained in terms of salience or detectability of our stimuli, as this was matched between the two target types, using prior psychophysical measurements. These allowed us to estimate, for each participant, the threshold levels of orientation and luminance contrasts that yielded a saccade in the correct direction with the same proportion of correct responses. Moreover, when using these threshold levels in the test phase of each experiment, the proportion of correct responses remained close to the threshold measured in the first, salience-matching phase. Thus, the observed latency differences as a function of target type could not be explained by a difference in performance. In further support of this claim, we found, in both experiments, that the proportion of correct responses as well as the accuracy of the saccades were comparable for the two target types. Our finding thus indicates that to obtain similar performance for both target types (i.e., same accuracy in landing positions, same proportion of correct responses), the onset of saccades towards orientation-contrast targets had to be delayed compared to saccades towards luminance-contrast targets.

In Experiment 1, the target was defined by a mean luminance increase relative to the texture background. Therefore, on the basis of the results of Experiment 1 alone, we could not exclude the possibility that the effect on saccade latency was due to the overall luminance being larger for luminance-contrast targets than for orientation-contrast targets (that were as luminous as the background). To exclude this possibility, we conducted a second experiment to test whether the latency difference between the two target types was still observed when the luminance-contrast target was defined as a luminance decrease relative to the background. If overall luminance was the only factor explaining the effect observed in Experiment 1, then Experiment 2 should reveal *shorter* latencies for orientation-contrast targets. This is because in Experiment 2, the target defined by orientation contrast was of *higher* mean luminance than the low-luminance target. On the other hand, if more time would be required to process orientation contrast than luminance contrast (regardless of whether it is defined as an increase or a decrease relative to the background), Experiment 2 should reveal the same pattern of results as Experiment 1. In line with the latter, we found that saccade latencies were again longer for orientation-contrast targets compared to low-luminance-contrast targets. Thus, the difference of latencies observed in Experiment 1 was not due to the higher mean luminance of the luminance-contrast targets, but was indeed due to the defining property of the target. Our

findings are therefore the first evidence that the saccadic system responds faster to luminance compared to orientation contrast, and in conditions where salience is held constant. This indicates that the speed of visual processing may be the critical variable that defines when a saccade is being triggered as already suggested by de Vries *et al.* (2011; see also Nothdurft & Parlitz, 1993).

## **5.2. Possible neural substrates of luminance- and orientation-contrast influences on saccade generation**

Our study was motivated by neural findings showing that the processing of orientation contrast involves different neural substrates and mechanisms compared to the extraction of luminance contrast, and is therefore necessarily delayed. While luminance contrast is already available in the retina and is further processed in Area V1 of the visual cortex, orientation contrast necessarily involves the primary visual cortex where it takes place after the extraction of local orientations (e.g., Lamme *et al.*, 1999). In light of these neural data, our finding that saccades towards orientation-contrast targets are initiated later than saccades towards luminance-contrast targets is not surprising. At the same time, the fact that visual-processing time costs propagate to the saccadic system, and hence likely to the SC where saccades are presumably programmed, is a new finding that cannot be predicted by most models of saccade generation (Meeter *et al.*, 2010; Trappenberg *et al.*, 2001; but see Findlay & Walker, 1999). How this may be the case, and what neural substrates and pathways may underlie the differences in saccade latencies that we observed between luminance- and orientation-contrast targets, are discussed here.

A first explanation relies on the fact that luminance contrast benefits from being already processed in the retina, and hence can reach the SC through the direct retino-tectal pathway. Orientation contrast, on the other hand, necessarily involves the primary visual cortex and thus needs to go through the indirect geniculo-striate pathway before projecting on the SC (i.e., the cortico-tectal pathway). This could imply a time difference that would at least partly explain the latency differences observed in our two experiments between orientation- and luminance-contrast targets. Projections of the retina to the SC are a minority compared to projections of the retina to the LGN (Schiller, 1977), and therefore the retino-tectal pathway was certainly not the only route involved in the processing of our luminance-contrast stimuli. Still, we could hypothesize that luminance-contrast information takes both pathways, and the partial use of the retino-tectal pathway is enough to give a time advantage and explain the

shift that we observed in our saccade-latency distributions for orientation- compared to luminance-contrast targets.

An alternative explanation relies on the general assumption that the retino-tectal pathway is not involved at all in the generation of saccades. This has been suggested by several studies in patients suffering from visual deficits (e.g., Walker, Mannan, Maurer, Pambakian & Kennard, 2000) as well as studies showing that even express saccades in normally sighted participants may be mediated by geniculo-striate and cortico-tectal pathways (e.g., Fischer & Weber, 1993; Nothdurft & Parlitz, 1993). This is also assumed in most models of saccade generation (e.g., Meeter et al., 2010, Trappenberg et al., 2001; but see Sheinberg & Zelinsky, 1993). Under this assumption, both luminance- and orientation-contrast stimuli would be processed through the geniculo-striate pathway, and their influence on saccade programming would be mediated through direct or indirect V1 projections to the SC. The delay in saccade triggering that we observed for orientation- compared to luminance contrast would then result from the extra-processing time associated with orientation contrast in V1. In line with this assumption, Lamme *et al.* (1999) reported that the processing of orientation contrast that yields texture differences (as our stimuli) may involve backward projections from V2 to V1 in addition to lateral interactions in V1. This extra processing would thus likely be responsible for the 10-ms difference that we observed on average across both experiments, for the latency of saccades towards orientation- compared to luminance-contrast targets.

It is certain that our behavioral data cannot unambiguously distinguish between these two alternative interpretations and that future investigations will be necessary. Still, what our data clearly show is that models of saccade generation would benefit from distinguishing between exogenous influences that are associated with different visual-processing levels (see Findlay & Walker, 1999).

## **6. CONCLUSION**

In the present work, we showed that the time required to initiate a saccade toward a peripheral visual target is longer for orientation- compared to luminance-contrast targets. This was observed when saccade accuracy was equivalent for the two target types and when the two target types were matched in salience using prior psychophysical measurements. This is the first evidence that the saccadic system processes orientation contrast with longer latencies than luminance contrast. Our findings, in line with previous studies revealing the neural substrates and mechanisms associated with different visual-processing levels, suggest that

models of saccade generation would greatly benefit from implementing the interactions between the visual and the oculomotor system in more details.

### *Acknowledgments*

We would like to greatly thank Sebastiaan Mathôt for his help to create the stimuli and Gregory Zelinsky for his valuable feedback on Experiment 1. This research was supported by two French-German ANR-DFG Grants (ANR-07-FRAL-014 and ANR-10-FRAL-009-01) attributed to F. Vitu and R. Engbert and supporting C. Tandonnet (2010-2013). C. Tandonnet is now supported by a grant from the Swiss National Foundation (100014-149600). D. Massendari was supported by a grant (“allocation de recherche”) from the French Ministry of Research (2010-2013) and a teaching-research contract with Aix-Marseille University (A.T.E.R. position; 2013-2014). The current work won a travel award sponsored by Elsevier/Vision research at the 14th Annual Meeting of the Vision Sciences Society in St Pete Beach, Florida, USA (May 2014) where it was presented.

# Chapitre V. Discussion Générale

---

Dans ce dernier chapitre, nous allons synthétiser et discuter l'ensemble des résultats obtenus au cours de ce travail. Nous commencerons par rappeler la problématique et les principaux résultats observés. Nous évoquerons ensuite les interprétations possibles de ces différents résultats, ainsi que leurs implications pour les différents modèles théoriques de programmation des saccades et de saillance. Pour finir, nous proposerons plusieurs perspectives de recherche.

## V.1. Rappel de la problématique et des principaux résultats observés

Ce travail visait à étudier le rôle et le décalage temporel de l'influence des traitements visuels élémentaires sur la programmation des saccades oculaires. Plus précisément, nous nous sommes focalisés sur trois traitements visuels, à savoir, les traitements relatifs aux contrastes de luminance, aux contrastes d'orientation et aux contours. L'objectif était de déterminer si, et avec quel décalage temporel, ces différents traitements sont intégrés par le système oculomoteur.

Nous avons vu à plusieurs reprises que la programmation des saccades est principalement régie par une structure mésencéphalique : le CS (voir section I.2.1.). Cette structure, hautement intégrative reçoit des afférences en provenance de la rétine mais également du cortex, dont le cortex visuel primaire. Cela nous a amené à supposer que le traitement des contrastes de luminance, réalisé dès la rétine, tout comme le traitement des contrastes d'orientation ou du contour, réalisés respectivement par les cortex visuels primaire et secondaire, pourraient influencer la programmation des saccades. Néanmoins, plusieurs arguments, principalement issus de la neurophysiologie, nous ont conduit à envisager que les influences de ces différents traitements surviendraient avec des décalages temporels différents. Plus précisément, les informations relatives aux contrastes d'orientation ou aux contours devraient parvenir plus tardivement au CS, que les informations relatives aux contrastes de luminance. En effet, lorsqu'un stimulus formant un contour, ou différant d'un fond texturé par son contraste d'orientation est présenté, son traitement requiert l'intervention du cortex visuel (voir section I.1.1.3.3.). Pour parvenir au CS, les informations doivent nécessairement commencer par emprunter la voie géniculostriée (rétine-CGL-Cortex) puis ensuite emprunter la voie cortico-tectale qui peut être directe (Cortex visuel primaire-CS) ou indirecte (par exemple : Cortex visuel primaire-FEF-

CS). Le traitement des contrastes de luminance, réalisé dès la rétine (voir section I.1.1.3.2.), peut emprunter ces mêmes voies, mais également la voie rétino-tectale (rétine-CS). L'emprunt, même non systématique de cette voie plus directe pourrait conduire à une influence plus précoce des traitements des contrastes de luminance sur la programmation des saccades. L'utilisation de la voie rétino-tectale, notamment en l'absence de lésions accidentelles ou induites du cortex visuel est pourtant controversée (Morris et al., 2001 ; Rafal et al., 1990 ; Walker et al., 2000; Yoshida et al., 2008; voir section I.3.2.1.). Il est donc possible que toutes les informations transitent par la voie géniculostriée pour la programmation des saccades, même les saccades express (Fischer & Weber, 1993; Nothdurft & Parlitz, 1993). Néanmoins, même si tel était le cas, les informations relatives aux contrastes de luminance devraient parvenir plus tôt au CS que les informations relatives aux contrastes d'orientation ou aux contours. En effet, plusieurs études ont montré qu'au sein même du cortex visuel primaire, les neurones ne répondent pas avec le même décalage temporel en fonction des stimuli présentés (voir section I.3.2.2.). Par exemple, les premières réponses des neurones de l'aire V1 surviennent plus tôt à la présentation d'une barre sur un fond homogène (ou un « onset » lumineux), qu'à la présentation d'un contraste d'orientation local associé au phénomène de "pop-out" (Knierim & van Essen, 1992) ou encore d'un contraste d'orientation associé à une différence de texture (Lamme et al., 1999). Ces différents arguments suggèrent donc qu'il existe une influence ordonnée des traitements visuels sur la programmation des saccades.

Néanmoins, nous n'avons trouvé dans la littérature, aucun argument décisif en faveur de cette hypothèse, ni d'un point de vue théorique (voir section I.3.1.), ni d'un point de vue comportemental (voir section I.3.3.). En effet, seuls quelques modèles de programmation des saccades font la distinction entre les afférences visuelles en provenance de la rétine et du cortex (Dominey & Arbib, 1992; Gancarz & Grossberg, 1999; Sheinberg & Zelinsky, 1993) ou en fonction du niveau de traitement visuel (Findlay & Walker, 1999), mais la contribution et le décalage temporel des différents traits visuels restent sous-spécifiés. Par ailleurs, les études comportementales, ont montré que parmi les différents facteurs visuels qui influencent la programmation des saccades, les propriétés rétinienne restent prédominantes. Néanmoins, ces recherches ne se sont bien souvent pas affranchies d'apparier la saillance des stimuli testés (mais voir Nothdurft & Parlitz, 1993). Et à l'inverse, la pertinence de la saillance pour le contrôle saccadique, indépendamment de la propriété visuelle distinctive et du temps de traitement associé à cette propriété reste discutable (de Vries et al., 2011).

Ainsi, dans le but de combler ces lacunes et déterminer plus précisément les interactions entre les systèmes visuel et oculomoteur, nous avons conduit trois projets reposant sur des études comportementales. Chaque étude visait à établir le rôle et le décalage

temporel de l'influence d'un traitement visuel élémentaire sur la programmation des saccades. Dans le chapitre II, nous nous sommes intéressés au rôle et au décours temporel du traitement des contours. Dans les chapitres III et IV, nous nous sommes intéressés au rôle et au décours temporel des contrastes d'orientation, en nous focalisant soit sur la métrique (Chapitre III), soit sur la latence des saccades (Chapitre IV). Dans chacune de ces expériences, le contraste de luminance était manipulé; étant donné qu'il est extrait dès la rétine et intervient, *a priori*, plus précocement que les autres propriétés étudiées, il servait de référence dans le temps.

L'ensemble des résultats obtenus a permis de mettre en évidence que le traitement des contrastes de luminance (réalisé dès la rétine), tout comme le traitement des contrastes d'orientation (réalisé au niveau du cortex visuel primaire) influencent la programmation des saccades. Cependant, il existerait une prévalence des influences liées au contraste de luminance. Premièrement, lorsque celui-ci entre en compétition avec des informations plus élaborées, comme les informations de contour notamment (qui sont traitées au niveau du cortex visuel secondaire), il se montre prédominant, et ce, à tel point qu'il ne permet pas d'observer une réelle influence des traitements associés au contour sur la métrique des saccades (voir Chapitre II). Deuxièmement, le traitement du contraste de luminance favorise le déclenchement d'une saccade plus précocement que le traitement du contraste d'orientation, bien qu'il intervienne au même titre pour la détermination de la métrique des saccades (voir chapitres III et IV). Ainsi, le système oculomoteur intégrerait à la fois les informations des contrastes de luminance et d'orientation mais avec des décours temporels différents, confirmant ainsi l'existence d'une influence ordonnée des traitements visuels sur la programmation des saccades. Cette influence ordonnée serait néanmoins sans conséquence pour la précision des saccades, si tant est que les propriétés visuelles sont dissociées (chapitres III et IV) et non confondues (chapitre II).

## V.2. Discussion et interprétation des résultats

Dans cette section, nous commencerons par discuter de l'influence des différents traitements visuels étudiés sur la métrique des saccades et de comment ces influences évoluent au cours d'une fixation. Pour chaque traitement visuel étudié, à savoir les contrastes de luminance, les contrastes d'orientation et le contour, nous présenterons les résultats obtenus, discuterons de ce qu'ils apportent à la littérature existante et évoquerons les corrélats neurophysiologiques possibles. Nous préciserons ensuite les mécanismes de programmation des saccades impliqués en nous focalisant sur le moyennage saccadique. Cela nous permettra de discuter des niveaux de traitements sur lesquels repose ce mécanisme.

## V.2.1. Rôle et décours temporel des influences visuelles élémentaires sur la programmation des saccades

### V.2.1.1. Les contrastes de luminance

Plusieurs résultats nous ont permis de mettre en évidence le rôle critique et précoce des contrastes de luminance. Dans toutes nos expériences, nous avons observé que lorsque l'on présentait une cible qui se définissait par son contraste de luminance, les participants parvenaient à la viser rapidement et précisément. De plus, comme nous l'avons vu dans les études 2.3, 3.1 et 3.2, lorsque cette même cible était présentée accompagnée d'un distracteur qui se définissait également par sa luminance, celui-ci produisait une déviation du regard de telle sorte que les yeux atterrissaient à une position intermédiaire entre la cible et le distracteur ; il s'agit de l'effet global (Findlay, 1982). Par ailleurs, l'effet d'un distracteur défini par sa luminance était toujours présent dès les plus courtes latences observées (moyenne du premier quartile = 174 ms dans l'expérience 2.3; 173 ms dans l'expérience 3.1. et 178 ms dans l'expérience 3.2). Ces résultats montrent que les informations de contraste de luminance sont bien intégrées par le système oculomoteur et qui plus est, précocement. Le fait par ailleurs que nous ayons observé qu'un distracteur produisait une déviation du regard plus importante lorsqu'il était plus lumineux (voir expérience 3.2.), bien que confirmant les données de Deubel *et al.* (1984), reste plus difficilement interprétable. En effet, la présence d'un effet global d'une plus grande amplitude pour les stimuli les plus lumineux (et dont le contraste par rapport au fond était plus élevé) peut difficilement être dé-confondu de la balance entre rapidité et précision (« speed accuracy trade-off » ; voir section I.1.2.1.2.). En effet, les latences des saccades étaient toujours plus courtes lorsque le distracteur avait une luminance plus élevée, ce qui par conséquent pouvait entraîner une plus grande imprécision.

Les résultats obtenus dans l'expérience 2.3 nous ont également permis de montrer que le nombre de traits composant un stimulus (c'est-à-dire le nombre de points contrastés par rapport au fond) n'est pas le seul facteur déterminant la métrique des saccades, contrairement à ce qui avait été proposé par plusieurs auteurs pour rendre compte de l'effet de la taille des stimuli sur l'effet global (McGowan et al., 1998 ; Tandonnet & Vitu, 2013; mais voir Findlay et al., 1993). En effet, la distribution spatiale des contrastes de luminance joue aussi un rôle important. Dans l'expérience 2.3., tous les distracteurs, quelle que soit leur étendue spatiale, étaient composés du même nombre de pixels (16 au total) et ils ne déviaient pourtant pas tous autant le regard. Au contraire, plus les pixels s'étendaient sur une grande surface (comme c'était le cas lorsque les points formant le distracteur étaient désalignés), plus ils entraînaient la saccade à sous-viser la cible. Néanmoins, cet effet, que l'on peut interpréter comme un effet de la taille, ne s'observait pas lorsque le distracteur avait une

faible luminance, et une luminance aussi faible que les stimuli utilisés par Tandonnet et Vitu (2013). Or, ces auteurs n'avaient pas non plus trouvé d'effet sur la métrique des saccades, relatif à l'arrangement spatial (plus ou moins étendu) des pixels composant le distracteur. Il apparaît donc que l'effet de la taille ne peut être uniquement attribué au nombre de points composant les stimuli; il dépend aussi de la distribution spatiale de ces points et de leur luminance. Ces facteurs seraient par conséquent critiques pour rendre compte de la métrique des saccades. Ils interviendraient précocement, comme suggéré par l'observation dans notre étude d'un effet de la taille dès les latences les plus courtes (moyenne du premier quartile de l'expérience 2.3. = 174 ms).

Ainsi, la réponse du système oculomoteur à une stimulation visuelle dépendrait non seulement du contraste de luminance, mais aussi de la distribution spatiale des contrastes locaux. Plus un stimulus est lumineux et étendu spatialement, plus il inciterait au déclenchement d'une saccade et plus son poids dans le calcul de la métrique de la saccade serait important, et cela qu'il ait le statut de cible ou le statut de distracteur comme dans l'expérience 2.3. Nous voyons tout d'abord deux explications possibles à l'influence du contraste de luminance sur la rapidité et la précision des réponses saccadiques. Comme nous l'avons vu à plusieurs reprises, le traitement du contraste de luminance est réalisé dès la rétine et les informations relatives à ce traitement peuvent parvenir au CS par deux voies distinctes. La première est la voie rétino-tectale qui transfère directement les informations en provenance de la rétine vers le CS. La seconde implique l'emprunt de la voie géniculostriée (rétine-CGL-V1) puis de la voie cortico-tectale (V1-CS ou V1-FEF-CS). Nos résultats ne nous permettent pas de conclure sur les voies empruntées pour le traitement de nos stimuli par le système oculomoteur. D'ailleurs, étant donné que les afférences de la voie rétino-tectale ne correspondent qu'à 10% des projections (Schiller, 1977), la majorité de nos résultats doit pouvoir s'expliquer par l'emprunt de la voie géniculostriée puis cortico-tectale. Néanmoins, il est possible que les latences les plus courtes observées dans nos expériences s'expliquent par l'emprunt de la voie rétino-tectale qui est plus directe. D'après les résultats de plusieurs études suggérant que cette voie est particulièrement empruntée par les stimuli les plus lumineux (Mohler & Wurtz, 1977 ; Yoshida et al., 2008), nous pouvons spéculer que plus les stimuli étaient présentés avec un fort contraste, plus ils empruntaient la voie rétino-tectale. Ainsi, lorsqu'un stimulus lumineux est présenté, l'information se propage jusqu'au CS en transitant par l'une et/ou l'autre voie, mais le rôle de la voie rétino-tectale serait renforcé pour les stimuli les plus contrastés. Par ailleurs, Marino *et al.* (2012) ont montré que les neurones des couches visuelles s'activent non seulement plus précocement, mais aussi avec un taux de décharge plus important à la présentation d'un stimulus fortement contrasté. On peut donc supposer que l'observation que nous avons rapportée

dans l'expérience 2.3., d'une réduction de la latence des saccades pour les stimuli plus lumineux résultait du fait qu'ils produisaient un pic d'activité plus précoce et de plus grande amplitude que les stimuli moins lumineux. Tandis que cela facilitait le déclenchement d'une saccade, cela pondérait le calcul de la métrique en sa faveur, expliquant ainsi qu'un distracteur très contrasté déviait d'autant plus le regard qu'un stimulus peu lumineux. Si on considère les mécanismes impliqués dans la programmation des saccades et notamment l'hypothèse selon laquelle l'amplitude d'une saccade résulte du moyennage de l'activité de populations de neurones au sein des cartes visuelles et/ou motrices du CS (voir par exemple, van Opstal & van Gisbergen, 1989), on peut envisager qu'un stimulus plus lumineux biaise la moyenne de l'activité des populations recrutées.

Le rôle joué par la dispersion des contrastes locaux en interaction avec la luminance semble pouvoir s'expliquer dans ce cadre, bien qu'il faille aussi envisager qu'un trait isolé ne puisse activer un neurone que s'il est suffisamment contrasté par rapport au fond. Un stimulus très lumineux dont les traits sont répartis sur une plus grande surface et sont, par conséquent, plus dispersés, recruterait donc une plus grande population de neurones, conduisant à l'émergence d'un pic d'activité plus large et jouant un poids plus important dans le calcul de la moyenne de l'activité (voir aussi section V.2.2.). A l'inverse, un stimulus composé de traits peu lumineux favoriserait l'émergence d'un pic plus étroit et moins variable en fonction de la répartition des contrastes locaux, laissant alors la possibilité aux effets d'alignement des points et donc de la formation de contours d'intervenir. Nous reviendrons dans la section 5.2.2 sur ces mécanismes et évoquerons comment ils peuvent être modulés par des traitements visuels plus élaborés. En effet, nos résultats nous ont également permis de mettre en évidence que le traitement des contrastes de luminance n'est pas le seul à pouvoir influencer la programmation des saccades. Dans la prochaine section, nous allons discuter du rôle joué par le traitement des contrastes d'orientation.

#### V.2.1.2. Les contrastes d'orientation

Dans toutes les expériences des chapitres III et IV, nous nous sommes intéressés au rôle des contrastes d'orientation sur la programmation des saccades. Nous avons observé plusieurs résultats intéressants. Lorsqu'une cible différait d'un fond texturé par son contraste d'orientation, les participants parvenaient à la viser précisément. De même, lorsqu'une cible était présentée avec un distracteur qui différait du fond par son contraste d'orientation (voir expérience 3.2.), un effet global était observé de telle façon que les yeux tendaient à atterrir au niveau du centre de gravité de la configuration formée par la cible et le distracteur, et cet effet était présent que la cible soit définie par un contraste d'orientation ou de luminance. Pris dans leur ensemble, ces résultats montrent que le traitement des

contrastes de luminance n'est pas le seul traitement pouvant influencer la programmation des saccades. Les informations relatives aux contrastes d'orientation sont également intégrées par le système oculomoteur. De plus, il apparaît que les contrastes de luminance ne sont pas complètement prédominants. Si tel était le cas, nous n'aurions pas dû observer d'effet global lorsque par exemple, un distracteur différant par un contraste d'orientation était présenté simultanément avec une cible définie par un contraste de luminance. Egalement, le fait que les informations relatives aux contrastes d'orientation soient intégrées plus tardivement par le système oculomoteur, comme nous allons le rediscuter, ne semble pas pour autant minimiser l'influence d'un distracteur défini par un contraste d'orientation par rapport à un distracteur défini par un contraste de luminance. En effet, ni la taille de l'effet global, ni l'évolution de cet effet au fil des latences ne différait en fonction du type de distracteur.

Néanmoins, comme nous venons de le rappeler, nous avons obtenu plusieurs évidences en faveur d'un décalage temporel différent de l'influence des contrastes d'orientation et de luminance. Premièrement, l'étude 3.2 a révélé que lorsque seuls des stimuli définis par leur contraste d'orientation (la cible ou la cible et le distracteur) étaient présentés, les saccades étaient déclenchées avec des latences plus longues que dans toutes les autres conditions où au moins un stimulus parmi les deux éventuellement présentés différait du fond par sa luminance. Ce résultat a par la suite été confirmé dans les deux études (4.1. et 4.2.) présentées au chapitre IV. A l'aide cette fois, d'un paradigme de choix forcé saccadique, nous avons montré que les saccades étaient systématiquement déclenchées plus tardivement lorsque la cible était définie par un contraste d'orientation plutôt qu'un contraste de luminance. Notons que dans ces expériences, nous nous étions assurés d'apparier la saillance des deux types de cibles (et des deux types de distracteurs dans l'expérience 3.2.). Ainsi, nos résultats mettent en évidence que deux stimuli également saillants, mais qui se distinguent du fond par différentes propriétés, ne sont pas détectés avec le même décalage temporel par le système oculomoteur.

L'ensemble de nos résultats, montrant que des stimuli différant d'un fond texturé par leur orientation peuvent produire un effet global, est en accord avec différents résultats précédemment rapportés dans la littérature; ceux-ci indiquent que les contrastes d'orientation peuvent contribuer à déterminer la métrique des saccades (voir par exemple Deubel et al., 1988 ; Deubel & Franck, 1991 ; pour des contrastes d'orientation locaux, voir van Zoest & Donk, 2004 ; Nothdurft & Parlitz, 1993). Néanmoins, ces études n'avaient pas permis d'établir le décalage temporel de l'influence de ces informations. Nos études confirment que les informations relatives aux contrastes d'orientation sont bien intégrées par le système oculomoteur et précisent d'une part, que cette intégration se réalise plus

tardivement que celle relative aux contrastes de luminance, et d'autre part, qu'elle survient suffisamment rapidement pour ne pas avoir un effet différent sur la métrique des saccades. Aucune étude n'avait en effet montré auparavant que les contrastes d'orientation et de luminance sont égaux dans leur capacité à produire un effet global (mais voir Deubel et al., 1988) lorsque leur saillance est appariée.

Il a été montré à plusieurs reprises que l'extraction du contraste d'orientation requiert l'intervention du cortex visuel primaire. Il repose dans un premier temps sur les réponses des cellules simples, sensibles à l'orientation (Hubel & Wiesel, 1962), ainsi que sur l'intervention de mécanismes intégrateurs, légèrement plus tardifs qui impliquent des interactions latérales au sein de V1, voir éventuellement de projections en retour d'autres aires visuelles comme V2 (Lamme et al., 1999). Ainsi, un stimulus différant d'un fond texturé par son orientation emprunte la voie géniculo-striée pour atteindre le cortex visuel. L'activation de l'aire V1 (et sans doute de l'aire V2) permet l'extraction du contraste d'orientation. Cette information parvient ensuite au CS via les projections directes ou indirectes (via FEF). Les afférences en provenance de V1 conduiraient alors à la création d'un pic d'activité sur la carte visuelle, puis motrice du CS, de la même façon que les afférences rétiniennes ou corticales associées au contraste de luminance. Nos résultats suggèrent néanmoins que le temps nécessaire pour que le CS reçoive les informations relatives au contraste d'orientation est plus long que celui associé au contraste de luminance. Cela pourrait résulter du fait que le contraste de luminance, traité dès la rétine n'emprunte pas uniquement la voie géniculo-striée, mais aussi la voie rétino-tectale qui est plus directe. Une autre explication serait que lorsque certaines informations parviennent au cortex visuel, elles sont plus rapidement relayées vers le CS lorsqu'il s'agit seulement de contrastes de luminance que lorsqu'il s'agit de contrastes d'orientation. En effet, comme nous l'avons rappelé, l'extraction des contrastes d'orientation nécessite un traitement supplémentaire, faisant intervenir les interactions latérales au sein de l'aire V1 ou l'intervention de connexions *feedback* en provenance de l'aire V2. Ce traitement supplémentaire aurait un coût temporel, estimé comme étant au minimum de 20 ms par Lamme *et al.* (1999). Nous avons seulement observé des différences de 13 ms et 9 ms dans les expériences 4.1 et 4.2, mais nous ne pouvons rejeter cette seconde interprétation de nos résultats uniquement sur la base d'une différence numérique entre des données comportementales saccadiques chez l'homme et des enregistrements électro-physiologiques chez le primate.

Le fait que ce décalage temporel entre le traitement des contrastes de luminance et d'orientation ne se répercute pas sur la métrique des saccades et que des stimuli différant d'un fond par leur luminance ou leur orientation soient à même de produire un effet global comparable peut sembler paradoxal. Néanmoins, le fait que la présentation de stimuli définis

par un contraste d'orientation entraîne un retard dans la formation d'un profil d'activité au niveau du CS, ne devrait pas pour autant changer les mécanismes permettant le calcul de l'amplitude de la saccade, à savoir le moyennage saccadique; ceux-ci seraient tout simplement retardés. De plus, dans le cas particulier où un stimulus défini par son contraste d'orientation est présenté avec un stimulus défini par son contraste de luminance, l'arrivée au niveau du CS du signal associé au dernier ne précéderait l'arrivée du signal lié au contraste d'orientation que de 10 ms, ce qui n'est probablement pas suffisant pour biaiser le profil d'activité sur la carte du CS en faveur du stimulus défini par son contraste de luminance et au détriment du stimulus défini par son contraste d'orientation. Nous reviendrons sur le détail des mécanismes sous-jacents dans la section V.2.2.

### V.2.1.3. Les contours

Dans ce travail, nous avons également étudié le rôle et le décours temporel du traitement des contours sur la programmation des saccades (voir expérience 2.3). Cependant, l'expérience que nous avons réalisée nous permet difficilement de conclure vis-à-vis de cette question. En effet, nous n'avons pas d'évidence claire permettant d'affirmer que les contours peuvent produire une influence sur la programmation des saccades. Plusieurs études avaient pourtant précédemment mis en évidence une influence du traitement des contours (He & Kowler, 1991 ; Melcher & Kowler, 1999 ; Vishwanath & Kowler, 2003; Vishwanath, Kowler, & Feldman, 2000; voir aussi Findlay, Brogan, & Wenban-Smith, 1993). Ainsi, le fait que dans notre étude, le distracteur composé de points alignés et formant un « contour » ne produisait pas de déviation plus importante qu'un distracteur (désaligné) ne formant pas de « contour », peut donc apparaître contradictoire avec ces différentes études. Nous avons envisagé plusieurs explications pour justifier l'absence d'un effet de contour. Parmi ces explications, nous avons notamment envisagé un rôle de la tâche donnée aux participants. En effet, elle ne nécessitait pas l'extraction de l'information de contour. Néanmoins, notre tâche ne nécessitait pas non plus d'extraire l'information de taille et pourtant nous avons observé que ce facteur avait un effet important. De la même façon, l'étude 3.2 montrait que la pertinence d'une propriété pour la tâche (si le distracteur partageait ou non la propriété visuelle de la cible à viser) n'affectait en aucune façon l'effet du distracteur sur la précision des saccades. De plus, il se trouve que Vishwanath et Kowler (2003) avaient observé un effet de contour dans une tâche très similaire à la nôtre. Ainsi, il semble peu envisageable que la tâche utilisée soit la seule explication pouvant rendre compte de l'absence d'un effet de contour dans notre étude. Nous avons également envisagé que nos latences étaient peut-être trop courtes pour observer un tel effet. Nos latences (205 ms en moyenne) étaient effectivement plus courtes que celles observées dans les études précédemment cités (par

exemple, 215 ms dans l'expérience de Deubel et al., 1988 ; > 400 ms dans l'expérience de Melcher & Kowler, 1999). Plusieurs arguments nous ont pourtant amené à rejeter cette explication. En effet, même pour les latences les plus longues (qui étaient donc comparables aux latences observées dans les précédentes études), aucun effet de contour n'était présent. En fait, nous avons observé, pour les stimuli de faible luminance, un léger effet du « contour » (c'est-à-dire que le distracteur formant un contour produisait un effet global plus important) aux latences les plus courtes. Il est donc peu probable que l'absence d'un effet de contour résultait du fait que cette information n'était pas encore disponible pour influencer la programmation des saccades. Ainsi, l'explication la plus pertinente serait que la manipulation que nous avons choisie, à savoir l'alignement des points, n'était pas la plus adéquate. En effet, elle induisait une manipulation de la taille des stimuli et l'effet de ce facteur « confondu » s'est montré prédominant.

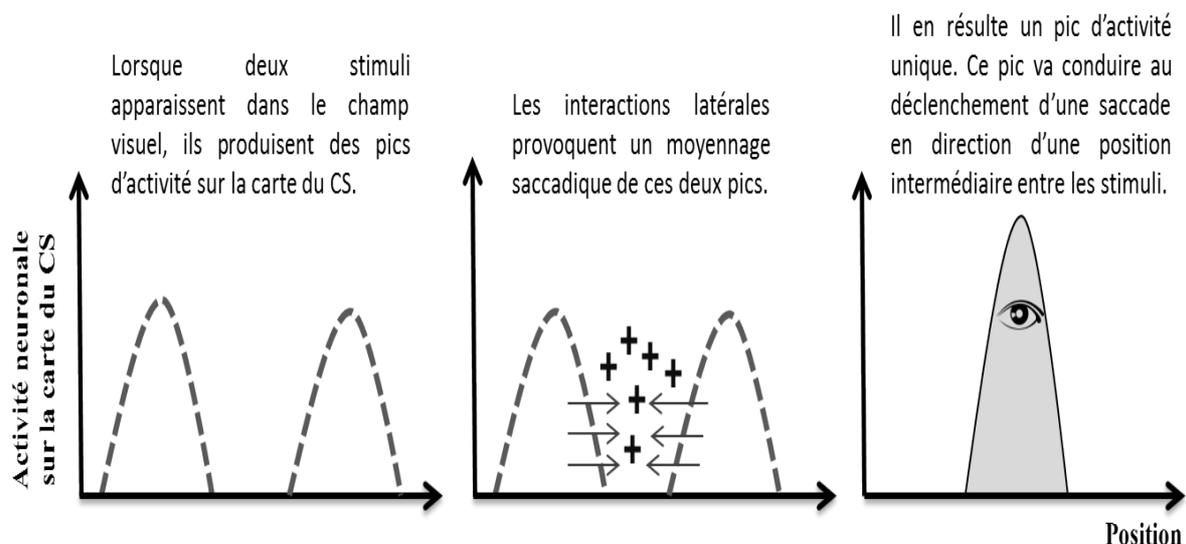
Ainsi, il semble difficile de dire si, et avec quel décalage temporel, le traitement des contours influencent la programmation des saccades. Si l'on accorde du crédit au léger effet de contour observé pour les latences les plus courtes lorsque nos stimuli étaient présentés avec une faible luminance, on peut alors envisager que le CS intègre les informations de contour. Comme nous avons vu que le traitement des contours est réalisé au niveau de l'aire V2, cela signifierait alors que les informations en provenance de cette aire sont également intégrées par le CS avant le déclenchement d'une saccade. En considérant, comme les données des expériences 4.1 et 4.2 le suggèrent, que le traitement des contrastes d'orientation retarde le départ de la saccade de seulement 10 ms en moyenne par rapport au traitement des contrastes de luminance, et par ailleurs, comme le suggèrent les données de la neurophysiologie, que le traitement du contraste d'orientation est seulement 15 ms plus précoce que le traitement du contour (voir section I.3.2.2.2.), une telle hypothèse semble raisonnable. Cela suggère donc que les informations de contour surviendraient suffisamment tôt, voir même dès les premières latences observées (premier quartile = 174 ms) et contribueraient à déterminer la métrique des saccades. Néanmoins, lorsque ces informations sont en compétition avec des informations de plus bas niveau (comme les informations de contrastes de luminance), leur effet serait masqué, voir annulé par l'effet d'un traitement plus élémentaire. A nouveau, cela reste spéculatif et il apparaît évident que d'autres études sont nécessaires pour conclure sur le rôle et le décalage temporel des informations de contour (voir section V.4.).

## V.2.2. Mécanismes sous-jacents à la programmation de la métrique des saccades

Nous allons désormais évoquer les mécanismes permettant de rendre compte de nos résultats. Nous nous focaliserons plus précisément sur le mécanisme de moyennage saccadique et discuterons des traitements visuels élémentaires et des facteurs endogènes qui peuvent l'affecter. Dans cette section néanmoins, nous ne détaillerons pas les mécanismes déterminant la latence des saccades.

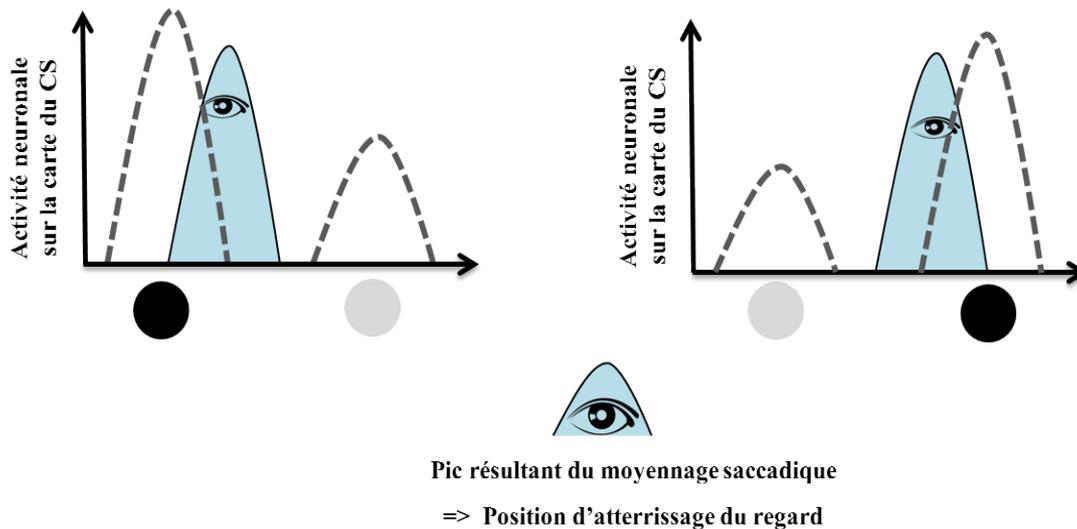
### V.2.2.1. Le mécanisme de moyennage saccadique

Dans deux des projets menés (Chapitres II et III), nous avons utilisé le paradigme de double stimulation. Celui-ci est connu pour donner lieu à l'effet global (Findlay, 1982). Ce phénomène repose sur des mécanismes d'intégration spatiale de l'information visuelle. Il résulterait des propriétés des neurones du CS qui présentent de larges champs récepteurs se chevauchant. Ainsi, lorsque deux stimuli sont présentés à des positions voisines dans le champ visuel, ils produisent chacun un pic d'activité sur la carte visuelle du CS. Ces pics sont ensuite intégrés et moyennés en un pic unique, entraînant les yeux à une position intermédiaire entre les stimuli (Lee, Rohrer & Sparks, 1988; voir aussi Findlay, 1982; Findlay & Walker, 1999; Godjin & Theeuwes, 2002; Trappenberg et al., 2001). Ce mécanisme, dit de « moyennage saccadique » est illustré Figure 5.1. Il consiste, comme son nom l'indique à calculer une moyenne de l'activité des populations de neurones stimulés.



**Figure 5.1.** Illustration du phénomène de moyennage saccadique comme envisagé par van Opstal et van Gisbergen (1989). L'axe des ordonnées correspond au niveau d'activité neuronale sur la carte du CS et l'axe des abscisses indique la position des pics d'activité.<sup>11</sup>

Ainsi lorsque l'un des stimuli présentés produit un pic de plus grande amplitude, comme c'est le cas par exemple lorsque l'un des stimuli présentés est plus lumineux, alors le pic d'activité résultant de l'intégration des deux pics initiaux va être décalé en direction de la position sur la carte correspondant au stimulus ayant répondu le plus fortement. La figure 5.2. illustre ce phénomène.



**Figure 5.2.** Illustration de phénomène de moyennage saccadique lorsque les deux stimuli ne produisent pas des pics d'activité de même amplitude. Le stimulus le plus contrasté par rapport au fond (rond noir sur fond blanc) va produire un pic d'activité plus fort que le stimulus faiblement contrasté (rond gris sur fond blanc). Dans un tel cas, la saccade qui va être déclenchée va toujours atterrir entre les deux stimuli, mais légèrement plus près du stimulus qui a produit le pic d'activité le plus fort.

#### V.2.2.2. Effets des traitements visuels sur le mécanisme de moyennage saccadique

De nombreuses études ont tenté de déterminer sur quel niveau de traitement visuel le phénomène d'effet global et par conséquent le mécanisme de moyennage saccadique au niveau du CS repose. La plupart des études rapporte un rôle prédominant des contrastes de luminance et a conduit certains auteurs à proposer que ce phénomène est lié principalement aux traitements rétiniens (Sheinberg & Zelinsky, 1991). Néanmoins, peu d'études se sont intéressées au rôle que pouvaient jouer des traitements plus élaborés comme les traitements de contraste d'orientation ou du contour (mais voir Deubel et al., 1988 ; pour une revue, voir section I.3.3.2.2). Les différents traitements visuels qui peuvent influencer le moyennage

<sup>11</sup> Cette légende est valable pour toutes les figures présentées dans cette section.

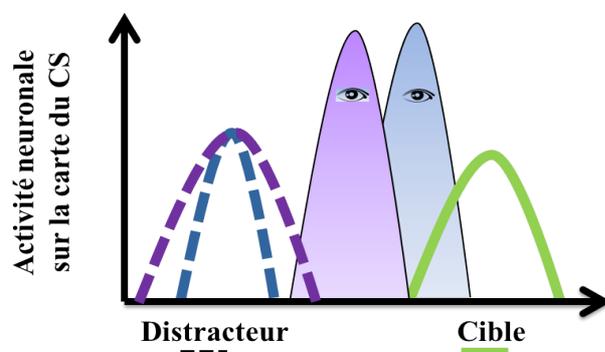
saccadique n'ont donc pas encore été clairement établis. Les résultats rapportés dans les chapitres II et III nous permettent d'apporter certains éléments de réponse à cette question.

Les résultats obtenus dans l'expérience 3.2. ont mis en évidence que le phénomène de moyennage saccadique ne repose pas uniquement sur l'intégration de signaux associés à des contrastes de luminance mais qu'il peut aussi résulter de l'intégration de signaux associés à des contrastes d'orientation (ou texture), et cela en dépit de l'arrivée sans doute plus tardive de ces informations au niveau du CS. Ainsi, on peut supposer que lorsque deux stimuli sont présentés et que ceux-ci diffèrent par un contraste de luminance ou par un contraste d'orientation, ils produisent des pics d'activité sur la carte visuelle du CS. Comme nous l'avons évoqué dans la section précédente, les contrastes de luminance et d'orientation sont extraits respectivement par les cellules ganglionnaires de la rétine et les cellules simples de l'aire V1 (voir aussi l'intervention de connexions *feedback* en provenance de V2). Le pic d'activité produit par un stimulus défini par un contraste d'orientation provient donc nécessairement des afférences du cortex vers le CS. Le pic produit par un stimulus défini par son contraste de luminance peut provenir des afférences de deux voies distinctes, c'est-à-dire soit de la voie rétino-tectale qui transfère directement les informations en provenance de la rétine vers le CS, soit de la voie géniculostriée (rétine-CGL-V1) puis de la voie cortico-tectale (V1-CS ou V1-FEF-CS). Du fait des différentes voies empruntées et des substrats neuronaux impliqués, il est fort possible que les pics d'activité relatifs aux stimuli définis par un contraste de luminance émergent légèrement plus précocement que les pics d'activité relatifs aux stimuli définis par un contraste d'orientation. Ce léger décalage temporel ne se répercuterait néanmoins pas sur la position d'atterrissage de la saccade. Cela n'est pas surprenant lorsque les deux stimuli présentés sont définis soit par un contraste d'orientation, soit par un contraste de luminance. En effet, la formation plus tardive des pics d'activité associés aux stimuli définis par leur contraste d'orientation, ne devrait en rien changer le moyennage saccadique, mais uniquement retarder le départ de la saccade. Ainsi le pic résultant de l'intégration des deux pics initiaux devrait se trouver exactement au même endroit sur la carte quelle que soit la propriété visuelle définissant les stimuli. Dans le cas plus particulier où la cible est définie par un contraste d'orientation et le distracteur par un contraste de luminance (ou l'inverse), le pic associé à la cible émergerait plus tardivement que celui associé au distracteur. Néanmoins, si l'on considère que le moyennage saccadique correspond à une intégration des signaux parvenant au CS, non seulement dans l'espace, mais aussi dans le temps, c'est-à-dire dans une fenêtre temporelle (de l'ordre d'au moins plusieurs dizaines de millisecondes; voir Becker & Jürgens, 1979), un décalage de l'ordre de 10 ms en moyenne dans la formation de l'un des deux pics, ne devrait pas entraîner un

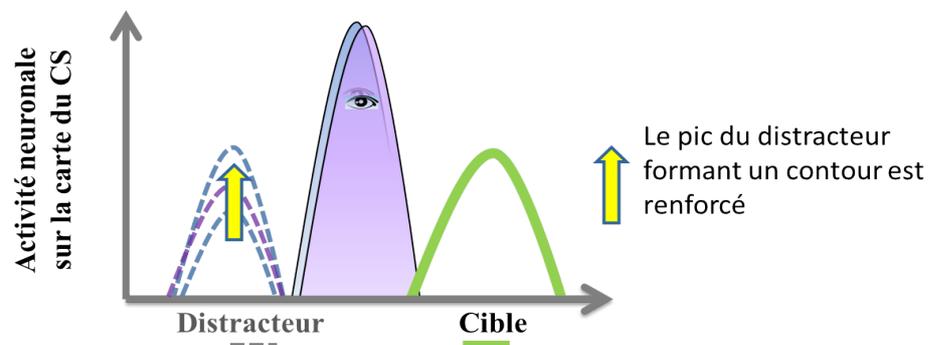
décalage majeur de la position du pic résultant de l'intégration spatiale des signaux relatifs à la cible et au distracteur.

Les résultats obtenus dans l'expérience 2.3 par rapport aux effets de la taille et du contour sont plus difficiles à interpréter. En effet, nous avons observé des résultats différents selon que le distracteur avait une faible ou une haute luminance. Ainsi, lorsque le distracteur était peu lumineux, l'amplitude de l'effet global ne variait pas en fonction de l'alignement de ses points et donc de la possibilité d'en extraire un contour. Par contre, lorsqu'il avait une forte luminance, il produisait un effet global plus important si ses points étaient « désalignés » que s'ils étaient « alignés ». Nous avons vu précédemment que cet effet s'explique par un effet de taille. Les distracteurs désalignés, qui sont plus étendus spatialement, recruterait une plus grande population de neurones que les distracteurs alignés : ils produiraient donc un pic plus large. Cela conduirait à dévier de façon plus importante les positions d'atterrissage des saccades. Cependant, cela n'explique pas complètement pourquoi nous n'avons pas observé le même effet à faible luminance. Une explication possible est qu'à faible luminance, les latences étaient globalement plus longues. Ainsi, ce délai temporel supplémentaire permettait aux informations de contour, disponibles lorsque le distracteur était aligné, de venir renforcer le pic d'activité associé au distracteur. Un modèle illustrant cette hypothèse est présenté à la Figure 5.3.

#### Le distracteur a une forte luminance



#### Le distracteur a une faible luminance

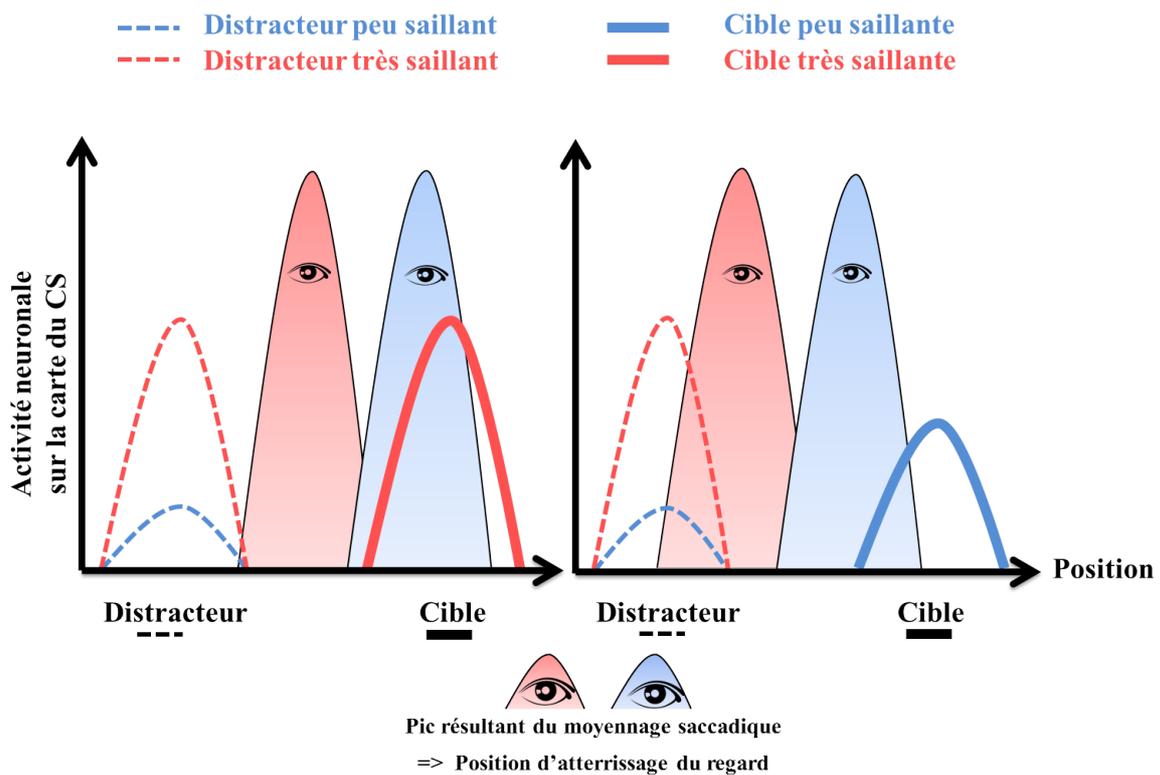


**Figure 5.3.** Proposition de modèle permettant de rendre compte des résultats obtenus dans l'expérience 2.3. (Chapitre II). Le graphique du haut correspond à la condition dans laquelle le distracteur avait une forte luminance. Le graphique du bas correspond à la condition dans laquelle le distracteur avait une faible luminance.

### V.2.2.3. Un rôle de la saillance ?

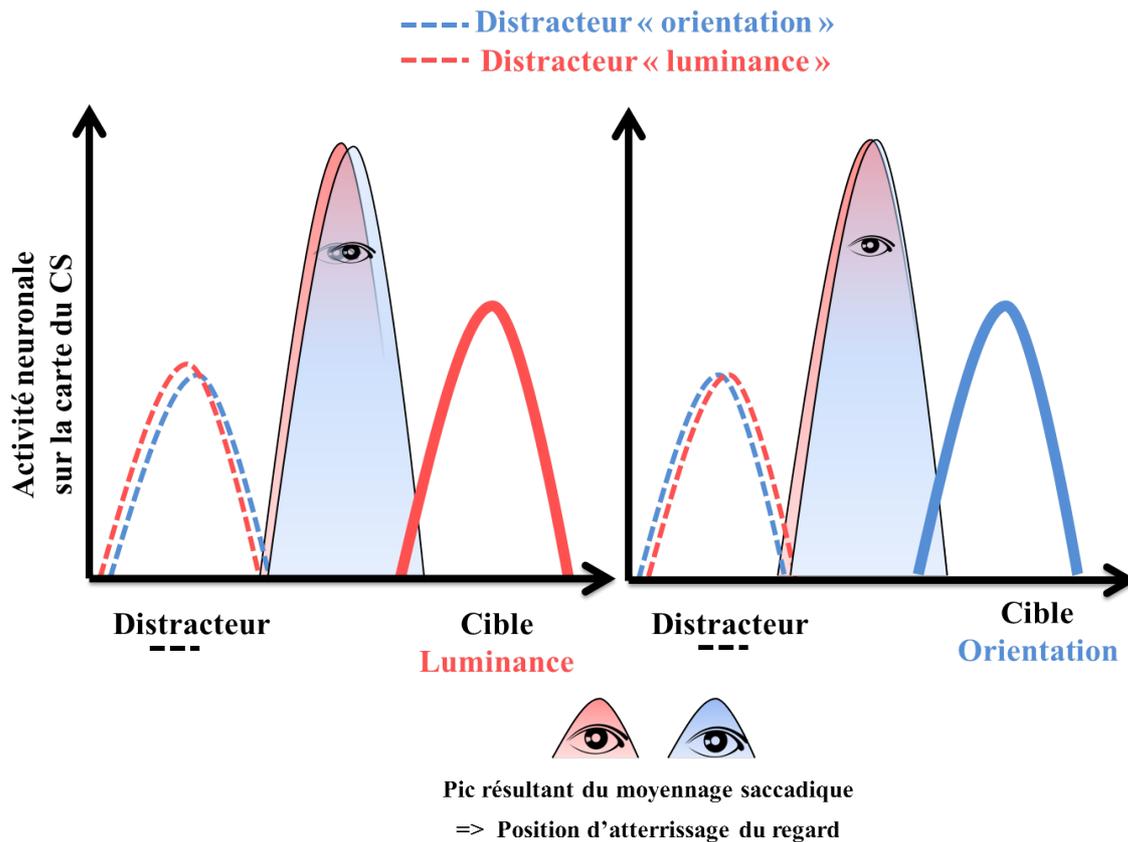
Plusieurs de nos résultats suggèrent que lorsque l'on utilise le paradigme de double stimulation (donnant lieu à l'observation d'un effet global) la saillance des stimuli présentés joue un rôle important. Ce résultat est concordant avec de nombreuses études notamment dans le domaine de la recherche visuelle qui ont montré que plus un stimulus est saillant plus il tend à produire une déviation importante (voir section I.3.3.1.).

Nous avons montré néanmoins, dans l'expérience 3.1 où la saillance des cibles et distracteurs n'était pas équilibrée (c'est-à-dire que les stimuli définis par un contraste d'orientation étaient moins saillants que les stimuli définis par un contraste de luminance), que l'effet de la saillance d'un stimulus n'est pas absolu et dépend de la saillance relative entre la cible et le distracteur. Ainsi un même distracteur ne produira pas toujours le même effet global en fonction de la saillance de la cible. Par exemple, un distracteur peu saillant pourra produire une déviation importante lorsqu'il est présenté avec une cible peu saillante, mais une déviation beaucoup plus faible lorsqu'il est accompagné d'une cible très saillante. Ce phénomène est illustré à la figure 5.4. Dans le modèle présenté, les pics produits par les stimuli les moins saillants correspondent aux pics générés par les stimuli définis par un contraste d'orientation et ceux produits par les stimuli les plus saillants correspondent aux pics générés par les stimuli définis par un contraste de luminance.



**Figure 5.4.** Proposition de modèle permettant de rendre compte des résultats obtenus dans l'expérience 3.1 (Chapitre III).

A l'inverse, dans l'expérience 3.2., les deux types de stimuli utilisés étaient équilibrés en saillance. Le modèle présenté à la figure 5.5. permet de rendre compte des résultats observés dans cette expérience. Du fait de l'équilibre en saillance, les pics formés par chacun des stimuli sont de même amplitude. Cela explique que les distributions des positions d'atterrissage n'étaient pas affectées par la propriété qui définissait le distracteur ou la cible.



**Figure 5.5.** Proposition d'un modèle permettant de rendre compte des distributions des positions d'atterrissage dans l'expérience 3.2 (Chapitre III). Les cibles et distracteurs sont équilibrés en saillance et produisent donc les mêmes pics d'activité. Les yeux atterrissent au niveau du centre de gravité de la configuration.

#### V.2.2.4. Rôle de la prédictibilité de la position relative de la cible

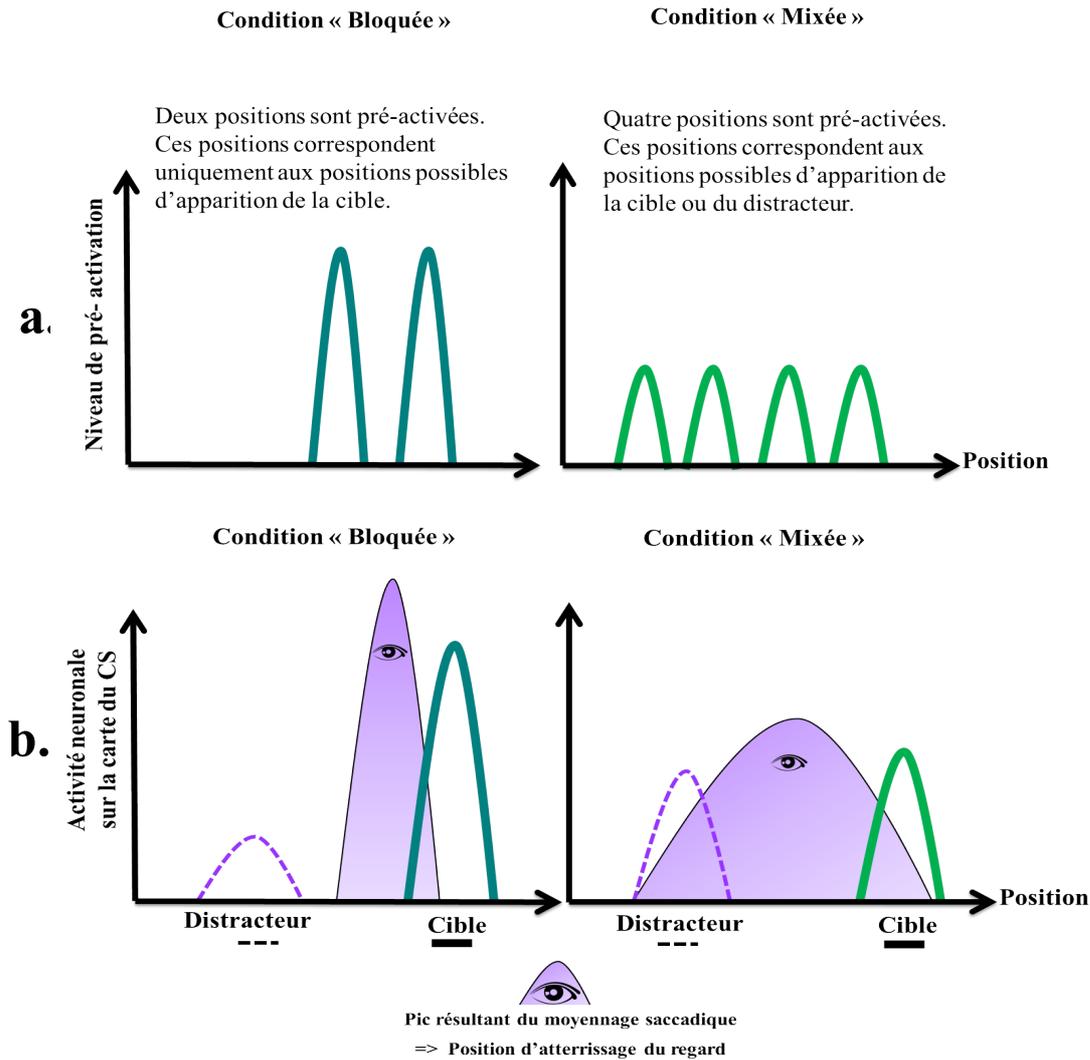
Dans le chapitre III, nous avons réalisé une première expérience (expérience 3.1.) dans laquelle nous avons comparé l'amplitude de l'effet global dans deux conditions de prédictibilité de la position de la cible. Dans une condition (dite « bloquée »), il n'y avait pas d'incertitude possible sur la position relative de la cible par rapport au distracteur : la cible était toujours plus excentrée que le distracteur. Dans l'autre condition (dite « mixée »), il y avait une incertitude sur la position relative de la cible par rapport au distracteur : la cible pouvait être plus ou moins excentrée par rapport au distracteur au sein d'un même bloc d'essais. Nos résultats ont confirmé ceux précédemment observés par Casteau et Vitu (en préparation). En effet, lorsque la position relative de la cible était prédictible (condition « bloquée »), la présence d'un distracteur conduisait à l'observation d'un effet global. Les distributions des positions d'atterrissage étaient peu variables et décalées en direction du centre de gravité de la configuration formée par la cible et le distracteur. Cependant, lorsque la position relative de la cible n'était pas prédictible (condition « mixée »), la présence d'un distracteur conduisait à l'observation de distributions des positions d'atterrissage très étalées

et on observait qu'une grande partie des saccades atterrissaient complètement sur le distracteur, qui tendait à « capturer » le regard. Ce résultat confirme que l'effet global observé lorsque la cible apparaît à une position prédictible par rapport au distracteur est quantitativement et qualitativement différent de celui observé en l'absence d'une telle prédictibilité.

Casteau et Vitu (en préparation) ont proposé que l'effet global observé en condition « bloquée » reflète uniquement les erreurs de visée dues à l'intégration spatiale des deux stimuli qui se réalise au niveau du CS, alors qu'en condition « mixée », il reflète aussi l'effet additionnel de l'incertitude et vraisemblablement des stratégies visuo-motrices.

La figure 5.6. présente une modélisation possible de ces résultats. Rappelons que dans la condition « bloquée », la cible pouvait apparaître uniquement à deux positions distinctes. Dans la condition « mixée », la cible pouvait apparaître à quatre positions distinctes. L'hypothèse proposée ici est que les zones du champ visuel dans lesquelles la cible est susceptible d'apparaître sont pré-activées avant l'apparition des stimuli. Cette pré-activation serait le résultat de processus endogènes, sans doute reliée aux projections de FEF sur le CS (pour une revue, voir Schall & Cohen, 2011). Comme la probabilité que la cible apparaisse à chacune des positions n'était pas manipulée, le système pré-activait équitablement chacune des positions. Néanmoins, le niveau de pré-activation de chacune des zones dépendait du nombre de positions potentielles pour la cible. Plus la probabilité que la cible apparaisse à des positions variables au sein du bloc d'essais était élevée, moins la pré-activation de chacune des zones était importante. On peut ainsi envisager que la zone de la cible était préactivée de façon plus importante dans la condition « bloquée » (seulement deux positions potentielles pour la cible) que dans la condition « mixée » (quatre positions potentielles pour la cible ; voir figure 5.6a). Ainsi, même si dans les deux conditions (« bloquée » et « mixée »), la cible était présentée avec exactement le même niveau de saillance, l'amplitude du pic correspondant sur la carte du CS était au final plus importante lorsque la position de la cible était prédictible que lorsqu'elle ne l'était pas.

Pour déterminer l'amplitude des pics des distracteurs, rappelons que dans la condition « mixée », le distracteur pouvait apparaître à une des positions potentielles de la cible alors que ce n'était pas le cas dans la condition « bloquée ». Ainsi, le pic correspondant au distracteur devrait en théorie être moindre dans la condition « bloquée » que dans la condition « mixée », car il correspondrait uniquement au signal généré par la présentation du distracteur dans la condition « bloquée », alors qu'il correspondrait à la somme de ce signal visuel et de la préactivation dans la condition « mixée ». Une telle modélisation devrait être à même de rendre compte des résultats observés dans nos expériences et dans l'expérience réalisée initialement par Deubel et al. (1988) en condition « mixée ».



**Figure 5.6.** Proposition d'un modèle permettant de rendre compte des résultats obtenus dans l'expérience 3.1. (Chapitre III) en condition « bloquée » (à gauche) et en condition « mixée » (à droite). (a) illustre le principe de pré-activation des différentes positions possibles d'apparition de la cible ; (b) modélise l'amplitude des pics produits par chacun des stimuli et le pic résultant du moyennage saccadique.

### V.2.2.5. Un rôle de la similarité entre cible et distracteur ?

Dans les expériences 3.1 et 3.2, nous avons également comparé l'amplitude de l'effet global selon que la cible et le distracteur partageaient ou pas une propriété visuelle. Ainsi, pour une cible définie par son contraste de luminance, elle pouvait être accompagnée d'un distracteur défini soit par un contraste de luminance, soit par un contraste d'orientation. Dans le premier cas, le distracteur partageait la même propriété que la cible et était donc pertinent pour la tâche, alors que dans le second, le distracteur ne partageait pas la même propriété que la cible et était non pertinent pour la tâche. Différentes études ont montré dans des tâches de recherche visuelle, que lorsque le distracteur est pertinent pour la tâche, il tend

à plus facilement capturer le regard (voir par exemple Findlay, 1997; Motter & Belky, 1998; Ludwig & Gilchrist, 2002, 2003). Contrairement à ces données, nos résultats n'ont pas montré de tels effets et les différents distracteurs (« luminance » ou « orientation ») produisaient le même niveau de déviation qu'ils soient ou non pertinents pour la tâche. Comme évoqué dans les discussions des expériences 3.1 et 3.2, il est possible que nous ne soyons pas parvenus à observer un tel effet en raison de nos latences. En effet, l'influence de la pertinence du distracteur pour la tâche reflète l'intervention de processus endogènes. Comme proposé dans les modèles de programmation de saccade de Trappenberg *et al.* (2001) ou de Meeter *et al.* (2010), les processus endogènes interviennent plus tardivement que les processus exogènes. Or, la gamme de latences observées dans notre expérience était très courte (90 % des latences observées étaient comprises entre 142 ms et 246 ms) ; les facteurs endogènes n'ont sans doute pas eu le temps d'intervenir. De plus, les effets de pertinence pour la tâche ont été particulièrement observés dans des tâches de recherche visuelle. Dans l'expérience 3.2., la recherche visuelle était minimale. En effet, la cible était toujours la plus excentrée et ne pouvait apparaître qu'à deux excentricités possibles. Les participants pouvaient donc réaliser la tâche simplement en visant toujours l'élément le plus éloigné. L'intervention d'un effet de pertinence du distracteur pour la tâche aurait sans doute pu être observé dans la condition « mixée » de l'expérience 3.1. En effet, dans cette expérience, la position de la cible était très peu prédictible du fait qu'elle apparaissait à quatre excentricités possibles et qu'elle était soit plus excentrée, soit moins excentrée que le distracteur. La tâche s'apparentait donc beaucoup plus à une tâche de recherche visuelle. Néanmoins, l'absence d'un appariement de la saillance de nos stimuli dans cette expérience (3.1.) ne nous permet pas de conclure quant à cette question et de nouvelles expériences seront nécessaires pour y parvenir.

### V.3. Portée théorique de nos résultats

Dans cette section, nous allons discuter des implications de nos résultats pour les différents modèles théoriques existants, d'une part pour les modèles de programmation des saccades, et d'autre part pour les modèles de saillance.

#### V.3.1. Implications de nos résultats pour les modèles de programmation de saccades

De nombreux modèles de programmation des saccades existent à ce jour. Ces modèles, qui sont pour la plupart des modèles du CS, cherchent à prédire où et quand les yeux vont bouger (pour une revue, voir Girard & Berthoz, 2005; voir section I.3.1.1). Il apparaît important de rappeler que la plupart de ces modèles permettent de prédire les latences et la métrique de saccades dans des paradigmes simplifiés de visée de cible isolée ou accompagnée d'un distracteur, et qu'ils rendent compte de phénomènes oculomoteurs clés (voir section I.2.2.). Néanmoins nos résultats permettent d'apporter certaines précisions, qui pourraient mériter d'être intégrées dans les prochains modèles de programmation des saccades. Premièrement, il semblerait pertinent de distinguer les différentes propriétés exogènes qui peuvent influencer la programmation des saccades. En effet, de nombreux modèles, comme ceux de Meeter *et al.* (2010) ou Trappenberg *et al.* (2001) admettent un décalage temporel différent pour les influences exogènes vs. endogènes, mais ne considèrent pas que les influences exogènes puissent avoir différents décalages temporels selon la propriété visuelle à laquelle elles se rapportent. Ainsi, les différentes propriétés exogènes seraient toutes équivalentes et parviendraient au CS avec le même décalage temporel (environ 70 ms après l'apparition d'un stimulus selon Meeter *et al.*, 2010). Nos résultats montrent qu'une telle simplification n'est pas valide. En effet, nous avons mis en évidence dans les chapitres III et IV que les informations issues de différents traitements visuels élémentaires n'influencent pas la programmation des saccades avec le même décalage temporel. Notamment, les informations relatives aux contrastes de luminance seraient intégrées plus précocement que les informations relatives aux contrastes d'orientation. Ainsi, il semblerait important, que ces modèles admettent, dans le futur, différents décalages temporels en fonction des différentes propriétés exogènes. Cette idée avait déjà été évoquée dans le modèle de Findlay et Walker (1999), mais celui-ci n'est pas implémenté et le niveau de description reste insuffisant pour faire des prédictions précises. Pour l'instant, nos résultats nous permettent seulement d'indiquer la différence entre les décalages temporels associés aux traitements des contrastes de luminance et d'orientation et elle n'est que de l'ordre de 10 ms en moyenne. Néanmoins, cette différence préfigure qu'à mesure où les traitements visuels deviennent de plus en plus élaborés, la variable temps devient de plus en plus critique.

Pour que ces modèles permettent de rendre compte du fait que les informations issues de différents niveaux de traitements ne parviennent pas au CS avec le même décalage temporel, deux modifications apparaissent nécessaires.

En premier lieu, il faudrait que les modèles précisent les afférences reçues par le CS en modélisant à la fois les afférences en provenance de la rétine et celles en provenance du cortex, comme proposé notamment par Sheinberg et Zelinsky (1993; voir aussi Dominey & Arbib, 1992; Gancarz & Grossberg, 1999). En effet, nous avons vu qu'il est possible que la

différence de décalage temporel entre le traitement des contrastes de luminance et d'orientation soit en partie liée au fait que les informations relatives aux contrastes de luminance transitent (au moins en partie) par la voie rétino-tectale qui est plus rapide, contrairement aux informations qui nécessitent l'intervention du cortex visuel et qui transitent obligatoirement par la voie géniculostriée puis cortico-tectale. Nous avons vu qu'il est aussi possible que plus un stimulus est lumineux, plus l'emprunt de la voie rétino-tectale serait privilégiée (Mohler & Wurtz, 1977 ; Yoshida *et al.*, 1998). Implémenter cette hypothèse pourrait permettre de mieux comprendre le rôle exact de cette voie dans la programmation des saccades.

La deuxième modification qui nous paraît importante, serait d'intégrer aux modèles que lorsque les informations transitent par la voie géniculostriée, les afférences du cortex vers le CS ne parviennent pas avec le même décalage temporel en fonction de l'information visuelle présentée. Les différents délais d'activation des aires visuelles en fonction du niveau de traitement effectué mériteraient donc d'être intégrés dans les prochains modèles de programmation des saccades.

Ces deux modifications permettraient ainsi de rendre compte du décalage temporel associé à l'intégration par le CS des informations relatives aux différents traitements visuels.

### V.3.2. Implications de nos résultats pour les modèles de saillance

Nos résultats nous permettent également d'apporter quelques précisions aux modèles de saillance qui ont été implémentés pour rendre compte des déplacements de l'attention et par conséquent du regard dans des scènes visuelles naturelles (Itti & Koch, 2000; voir section I.3.1.2.). Ces modèles prédisent que les yeux sont principalement guidés vers les régions les plus saillantes. Ainsi, lorsqu'une scène visuelle contient plusieurs régions saillantes, les yeux vont bouger dans un premier temps vers la zone la plus saillante, puis vers la seconde zone la plus saillante (etc...). Plusieurs auteurs ont déjà montré que cette proposition n'est valide que lorsque les zones saillantes sont éloignées les unes des autres (pour une revue, voir Findlay & Gilchrist, 2005). En effet, dès lors que les stimuli saillants apparaissent à des positions voisines, les yeux atterrissent à une position intermédiaire entre les stimuli, plutôt que vers le stimulus le plus saillant dans un premier temps et vers le stimulus le moins saillant dans un second temps. A ce jour, les modèles de saillance ne permettent pas encore pas de faire ce type de prédictions, sans doute en raison du fait qu'aucun de ces modèles ne prend en compte les propriétés du système oculomoteur et plus précisément du CS. Ces modèles mériteraient sans doute d'intégrer certains mécanismes de bases, notamment le moyennage saccadique qui permet de rendre compte du fait que les

yeux bougent vers le centre de gravité de la configuration visuelle lorsque deux stimuli proches sont présentés.

Nous avons évoqué dans la section I.3.1.2. que la plupart des modèles de saillance ne considère que trois traitements élémentaires (contraste de luminance, contraste d'orientation local, contraste chromatique ; traitements dits de premier ordre) pour établir la carte de saillance d'une scène visuelle. A notre connaissance, il n'existe qu'un seul modèle qui intègre aussi le traitement des textures, c'est-à-dire des contrastes d'orientation sur une zone plus étendue (traitement dit de second-ordre ; voir Parkhurst & Niebur, 2004). Nos résultats confirment que les informations de second-ordre jouent un rôle important dans le guidage oculaire. Ils suggèrent que l'ensemble des modèles de saillances mériterait d'intégrer cette propriété.

Enfin, ces modèles permettent de modéliser « où » les yeux vont bouger mais pas « quand » ils vont bouger. De plus, aucun modèle de saillance ne s'intéresse au déroulement temporel du traitement des différentes propriétés et ne prend donc en compte les différents délais d'activation des aires impliqués dans les traitements visuels. Ainsi, ils n'admettent en aucun cas que la carte « orientation » pourrait être établie plus tardivement que la carte « luminance ». De même, dans le modèle de Parkhurst et Niebur (2004), qui intègre également une carte « texture », aucune information relative aux déroulements temporels n'est fournie. Les modèles de saillance présentent ainsi certaines limitations pour prédire « où » et notamment « quand » les yeux vont bouger. Il ne fait néanmoins pas de doute que l'avancée des recherches comportementales contribuera au perfectionnement de ces modèles.

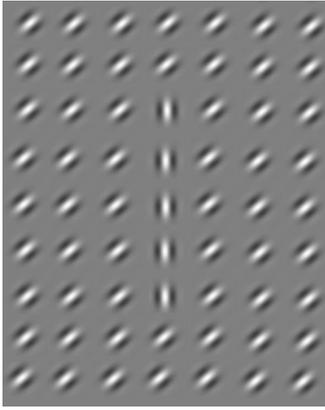
## V.4. Perspectives de recherche

L'ensemble des travaux menés au cours de cette thèse offre de nombreuses perspectives de recherche. En premier lieu, il apparaît clair que nos résultats ne nous ont pas permis de conclure sur l'influence des contours dans la programmation des saccades. Afin d'apporter des informations sur le déroulement temporel du traitement des contours chez l'homme et ainsi, préciser les modèles de génération de saccades, il semblerait pertinent d'investiguer à nouveau cette question. Dans l'expérience présentée au Chapitre II, nous avons vu que la manipulation utilisée, à savoir l'alignement des points n'était sans doute pas la plus adéquate pour étudier le rôle des contours. Ainsi, une première perspective pourrait être de ré-investiguer cette question en utilisant des stimuli qui n'impliqueraient pas de facteurs de plus bas niveaux. Une possibilité pourrait être d'utiliser des contours illusoire. L'intérêt d'utiliser ce type de figure est double. Premièrement, il s'agit d'un traitement qui a fait l'objet d'un très grand nombre de recherches, à la fois en psychologie expérimentale sous

le terme de « contours subjectifs » (voir Spillmann & Dresch, 1995) mais aussi en neurophysiologie, le plus souvent sous le terme de « contours anomaux » ou « illusoires ». Les aires impliquées dans la perception de ces contours sont donc relativement bien établies (voir par exemple Peterhans & von der Heydt, 1989 ; Grosz et al., 1993 ; Sheth et al., 1996 ; Lee & Nguyen, 2001). Deuxièmement, l'étude des contours illusoires est une première approche du traitement des scènes naturelles. Dans notre monde environnant, le contour des objets est souvent masqué par d'autres objets : nos systèmes visuel et oculomoteur doivent alors faire abstraction de l'objet situé au premier plan et prendre en compte le caractère incomplet de l'objet obstrué (en arrière-plan).

De plus, le paradigme développé dans le chapitre IV offre de nombreuses perspectives. En effet, il permet d'étudier le déroulement temporel de l'influence de différentes propriétés visuelles sur la programmation des saccades tout en s'assurant que la détectabilité (ou saillance) des stimuli présentés reste identique. Dans ce travail, nous avons utilisé ce paradigme pour comparer les latences de saccades déclenchées en direction de stimuli qui différaient du fond, soit par leur contraste de luminance, soit par leur contraste d'orientation. On pourrait cependant envisager de l'utiliser pour étudier d'autres propriétés visuelles, comme la couleur ou le contour, voir même les contours illusoires. Le principe resterait le même : on mesurerait les latences de saccades déclenchées en direction d'une cible qui diffère du fond par une propriété donnée (par exemple sa couleur) en comparaison avec une cible qui diffère par son contraste de luminance. Comme dans le chapitre IV, on réaliserait préalablement des mesures psychophysiques pour s'assurer que les cibles pourvues de propriétés différentes sont également détectables et la manipulation du contraste de luminance nous servirait de référence dans le temps. On mesurerait alors le temps nécessaire pour que le système oculomoteur déclenche une saccade en direction de ces cibles.

Pour l'étude du contour, notre paradigme mériterait certains ajustements. Si, par exemple, on souhaite mesurer le déroulement temporel du traitement d'une cible qui diffère par son contour (par exemple une colonne de patches de Gabor alignés et orientés verticalement de façon à former un contour; voir Figure 5.7), il sera alors impossible de manipuler son niveau de détectabilité. En effet, à l'inverse du contraste d'orientation ou de luminance, où la cible peut être plus ou moins contrastée par rapport au fond, ce n'est pas le cas du contour. Dans un tel paradigme, le contour est seulement présent ou absent.



**Figure 5.7.** Les patches de Gabor forment un contour car ils sont alignés et présentés dans la même orientation.

L'idée, inspirée de l'étude réalisée par Nothdurft et Parlitz (1993) serait alors, dans la première partie de l'expérience, de présenter d'un côté de l'écran une cible qui forme un contour et de l'autre, une cible dotée de différents niveaux de contraste de luminance. Le participant devrait diriger ses yeux du côté où la cible est la plus saillante et on mesurerait la proportion de saccades dirigées en direction de chacune des cibles. Cela permettrait de mesurer le niveau de contraste de luminance requis pour que les yeux soient dirigés de façon équiprobable en direction de la cible « contour » et de la cible « luminance ». Dans la deuxième partie de l'expérience, nous présenterions de façon isolée, soit la cible « contour », soit la cible « contraste de luminance » (présentée au niveau de luminance mesuré dans la première partie) et mesurerions les latences des saccades en direction de ces deux cibles. Ces exemples d'expériences nous permettraient de comparer avec précision le déroulement temporel de l'influence de différents traitements visuels. Les résultats obtenus pourraient sans doute apporter des arguments supplémentaires en faveur de l'existence d'une influence ordonnée des traitements visuels sur la programmation des saccades et ainsi encourager le développement de modèles de programmation des saccades décrivant plus finement les interactions entre les systèmes visuel et oculomoteur.

Notre paradigme pourrait également être utilisé à d'autres fins que l'étude du déroulement temporel de l'influence des différentes propriétés. En effet, on pourrait l'utiliser pour comparer la sensibilité des systèmes perceptif et oculomoteur à différentes propriétés. La mesure de la sensibilité de ces deux systèmes permettrait de déterminer quel est le niveau d'autonomie de chacun des systèmes. Nos yeux bougent-ils toujours en direction de stimuli détectés à la fois par les systèmes perceptif et oculomoteur ou se peut-il que nos yeux bougent en direction de stimuli uniquement détectés par le système oculomoteur ? Pour répondre à cette question, on pourrait utiliser notre paradigme pour mesurer les seuils de détection oculomoteurs et perceptifs d'une cible différant du fond par différents contrastes de luminance par exemple. Pour la mesure du seuil oculomoteur, les participants auraient pour

consigne d'effectuer une saccade en direction de la cible. Pour la mesure du seuil perceptif, les participants auraient pour consigne d'appuyer sur des boutons réponses pour indiquer le côté d'apparition de la cible. On comparerait alors le niveau de contraste de luminance requis pour que la cible soit détectée dans chacune des tâches (oculomotrice et perceptive). Les résultats obtenus permettraient de fournir des indications supplémentaires sur les interactions qu'entretiennent les systèmes perceptif et oculomoteur.

# Références

---

- Albrecht, D. G. (1995). Visual cortex neurons in monkey and cat: effect of contrast on the spatial and temporal phase transfer functions. *Visual Neuroscience*, *12*(06), 1191–1210.
- Amador, N., Schlag-Rey, M., & Schlag, J. (2004). Primate antisaccade. II. Supplementary eye field neuronal activity predicts correct performance. *Journal of Neurophysiology*, *91*(4), 1672–1689.
- Arai, K., & Keller, E. L. (2005). A model of the saccade-generating system that accounts for trajectory variations produced by competing visual stimuli. *Biological Cybernetics*, *92*(1), 21–37.
- Arai, K., Keller, E. L., & Edelman, J. A. (1994). Two-dimensional neural network model of the primate saccadic system. *Neural Networks*, *7*(6), 1115–1135.
- Arai, K., McPeck, R. M., & Keller, E. L. (2004). Properties of saccadic responses in monkey when multiple competing visual stimuli are present. *Journal of Neurophysiology*, *91*(2), 890–900.
- Azzopardi, P., & Cowey, A. (1998). Blindsight and visual awareness. *Consciousness and Cognition*, *7*(3), 292–311.
- Bahill, A. T., Clark, M. R., & Stark, L. (1975). The main sequence, a tool for studying human eye movements. *Mathematical Biosciences*, *24*(3), 191–204.
- Baker, C. L., & Mareschal, I. (2001). Processing of second-order stimuli in the visual cortex. *Progress in Brain Research*, *134*, 171–191.
- Bakin, J. S., Nakayama, K., & Gilbert, C. D. (2000). Visual responses in monkey areas V1 and V2 to three-dimensional surface configurations. *The Journal of Neuroscience*, *20*(21), 8188–8198.
- Barbur, J. L., Forsyth, P. M., & Findlay, J. M. (1988). Human saccadic eye movements in the absence of the geniculocalcarine projection. *Brain*, *111*(1), 63–82.
- Barbur, J. L., Ruddock, K. H., & Waterfield, V. A. (1980). Human visual responses in the absence of the geniculocalcarine projection. *Brain: A Journal of Neurology*, *103*(4), 905–928.
- Basso, M. A., Krauzlis, R. J., & Wurtz, R. H. (2000). Activation and inactivation of rostral superior colliculus neurons during smooth-pursuit eye movements in monkeys. *Journal of Neurophysiology*, *84*(2), 892–908.
- Becker, S. I., Harris, A. M., Venini, D., & Retell, J. D. (2014). Visual search for color and shape: When is the gaze guided by feature relationships, when by feature values? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *40*(1), 264.
- Becker, W. (1971). The control of eye movements in the saccadic system. *Bibliotheca Ophthalmologica: Supplementa Ad Ophthalmologica*, *82*, 233–243.
- Becker, W. (1989). The neurobiology of saccadic eye movements. Metrics. *Reviews of Oculomotor Research*, *3*, 13.
- Becker, W., & Jürgens, R. (1979). An analysis of the saccadic system by means of double step stimuli. *Vision Research*, *19*(9), 967–983.
- Behan, M., & Kime, N. M. (1996). Intrinsic circuitry in the deep layers of the cat superior colliculus. *Visual Neuroscience*, *13*(06), 1031–1042.
- Bell, C. (1823). On the motions of the eye, in illustration of the uses of the muscles and nerves of the orbit. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, *113*, 166–186.
- Bell, A.H., Meredith, M.A., Van opstal, A. J., & Munoz, D. (2006). Stimulus intensity modifies saccadic reaction time and visual response latency in the superior colliculus. *Experimental Brain Research*, *174*(1), 53–59.
- Benevento, L. A., & Yoshida, K. (1981). The afferent and efferent organization of the lateral geniculo-prestriate pathways in the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, *203*(3), 455–474.
- Blythe, I. M., Bromley, J. M., Kennard, C., & Ruddock, K. H. (1986). Visual discrimination of target displacement remains after damage to the striate cortex in humans.
- Blythe, I. M., Kennard, C., & Ruddock, K. H. (1987). Residual vision in patients with retrogeniculate lesions of the visual pathways. *Brain*, *110*(4), 887–905.
- Boch, R., & Fischer, B. (1986). Further observations on the occurrence of express-saccades in the monkey. *Experimental Brain Research*, *63*(3), 487–494.
- Boch, R., Fischer, B., & Ramsperger, E. (1984). Express-saccades of the monkey: reaction times versus intensity, size, duration, and eccentricity of their targets. *Experimental Brain Research*, *55*(2), 223–231.
- Bonnet, C. (1989). La perception visuelle des formes. *Traité de Psychologie Cognitive*, *1*, 2–82.
- Born, S., & Kerzel, D. (2008). Influence of target and distractor contrast on the remote distractor effect. *Vision Research*, *48*(28), 2805–2816.
- Boucart, M. (1996). *La reconnaissance des objets*. Presses universitaires de Grenoble.
- Bridgeman, B., & Staggs, D. (1982). Plasticity in human blindsight. *Vision Research*, *22*(9), 1199–1203.
- Bridgeman, B., Lewis, S., Heit, G., & Nagle, M. (1979). Relation between cognitive and motor-oriented systems of visual position perception. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *5*(4), 692.
- Bruce, C. J., Goldberg, M. E., Bushnell, M. C., & Stanton, G. B. (1985). Primate frontal eye fields. II. Physiological and anatomical correlates of electrically evoked eye movements. *Journal of Neurophysiology*, *54*(3), 714–734.

- Bullier, J. (2001). Integrated model of visual processing. *Brain Research Reviews*, 36(2), 96–107.
- Buser, P., & Imbert, M. (1987). Vision: Neurophysiologie fonctionnelle IV, chapter Motivational Learning of Spatial Behavior. *Hermann Paris, Collection M Ethodes*.
- Carandini, M., Heeger, D. J., & Movshon, J. A. (1999). Linearity and gain control in V1 simple cells. In *Models of cortical circuits* (pp. 401–443). Springer.
- Casteau, S. (2012). Etude des mécanismes de génération des mouvements saccadiques chez l'homme: Effets des propriétés de la configuration visuelle sur la latence et la métrique des saccades. *Thèse de Doctorat*.
- Casteau, S., & Vitu, F. (2012). On the effect of remote and proximal distractors on saccadic behavior: A challenge to neural-field models. *Journal of Vision*, 12(12), 14.
- Casteau, S., & Vitu, F. (in preparation). On the limitation of saccade averaging across visual hemifields and the role of visual strategies in determining saccadic endpoints.
- Castet, E. (2010). Perception of intra-saccadic motion. In *Dynamics of Visual Motion Processing* (pp. 213–238). Springer.
- Cavanagh, P., Boeglin, J., & Favreau, O. E. (1985). Perception of motion in equiluminous kinematograms. *Perception*, 14(2), 151–162.
- Coëffé, C., & O'regan, J. K. (1987). Reducing the influence of non-target stimuli on saccade accuracy: predictability and latency effects. *Vision Research*, 27(2), 227–240.
- Colby, C. L., & Duhamel, J.-R. (1991). Heterogeneity of extrastriate visual areas and multiple parietal areas in the macaque monkey. *Neuropsychologia*, 29(6), 517–537.
- Coppola, D., & Purves, D. (1996). The extraordinarily rapid disappearance of entopic images. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(15), 8001–8004.
- Corbetta, M., Marzi, C. A., Tassinari, G., & Aglioti, S. (1990). Effectiveness of different task paradigms in revealing blindsight. *Brain*, 113(3), 603–616.
- Coren, S., & Hoenig, P. (1972). Effect of non-target stimuli upon length of voluntary saccades. *Perceptual and Motor Skills*, 34(2), 499–508.
- Curcio, C. A., Sloan, K. R., Kalina, R. E., & Hendrickson, A. E. (1990). Human photoreceptor topography. *Journal of Comparative Neurology*, 292(4), 497–523.
- Cynader, M., & Berman, N. (1972). Receptive-field organization of monkey superior colliculus. *J Neurophysiol*, 35(2), 187–201.
- De Vries, J. P., Hooge, I. T., Wiering, M. A., & Verstraten, F. A. (2011). How longer saccade latencies lead to a competition for salience. *Psychological Science*.
- Desimone, R., Schein, S. J., Moran, J., & Ungerleider, L. G. (1985). Contour, color and shape analysis beyond the striate cortex. *Vision Research*, 25(3), 441–452.
- Deubel, H. (1987). Adaptivity of gain and direction in oblique saccades. *Eye Movements; from Physiology to Cognition*.
- Deubel, H., & Frank, H. (1991). The latency of saccadic eye movements to texture-defined stimuli. *Oculomotor Control and Cognitive Processes*, 369–384.
- Deubel, H., & Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition: Evidence for a common attentional mechanism. *Vision Research*, 36(12), 1827–1837.
- Deubel, H., Findlay, J., Jacobs, A., & Brogan, D. (1988). Saccadic eye movements to targets defined by structure differences. *Eye Movement Research: Physiological and Psychological Aspects*, 107–145.
- Deubel, H., Wolf, W., & Hauske, G. (1984). The evaluation of the oculomotor error signal. *Advances in Psychology*, 22, 55–62.
- Dodge, R. (1900). Visual perception during eye movement. *Psychological Review*, 7(5), 454.
- Dodge, R., & Cline, T. S. (1901). The angle velocity of eye movements. *Psychological Review*, 8(2), 145.
- Dominey, P. F., & Arbib, M. A. (1992). A cortico-subcortical model for generation of spatially accurate sequential saccades. *Cerebral Cortex*, 2(2), 153–175.
- Donk, M., & van Zoest, W. (2008). Effects of salience are short-lived. *Psychological Science*, 19(7), 733–739.
- Donk, M., & van Zoest, W. (2011). No control in orientation search: The effects of instruction on oculomotor selection in visual search. *Vision Research*, 51(19), 2156–2166.
- Dorris, M. C., & Munoz, D. P. (1995). A neural correlate for the gap effect on saccadic reaction times in monkey. *Journal of Neurophysiology*, 73(6), 2558–2562.
- Dorris, M. C., & Munoz, D. P. (1998). Saccadic probability influences motor preparation signals and time to saccadic initiation. *The Journal of Neuroscience*, 18(17), 7015–7026.
- Dorris, M. C., Olivier, E., & Munoz, D. P. (2007). Competitive integration of visual and preparatory signals in the superior colliculus during saccadic programming. *The Journal of Neuroscience*, 27(19), 5053–5062.
- Dorris, M. C., Pare, M., & Munoz, D. P. (1997). Neuronal activity in monkey superior colliculus related to the initiation of saccadic eye movements. *The Journal of Neuroscience*, 17(21), 8566–8579.
- Edelman, J. A., & Keller, E. L. (1996). Activity of visuomotor burst neurons in the superior colliculus accompanying express saccades. *Journal of Neurophysiology*, 76(2), 908–926.
- Edwards, S. B., Ginsburgh, C. L., Henkel, C. K., & Stein, B. E. (1979). Sources of subcortical projections to the superior colliculus in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 184(2), 309–329.
- Ehrenfels, C. von. (1890). Über gestaltqualitäten. *Vierteljahresschrift Für Wissenschaftliche Philosophie*, 14(3), 249–292.

- Engbert, R. (2006). Microsaccades: A microcosm for research on oculomotor control, attention, and visual perception. *Progress in Brain Research*, 154, 177–192.
- Engbert, R., & Kliegl, R. (2003). Microsaccades uncover the orientation of covert attention. *Vision Research*, 43(9), 1035–1045.
- Fechner, G. T. (1859). *Über ein psychophysisches grundgesetz und dessen beziehung zur schätzung der sterngrößen*.
- Fecteau, J. H., & Munoz, D. P. (2006). Saliency, relevance, and firing: a priority map for target selection. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(8), 382–390.
- Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 1(1), 1–47.
- Fendrich, R., Wessinger, C. M., & Gazzaniga, M. S. (1992). Residual vision in a scotoma: implications for blindsight. *Science*, 258(5087), 1489–1491.
- Fendrich, R., Wessinger, C. M., & Gazzaniga, M. S. (2001). Speculations on the neural basis of islands of blindsight. *Progress in Brain Research*, 134, 353–366.
- Ferster, D., Chung, S., & Wheat, H. (1996). Orientation selectivity of thalamic input to simple cells of cat visual cortex. *Nature*, 380(6571), 249–252.
- Ffytche, D. H., & Zeki, S. (1996). Brain activity related to the perception of illusory contours. *Neuroimage*, 3(2), 104–108.
- Findlay, J. M. (1981). Spatial and temporal factors in the predictive generation of saccadic eye movements. *Vision Research*, 21(3), 347–354.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, 22(8), 1033–1045.
- Findlay, J. M. (1997). Saccade target selection during visual search. *Vision Research*, 37(5), 617–631.
- Findlay, J. M. (2004). Eye scanning and visual search. *The Interface of Language, Vision, and Action: Eye Movements and the Visual World*, 135–159.
- Findlay, J. M., & Gilchrist, I. D. (1997). Spatial scale and saccade programming. *Perception*.
- Findlay, J. M., & Gilchrist, I. D. (2003). *Active Vision: The psychology of looking and seeing*. Oxford: Oxford University Press.
- Findlay, J. M., & Kapoula, Z. (1992). Scrutinization, spatial attention, and the spatial programming of saccadic eye movements. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 45(4), 633–647.
- Findlay, J. M., & Walker, R. (1999). How are saccades generated? *Behavioral and Brain Sciences*, 22(04), 706–713.
- Findlay, J. M., Brogan, D., & Wenban-Smith, M. G. (1993). The spatial signal for saccadic eye movements emphasizes visual boundaries. *Perception & Psychophysics*, 53(6), 633–641.
- Fischer, B., & Boch, R. (1983). Saccadic eye movements after extremely short reaction times in the monkey. *Brain Research*, 260(1), 21–26.
- Fischer, B., & Ramsperger, E. (1984). Human express saccades: extremely short reaction times of goal directed eye movements. *Experimental Brain Research*, 57(1), 191–195.
- Fischer, B., & Weber, H. (1993). Express saccades and visual attention. *Behavioral and Brain Sciences*, 16(03), 553–567.
- Fries, W. (1981). The projection from striate and prestriate visual cortex onto the pontine nuclei in the macaque monkey. In *Soc Neurosci Abstr* (Vol. 7, p. 762).
- Gancarz, G., & Grossberg, S. (1999). A neural model of saccadic eye movement control explains task-specific adaptation. *Vision Research*, 39(18), 3123–3143.
- Gandhi, N. J., & Keller, E. L. (1997). Spatial distribution and discharge characteristics of superior colliculus neurons antidromically activated from the omnipause region in monkey. *Journal of Neurophysiology*, 78(4), 2221–2225.
- Gawne, T. J., & Martin, J. M. (2002). Responses of primate visual cortical neurons to stimuli presented by flash, saccade, blink, and external darkening. *Journal of Neurophysiology*, 88(5), 2178–2186.
- Gilchrist, I. D. (2011). Saccades. *Oxford Handbook of Eye Movements*, 85–95.
- Gillen, C., Weiler, J., & Heath, M. (2013). Stimulus-driven saccades are characterized by an invariant undershooting bias: no evidence for a range effect. *Experimental Brain Research*, 230(2), 165–174.
- Ginsborg, B. L., & Maurice, D. M. (1959). Involuntary movements of the eye during fixation and blinking. *The British Journal of Ophthalmology*, 43(7), 435.
- Girard, B., & Berthoz, A. (2005). From brainstem to cortex: computational models of saccade generation circuitry. *Progress in Neurobiology*, 77(4), 215–251.
- Girard, P. (1995). Bases anatomo-physiologiques de la vision résiduelle après lésion de l'aire visuelle primaire. *Revue Neurologique (Paris)*, 151(8-9), 457–465.
- Girard, P., Hupe, J. M., & Bullier, J. (2001). Feedforward and feedback connections between areas V1 and V2 of the monkey have similar rapid conduction velocities. *Journal of Neurophysiology*, 85(3), 1328–1331.
- Godijn, R., & Theeuwes, J. (2002). Oculomotor capture and inhibition of return: Evidence for an oculomotor suppression account of IOR. *Psychological Research*, 66(4), 234–246.
- Goffart, L. (2009). Saccadic eye movements. *Encyclopedia of Neuroscience*, 8, 437–444.
- Goldberg, M. E., & Wurtz, R. H. (1972a). Activity of superior colliculus in behaving monkey. I. Visual receptive fields of single neurons. *J Neurophysiol*, 35(4), 542–559.
- Grill-Spector, K., & Malach, R. (2004). The human visual cortex. *Annu. Rev. Neurosci.*, 27, 649–677.

- Groh, J. M., & Sparks, D. L. (1996). Saccades to somatosensory targets. I. Behavioral characteristics. *Journal of Neurophysiology*, 75(1), 412–427.
- Grosz, D. H., & Shapley, R. M. (1993). Signal “illusory” contours. *Nature*, 365.
- Guez, J.-E., Marchal, P., Gargasson, J.-F. L., Grall, Y., & O’regan, J. K. (1994). Eye fixations near corners: evidence for a centre of gravity calculation based on contrast, rather than luminance or curvature. *Vision Research*, 34(12), 1625–1635.
- Hafed, Z. M., Goffart, L., & Krauzlis, R. J. (2008). Superior colliculus inactivation causes stable offsets in eye position during tracking. *The Journal of Neuroscience*, 28(32), 8124–8137.
- Hafed, Z. M., Goffart, L., & Krauzlis, R. J. (2009). A neural mechanism for microsaccade generation in the primate superior colliculus. *Science*, 323(5916), 940–943.
- Hall, N., & Colby, C. (2014). S-cone visual stimuli activate superior colliculus neurons in old world monkeys: implications for understanding blindsight. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(6), 1234–1256.
- Hanes, D. P., & Wurtz, R. H. (2001). Interaction of the frontal eye field and superior colliculus for saccade generation. *Journal of Neurophysiology*, 85(2), 804–815.
- Hannula, D. E., Simons, D. J., & Cohen, N. J. (2005). Imaging implicit perception: promise and pitfalls. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(3), 247–255.
- Harris, C. M. (1995). Does saccadic undershoot minimize saccadic flight-time? A Monte-Carlo study. *Vision Research*, 35(5), 691–701.
- Harris, C. M., & Wolpert, D. M. (2006). The main sequence of saccades optimizes speed-accuracy trade-off. *Biological Cybernetics*, 95(1), 21–29.
- He, P., & Kowler, E. (1989). The role of location probability in the programming of saccades: Implications for “center-of-gravity” tendencies. *Vision Research*, 29(9), 1165–1181.
- He, P., & Kowler, E. (1991). Saccadic localization of eccentric forms. *JOSA A*, 8(2), 440–449.
- Heller, D. (1988). On the history of eye movement recording. *G. L. Üer, U. Lass, & J. Shallo-Hoffmann (Eds.) Eye Movement Research. Physiological and Psychological Aspects*, 37–51.
- Henderson, J. M. (2003). Human gaze control during real-world scene perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(11), 498–504.
- Henderson, J. M., Brockmole, J. R., Castelano, M. S., & Mack, M. (2007). Visual saliency does not account for eye movements during visual search in real-world scenes. *Eye Movements: A Window on Mind and Brain*, 537–562.
- Hendry, S. H., & Reid, R. C. (2000). The koniocellular pathway in primate vision. *Annual Review of Neuroscience*, 23(1), 127–153.
- Hendry, S. H., & Yoshioka, T. (1994). A neurochemically distinct third channel in the macaque dorsal lateral geniculate nucleus. *Science*, 264(5158), 575–577.
- Hikosaka, O., Nakamura, K., & Nakahara, H. (2006). Basal Ganglia Orient Eyes to Reward. *Journal of Neurophysiology*, 95(2), 567–584.
- Hoffmann, K.-P. (1973). Conduction velocity in pathways from retina to superior colliculus in the cat: a correlation with receptive-field properties. *Journal of Neurophysiology*, 36(3), 409–424.
- Holmes, G. (1919). The Montgomery Lectures In Ophthalmology. Delivered In Trinity College, Dublin, June, 1919. Lecture I. The Cortical Localization Of Vision. *The British Medical Journal*, 193–199.
- Horton, J. C., & Hoyt, W. F. (1991). The representation of the visual field in human striate cortex: a revision of the classic Holmes map. *Archives of Ophthalmology*, 109(6), 816–824.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1959). Receptive fields of single neurones in the cat’s striate cortex. *The Journal of Physiology*, 148(3), 574–591.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat’s visual cortex. *The Journal of Physiology*, 160(1), 106.
- Hubel, D. H., LeVay, S., & Wiesel, T. N. (1975). Mode of termination of retinotectal fibers in macaque monkey: an autoradiographic study. *Brain Research*, 96(1), 25–40.
- Hupe, J. M., James, A. C., Payne, B. R., Lomber, S. G., Girard, P., & Bullier, J. (1998). Cortical feedback improves discrimination between figure and background by V1, V2 and V3 neurons. *Nature*, 394(6695), 784–787.
- Infante, C., & Leiva, J. (1986). Simultaneous unitary neuronal activity in both superior colliculi and its relation to eye movements in the cat. *Brain Research*, 381(2), 390–392.
- Ipata, A. E., Gee, A. L., Gottlieb, J., Bisley, J. W., & Goldberg, M. E. (2006). LIP responses to a popout stimulus are reduced if it is overtly ignored. *Nature Neuroscience*, 9(8), 1071–1076.
- Itti, L., & Koch, C. (2000). A saliency-based search mechanism for overt and covert shifts of visual attention. *Vision Research*, 40(10), 1489–1506.
- Itti, L., & Koch, C. (2001). Computational modelling of visual attention. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(3), 194–203.
- Itti, L., Koch, C., & Niebur, E. (1998). A model of saliency-based visual attention for rapid scene analysis. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 20(11), 1254–1259.
- Jacobs, A. M. (1987). On localization and saccade programming. *Vision Research*, 27(11), 1953–1966.
- Javal, E. (1879). Essai sur la physiologie de la lecture. In *Annales d’Oculistique*.

- Jay, M. F., & Sparks, D. L. (1987). Sensorimotor integration in the primate superior colliculus. II. Coordinates of auditory signals. *Journal of Neurophysiology*, *57*(1), 35–55.
- Johnston, K., & Everling, S. (2008). Neurophysiology and neuroanatomy of reflexive and voluntary saccades in non-human primates. *Brain and Cognition*, *68*(3), 271–283.
- Judd, C. H. (1905). The Muller-Lyer illusion. *The Psychological Review: Monograph Supplements*.
- Julesz, B. (1965). Texture and visual perception. *Scientific American*, *212*, 38–48.
- Julesz, B. (1975). Experiments in the visual perception of texture. *Scientific American*, *232*, 34–43.
- Julesz, B. (1981). Textons, the elements of texture perception, and their interactions. *Nature*, *290*(5802), 91–97.
- Kapoula, Z. (1985). Evidence for a range effect in the saccadic system. *Vision Research*, *25*(8), 1155–1157.
- Kapoula, Z., & Robinson, D. A. (1986). Saccadic undershoot is not inevitable: saccades can be accurate. *Vision Research*, *26*(5), 735–743.
- Kennedy, H., & Bullier, J. (1985). A double-labeling investigation of the afferent connectivity to cortical areas V1 and V2 of the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, *5*(10), 2815–2830.
- Kentridge, R. W., Heywood, C. A., & Weiskrantz, L. (1997). Residual vision in multiple retinal locations within a scotoma: Implications for blindsight. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*(2), 191–202.
- Kingstone, A., & Klein, R. M. (1993). Visual offsets facilitate saccadic latency: does predisengagement of visuospatial attention mediate this gap effect? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *19*(6), 1251.
- Kirchner, H., & Thorpe, S. J. (2006). Ultra-rapid object detection with saccadic eye movements: Visual processing speed revisited. *Vision Research*, *46*(11), 1762–1776.
- Klein, R. (1988). Inhibitory tagging system facilitates visual search. *Nature*, *334*(6181), 430–431.
- Klein, R. M. (2000). Inhibition of return. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(4), 138–147.
- Knierim, J. J., & Van Essen, D. C. (1992). Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, *67*(4), 961–980.
- Koch, C., & Ullman, S. (1985). Shifts in selective visual attention: towards the underlying neural circuitry. *Human Neurobiology*, *4*(4), 219–227.
- Kolb, B., & Whishaw, I. Q. (2001). *An introduction to brain and behavior*. Worth Publishers. Retrieved from <http://psycnet.apa.org/psycinfo/2002-17980-000>
- Kowler, E. (1990). *Eye movements and their role in visual and cognitive processes* (Vol. 4). Elsevier Science Ltd.
- Kowler, E., Anderson, E., Doshier, B., & Blaser, E. (1995). The role of attention in the programming of saccades. *Vision Research*, *35*(13), 1897–1916.
- Krauzlis, R. J., Basso, M. A., & Wurtz, R. H. (1997). Shared motor error for multiple eye movements. *Science*, *276*(5319), 1693–1695.
- Kruggel, F., Herrmann, C. S., Wiggins, C. J., & von Cramon, D. Y. (2001). Hemodynamic and electroencephalographic responses to illusory figures: recording of the evoked potentials during functional MRI. *Neuroimage*, *14*(6), 1327–1336.
- Kuffler, S. W. (1953). Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *Journal of Neurophysiology*, *16*(1), 37–68.
- Kveraga, K., Boshyan, J., & Bar, M. (2007). Magnocellular projections as the trigger of top-down facilitation in recognition. *The Journal of Neuroscience*, *27*(48), 13232–13240.
- Lamme, V. A., & Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in Neurosciences*, *23*(11), 571–579.
- Lamme, V. A., Rodriguez-Rodriguez, V., & Spekreijse, H. (1999). Separate processing dynamics for texture elements, boundaries and surfaces in primary visual cortex of the macaque monkey. *Cerebral Cortex*, *9*(4), 406–413.
- Larsson, J., Amunts, K., Gulyás, B., Malikovic, A., Zilles, K., & Roland, P. E. (1999). Neuronal correlates of real and illusory contour perception: functional anatomy with PET. *European Journal of Neuroscience*, *11*(11), 4024–4036.
- Laubrock, J. & Kliegl, R. (in preparation). eyetrackR: an R package for the analysis of eye movement data.
- Lee, C., Rohrer, W. H., & Sparks, D. L. (1988). Population coding of saccadic eye movements by neurons in the superior colliculus. *Nature*, *332*(6162), 357–360.
- Lee, T. S., & Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(4), 1907–1911.
- Lee, T. S., Mumford, D., Romero, R., & Lamme, V. A. (1998). The role of the primary visual cortex in higher level vision. *Vision Research*, *38*(15), 2429–2454.
- Leigh, R. J., & Kennard, C. (2004). Using saccades as a research tool in the clinical neurosciences. *Brain*, *127*(3), 460–477.
- Leigh, R. J., & Zee, D. S. (2006). Diagnosis of nystagmus and saccadic intrusion. *The Neurology of Eye Movements*. Oxford University Press, New York, 475–558.
- Lévy-Schoen, A. (1969). Détermination et latence de la réponse oculomotrice à deux stimulus simultanés ou successifs selon leur excentricité relative. *L'Année Psychologique*, *69*(2), 373–392.
- Livingstone, M., & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, *240*(4853), 740–749.

- Ludwig, C. J., & Gilchrist, I. D. (2002). Stimulus-driven and goal-driven control over visual selection. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 28(4), 902.
- Ludwig, C. J., & Gilchrist, I. D. (2003). Goal-driven modulation of oculomotor capture. *Perception & Psychophysics*, 65(8), 1243–1251.
- Ludwig, C. J., Gilchrist, I. D., McSorley, E., & Baddeley, R. J. (2005). The temporal impulse response underlying saccadic decisions. *The Journal of Neuroscience*, 25(43), 9907–9912.
- Marcel, A. J. (1983). Conscious and unconscious perception: An approach to the relations between phenomenal experience and perceptual processes. *Cognitive Psychology*, 15(2), 238–300.
- Marcel, A. J. (1998). Blindsight and shape perception: deficit of visual consciousness or of visual function? *Brain*, 121(8), 1565–1588.
- Marino, R. A., Levy, R., Boehnke, S., White, B. J., Itti, L., & Munoz, D. P. (2012). Linking visual response properties in the superior colliculus to saccade behavior. *European Journal of Neuroscience*, 35(11), 1738–1752.
- Marino, R. A., Rodgers, C. K., Levy, R., & Munoz, D. P. (2008). Spatial relationships of visuomotor transformations in the superior colliculus map. *Journal of Neurophysiology*, 100(5), 2564–2576.
- Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., & Hubel, D. H. (2004). The role of fixational eye movements in visual perception. *Nature Reviews Neuroscience*, 5(3), 229–240.
- Massendari, D., Tandonnet, C., & Vitu, F. (2014). On the reduced influence of contour on saccade metrics and its competition with stimulus size. *Vision Research*.
- Massendari, D., Tandonnet, C., Castet, E., & Vitu, F. (2014). Investigating the time course of luminance and orientation influences on saccadic behavior. *Journal of Vision*, 14(10), 748–748.
- Maunsell, J. H., & Newsome, W. T. (1987). Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 10(1), 363–401.
- Maunsell, J. H., Ghose, G. M., Assad, J. A., McADAMS, C. J., Boudreau, C. E., & Noerager, B. D. (1999). Visual response latencies of magnocellular and parvocellular LGN neurons in macaque monkeys. *Visual Neuroscience*, 16(01), 1–14.
- May, P. J. (2006). The mammalian superior colliculus: laminar structure and connections. *Progress in Brain Research*, 151, 321–378.
- Mazer, J. A., Vinje, W. E., McDermott, J., Schiller, P. H., & Gallant, J. L. (2002). Spatial frequency and orientation tuning dynamics in area V1. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(3), 1645–1650.
- McConkie, G. W., Kerr, P. W., Reddix, M. D., & Zola, D. (1988). Eye movement control during reading: I. The location of initial eye fixations on words. *Vision Research*, 28(10), 1107–1118.
- McDowell, J. E., Dyckman, K. A., Austin, B. P., & Clementz, B. A. (2008). Neurophysiology and neuroanatomy of reflexive and volitional saccades: evidence from studies of humans. *Brain and Cognition*, 68(3), 255–270.
- McGowan, J. W., Kowler, E., Sharma, A., & Chubb, C. (1998). Saccadic localization of random dot targets. *Vision Research*, 38(6), 895–909.
- McIlwain, J. T. (1975). Visual receptive fields and their images in superior colliculus of the cat. *J. Neurophysiol*, 38(2), 19–230.
- McIlwain, J. T. (1982). Lateral spread of neural excitation during microstimulation in intermediate gray layer of cat's superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 47(2), 167–178.
- McSorley, E., & Findlay, J. M. (2003). Saccade target selection in visual search: Accuracy improves when more distractors are present. *Journal of Vision*, 3(11), 20.
- Meeter, M., Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2010). A competitive integration model of exogenous and endogenous eye movements. *Biological Cybernetics*, 102(4), 271–291.
- Melcher, D., & Kowler, E. (1999). Shapes, surfaces and saccades. *Vision Research*, 39(17), 2929–2946.
- Meredith, M. A., & Ramoa, A. S. (1998). Intrinsic circuitry of the superior colliculus: pharmacophysiological identification of horizontally oriented inhibitory interneurons. *Journal of Neurophysiology*, 79(3), 1597–1602.
- Meredith, M. A., & Stein, B. E. (1983). Interactions among converging sensory inputs in the superior colliculus. *Science*, 221(4608), 389–391.
- Meredith, M. A., & Stein, B. E. (1985). Descending efferents from the superior colliculus relay integrated multisensory information. *Science*, 227(4687), 657–659.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (1995). *The visual brain in action* (Vol. 27). England.
- Mohler, C. W., & Wurtz, R. H. (1977). Role of striate cortex and superior colliculus in visual guidance of saccadic eye movements in monkeys. *Journal of Neurophysiology*, 40(1), 74–94.
- Morange-Majoux, F. (2011). *Psychophysiologie*. Paris, Ed Dunod.
- Morey, R. D. (2008). Confidence intervals from normalized data: A correction to Cousineau (2005). *Reason*, 4(2), 61–64.
- Morris, J. S., DeGelder, B., Weiskrantz, L., & Dolan, R. J. (2001). Differential extrageniculostriate and amygdala responses to presentation of emotional faces in a cortically blind field. *Brain*, 124(6), 1241–1252.

- Morris, J. S., Öhman, A., & Dolan, R. J. (1999). A subcortical pathway to the right amygdala mediating “unseen” fear. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *96*(4), 1680–1685.
- Moschovakis, A. K. (1996). The superior colliculus and eye movement control. *Current Opinion in Neurobiology*, *6*(6), 811–816.
- Motter, B. C., & Belky, E. J. (1998). The guidance of eye movements during active visual search. *Vision Research*, *38*(12), 1805–1815.
- Müller, J. X. (1826). *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere (etc.)-Leipzig, Cnobloch 1826*. Cnobloch.
- Munoz, D. P., & Everling, S. (2004). Look away: the anti-saccade task and the voluntary control of eye movement. *Nature Reviews Neuroscience*, *5*(3), 218–228.
- Munoz, D. P., & Istvan, P. J. (1998). Lateral inhibitory interactions in the intermediate layers of the monkey superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, *79*(3), 1193–1209.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1993a). Fixation cells in monkey superior colliculus. I. Characteristics of cell discharge. *Journal of Neurophysiology*, *70*(2), 559–575.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1993b). Fixation cells in monkey superior colliculus. II. Reversible activation and deactivation. *Journal of Neurophysiology*, *70*(2), 576–589.
- Nothdurft, H. C., & Li, C. Y. (1985). Texture discrimination: representation of orientation and luminance differences in cells of the cat striate cortex. *Vision Research*, *25*(1), 99–113.
- Nothdurft, H. C., & Parlitz, D. (1993). Absence of express saccades to texture or motion defined targets. *Vision Research*, *33*(10), 1367–1383.
- Nothdurft, H.-C. (1993). The conspicuousness of orientation and motion contrast. *Spatial Vision*, *7*(4), 341–366.
- Nothdurft, H.-C. (2000). Saliency from feature contrast: additivity across dimensions. *Vision Research*, *40*(10), 1183–1201.
- Nothdurft, H.-C. (2006). Saliency and target selection in visual search. *Visual Cognition*, *14*(4–8), 514–542.
- Nothdurft, H.-C., Gallant, J. L., & van Essen, D. C. (1999). Response modulation by texture surround in primate area V1: correlates of “popout” under anesthesia. *Visual Neuroscience*, *16*(01), 15–34.
- Nowak, L. G., & Bullier, J. (1997). The timing of information transfer in the visual system. In *Extrastriate cortex in primates* (pp. 205–241). Springer.
- Nowak, L. G., & Bullier, J. (1998). Axons, but not cell bodies, are activated by electrical stimulation in cortical gray matter II. Evidence from selective inactivation of cell bodies and axon initial segments. *Experimental Brain Research*, *118*(4), 489–500.
- Nowak, L. G., Munk, M. H. J., Girard, P., & Bullier, J. (1995). Visual latencies in areas V1 and V2 of the macaque monkey. *Visual Neuroscience*, *12*(02), 371–384.
- Nuthmann, A., Vitu, F., Kliegl, R. & Engbert, R. (in preparation). The saccadic range effect revisited: Implications for eye-movement control in reading.
- Olivier, E., Dorris, M. C., & Munoz, D. P. (1999). Lateral interactions in the superior colliculus, not an extended fixation zone, can account for the remote distractor effect. *Behavioral and Brain Sciences*, *22*(04), 694–695.
- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., & Eggermont, J. J. (1985). Latency dependence of colour-based target vs nontarget discrimination by the saccadic system. *Vision Research*, *25*(6), 849–862.
- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., & Eggermont, J. J. (1986). Visuomotor fields of the superior colliculus: a quantitative model. *Vision Research*, *26*(6), 857–873.
- Paré, M., & Guitton, D. (1994). The fixation area of the cat superior colliculus: effects of electrical stimulation and direct connection with brainstem omnipause neurons. *Experimental Brain Research*, *101*(1), 109–122.
- Paré, M., & Munoz, D. P. (1996). Saccadic reaction time in the monkey: advanced preparation of oculomotor programs is primarily responsible for express saccade occurrence. *Journal of Neurophysiology*, *76*(6), 3666–3681.
- Paré, M., & Wurtz, R. H. (1997). Monkey posterior parietal cortex neurons antidromically activated from superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, *78*(6), 3493–3497.
- Paré, M., & Wurtz, R. H. (2001). Progression in neuronal processing for saccadic eye movements from parietal cortex area lip to superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, *85*(6), 2545–2562.
- Parkhurst, D. J., & Niebur, E. (2004). Texture contrast attracts overt visual attention in natural scenes. *European Journal of Neuroscience*, *19*(3), 783–789.
- Parkhurst, D., Law, K., & Niebur, E. (2002). Modeling the role of saliency in the allocation of overt visual attention. *Vision Research*, *42*(1), 107–123.
- Payne, B. R., Lomber, S. G., Geeraerts, S., Van Der Gucht, E., & Vandenbussche, E. (1996). Reversible visual hemineglect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *93*(1), 290–294.
- Pelisson, D., Alahyane, N., Panouilleres, M., & Tillikete, C. (2010). Sensorimotor adaptation of saccadic eye movements. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *34*(8), 1103–1120.
- Peterhans, E., & von der Heydt, R. (1989a). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II. Contours bridging gaps. *The Journal of Neuroscience*, *9*(5), 1749–1763.
- Peterhans, E., & von der Heydt, R. (1989b). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II. Contours bridging gaps. *The Journal of Neuroscience*, *9*(5), 1749–1763.

- Peterhans, E., & Von der Heydt, R. (1991). Elements of form perception in monkey prestriate cortex. *Representations of Vision*. Eds A. Gorea, Y. Fregnac, Z. Kapoula, J. Findlay, 111–124.
- Phongphanphane, P., Marino, R. A., Kaneda, K., Yanagawa, Y., Munoz, D. P., & Isa, T. (2014). Distinct local circuit properties of the superficial and intermediate layers of the rodent superior colliculus. *European Journal of Neuroscience*, 40(2), 2329–2343.
- Pierrot-Deseilligny, C., Müri, R. M., Ploner, C. J., Gaymard, B., & Rivaud-Pechoux, S. (2003). Cortical control of ocular saccades in humans: a model for motricity. *Progress in Brain Research*, 142, 3–17.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., & Sarkar, D. (2011). R Development Core Team. 2010. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-97. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna*.
- Pollack, J. G., & Hickey, T. L. (1979). The distribution of retino-collicular axon terminals in rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 185(4), 587–602.
- Pöppel, E., Held, R., & Frost, D. (1973). Residual visual function after brain wounds involving the central visual pathways in man.
- Posner, M. I., & Cohen, Y. (1984). Components of visual orienting. *Attention and Performance X: Control of Language Processes*, 32, 531–556.
- Posner, M. I., Rafal, R. D., Choate, L. S., & Vaughan, J. (1985). Inhibition of return: Neural basis and function. *Cognitive Neuropsychology*, 2(3), 211–228.
- Pratt, J., Lajonchere, C. M., & Abrams, R. A. (2006). Attentional modulation of the gap effect. *Vision Research*, 46(16), 2602–2607.
- Pritchard, R. M. (1961). *Stabilized images on the retina* (Vol. 511). WH Freeman Company.
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Katz, L. C., LaMantia, A., McNamara, J. O., & Williams, S. M. (2001). Neuroscience. Sunderland. MA: Sinauer Associates.
- Rafal, R., Smith, J., Krantz, J., Cohen, A., & Brennan, C. (1990). Extrageniculate vision in hemianopic humans: saccade inhibition by signals in the blind field. *Science*, 250(4977), 118–121.
- Raiguel, S. E., Lagae, L., Gulyàs, B., & Orban, G. A. (1989). Response latencies of visual cells in macaque areas V1, V2 and V5. *Brain Research*, 493(1), 155–159.
- Ramsden, B. M., Hung, C. P., & Roe, A. W. (2001). Real and illusory contour processing in area V1 of the primate: a cortical balancing act. *Cerebral Cortex*, 11(7), 648–665.
- Rayner, K. (1998). Eye movements in reading and information processing: 20 years of research. *Psychological Bulletin*, 124 (3), 372–422.
- Reich, D. S., Mechler, F., Purpura, K. P., & Victor, J. D. (2000). Interspike intervals, receptive fields, and information encoding in primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, 20(5), 1964–1974.
- Ricco, A. (1877). Relazione fra il minimo angolo visuale e l'intensità luminosa. *Memorie Della Societa Degli Spettroscopisti Italiani*, 6, 29–B58.
- Robinson, D. A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Research*, 12(11), 1795–1808.
- Robinson, D. A. (1973). Models of the saccadic eye movement control system. *Kybernetik*, 14(2), 71–83.
- Robinson, D. A., & Keller, E. L. (1972). The behavior of eye movement motoneurons in the alert monkey. *Bibliotheca Ophthalmologica: Supplementa Ad Ophthalmologica*, 82, 7–16.
- Robinson, D. L., & McClurkin, J. W. (1988). The visual superior colliculus and pulvinar. *Reviews of Oculomotor Research*, 3, 337–360.
- Rodman, H. R., Gross, C. G., & Albright, T. D. (1989). Afferent basis of visual response properties in area MT of the macaque. I. Effects of striate cortex removal. *The Journal of Neuroscience*, 9(6), 2033–2050.
- Rolf, M. (2009). Microsaccades: small steps on a long way. *Vision Research*, 49(20), 2415–2441.
- Rolf, M., & Vitu, F. (2007). On the limited role of target onset in the gap task: support for the motor-preparation hypothesis. *Journal of Vision*, 7(10), 7.
- Ross, S. M., & Ross, L. E. (1981). Saccade latency and warning signals: effects of auditory and visual stimulus onset and offset. *Perception & Psychophysics*, 29(5), 429–437.
- Rossetti, Y., Pisella, L., & Vighetto, A. (2003). Optic ataxia revisited. *Experimental Brain Research*, 153(2), 171–179.
- Ruete, C. G. T. (1845). *Das Ophthalmotrop, dessen Bau und Gebrauch*.
- Sandell, J. H., Schiller, P. H., & Maunsell, J. H. R. (1984). The effect of superior colliculus and frontal eye field lesions on saccadic latency in the monkey. In *Perception* (Vol. 13, pp. A6–A6). England.
- Sasaki, Y., & Watanabe, T. (2004). The primary visual cortex fills in color. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(52), 18251–18256.
- Saslow, M. G. (1967). Latency for saccadic eye movement. *JOSA*, 57(8), 1030–1033.
- Schall, J. D. (1997). Visuomotor areas of the frontal lobe. In *Extrastriate cortex in primates* (pp. 527–638). Springer.
- Schall, J. D., & Cohen, J. Y. (2011). The neural basis of saccade target selection. In S. P. Liversedge, I. D. Gilchrist, & S. Everling (Eds.), *Oxford handbook on eye movements* (pp. 357–375). Oxford: University Press
- Schiller, P. H. (1977). The effect of superior colliculus ablation on saccades elicited by cortical stimulation. *Brain Research*, 122(1), 154–156.

- Schiller, P. H. (1991). The Color-Opponent and Broad-Band Channels of the Primate Visual System. In A. Valberg & B. B. Lee (Eds.), *From Pigments to Perception* (pp. 127–132). Springer US.
- Schiller, P. H. (1998). The neural control of visually guided eye movements.
- Schiller, P. H., & Chou, I. (1998). The effects of frontal eye field and dorsomedial frontal cortex lesions on visually guided eye movements. *Nature Neuroscience*, 1(3), 248–253.
- Schiller, P. H., & Kendall, J. (2004). Temporal factors in target selection with saccadic eye movements. *Experimental Brain Research*, 154(2), 154–159.
- Schiller, P. H., Sandell, J. H., & Maunsell, J. H. (1987). The effect of frontal eye field and superior colliculus lesions on saccadic latencies in the rhesus monkey. *J Neurophysiol*, 57(4), 1033–1049.
- Schiller, P. H., True, S. D., & Conway, J. L. (1980). Deficits in eye movements following frontal eye-field and superior colliculus ablations. *Journal of Neurophysiology*, 44(6), 1175–1189.
- Schlag, J., Dassonville, P., & Schlag-Rey, M. (1998). Interaction of the two frontal eye fields before saccade onset. *Journal of Neurophysiology*, 79(1), 64–72.
- Schlag-Rey, M., Schlag, J., & Dassonville, P. (1992). How the frontal eye field can impose a saccade goal on superior colliculus neurons. *J Neurophysiol*, 67(4), 1003–1005.
- Schmolesky, M. T., Wang, Y., Hanes, D. P., Thompson, K. G., Leutgeb, S., Schall, J. D., & Leventhal, A. G. (1998). Signal timing across the macaque visual system. *Journal of Neurophysiology*, 79(6), 3272–3278.
- Schofield, A. J. (2000). What does second-order vision see in an image? *Perception*, 29(9), 1071–1086.
- Seghier, M. L., & Vuilleumier, P. (2006). Functional neuroimaging findings on the human perception of illusory contours. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 30(5), 595–612.
- Seghier, M., Dojat, M., Delon-Martin, C., Rubin, C., Warnking, J., Segebarth, C., & Bullier, J. (2000). Moving illusory contours activate primary visual cortex: an fMRI study. *Cerebral Cortex*, 10(7), 663–670.
- Sestokas, A. K., Lehmkuhle, S., & Kratz, K. E. (1987). Visual latency of ganglion X-and Y-cells: A comparison with geniculate X-and Y-cells. *Vision Research*, 27(9), 1399–1408.
- Shapley, R. M., & Victor, J. D. (1978). The effect of contrast on the transfer properties of cat retinal ganglion cells. *The Journal of Physiology*, 285(1), 275–298.
- Sheinberg, D. L., & Zelinsky, G. J. (1993). A cortico-collicular model of saccadic target selection. *Perception and Cognition: Advances in Eye Movement Research*, 4, 333–348.
- Sheth, B. R., Sharma, J., Rao, S. C., & Sur, M. (1996). Orientation maps of subjective contours in visual cortex. *Science*, 274(5295), 2110–2115.
- Shook, B. L., Schlag-Rey, M., & Schlag, J. (1990). Primate supplementary eye field: I. Comparative aspects of mesencephalic and pontine connections. *Journal of Comparative Neurology*, 301(4), 618–642.
- Shook, B. L., Schlag-Rey, M., & Schlag, J. (1991). Primate supplementary eye field. II. Comparative aspects of connections with the thalamus, corpus striatum, and related forebrain nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, 307(4), 562–583.
- Siebold, A., & Donk, M. (2014a). On the importance of relative salience: comparing overt selection behavior of single versus simultaneously presented stimuli. *PloS One*, 9(6), e99707.
- Siebold, A., & Donk, M. (2014b). Reinstating salience effects over time: the influence of stimulus changes on visual selection behavior over a sequence of eye movements. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 76(6), 1655–1670.
- Siebold, A., Van Zoest, W., & Donk, M. (2011). Oculomotor evidence for top-down control following the initial saccade. *PloS One*, 6(9), e23552.
- Solomon, S. G., & Lennie, P. (2007). The machinery of colour vision. *Nature Reviews Neuroscience*, 8(4), 276–286.
- Sommer, M. A., & Wurtz, R. H. (2000). Composition and topographic organization of signals sent from the frontal eye field to the superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 83(4), 1979–2001.
- Sommer, M. A., & Wurtz, R. H. (2006). Influence of the thalamus on spatial visual processing in frontal cortex. *Nature*, 444(7117), 374–377.
- Sommer, M. A., & Wurtz, R. H. (2008). Visual perception and corollary discharge. *Perception*, 37(3), 408.
- Sommer, M. A., Schiller, P. H., & McPeck, R. M. (1993). What neural pathways mediate express saccades? *Behavioral and Brain Sciences*, 16(03), 589–590.
- Sparks, D. L. (1978). Functional properties of neurons in the monkey superior colliculus: coupling of neuronal activity and saccade onset. *Brain Research*, 156(1), 1–16.
- Sparks, D. L. (2002). The brainstem control of saccadic eye movements. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(12), 952–964.
- Sparks, D. L., & Hartwich-Young, R. (1989). The deep layers of the superior colliculus. *Rev Oculomot Res*, 3, 213–255.
- Sparks, D. L., Lee, C., & Rohrer, W. H. (1990). Population coding of the direction, amplitude, and velocity of saccadic eye movements by neurons in the superior colliculus (Vol. 55, pp. 805–811). Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Sparks, D., Rohrer, W. H., & Zhang, Y. (2000). The role of the superior colliculus in saccade initiation: a study of express saccades and the gap effect. *Vision Research*, 40(20), 2763–2777.
- Spillmann, L., & Dresch, B. (1995). Phenomena of illusory form: can we bridge the gap between levels of explanation? *Perception-London*, 24, 1333–1363.

- Stanley, D. A., & Rubin, N. (2003). fMRI activation in response to illusory contours and salient regions in the human lateral occipital complex. *Neuron*, *37*(2), 323–331.
- Sutter, A., Sperling, G., & Chubb, C. (1995). Measuring the spatial frequency selectivity of second-order texture mechanisms. *Vision Research*, *35*(7), 915–924.
- Tam, W. J., & Stelmach, L. B. (1993). Viewing behavior: ocular and attentional disengagement. *Perception & Psychophysics*, *54*(2), 211–222.
- Tandonnet, C., & Vitu, F. (2013). Stimulus properties and saccade metrics: When local features are more critical than global features. *Behavioral Neuroscience*, *127*(1), 121.
- Tandonnet, C., Casteau, S., & Vitu, F. (2013). On the limited effect of stimulus boundaries on saccade metrics. *Journal of Vision*, *13*(12), 13.
- Tandonnet, C., Massendari, D., & Vitu, F. (2012). When larger visual distractors become less disruptive: Behavioral evidence for lateral inhibition in saccade generation. *Journal of Vision*, *12*(4).
- Tatler, B. W. (2007). The central fixation bias in scene viewing: Selecting an optimal viewing position independently of motor biases and image feature distributions. *Journal of Vision*, *7*(14), 4.
- Tatler, B. W., Hayhoe, M. M., Land, M. F., & Ballard, D. H. (2011). Eye guidance in natural vision: Reinterpreting salience. *Journal of Vision*, *11*(5), 5.
- Theeuwes, J. (1992). Perceptual selectivity for color and form. *Perception & Psychophysics*, *51*(6), 599–606.
- Theeuwes, J. (1993). Visual selective attention: A theoretical analysis. *Acta Psychologica*, *83*(2), 93–154.
- Theeuwes, J. (1995). Abrupt luminance change pops out; abrupt color change does not. *Perception & Psychophysics*, *57*(5), 637–644.
- Theeuwes, J., Kramer, A. F., Hahn, S., & Irwin, D. E. (1998). Our eyes do not always go where we want them to go: Capture of the eyes by new objects. *Psychological Science*, *9*(5), 379–385.
- Theeuwes, J., Kramer, A. F., Hahn, S., Irwin, D. E., & Zelinsky, G. J. (1999). Influence of attentional capture on oculomotor control. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *25*(6), 1595.
- Thorpe, S. (1995). La Reconnaissance Visuelle: de la rétine au cortex inférotemporal. *Revue de neuropsychologie*, *5*, 389–410.
- Tigges, J., & Tigges, M. (1981). Distribution of retinofugal and corticofugal axon terminals in the superior colliculus of squirrel monkey. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, *20*(2), 149–158.
- Tinker, M. A. (1928). A photographic study of eye movements in reading formulae. *Genetic Psychology Monographs*.
- Trappenberg, T., Dorris, M., Munoz, D., & Klein, R. (2001). A model of saccade initiation based on the competitive integration of exogenous and endogenous signals in the superior colliculus. *Cognitive Neuroscience, Journal of*, *13*(2), 256–271.
- Treisman, A. M., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, *12*(1), 97–136.
- Ungerleider, L. G., & Pasternak, T. (2004). Ventral and dorsal cortical processing streams. *The Visual Neurosciences*, *1*(34), 541–562.
- Van der Stigchel, S., & Nijboer, T. C. (2011). The global effect: what determines where the eyes land. *Journal of Eye Movement Research*, *4*(2), 1–13.
- Van der Stigchel, S., Meeter, M., & Theeuwes, J. (2007). The spatial coding of the inhibition evoked by distractors. *Vision Research*, *47*(2), 210–218.
- Van Opstal, A. J., & Van Gisbergen, J. A. M. (1989a). A nonlinear model for collicular spatial interactions underlying the metrical properties of electrically elicited saccades. *Biological Cybernetics*, *60*(3), 171–183.
- Van Opstal, A. J., & Van Gisbergen, J. A. M. (1989b). Scatter in the metrics of saccades and properties of the collicular motor map. *Vision Research*, *29*(9), 1183–1196.
- Van Zoest, W., & Donk, M. (2004). Bottom-up and top-down control in visual search. *Perception-London*, *33*, 927–938.
- Van Zoest, W., & Donk, M. (2005). The effects of salience on saccadic target selection. *Visual Cognition*, *12*(2), 353–375.
- Van Zoest, W., & Donk, M. (2006). Saccadic target selection as a function of time. *Spatial Vision*, *19*(1), 61–76.
- Van Zoest, W., & Donk, M. (2008). Goal-driven modulation as a function of time in saccadic target selection. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *61*(10), 1553–1572.
- Van Zoest, W., & Donk, M. (2010). Awareness of the saccade goal in oculomotor selection: Your eyes go before you know. *Consciousness and Cognition*, *19*(4), 861–871.
- Van Zoest, W., Donk, M., & Theeuwes, J. (2004). The role of stimulus-driven and goal-driven control in saccadic visual selection. *Journal of Experimental Psychology Human Perception and Performance*, *30*(4), 746–759.
- Vishwanath, D., & Kowler, E. (2003). Localization of shapes: Eye movements and perception compared. *Vision Research*, *43*(15), 1637–1653.
- Vishwanath, D., Kowler, E., & Feldman, J. (2000). Saccadic localization of occluded targets. *Vision Research*, *40*(20), 2797–2811.
- Vitu, F. (1991). The existence of a center of gravity effect during reading. *Vision Research*, *31*(7), 1289–1313.

- Vitu, F. (1993). Prediction as an explanation for the occurrence of express saccades. *Behavioral and Brain Sciences*, 16(03), 592–592.
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity: Implications for eye movements in reading. *Journal of Eye Movement Research*, 2(3), 1–18.
- Vitu, F., & Casteau, S. (2013). Population averaging in the distorted map of the superior colliculus: A new and simple account of systematic saccadic undershoot. *Journal of Vision*, 13(9), 1220–1220.
- Vitu, F., Lancelin, D., Jean, A., & Farioli, F. (2006). Influence of foveal distractors on saccadic eye movements: A dead zone for the global effect. *Vision Research*, 46(28), 4684–4708.
- Viviani, P., & Swensson, R. G. (1982). Saccadic eye movements to peripherally discriminated visual targets. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 8(1), 113.
- Von der Heydt, R., & Peterhans, E. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *The Journal of Neuroscience*, 9(5), 1731–1748.
- Von Helmholtz, H. (1866). *Handbuch der physiologischen Optik: mit 213 in den Text eingedruckten Holzschnitten und 11 Tafeln* (Vol. 9). Voss.
- Walker, R., Deubel, H., Schneider, W. X., & Findlay, J. M. (1997). Effect of remote distractors on saccade programming: evidence for an extended fixation zone. *Journal of Neurophysiology*, 78(2), 1108–1119.
- Walker, R., Kentridge, R. W., & Findlay, J. M. (1995). Independent contributions of the orienting of attention, fixation offset and bilateral stimulation on human saccadic latencies. *Experimental Brain Research*, 103(2), 294–310.
- Walker, R., Mannan, S., Maurer, D., Pambakian, A. L., & Kennard, C. (2000). The oculomotor distractor effect in normal and hemianopic vision. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 267(1442), 431–438.
- Walker, R., Techawachirakul, P., & Haggard, P. (2009). Frontal eye field stimulation modulates the balance of salience between target and distractors. *Brain Research*, 1270, 54–63.
- Webster, M. J., Bachevalier, J., & Ungerleider, L. G. (1993). Subcortical connections of inferior temporal areas TE and TEO in macaque monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, 335(1), 73–91.
- Weiskrantz, L. (1986). Blindsight: A case study and implications.
- Weiskrantz, L. (1996). Blindsight revisited. *Current Opinion in Neurobiology*, 6(2), 215–220.
- Weiskrantz, L., Warrington, E. K., Sanders, M. D., & Marshall, J. (1974). Visual capacity in the hemianopic field following a restricted occipital ablation. *Brain*, 97(1), 709–728.
- Wells, W. C. (1792). *An essay upon single vision with two eyes [electronic resource]: Together with experiments and observations on several other subjects optics*. By William Charles Wells, MD. T. Cadell, in the Strand.
- Wertheimer, M. (1958). *Readings in perception*.
- Wessinger, C. M., Fendrich, R., & Gazzaniga, M. S. (1997). Islands of residual vision in hemianopic patients. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(2), 203–221.
- White, B. J., & Munoz, D. P. (2011). The superior colliculus. *Lateral*, 3(5), 4.
- White, B. J., Gegenfurtner, K. R., & Kerzel, D. (2005). Effects of structured nontarget stimuli on saccadic latency. *Journal of Neurophysiology*, 93(6), 3214–3223.
- Wilimzig, C., Schneider, S., & Schöner, G. (2006). The time course of saccadic decision making: Dynamic field theory. *Neural Networks*, 19(8), 1059–1074.
- Wolfe, J. M. (1998). Visual search. *Attention*, 1, 13–73.
- Wurtz, R. H., & Goldberg, M. E. (1971). Superior colliculus cell responses related to eye movements in awake monkeys. *Science*, 171(3966), 82–84.
- Wurtz, R. H., Richmond, B. J., & Judge, S. J. (1980). Vision during saccadic eye movements. III. Visual interactions in monkey superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 43(4), 1168–1181.
- Yarbus, A. L. (1967). Eye movements during perception of complex objects. In *Eye movements and vision* (pp. 171–211). Springer.
- Yoshida, M., Takaura, K., Kato, R., Ikeda, T., & Isa, T. (2008). Striate cortical lesions affect deliberate decision and control of saccade: implication for blindsight. *The Journal of Neuroscience*, 28(42), 10517–10530.
- Zelinsky, G. J., Rao, R. P., Hayhoe, M. M., & Ballard, D. H. (1997). Eye movements reveal the spatiotemporal dynamics of visual search. *Psychological Science*, 448–453.
- Zhou, Y. X., & Baker, C. L. (1996). Spatial properties of envelope-responsive cells in area 17 and 18 neurons of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 75(3), 1038–1050.
- Zihl, J., & Von Cramon, D. (1980). Registration of light stimuli in the cortically blind hemifield and its effect on localization. *Behavioural Brain Research*, 1(4), 287–298.
- Zipser, K., Lamme, V. A., & Schiller, P. H. (1996). Contextual modulation in primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, 16(22), 7376–7389.
- Zucker, S. W., & Davis, S. (1988). Points and endpoints: A size/spacing constraint for dot grouping. *Perception*, 17(2), 229–247.
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.



# Liste des figures

<b>Figure 1.1.</b> Trajet oculomoteur d'un individu observant le tableau de Rupin intitulé « Le retour inattendu » en fonction de l'instruction donnée.	2
<b>Figure 1.2.</b> Anatomie de l'œil.	6
<b>Figure 1.3.</b> Schéma des couches cellulaires de la rétine	7
<b>Figure 1.4.</b> Répartition des photorécepteurs dans les rétines centrale et périphérique.	9
<b>Figure 1.5.</b> Les deux principales voies visuelles : la voie géniculostriée et la voie rétino-tectale.	11
<b>Figure 1.6.</b> Schéma présentant les voies ventrales et dorsales.	14
<b>Figure 1.7.</b> Définitions des variables fondamentales du stimulus lumineux.	16
<b>Figure 1.8.</b> Exemples de stimuli de premier-ordre et de second-ordre.	17
<b>Figure 1.9.</b> Schéma illustrant les champs récepteurs et les réponses d'une cellule à centre ON et périphérie OFF (A) ou d'une cellule à centre OFF et périphérie ON (B).	19
<b>Figure 1.10.</b> Barres de différentes orientations.	20
<b>Figure 1.11.</b> Champ récepteur typique d'une cellule simple de l'aire V1.	21
<b>Figure 1.12.</b> Diagramme illustrant la façon dont une cellule de l'aire V1 répond à une rangée de cellules ganglionnaires ayant une orientation particulière.	21
<b>Figure 1.13.</b> Schéma présentant une hypercolonne de V1.	22
<b>Figure 1.14.</b> Résultats obtenus dans l'expérience de Knierim & van Essen (1992).	23
<b>Figure 1.15.</b> Exemples de stimuli utilisés dans l'expérience de Zipser, Lamme & Shiller (1996).	24
<b>Figure 1.16.</b> Modèle proposé par Peterhans et von der Heydt (1989) pour expliquer le mécanisme d'intégration des contours.	26
<b>Figure 1.17(a).</b> Principaux paramètres d'une saccade.	31
<b>Figure 1.17(b).</b> Position (en degrés), profil de vitesse (en degrés/seconde) et d'accélération (en degrés/secondes <sup>2</sup> ) de l'œil au cours du temps lors d'une tâche de visée de cible.	31
<b>Figure 1.18.</b> Propriétés dynamiques des saccades.	32
<b>Figure 1.19.</b> Schéma des muscles extra-oculaires et de leur innervation.	34
<b>Figure 1.20.</b> Aires et circuits impliqués dans le contrôle oculomoteur.	38
<b>Figure 1.21.</b> Localisation du Colliculus supérieur.	41
<b>Figure 1.22.</b> : Schéma présentant l'hypothèse des mécanismes d'interaction latérale.	44
<b>Figure 1.23.</b> Schéma illustrant l'intégration sensori-motrice au niveau du colliculus supérieur.	46
<b>Figure 1.24.</b> Paradigmes du « gap », « step » et de l' « overlap ».	48
<b>Figure 1.25.</b> Illustration du modèle de Sheinberg et Zelinsky (1993).	66
<b>Figure 1.26.</b> Illustration des stimuli principalement utilisés dans les études en électrophysiologie pour estimer les délais d'activation des réponses des neurones de l'aire V1.	79
<b>Figure 1.27.</b> Exemple de stimulation présentée au participant dans l'expérience de van Zoest <i>et al.</i> (2004).	84
<b>Figure 1.28.</b> Présentation de la stimulation visuelle utilisée dans l'expérience de Deubel <i>et al.</i> , (1988).	90
<b>Figure 1.29.</b> Stimuli utilisés dans l'expérience de Nothdurft et Parlitz (1993).	93
<b>Figure 1.30.</b> Résultats obtenus dans la procédure d'équilibre de la saillance pour un	94

participant (DM) dans l'expérience de Nothdurft et Parlitz (1993).

<b>Figure 1.31.</b> Illustration de deux cibles saillantes.	95
<b>Figure 1.32.</b> Résultats moyens obtenus dans l'expérience 2 de Nothdurft (2000).	95
<b>Figure 1.33.</b> Stimuli utilisés ans l'expérience 3 de Nothdurft (2000).	96
<b>Figure 1.34.</b> Exemple de stimulation présentée dans l'expérience de Gilchrist, Heywood et Findlay (2003).	97
<b>Figure 2.1.</b> Illusion du soleil d'Ehrenstein adapté par Zucker & Davis (1988).	105
<b>Figure 2.2.</b> Illustration du phénomène de groupement perceptif.	106
<b>Figure 2.3.</b> Tableau présentant les caractéristiques des six distracteurs utilisés dans l'expérience 2.1.	106
<b>Figure 2.4.</b> Figure présentant la procédure de l'expérience 2.1.	107
<b>Figure 2.5.</b> Erreur de visée moyenne produite par chacun des distracteurs pour les latences courtes et pour les latences longues dans l'expérience 2.1.	108
<b>Figure 2.6.</b> Illustration des stimuli de l'Expérience 2.2.	110
<b>Figure 2.7.</b> Résultats observés dans l'expérience 2.2.	110
<b>Figure 2.8.</b> Réponses d'un neurone de l'aire V2 pour des lignes pointillées dont on fait varier l'alignement.	112
<b>Figure 3.1.</b> Exemples de scènes présentées dans l'expérience de Deubel et al. (1988).	127
<b>Figure 3.2</b> Scènes présentées dans l'Expérience 3.1.	112
<b>Figure 3.3.</b> Excentricités des cibles et des distracteurs en fonction de la condition (bloquée ou mixée) dans l'Expérience 3.1.	130
<b>Figure 3.4.</b> Résultats de l'expérience 3.1. : Erreur de visée moyenne (en degré) en fonction du type de bloc et du type de distracteur.	132
<b>Figure 3.5.</b> Résultats de l'expérience 3.1. : Distributions des positions d'atterrissage (en degrés) relatives à la position de la cible en fonction du type de distracteur, séparément pour chaque type de bloc et chaque participant.	133
<b>Figure 5.1.</b> Illustration du phénomène de moyennage saccadique comme envisagé par van Opstal et van Gisbergen (1989).	220
<b>Figure 5.2.</b> Illustration de phénomène de moyennage saccadique lorsque les deux stimuli ne produisent pas des pics d'activité de même amplitude.	219
<b>Figure 5.3.</b> Proposition de modèle permettant de rendre compte des résultats obtenus dans l'expérience 2.3. (Chapitre II).	222
<b>Figure 5.4.</b> Proposition de modèle permettant de rendre compte des résultats obtenus dans l'expérience 3.1. (Chapitre III).	223
<b>Figure 5.5.</b> Proposition d'un modèle permettant de rendre compte des distributions des positions d'atterrissage dans l'expérience 3.2. (Chapitre III).	224
<b>Figure 5.6</b> Proposition d'un modèle permettant de rendre compte des résultats obtenus dans l'expérience 3.1. (Chapitre III) en condition « bloquée » (à gauche) et en condition « mixée » (à droite).	226
<b>Figure 5.7.</b> Les patches de Gabor forment un contour car ils sont alignés et présentés dans la même orientation.	232

Tandonnet, C., Massendari, D., & Vitu, F. (2012). When larger visual distractors become less disruptive: Behavioral evidence for lateral inhibition in saccade generation. *Journal of Vision, 12*(4).



# When larger visual distractors become less disruptive: Behavioral evidence for lateral inhibition in saccade generation

**Christophe Tandonnet**

Laboratoire de Psychologie Cognitive,  
Centre National de la Recherche Scientifique,  
Aix-Marseille Université, Marseille, France



**Delphine Massendari**

Laboratoire de Psychologie Cognitive,  
Centre National de la Recherche Scientifique,  
Aix-Marseille Université, Marseille, France



**Françoise Vitu**

Laboratoire de Psychologie Cognitive,  
Centre National de la Recherche Scientifique,  
Aix-Marseille Université, Marseille, France



How neuronal activity is integrated over time may largely rely on excitatory and inhibitory mechanisms. Dynamic neural field models assume that local excitation and lateral inhibition (i.e., the “Mexican hat”) shape the output of neural networks. Most models of saccade generation assume that such interactions in the superior colliculus play a key role in determining both the metrics and the latency of saccades. Here, we investigated the role of lateral inhibition in saccade metrics in humans. We used a saccade target task in which a visual distractor line was presented close to a peripheral visual target (i.e., a small circle). Models assuming lateral inhibition predict that beyond a critical size larger distractors induce less perturbation than smaller ones. To assess this prediction, we varied the length of the distractor. Results confirmed that a distractor presented along with the target deviated the saccade’s landing position away from the target. This perturbation increased with distractor length but only up to a critical size as the effect reversed for larger distractors, leading to a reduced perturbation on saccade metrics. These results suggest that larger distractors induce a neuronal activity pattern wide enough to involve lateral inhibition, thereby decreasing the distractor’s weight in the spatial integration of distractor and target locations. They are consistent with a critical role of lateral inhibition in the computation of saccade metrics.

Keywords: human, lateral inhibition, saccade metrics, saccadic eye movement, superior colliculus

Citation: Tandonnet, C., Massendari, D., & Vitu, F. (2012). When larger visual distractors become less disruptive: Behavioral evidence for lateral inhibition in saccade generation. *Journal of Vision*, 12(4):2, 1–11, <http://www.journalofvision.org/content/12/4/2>, doi:10.1167/12.4.2.

## Introduction

How neuronal activity is integrated over time may largely rely on excitatory and inhibitory mechanisms. This is a general principle in dynamic neural field models, where local excitation and lateral inhibition (i.e., the “Mexican hat”) shape the output of neural networks (e.g., Amari, 1977). This is also a key assumption in the majority of models of saccade generation, which account for the metrics and/or the latency of saccadic eye movements based on lateral interactions within a “map” of the type found in the intermediate and the deeper layers of the superior colliculus or SC (Arai & Keller, 2004; Kopecz & Schöner, 1995; Meeter, Van der Stigchel, & Theeuwes, 2010; Trappenberg, Dorris, Munoz, & Klein, 2001; van Opstal & van Gisbergen, 1989; Wilimzig, Schneider, & Schöner, 2006; but see Findlay & Walker, 1999). These models rely on neurophysiological investigations suggesting

that there are lateral interactions in the SC (e.g., McIlwain, 1982; Meredith & Ramoa, 1978; Munoz & Istvan, 1978; for a review, see Isa & Hall, 2009). Lateral interactions presumably operate across as well as within the colliculi, with intra-collicular connections conveying different signals depending on their extent; short-range connections spread excitation to neighboring sites while long-range connections inhibit remote locations. Such local excitatory and distant inhibitory interactions would reshape the neuronal activity profile that initially builds up as a result of visual stimulation. They would favor over time, in conjunction with endogenous influences, the emergence of a single peak of activity in the deeper layers of the SC, thereby determining where the eyes move.

Lateral interactions provide a privileged framework to account for saccadic behavior when several stimuli are simultaneously displayed in the visual field and, hence, when several sites in the collicular map are initially active. First, as originally shown by Van Opstal and Van

Gisbergen (1989), lateral interactions can account for saccade averaging (see also Arai & Keller, 2004; Kopecz & Schöner, 1995; Wilimzig, Schneider, & Schöner, 2006). This phenomenon, also referred to as the global effect, reflects the tendency for the eyes to execute a saccade of an average amplitude and direction when two sites in the deeper layers of the SC are electrically stimulated (Robinson, 1972) or two (or more) visual elements are simultaneously displayed at nearby locations in space (Coren & Hoenig, 1972). As the eyes move closer to the largest or the brightest stimulus of a pair, one commonly describes the effect as a tendency to land near the center of gravity of the visual configuration formed by the stimuli (Deubel, Wolf, & Hauske, 1984; Findlay, 1982; Findlay, Brogan, & Wenban-Smith, 1993). Due to the interplay between short-range excitatory and long-range inhibitory interactions, the initially two active peaks would merge into a single, more or less central peak of activity that would trigger in turn the execution of a saccade to an intermediate location in space.

The reciprocal of the global effect is the remote distractor effect (Walker, Deubel, Schneider, & Findlay, 1997; see also Lévy-Schoen, 1969). It reveals that saccade latency is inflated, but saccade accuracy remains unaffected, when the saccade target is presented simultaneously with a distractor stimulus appearing outside a  $\pm 20^\circ$  region around the saccade target axis. As first suggested by Olivier, Dorris, and Munoz (1999) and later implemented by Trappenberg, Dorris, Munoz, and Klein (2001; see also Meeter et al., 2010; Wilimzig et al., 2006), lateral interactions could also account for this phenomenon. Neuronal activity at the distractor location would generate inhibition at the distant, target location (see also Dorris, Olivier, & Munoz, 2007) and vice versa, thus delaying the onset of the saccade until the conflict is resolved.

The assumption that lateral interactions determine saccadic performance in two-stimulus visual displays still remains a matter of debate and the characteristics of lateral interactions at the neural level are subject to controversies. Several studies point against a clear dissociation in the extent of excitatory and inhibitory monosynaptic connections within the intermediate layers of the SC (Lee & Hall, 2006). Other recent *in vitro* experiments show that multisynaptic local excitation and long-range inhibition with a “Mexican hat” profile can be observed in the superficial layers but not in the intermediate layers of the SC (Phongphanphane et al., 2009; for a review, see Isa & Hall, 2009). On the other hand, at the behavioral level, it is not established without ambiguity that the remote distractor effect reflects lateral inhibition within the SC. There is evidence that the lengthening of saccade latency in remote distractor conditions comes from suppression of early triggered saccades, as reflected by a dip in the distributions of saccade latencies, which is time-locked to distractor onset and intervenes on average some 93 ms after stimulus appearance (Buonocore & McIntosh, 2008; see also

Reingold & Stampe, 2002). As recently shown by Bompas and Sumner (2011), this suppression pattern, classically referred to as saccadic inhibition, is best captured by neural field models that involve a non-linear rise of saccade-related activity, thus consistent with a role of mutual inhibition between competing signals associated with distractor and target. At the same time, the fact that distractors displayed near the saccade target do not yield a reduction of saccade latency compared to when the target is presented with no distractor (Bompas & Sumner, 2011; Walker et al., 1997) sheds some doubts on the notion that short-range excitation contributes to determine saccade latency.

Furthermore, the possibility remains that the remote distractor effect is unrelated to lateral inhibition in the SC and purely reflects competition between fixation and saccade-related activities (Walker et al., 1997; see also Findlay & Walker, 1999). Given that inter-collicular inhibition is weaker than intra-collicular inhibition (e.g., Munoz & Itsvan, 1978), the effect of a distractor displayed in the hemifield contralateral to the target should be smaller compared to the effect of an ipsilateral, though remote distractor. To the contrary, the original data of Walker et al. (1997) revealed that remote distractors displayed in the opposite or the same hemifield as the target were equally disruptive, their impact on saccade latency being mainly a function of their proximity to the fovea and their eccentricity as compared to that of the saccade target. As “fixation” neurons are more densely distributed in the rostral pole region of the SC than in more caudal parts (Munoz & Wurtz, 1993a, 1993b; see also Gandhi & Keller, 1997), Walker et al. proposed that the distractor effect comes from enhanced fixation activity and/or a greater mobilization of omnipause neurons in the brainstem reticular formation. Still, note that “fixation” neurons in the SC were found to be no functionally different from saccade-related neurons (Krauzlis, Basso, & Wurtz, 1997).

On the other hand, it is not clear yet whether lateral inhibition is necessary to account for saccade metrics. The model proposed by van Opstal and van Gisbergen (1989) predicts saccade averaging based on the interplay between short-range excitation and long-range inhibition, but this does not necessarily imply that lateral inhibitory interactions are obligatory for a global effect to occur. As suggested by several authors, the global effect may arise from distributed coding in the SC and the fact that neurons in the superficial and deeper layers of the SC have large and overlapping receptive or movement fields (see Deubel et al., 1984; Findlay, 1982; Findlay & Walker, 1999; Lee, Rohrer, & Sparks, 1988). Stimuli displayed at nearby locations in the visual field would activate overlapping population of neurons, thus with some neurons responding to different stimuli. The weighted average of saccade-related discharges of the whole active population would determine the end point of the saccade and hence promote saccade averaging. Such an overlapping mechanism,

which could possibly involve short-range excitatory interactions (see McIlwain, 1975, 1982), may thus be sufficient to account for saccade averaging, that is, in the absence of long-range inhibitory interactions.

Studies on the trajectories of saccades do not seem to provide further evidence for lateral inhibition. They have revealed differences between distractor and no distractor conditions, namely, showing that saccades curve toward and away from the distractor (for a review, see van der Stigchel, Meeter, & Theeuwes, 2006). Deviations toward have been shown to be causally related to competitive activity within the deeper layers of the SC, but this does not seem to involve lateral inhibition (McPeck, Han, & Keller, 2003). The mechanisms underlying deviations away are less clear and possibly involve the frontal eye fields (FEFs) as a source of top-down inhibition (van der Stigchel et al., 2006). As recently shown with transcranial magnetic stimulation, the FEF may modulate the distractor-related deviation of saccade trajectory (Walker, Techawachirakul, & Haggard, 2009). In sum, it remains unclear whether intra-collicular inhibition contributes to determine where as well when the eyes move.

In the present study, we reexamined the role of lateral inhibition in saccade metrics. To this aim, we tested one strong prediction of neural field models in a global effect paradigm, namely, that larger distractor stimuli, at least beyond a critical size, should induce smaller deviations of the eyes from the saccade target. This prediction directly derives from the presumed “Mexican hat” type of neuronal activity profile and previous electrophysiological findings showing that neurons in the superficial layers of the monkey’s SC are inhibited when the visual stimulation exceeds the extent of their receptive fields (Goldberg & Wurtz, 1972). Thus, as stimuli become greater in size, their initially wider neuronal activity profile shrinks due to lateral inhibition. Saccade-related activity at the stimulus location is in turn reduced and should be less likely to shift the saccade end point. To our knowledge, there is at present no behavioral evidence for this prediction. Only a few studies investigated the influence of stimulus size on the accuracy of saccades in two-stimulus visual displays and results were exactly opposite to the prediction as they revealed greater eye deviations toward the largest stimulus of a pair (Findlay, 1982; Findlay et al., 1993). However, in these studies, the manipulations of stimulus size were rather small, as the angular extent of the stimuli ranged from 0.2° to 0.4° for the smallest and largest tested stimuli, respectively. Furthermore, since the stimuli were 2-dimensional, square stimuli, they extended further toward and away from the other target element, and the observed effect of stimulus size was merely an effect of the location of the stimulus boundaries (see Findlay et al., 1993). Here, we controlled for this potential confound while testing a larger range of stimulus sizes.

A saccade target task was used, in which participants were presented with a to-be-looked-at peripheral target at variable locations on the horizontal meridian, with or

without a less eccentric distractor. As the distance between the distractor and the target affects spatial averaging (e.g., Ottes, van Gisbergen, & Eggermont, 1985), the size of the distractor was varied only in its vertical dimension while the horizontal distance between distractor and target was held constant. The distractor was expected to deviate the participants’ eyes away from the target, but the question was whether the deviation would decrease with increasing distractor size. Under the assumption that lateral inhibition contributes to saccade averaging, larger distractors were expected to be less disruptive than smaller ones, while the absence of lateral inhibition predicts that distractors would more largely deviate the eyes as they would become greater in size. Our data showed a smaller deviation for larger distractors beyond a critical size, consistent with the involvement of lateral inhibition in the computation of saccade metrics.

## Methods

### Participants

Participants were eight volunteers (two males and six females, aged 23–30 years, mean:  $26 \pm 1$ ) who reported having normal vision. They were naive with regard to the purpose of the experiment. They were paid for their participation. Informed consent was obtained according to the Declaration of Helsinki.

### Apparatus

The movements of the right eye were recorded with a 5th generation Dual-Purkinje Image Eye Tracker (Fourward Optical Technologies), which samples eye position at a frequency of 1000 Hz and with a spatial resolution of 10 min of arc (Cornsweet & Crane, 1973). The eye tracker was interfaced with two IBM-compatible microcomputers. The first computer recorded the eye movement parameters and analyzed them online, using the software developed by Van Rensbergen and de Troy (1993); this computer was interfaced with a response button. The second computer controlled the visual presentation of the stimuli. Eye movement parameters were continuously sent to the second computer, so that the visual display could be changed contingent on the position of the eyes. Visual stimuli were presented on a 17-in. CRT monitor with 60-Hz refresh rate. Vision was binocular.

### Trial events and task

Figure 1 illustrates the displayed stimuli. Each trial started with the presentation of a fixation cross (0.4°,

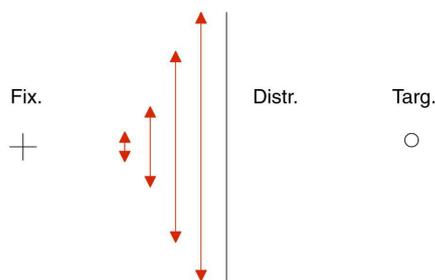


Figure 1. Illustration of the stimuli for the condition with the longest distractor and target eccentricity of  $6^\circ$ . Here, the relative size (in degrees of visual angle) of fixation cross (Fix.,  $0.4^\circ$ ), distractor line (Distr.,  $4^\circ$ ), and target circle (Targ.,  $0.2^\circ$ ) was scaled as well as the relative distance between them; target eccentricity was  $6^\circ$  or  $7.5^\circ$  and the distance between distractor and target was  $3^\circ$ . The red vertical arrows indicate the various distractor lengths ( $0.3^\circ$ ,  $0.8^\circ$ ,  $1.9^\circ$ , and  $4^\circ$ ).

$2.2 \text{ cd/m}^2$ ) on a black background. When the participant's eye was within a  $1^\circ$  by  $0.3^\circ$  vertical rectangle zone centered on the cross, this was switched off and a target stimulus (circle,  $0.2^\circ$  in diameter,  $2.2 \text{ cd/m}^2$ ) was presented  $6^\circ$  or  $7.5^\circ$  to the right of fixation on the horizontal axis. Participants were asked to fixate the target as quickly and as accurately as possible. On 80% of the trials, a 3-degree less eccentric non-target stimulus (vertical line, 1 pixel wide,  $2.2 \text{ cd/m}^2$ ) was displayed simultaneously; this distractor was of variable length ( $0.3^\circ$ ,  $0.8^\circ$ ,  $1.9^\circ$ , or  $4^\circ$ ). Stimuli remained for 500 ms; the inter-trial interval lasted 1000 ms. After 30 practice trials, participants ran five blocks of 100 trials, in which each condition occurred ten times in a random order.

A calibration procedure preceded each block. Calibration was made using 15 points presented successively on the entire screen (five points on both diagonal axes, and five points around the central horizontal axis of the screen (two above and three below)). The first calibration point was presented in the left upper corner of the screen until the participant pressed a button; this made the point disappear and appear at another location. Participants were asked to press the button only when they were fixating very precisely at the displayed dot location. If the calibration was not satisfactory (or the correlation between the actual and estimated eye locations was less than 0.99 for both horizontal and vertical coordinates), another calibration phase was initiated. Otherwise, a block of trials began.

### Data analysis

Both the onset time and the landing position of the saccades were reanalyzed offline. Only the initial saccade following stimulus onset was considered for analysis and

its latency was measured relative to stimulus onset. Individuals' mean horizontal landing positions and saccadic reaction times in each condition with a distractor were expressed relative to their performance in the corresponding condition without a distractor. Trials in which the right eye was not within the fixation area at stimulus onset (4.58%), as well as trials with blinks (3.70%), anticipatory saccades (latency below 80 ms; 3.93%), or saccades landing no further than  $1^\circ$  to the right of fixation (5.10%) were rejected, leading to an averaged rejection percentage of 17.30%. Note that rejection percentages in the range of 20% are commonly observed in this type of task and setup (e.g., Vitu, Lancelin, Jean, & Farioli, 2006). Mean saccade landing positions and latencies were submitted to separate ANOVAs in a 4 (distractor length)  $\times$  2 (eccentricity) within-subject design. Newman-Keuls were used as *post hoc* tests.

## Results

### Initial landing positions

In the no distractor (control) condition, saccades were relatively accurate, but in line with previous reports (for a review, see Becker, 1989), target undershoot remained prominent particularly with more eccentric targets (on average  $0.2^\circ$  for the  $6^\circ$ -degree eccentricity and  $0.8^\circ$  for the  $7.5^\circ$ -degree eccentricity). Still, the main question was whether, as predicted by the lateral inhibition hypothesis, long distractors can be less disruptive than smaller distractors. The response is provided in Figure 2, where the mean landing position of the initial saccade in distractor trials, expressed relative to no distractor trials, was plotted as a function of distractor length for the two target eccentricities. Here, we see that  $0.8^\circ$ -degree distractors tended to deviate the eyes more greatly than  $0.3^\circ$ -degree distractors, at least for the most eccentric targets. Importantly, for distractor lengths above  $0.8^\circ$ , the tendency reversed, such that longer distractors produced smaller eye deviations; this was the case irrespective of target eccentricity.

Statistical analysis confirmed this pattern. The effect of distractor length on the difference in landing positions between distractor and no distractor trials was significant ( $F(3,21) = 5.68$ ,  $p < 0.01$ ) as well as the effect of target eccentricity ( $F(1,7) = 34.48$ ,  $p < 0.01$ ) and the interaction between these factors ( $F(3,21) = 5.47$ ,  $p < 0.01$ ). Planned comparisons combining both eccentricities revealed that the deviation increased with increasing distractor length (for  $0.3^\circ$  to  $0.8^\circ$ ,  $F(1,7) = 6.69$ ,  $p < 0.05$ ), but this effect then reversed with further increase of distractor length (for  $0.8^\circ$  to  $1.9^\circ$ ,  $F(1,7) = 9.16$ ,  $p < 0.05$ , and for  $1.9^\circ$  to  $4^\circ$ ,  $F(1,7) = 5.65$ ,  $p < 0.05$ ). *Post hoc* tests performed for each eccentricity showed that this pattern tended to be less pronounced for the  $6^\circ$ -degree eccentricity (see Figure 2), the

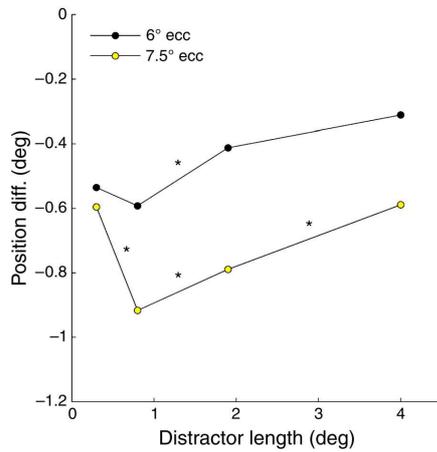


Figure 2. Mean saccade landing positions (in degrees of visual angle) in distractor trials relative to no distractor trials as a function of distractor length and target eccentricity for all participants. Asterisks indicate the main significant differences ( $p < 0.05$ ); see text for details.

difference being significant only between 0.3- and 4-degree distractors ( $p < 0.01$ ), as well as between 0.8-degree and both 1.9- and 4-degree distractors ( $p = 0.03$  and  $p < 0.01$ , respectively). For the 7.5-degree eccentricity, the difference was significant between 0.3- and 0.8-degree distractors ( $p < 0.01$ ), as well as between 0.8- and 1.9- ( $p = 0.04$ ) and 1.9- and 4-degree distractors ( $p = 0.01$ ).

As illustrated in Figure 3, both the conventional and the reverse distractor size effects were present in almost all participants. The critical distractor length at which the effect reversed still slightly varied across individuals.

### Saccade latencies

Saccade latency on distractor and no distractor trials was, on average, 204 and 203 ms, respectively. As shown in Figure 4, saccade latency did not greatly vary between the different distractor conditions, except between 0.3- and 0.8-degree distractors; saccadic reaction times tended to be longer with 0.3-degree distractors and, to a greater extent, in the 7.5-degree eccentricity condition. The effect of distractor length on the latency difference between distractor and no distractor trials was significant ( $F(3,21) = 15.87$ ,  $p < 0.01$ ) as well as the interaction between

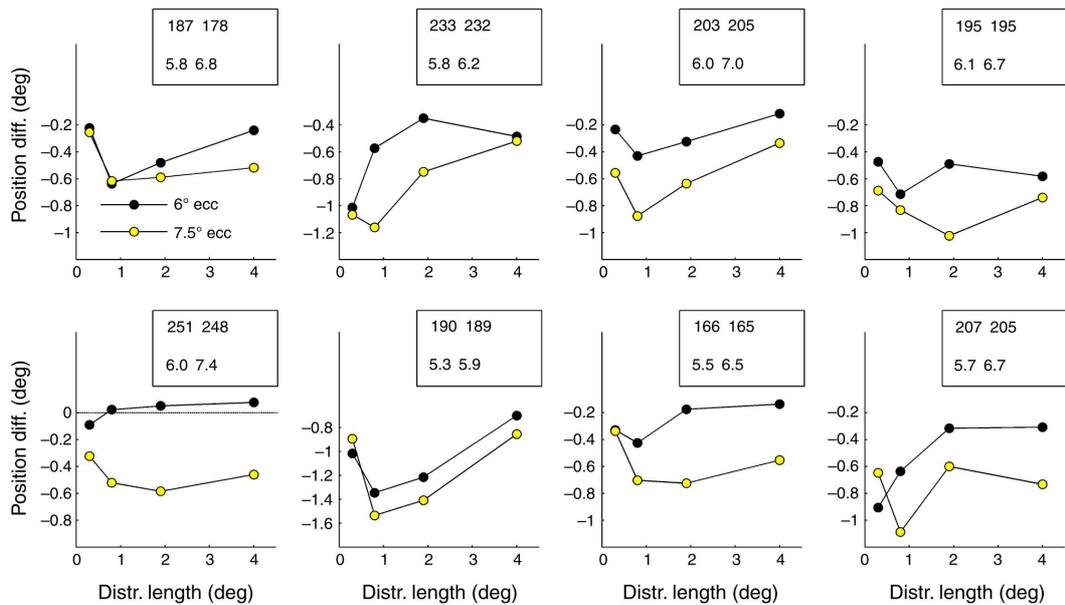


Figure 3. Mean saccade landing positions (in degrees of visual angle) in distractor trials relative to no distractor trials as a function of distractor length and target eccentricity (6° or 7.5°) for each participant. Insets: For each participant, absolute latency, in ms, (top) for target eccentricity of 6° (left) or 7.5° (right); absolute landing position (bottom) for target eccentricity of 6° (left) or 7.5° (right).

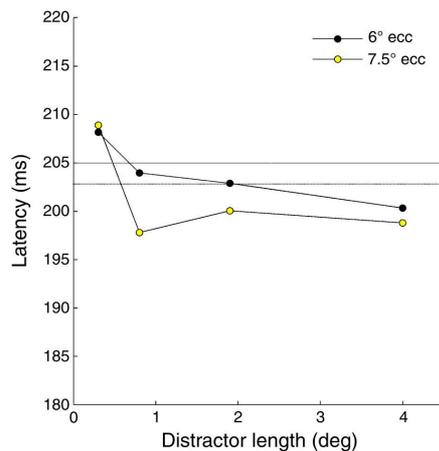


Figure 4. Mean saccade latencies (in ms) as a function of distractor length and target eccentricity for all participants. The horizontal lines indicate the latency for no distractor trials with target eccentricity of 6° (dashed) or 7.5° (dotted).

distractor length and eccentricity ( $F(3,21) = 3.81, p = 0.03$ ), but there was no main effect of eccentricity ( $F(1,7) = 1.76, p = 0.23$ ). *Post hoc* tests confirmed that the smallest distractors (0.3°) led to longer reaction times than longer distractors (0.8°, 1.9° and 4°) for both the 6- (6 ms on average,  $p = 0.02, p < 0.01, p < 0.01$ , respectively) and the 7.5-degree eccentricity (10 ms on average,  $ps < 0.01$ ). In addition, they showed that saccade latencies were shorter for the 7.5- than for the 6-degree eccentricity for all distractor lengths (4 ms on average,  $p < 0.01, p < 0.01, p = 0.04$ , respectively) except the smallest one ( $p = 0.29$ ), thus indicating that the decrease of saccade latency for distractor lengths above 0.3° was more pronounced in the far eccentricity condition.

Note that the reduction of saccade latencies for distractor lengths above 0.3° could potentially account for the greater eye deviation observed with 0.8- compared to 0.3-degree distractors, but it could not be at the origin of the reverse distractor size effect on initial landing positions (see Figure 2). Indeed, this effect, observed for distractors between 0.8° and 4° in length, was not associated with a modulation of saccadic reaction times, thus suggesting that it was not due to a speed–accuracy trade-off.

### Landing positions by saccade latency

Further analyses were conducted to examine the contribution of saccade latency to both conventional and reverse distractor size effects but also to assess how this dual effect unfolds over time. Estimating when, following stimulus onset, the effect emerged is critical as it may

provide further evidence for the lateral inhibition account. As lateral inhibition may be quickly effective (e.g., Munoz & Istvan, 1978), the reverse distractor size effect may already be present in the shortest latency saccades. In Figure 5, mean initial landing positions were plotted for the different conditions but separately for two saccade latency bins. The two bins were defined after splitting each individual's distribution of saccade latencies at its median; this varied from 163 ms to 242 ms across individuals and was on average 199 ms (Figure 5A: the fastest saccadic reaction time (SRT) bin; Figure 5B: the slowest SRT bin). Note that, due to the above data selection criterion, the fastest SRT bin comprised latencies from 80 ms to the individual's median. Data in both saccade latency bins replicated the overall pattern, namely, a greater eye deviation with 0.8- compared to 0.3-degree distractors and a reverse distractor size effect for distractor lengths above 0.8°; note that the two effects were more pronounced with more eccentric stimuli in both time intervals.

In the fastest SRT bin (Figure 5A), there was no main effect of distractor length ( $F(3,21) = 1.63, p = 0.21$ ) but an interaction between distractor length and eccentricity ( $F(3,21) = 4.97, p < 0.01$ ), as well as an effect of target eccentricity ( $F(1,7) = 7.00, p = 0.03$ ). *Post hoc* tests revealed that for the 6-degree eccentricity, the deviation was less pronounced for the distractor of 4° than for the smaller distractors (0.3°,  $p < 0.01$ ; 0.8°,  $p < 0.01$ ; 1.9°,  $p = 0.03$ ); for the 7.5-degree eccentricity, the difference was significant between 0.3- and 0.8-degree distractors ( $p < 0.01$ ), as well as between 0.8- and 4-degree distractors ( $p = 0.02$ ), and there was a trend for a difference between 1.9- and 4-degree distractors ( $p = 0.06$ ).

In the slowest SRT bin (Figure 5B), both the effects of target eccentricity and distractor length were significant ( $F(1,7) = 26.22, p < 0.01$  and  $F(3,21) = 11.15, p < 0.01$ , respectively), but the interaction failed to reach significance ( $F(3,21) = 2.29, p = 0.11$ ). *Post hoc* tests revealed that: for the 6-degree eccentricity, the difference was significant between 0.8- and 1.9-degree distractors ( $p = 0.03$ ), as well as between 0.8- and 4-degree distractors ( $p = 0.01$ ) and 0.3- and 4-degree distractors ( $p = 0.04$ ). For the 7.5-degree eccentricity, the difference was significant between 0.3- and 0.8-degree distractors ( $p = 0.04$ ), 1.9- and 4-degree distractors ( $p = 0.01$ ), and 0.3- and 4-degree distractors ( $p = 0.04$ ), and it was marginally significant between 0.8- and 1.9-degree distractors ( $p = 0.08$ ).

## Discussion

In the present study, we investigated the role of lateral inhibition in saccade generation. We used a saccade target task in which a peripheral target was, on some trials, simultaneously displayed with a less eccentric but spatially proximal distractor. This paradigm is known to yield a

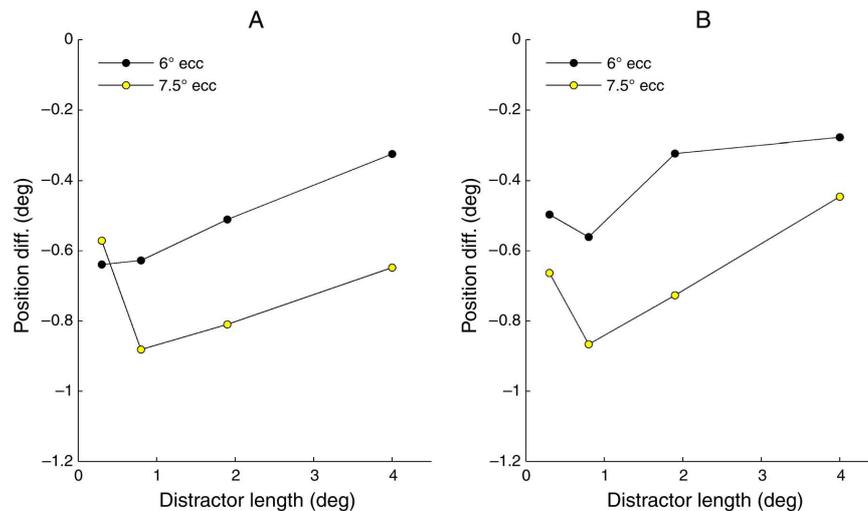


Figure 5. Mean saccade landing positions (in degrees of visual angle) in distractor trials relative to no distractor trials as a function of saccadic reaction time (SRT) for all participants. (A) Faster SRT bin. (B) Slower SRT bin.

global effect (or saccade averaging) that is a deviation of the eyes toward an intermediate location between the stimuli. Models of saccade generation can account for saccade averaging based on local excitation and lateral inhibition within the SC (e.g., van Opstal & van Gisbergen, 1989; Wilimzig et al., 2006). Still, it remains undetermined whether lateral interactions are a necessary condition for the global effect to occur and, more generally, whether lateral interactions indeed underlie the computation of saccade metrics. We thus tested the prediction derived from neural field models that, due to lateral inhibition, larger distractors can be less disruptive than smaller ones; for this, the saccade target, a small circle, was presented with or without a thin distractor line of variable length. Our results confirmed the prediction of the models; they showed that as distractors became greater in size they first induced slightly greater eye deviations, but above a critical size they gradually produced less deviation. These findings are consistent with a critical role of lateral inhibition in the computation of saccade metrics. In the following, we first discuss the dual distractor size effect in relation with previously reported findings. We then detail how lateral inhibition likely shaped both the accuracy and the latency of saccades in our experimental setup and finally consider the possible role of top-down inhibition.

### Dual effect of distractor size

Previous findings have shown that the tendency to move the eyes toward the center of gravity of the peripheral

configuration is weighted by the size and the luminance contrast of the stimuli; the eyes are more largely deviated toward the largest or the brightest stimulus of a pair (Deubel et al., 1984; Findlay, 1982; Findlay et al., 1993). Here, we confirmed such a relationship between stimulus size and the eyes' initial landing position for a range of rather small stimulus lengths (0.3°–0.8°), comparable to the range of stimulus sizes tested in previous studies (0.2°–0.4°; Findlay, 1982; Findlay et al., 1993).

This conventional, stimulus size effect is consistent with an account of the global effect in terms of lateral interactions within the SC. When two separate but neighboring sites in the collicular map are simultaneously activated, neuronal activity progressively builds up at an intermediate location due to the local spread of excitation. This pulls the eyes between the two visual stimuli but where exactly depends on the relative strength and width of the two initial peaks of neuronal activity. Stimulus size is one contributing factor; the boundaries of larger stimuli being further apart, the resulting peak of activity may be more widely spread and may in turn deviate the eyes further than in the case of smaller stimuli (e.g., Findlay et al., 1993). In our case, however, we cannot rule out that the greater eye deviation observed with 0.8- in opposition with 0.3-degree distractors was at least partly due to the eyes being launched more quickly when distractors were 0.8 degree long (Figure 4). Indeed, as reported in several previous studies, the global effect is quite pronounced for early triggered saccades but progressively reduces as saccade latency increases (e.g., Ottes et al., 1985; for a review, see Vitu, 2008).

The novel finding was the reverse distractor size effect observed for distractor lengths above  $0.8^\circ$ ; larger distractors induced smaller eye deviations compared to smaller distractors. Speed–accuracy trade-offs could not account for the effect. First, the gradual reduction of the eye deviation as distractor length increased from  $0.8^\circ$  to  $4^\circ$  was not accompanied by an increase of saccade latency. Furthermore, an analysis of the eyes' initial landing positions separately for short- and long-latency saccades revealed that the effect was already present in the first half of the distribution of saccadic reaction times. The present data thus extended previous findings by revealing that above the classically tested range of stimulus sizes, stimulus size has a reverse effect on saccade metrics.

### Lateral inhibition

The assumption that there are short-range excitatory interactions within the SC has received strong empirical support (e.g., McIlwain, 1982; for a review, see Isa & Hall, 2009). These excitatory interactions are likely at work when two spatially proximal stimuli are simultaneously presented in the periphery. They can account for most previous reports of the global effect, although they may not be a necessary condition, as suggested by the alternative population-coding assumption (see Findlay & Walker, 1999; Lee et al., 1988). Lateral inhibitory connections within and across the SC have also been reported (McIlwain, 1982; Meredith & Ramoa, 1978; Munoz & Istvan, 1978; for a review, see Isa & Hall, 2009), but whether these contribute to determine both the metrics and the latency of saccadic eye movements, as assumed in neural field models, has not been unambiguously determined. As previously demonstrated by the model of van Opstal and van Gisbergen (1989), lateral inhibition could, in combination with local excitation, play a critical role in reshaping neuronal activity in two-stimulus cases and in producing in turn saccade averaging. However, to our knowledge, there is not yet similar behavioral evidence; previous investigations of the global effect in humans did not provide any evidence for a role of lateral inhibition. The finding that the global effect cancels out when stimuli are too far apart (e.g., Ottes et al., 1985; Walker et al., 1997) does not necessarily imply a role of lateral inhibition, as it may simply reflect the limited spatial extent of the spread of excitation. The same limitation would apply to our data if the distractor effect had remained unchanged for distractor sizes above a critical threshold. However, we found that for distractor lengths greater than about  $0.8^\circ$ , the eye deviation became gradually smaller as the length of the distractor increased. This clearly suggests, in line with the prediction of neural field models, that lateral inhibition was involved and contributed to determine saccade metrics.

We used vertical lines as distractor stimuli in order to hold the distance between the boundaries of distractor and target stimuli constant irrespective of distractor length.

Still, as distractor lines became longer, their extremities were further apart from one another as well as further away from the target. Neurons coding for the extremities of long distractor lines were thus more likely to inhibit each other. They were also more likely to inhibit neural activity at the target location and reversely to receive inhibition from target-related neurons. Both intra-distractor inhibition and inter-stimulus inhibition potentially contributed to reduce the impact of longer distractor lines, although intra-distractor inhibition was probably more likely. Indeed, increased inhibition of target-related activity should have delayed saccade onset, thereby producing longer latencies with longer distractors. In contrast, saccade latencies were found to be comparable when distractors subtended  $0.8^\circ$  of visual angle or more. Moreover, our pattern of findings showed striking similarity with previously reported variations of neuronal activity in the superficial layers of the SC as a function of stimulus size (Goldberg & Wurtz, 1972). This suggested that the observed reduction of the global effect with increasing distractor size mapped a gradual reduction of neuronal activity as the distractor stimulus extended beyond the neurons' receptive field and, hence, reflected intra-distractor inhibition. Since “Mexican hat” local excitation and long-range inhibition seem to operate in the superficial but not in the deeper layers of the SC (Isa & Hall, 2009), we may even speculate that the reverse effect of distractor size originated from lateral inhibition within the superficial layers of the SC.

Further evidence for an account in terms of intra-distractor inhibition comes from the critical angle at which our distractor stimuli yielded a reverse effect of size; this was in the range of previous estimations of maximal inter-stimulus angles for a global effect. The distance between the ends of  $1.9^\circ$ -degree distractors displayed at eccentricities of  $3^\circ$  and  $4.5^\circ$  corresponded to windows of about  $35^\circ$  and  $24^\circ$  around the horizontal meridian. In Walker et al.'s (1997) study, the global effect cancelled out when the distractor was displayed outside a  $\pm 20^\circ$ -degree window around the horizontal target axis. In Ottes et al.'s (1985) study, the global effect greatly reduced for inter-stimulus angles above  $30^\circ$ . Thus, the present results suggest that the previously reported reduction of the global effect for angles greater than about  $30^\circ$  did not only reflect a reduced spread of excitation but also increased inhibition.

### Dissociating lateral and top-down inhibition

As proposed in models of saccade generation, top-down or endogenous projections also influence the metrics of saccadic eye movements (Findlay & Walker, 1999; Meeter et al., 2010; Trappenberg et al., 2001). Top-down modulations were likely at work in our study as variations of distractor size inevitably modified the visual similarity between distractor and target. As the distractor line became longer, it was less and less similar to the target and, hence, easier to discriminate. Distractor-related activity could, in

turn, be more easily suppressed or target-related activity enhanced, thereby reducing the global effect. The remote distractor effect was found to be greater for physically congruent distractor and target stimuli (Born & Kerzel, 2009; 2011). The same could be true for the reciprocal, global effect. The dual distractor size effect in the present study may thus have resulted from the combination of the conventional relationship between distractor size and eye deviation and an opposite distractor–target similarity trend. We must acknowledge that we cannot rule out such a contribution of visual similarity and top-down processes associated with target selection.

However, we see two reasons why top-down inhibition might not explain our findings. First, if the gradually smaller eye deviation with increasing distractor size was due to a progressively easier target discrimination/selection process, then saccade latency should decrease accordingly, as observed in previous studies (e.g., Born & Kerzel, 2009), and it should be further reduced for more visible and hence less eccentric distractor and target stimuli. To the contrary, saccade latencies remained in the same range across distractor lines of  $0.8^\circ$  to  $4^\circ$ , and they were longer for less eccentric distractors and targets. Note that the same was not true in a study reported by White, Gegenfurtner, and Kerzel (2005) where the saccade target stimulus (a small Gabor patch) was presented simultaneously with a centrally displayed patch of pink noise; as the distractor patch became greater in size, saccade accuracy remained unaffected, but saccade latency gradually reduced, to become almost as short as that observed on no distractor trials. This pattern of data more likely reflected top-down inhibition of a progressively less salient, background-like distractor stimulus, although lateral inhibitory interactions remained a viable alternative.

The second reason why we think our data do not reflect top-down inhibition is related to the observed time course of the reverse distractor size effect. This emerged rather early on, being present in saccades with median latencies as short as 186 ms, and hence with a number of saccades being triggered much earlier than 186 ms. The relative earliness of the effect is consistent with the assumption made in neural field models that lateral inhibition, as a basic low-level mechanism, takes place relatively quickly following stimulus onset; it is also in agreement with electrophysiological studies suggesting monosynaptic inhibition (Munoz & Istvan, 1978). It appears however more difficult to reconcile with the relative slowness of target selection processes, as suggested by the persistence of the global effect with visually dissimilar distractor and target stimuli until about 250 ms following stimulus onset (e.g., McSorley & Findlay, 2003). Moreover, recent studies showed that humans can discriminate peripheral objects extremely rapidly, within 100–120 ms from stimulus onset. However, this applies mainly to a restricted set of very specific objects such as faces and, to a lesser extent, animals, when they are presented simultaneously with contralateral dissimilar visual stimuli (e.g., landscape

scenes) but not to stimuli that are visually more complex or less ecologically relevant such as vehicles (Crouzet, Kirchner, & Thorpe, 2010; Kirchner & Thorpe, 2006). In the present study, non-ecological geometrical shapes (a vertical thin line for the distractor and a small circle for the target) were used; in addition, stimulus pairs were displayed in the same hemifield, which showed that they were more prone to lateral masking or crowding (Bouma, 1970). It thus appears unlikely that specific and rapid visual discrimination processes occurred and could account for the present pattern of results. If top-down inhibition associated with visual discrimination and target selection processes was involved at all, this probably accounted only for the reversed distractor size effect observed in saccade with relatively long latencies. Further research will still be necessary to precise the respective contributions of top-down processes and lateral inhibitory mechanisms.

Finally, given the resemblance of our findings with the electrophysiological data reported by Goldberg and Wurtz (1972) on the effect of stimulus size on collicular activity, we made the speculative assumption that our reverse distractor size effect operated as early as within the superficial layers of the SC. To our knowledge, there is no evidence for cortical projections to the superficial layers of the SC except from the visual cortex, while the intermediate and deeper layers do receive numerous cortical projections (for review, see Isa & Sparks, 2006). If our assumption appeared to be valid, then it would be evidence that top-down endogenous inhibitory influences did not contribute to the reverse effect of distractor size.

## Acknowledgments

This research was supported by two French-German ANR-DFG Grants (ANR-07-FRAL-014 and ANR-10-FRAL-009-01).

Commercial relationships: none.

Corresponding author: Christophe Tandonnet.

Email: christophe.tandonnet@univ-amu.fr.

Address: Laboratoire de Psychologie Cognitive, Aix-Marseille Université and CNRS, Faculté St Charles, Bâtiment 9 Case D, 3 place Victor Hugo, 13331 Marseille, France.

## References

- Amari, S. (1977). Dynamics of pattern formation in lateral-inhibition type neural fields. *Biological Cybernetics*, 27, 77–87.
- Arai, K., & Keller, E. L. (2004). A model of the saccade-generating system that accounts for trajectory variations produced by competing visual stimuli. *Biological Cybernetics*, 3, 1–17.

- Becker, W. (1989). The neurobiology of saccadic eye movements. *Metrics. Reviews of Oculomotor Research*, 3, 13–67.
- Bompas, A., & Sumner, P. (2011). Saccadic inhibition reveals the timing of automatic and voluntary signals in the human brain. *Journal of Neuroscience*, 31, 12501–125012.
- Born, S., & Kerzel, D. (2009). Congruency effects in the remote distractor paradigm: Evidence for top-down modulation. *Journal of Vision*, 9(9):3, 1–13, <http://www.journalofvision.org/content/9/9/3>, doi:10.1167/9.9.3. [PubMed] [Article]
- Born, S., & Kerzel, D. (2011). Effects of stimulus contrast and temporal delays in saccadic distraction. *Vision Research*, 51, 1163–1172.
- Bouma, H. (1970). Interaction effects in parafoveal letter recognition. *Nature*, 226, 177–178.
- Buonocore, A., & McIntosh, R. D. (2008). Saccadic inhibition underlies the remote distractor effect. *Experimental Brain Research*, 191, 117–122.
- Coren, S., & Hoening, P. (1972). Effects of non-target stimuli upon length of voluntary saccades. *Perceptual and Motor Skills*, 34, 499–508.
- Cornsweet, T. N., & Crane, H. D. (1973). Accurate two-dimensional eye tracker using first and fourth Purkinje images. *Journal of the Optical Society of America*, 63, 6–13.
- Crouzet, S. M., Kirchner, H., & Thorpe, S. J. (2010). Fast saccades toward faces: Face detection in just 100 ms. *Journal of Vision*, 10(4):16, 1–17, <http://www.journalofvision.org/content/10/4/16>, doi:10.1167/10.4.16. [PubMed] [Article]
- Deubel, H., Wolf, W., & Hauske, G. (1984). The evaluation of the oculomotor error signal. In A. G. Gale & F. Johnson (Eds.), *Theoretical and applied aspects of eye movement research* (pp. 55–62). North Holland, The Netherlands: Elsevier Science BV.
- Dorris, M. C., Olivier, E., & Munoz, D. P. (2007). Competitive integration of visual and preparatory signals in the superior colliculus during saccadic programming. *Journal of Neuroscience*, 27, 5053–5062.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, 22, 1033–1045.
- Findlay, J. M., Brogan, D., & Wenban-Smith, M. G. (1993). The spatial signal for saccadic eye movements emphasizes visual boundaries. *Perception & Psychophysics*, 53, 633–641.
- Findlay, J. M., & Walker, R. (1999). A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. *Behavioural and Brain Sciences*, 22, 661–674.
- Gandhi, N. J., & Keller, E. L. (1997). Spatial distribution and discharge characteristics of superior colliculus neurons antidromically activated from the omnipause region in the monkey. *Journal of Neurophysiology*, 78, 2221–2225.
- Goldberg, M. E., & Wurtz, R. H. (1972). Activity of superior colliculus in behaving monkey: I. Visual receptive fields of single neurons. *Journal of Neurophysiology*, 35, 542–559.
- Isa, T., & Hall, W. C. (2009). Exploring the superior colliculus in vitro. *Journal of Neurophysiology*, 102, 2581–2593.
- Isa, T., & Sparks, D. L. (2006). Microcircuit of the superior colliculus: A neuronal machine that determines timing and endpoint of saccadic eye movements. In S. Grillner & A. M. Graybiel (Eds.), *Microcircuits: The interface between neurons and global brain function* (pp. 5–34). Cambridge, MA: The MIT Press.
- Kirchner, H., & Thorpe, S. J. (2006). Ultra-rapid object detection with saccadic eye movements: Visual processing speed revisited. *Vision Research*, 46, 762–776.
- Kopecz, K., & Schöner, G. (1995). Saccadic motor planning by integrating visual information and pre-information on neural dynamic fields. *Biological Cybernetics*, 73, 49–60.
- Krauzlis, R. J., Basso, M. A., & Wurtz, R. H. (1997). Shared motor error for multiple eye movements. *Science*, 276, 1693–1695.
- Lee, C., Rohrer, W. H., & Sparks, D. L. (1988). Population coding of saccadic eye movements by neurons in the superior colliculus. *Nature*, 332, 357–360.
- Lee, P., & Hall, W. C. (2006). An in vitro study of horizontal connections in the intermediate layer of the superior colliculus. *Journal of Neuroscience*, 26, 4763–4768.
- Lévy-Schoen, A. (1969). Détermination et latence de la réponse oculomotrice à deux stimulus simultanés ou successifs selon leur excentricité relative. *L'Année psychologique*, 69, 373–392.
- McIlwain, J. T. (1982). Lateral spread of neural excitation during microstimulation in intermediate gray layer of cat's superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 47, 167–178.
- McPeck, R. M., Han, J. H., & Keller, E. L. (2003). Competition between saccade goals in the superior colliculus produces saccade curvature. *Journal of Neurophysiology*, 89, 2577–2590.
- McSorley, E., & Findlay, J. M. (2003). Saccade target selection in visual search: Accuracy improves when more distractors are present. *Journal of Vision*, 3(11):20,

- 877–892, <http://www.journalofvision.org/content/3/11/20>, doi:10.1167/3.11.20. [PubMed] [Article]
- Meeter, M., Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2010). A competitive integration model of exogenous and endogenous eye movements. *Biological Cybernetics*, *102*, 271–291.
- Meredith, M. A., & Ramoa, A. S. (1978). Intrinsic circuitry of the superior colliculus: Pharmacophysiological identification of horizontally oriented inhibitory interneurons. *Journal of Neurophysiology*, *79*, 1597–1602.
- Munoz, D. P., & Istvan, P. J. (1978). Lateral inhibitory interactions in the intermediate layers of the monkey superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, *79*, 1193–1209.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1993a). Fixation cells in monkey superior colliculus: I. Characteristics of cell discharge. *Journal of Neurophysiology*, *70*, 559–575.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1993b). Fixation cells in monkey superior colliculus: II. Reversible activation and deactivation. *Journal of Neurophysiology*, *70*, 576–589.
- Olivier, E., Dorris, M. C., & Munoz, D. P. (1999). Lateral interactions in the superior colliculus, not an extended fixation zone, can account for the remote distractor effect. *Behavioural and Brain Sciences*, *22*, 694–695.
- Ottes, F. P., van Gisbergen, J. A. M., & Eggermont, J. J. (1985). Latency dependence of colour-based target vs. nontarget discrimination by the saccadic system. *Vision Research*, *15*, 849–862.
- Phongphanphane, P., Marino, R., Kaneda, K., Yanagawa, Y., Munoz, D., & Isa, T. (2009). The lateral interaction in the superficial and intermediate layers of the mouse superior colliculus slice. *Neuroscience Research*, *65*, S172.
- Reingold, E. M., & Stampe, D. M. (2002). Saccadic inhibition in voluntary and reflexive saccades. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *14*, 371–388.
- Robinson, D. A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Research*, *12*, 1795–1808.
- Trappenberg, T. P., Dorris, M. C., Munoz, D. P., & Klein, R. M. (2001). A model of saccade initiation based on the competitive integration of exogenous and endogenous signals in the superior colliculus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *13*, 256–271.
- van der Stigchel, S., Meeter, M., & Theeuwes, J. (2006). Eye movement trajectories and what they tell us. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *30*, 666–679.
- van Opstal, A. J., & van Gisbergen, J. A. M. (1989). A nonlinear model for collicular spatial interactions underlying the metrical properties of electrically elicited saccades. *Biological Cybernetics*, *60*, 171–183.
- van Rensbergen, J., & de Troy, A. (1993). *A reference guide for the Leuven dual-PC controlled Purkinje eyetracking system* (Technical Report). Laboratory of Experimental Psychology, Catholic University of Leuven.
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity: Implications for eye movements in reading. *Journal of Eye Movement Research*, *2*, 1–18.
- Vitu, F., Lancelin, D., Jean, A., & Farioli, F. (2006). Influence of foveal distractors on saccadic eye movements: A dead zone for the global effect. *Vision Research*, *46*, 4684–4708.
- Walker, R., Deubel, H., Schneider, W. X., & Findlay, J. M. (1997). Effect of remote distractors on saccade programming: Evidence for an extended fixation zone. *Journal of Neurophysiology*, *78*, 1108–1119.
- Walker, R., Techawachirakul, P., & Haggard, P. (2009). Frontal eye field stimulation modulates the balance of salience between target and distractors. *Brain Research*, *1270*, 54–63.
- White, B. J., Gegenfurtner, K. R., & Kerzel, D. (2005). Effects of structured nontarget stimuli on saccadic latency. *Journal of Neurophysiology*, *93*, 3214–3223.
- Wilimzig, C., Schneider, S., & Schöner, G. (2006). The time course of saccadic decision making: Dynamic field theory. *Neural Networks*, *19*, 1059–1074.

Notre environnement visuel est riche en lumière, couleurs, traits, textures et formes. Pour appréhender cette richesse en dépit de la mauvaise acuité de notre vision périphérique, nous déplaçons nos yeux tous les quarts de seconde à l'aide de mouvements très rapides appelés saccades. Une telle vision dite active a fait l'objet de multiples recherches, mais les interactions entre les systèmes visuel et oculomoteur ne sont pas clairement établies. Cette thèse vise à préciser ces interactions en étudiant si les délais temporels associés au traitement d'informations visuelles de plus en plus élaborées contraignent où et quand nos yeux bougent. Nous nous sommes focalisés sur trois traitements visuels élémentaires, dont les substrats neuronaux, bien établis, prédisent une influence ordonnée sur la programmation des saccades au niveau du colliculus supérieur. Trois séries d'études comportementales menées chez l'homme et utilisant des paradigmes novateurs ont été réalisées. Elles nous ont permis de mettre en évidence que le traitement des contrastes d'orientation, tout comme le traitement plus précoce des contrastes de luminance sont intégrés par le système saccadique. En effet, un stimulus (distracteur) différant d'un fond texturé par sa luminance ou son orientation dévie le regard de sa cible dans la même mesure, et ce, quelle que soit la latence des saccades. Néanmoins, le contraste de luminance conserve un rôle prédominant. Premièrement, il conduit au déclenchement plus précoce des saccades en comparaison avec le contraste d'orientation. Deuxièmement, dès lors qu'il entre en compétition avec des informations plus élaborées comme le contour, il suffit à déterminer la métrique des saccades. Ainsi, en accord avec l'architecture des systèmes visuel et oculomoteur, les traitements visuels influencent la programmation des saccades de manière ordonnée. Les modèles de production des saccades, qui, pour la plupart, considèrent indifféremment les influences exogènes, bénéficieront de prendre en compte cette architecture et les délais incompressibles associés au traitement des différentes informations visuelles.

**Mots-clés:** Saccades, Contrastes de luminance, Contrastes d'orientation, Contour, Effet global, Décours temporel, Saillance, Choix forcé

## Abstract

---

Our environment is rich in light, color, features, textures, and shapes. To extract this information despite the low acuity of our peripheral vision, we move our eyes four times per second with rapid eye movements called saccades. This so-called active vision has been studied extensively, but the interactions between the visual and oculomotor systems have not been fully characterized yet. This thesis aims to clarify these interactions by investigating whether the delays in processing visual information of increasing complexity determine where and when our eyes move. The present work focuses on three types of basic visual processing for which the neural substrates are well established and predict a specific order in the programming of saccades at the level of the superior colliculus. We conducted three series of behavioral studies with human participants using novel experimental paradigms. These studies showed that orientation-contrast processing as well as early luminance-contrast processing are integrated in the saccadic system to the same extent. When aiming for a target stimulus, the eyes deviate toward a distractor stimulus in equal measure, irrespective of whether the distractor differed in luminance or orientation from a texture background and irrespective of saccade latency. However, the role of luminance contrast remains dominant. Firstly, luminance contrast triggers faster saccades than orientation contrast. Secondly, when luminance contrast competes with more complex information such as contour, solely luminance contrast determines saccade metrics. Therefore, visual processes influence saccade programming in a specific order that is consistent with the architecture of the visual and oculomotor systems. Models of saccade generation, which rarely distinguish between various exogenous influences, would benefit from considering this architecture and the minimum processing delays associated with various types of visual information.

**Keywords:** Saccades, Luminance contrast, Orientation contrast, Contour, Global effect, Time course, Saliency, Forced choice