



HAL
open science

Approche psychophysique des dissociations perception-action : effet de la détection de distracteurs au seuil sur l'atteinte de cibles visuelles

Antoine Deplancke

► **To cite this version:**

Antoine Deplancke. Approche psychophysique des dissociations perception-action : effet de la détection de distracteurs au seuil sur l'atteinte de cibles visuelles. Psychologie. Université Charles de Gaulle - Lille III, 2012. Français. NNT : 2012LIL30033 . tel-00869965

HAL Id: tel-00869965

<https://theses.hal.science/tel-00869965>

Submitted on 4 Oct 2013

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

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

Université Lille Nord de France
Ecole doctorale des Sciences de l'Homme et de la Société
Laboratoire URECA

THESE DE DOCTORAT en Psychologie Cognitive

Présentée par **Antoine Deplancke**

Approche psychophysique des dissociations perception-action

**Effet de la détection de distracteurs au seuil sur l'atteinte de
cibles visuelles**

Soutenue le 21 Décembre 2012

Membres du jury :

Pr. Yann Coello, Université Lille Nord de France (Directeur)

Pr. Christian Marendaz, Université Pierre Mendès-France, Grenoble (Rapporteur)

Pr. Yves Rossetti, INSERM U864, Université Claude Bernard, Lyon 1 (Rapporteur)

Dr. Alain Guillaume, Université de Provence, Marseille (Examineur)

Pr. Laurent Madelain, Université Lille Nord de France (Examineur)

Publications liées aux travaux de thèse

Articles

Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., Cardoso-Leite, P., Gorea, A., & Coello, Y. (2010). Influence of near-threshold visual distractors on perceptual detection and reaching movements. *Journal of Neurophysiology*, 104, 2249-2256.

Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., & Coello, Y. (2011). Attention spatiale et contrôle saccadique : données comportementales et neurobiologiques en faveur d'une conception motrice du contrôle attentionnel. *L'année Psychologique*, 111(3), 549-576.

Deplancke, A., Madelain, L., & Coello, Y. (soumis). Perception-action dissociations depend on the luminance contrast of the stimuli. *Journal of Neurophysiology*, révision favorable.

Deplancke, A., Madelain, L., & Coello, Y. (en préparation). Differential effects of forward and backward masks on the relation between perception and action.

Communications

Communications orales

Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., & Coello, Y. (2009). L'effet de distracteurs spatiaux lors de réponses visuo-motrices dépend de leur détection : arguments en faveur d'une absence de dissociation entre perception et action. SFP, Toulouse.

Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., & Coello, Y. (2010). Relations entre réponses motrices et perceptives aux stades précoces du traitement visuel : effet de distracteurs au seuil perceptif. SFP, Lille.

Deplancke, A., Madelain, L., & Coello, Y. (2011). Assessing the effect of near-threshold visual distractors on the formation of reaching movements: a Signal Detection Theory analysis of the relation between perceptual and motor responses. Iberian Congress on Perception, Palma de Majorque.

Communications affichées

Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., Cardoso-Leite, P., Gorea, A., & Coello, Y. (2009). The effect of spatial distractors on visuo-motor responses depends on their detection: evidence for no dissociation between perception and action . ECVP, Regensburg, Allemagne.

Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., & Coello, Y. (2009). Manual acquisition of a visual target is influenced by distractors only when they are perceived: evidence for no dissociation between perception and action. PMC, Marseille.

Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., & Coello, Y. (2009). Effects of a close to threshold distractor on a manual reaching task: no evidence for dissociation between perception and action. CPSL Kloster Irsee, Allemagne.

Deplancke, A., Madelain, L., & Coello, Y. (2011). Testing the effect of a near-threshold distractor's contrast on the relation between perceptual detection and manual reaching movements. ECVP, Toulouse.

Résumé

La théorie dominante suggérant une séparation entre une vision consciente pour la perception et une vision non consciente pour l'action au sein du système visuel fut particulièrement discutée au cours des dernières décennies. La thèse défendue ici se positionne dans le cadre d'une approche alternative reposant sur une évaluation conjointe des réponses motrice et perceptive en présence de stimuli au seuil perceptif. Les travaux réalisés dans ce contexte ont initialement porté sur les temps de réaction et ont contribué au développement d'un modèle psychophysique postulant que les réponses perceptives et motrices dépendraient d'un signal sensoriel unique mais de seuils de décision spécifiques. Les trois études réalisées au cours de cette thèse ont permis de tester ces propositions à partir de travaux portant sur le contrôle moteur manuel. Tout en confirmant une forte association entre les traitements visuels pour la perception et pour l'action, ces travaux ont permis de mettre en évidence un rôle important des conditions expérimentales (par exemple le contraste des stimuli et la présence ou non d'un masque visuel) dans les résultats obtenus. Les résultats se sont révélés compatibles avec les modèles neurophysiologiques du masquage visuel qui postulent que la réponse neurale à une stimulation visuelle est constituée d'une vague d'activation feedforward associée à la présence physique de la stimulation et de boucles de rétroaction liées à la perception consciente de celle-ci. Nos travaux ont également permis d'adapter au contrôle moteur manuel le modèle de décision à signal unique initialement développé dans le cadre des études portant sur les temps de réaction.

Mots-clés: perception-action, masquage visuel, distracteurs visuels, contrôle moteur manuel, déviations de trajectoires.

Abstract: Psychophysical approach to the perception-action dissociations: effect of the detection of near-threshold distractors on reaching movements.

The dominant position of a separation between a conscious vision for perception and an unconscious vision for action within the visual system has been particularly discussed in the last decades. The present dissertation is to be placed in the context of an alternative approach consisting in evaluating jointly both perceptual and motor responses in the presence of near-threshold visual stimuli. Previous work within this framework, which have mainly concerned reaction times, have contributed to develop a psychophysical model in which perceptual and motor decision are taken relatively to the same single incoming signal but are based on different thresholds. The three studies conducted during this PhD aimed at testing these proposals in experiments involving manual motor control. While confirming the strong link between perceptual and motor processing within the visual system, the results obtained in these studies underlined the importance of experimental parameters such as the contrast of the stimuli and the presence of visual masks. These results are congruent with neurophysiological models of visual masking, which postulate that the neural response to a visual stimulus is composed of a transient feedforward sweep of activation related to the presence of a stimulus and recurrent feedback loops linked to the conscious perception of this stimulus. Our work also led to the adaptation to manual motor control of the single signal decisional model initially developed on the basis of reaction times studies.

Keywords: perception-action, visual masking, visual distractor, hand movements, trajectory deviations.

Remerciements

J'adresse en premier lieu mes remerciements à Yann Coello pour le soutien qu'il m'a apporté sur tous les plans et les compétences qu'il m'a permis d'acquérir au fil de ces nombreuses années. Merci également à Laurent Madelain pour sa présence irremplaçable autant au niveau humain que professionnel.

Je tiens également à remercier les membres de mon jury, Christian Marendaz, Yves Rossetti et Alain Guillaume pour avoir accepté d'évaluer mon travail et contribué à son aboutissement.

Mes remerciements vont également à toutes les personnes qui ont aidé à la réalisation de cette thèse, parmi lesquelles l'ensemble des membres (passés et présents) du laboratoire URECA pour leur support quotidien (en particulier Alan Chauvin sans qui je programmerais toujours sous Paint); Andrei Gorea pour ses collaborations fructueuses et ses conseils avisés ; et Pedro Cardoso-Leite pour ses nombreux coups de pouce. Egalement, à Laurent Sparrow, Franck Bouilhol et Claudine Dumont pour leur sympathie et pour leur rôle important dans mon parcours.

Merci enfin à tous ceux qui m'ont soutenu dans cette épreuve de longue haleine, en particulier ma famille pour son appui constant et son accueil dans les moments difficiles ainsi que mes nombreux amis qui savent à quel point ils comptent pour moi.

Sommaire

PROLOGUE	11
I – INTRODUCTION THEORIQUE	17
I-1. Théorie de la Détection du Signal (TDS) : concepts et outils	20
I-1.1. Psychophysique et TDS : définitions	20
I-1.2. Approche signal-bruit	21
I-1.3. Indice de sensibilité (d')	22
I-1.4. Critère de réponse (c)	23
I-1.5. Catégories de réponse et calcul des indices	24
I-2. Dissociation perception-action : neuroanatomie et neuropsychologie	25
I-2.1. Arguments fondateurs de la dissociation perception-action	25
I-2.2. Remise en cause des arguments fondateurs en neuropsychologie et neuroanatomie	29
I-2.3. Arguments anatomiques et neuropsychologiques en faveur d'une dissociation perception-action : conclusions	35
I-3. Dissociation perception-action : travaux portant sur les illusions visuelles	37
I-3.1. Arguments pour une séparation entre une vision consciente pour la perception et une vision non consciente pour l'action	37
I-3.2. Remise en cause des travaux sur les illusions visuelles	39
I-3.3. Illusions visuelles et dissociation : conclusions	41
I-4. Amorçage subliminal	42
I-4.1. Arguments en faveur de l'existence d'effets moteurs subliminaux	42
I-4.2. Critique des expériences dans le domaine de l'amorçage subliminal	50
I-4.3. Amorçage subliminal : conclusions	54
I-5. Evaluation conjointe des réponses et stimuli au seuil perceptif	55
I-5.1. Description de la méthodologie utilisée	55
I-5.2. Principaux résultats : couplage perception-action	56
I-5.3. Analyse conjointe des réponses et dissociation perception-action : dépendance aux conditions expérimentales	61
I-5.4. Analyse conjointe des réponses perceptives et motrices : bilan et modélisation	64
I-6. Attention spatiale et contrôle saccadique : données comportementales et neurobiologiques en faveur d'une conception motrice du contrôle attentionnel	71
I-7. Conclusions et objectifs du travail de thèse	101
II – ETUDES EXPERIMENTALES : INFLUENCE DE DISTRACTEURS AU SEUIL SUR LES DISSOCIATIONS PERCEPTION ACTION	103
II-1. Plan et objectif des expériences	105
II-2. Expérience 1 : influence de distracteurs au seuil perceptif sur la détection visuelle et les mouvements de pointage manuel	106

II-3. Expérience 2 : effet du contraste des distracteurs au seuil perceptif	119
II-4. Expérience 3 : compatibilité avec les modèles neurophysiologiques du masquage visuel	155
III – DISCUSSION GENERALE	193
III-1. Rappel du contexte théorique et objectifs de la thèse	195
III-2. Résumé des principaux résultats obtenus	197
III-4. Correspondance des résultats obtenus avec les modèles neurophysiologiques du masquage visuel	201
III-5. Correspondance des résultats obtenus avec un modèle de décision à signal unique	205
III-6. Limites des expériences et perspectives	209
III-7. Conclusions	212
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	213

Prologue

La question des relations entre la perception visuelle et le contrôle moteur fut particulièrement étudiée et débattue au cours des dernières décennies. La position dominante dans le domaine défend l'idée d'une dissociation anatomique et fonctionnelle entre les traitements visuels pour la perception et pour l'action, qui seraient respectivement effectués au sein des voies de traitement ventrale (occipito-temporale) et dorsale (occipito-pariétale ; Goodale, 2008, 2011 ; Goodale, Króliczak & Westwood, 2005 ; Goodale & Milner, 1992 ; Milner & Goodale, 1995, 2008 ; Westwood & Goodale, 2011 ; Ungerleider & Mishkin, 1982).

Cette théorie fut soutenue par un grand nombre d'études en neuropsychologie (par ex., Goodale 2008 ; Goodale et al. 2005 ; James, Culham, Humphrey, Milner & Goodale, 2003 ; Milner & Goodale 1995, 2008) et chez le sujet sain dans le domaine des illusions visuelles (par ex., Aglioti, Desouza & Goodale, 1995 ; Bridgeman, Kirch & Sperling, 1981 ; Coello, Danckert, Blangero & Rossetti, 2007 ; Gentilucci, Chieffi, Deprati, Saetti & Toni, 1996 ; Króliczak, Heard, Goodale & Gregory, 2006 ; Zivotofsky, 2004) et de l'amorçage subliminal (par ex., Amundson & Bernstein, 1973 ; Binsted, Brownell, Vorontsova, Heath & Saucier, 2007 ; Cressman, Franks, Enns & Chua, 2007 ; Ogmen, Breitmeyer & Melvin, 2003 ; Taylor & McCloskey, 1990 ; Van der Stigchel, Mulckhuyse & Theeuwes, 2009). Dans ces trois domaines de recherche, l'un des principaux arguments en faveur d'une dissociation entre les traitements fut la mise en évidence d'influences de stimulations visuelles non consciemment perçues sur les réponses motrices (temps de réaction, saccades oculaires, mouvements de la main). Sur la base des données obtenues, on opposa ainsi une vision consciente pour la perception à une vision non consciente pour l'action.

De nombreuses critiques furent cependant formulées à l'encontre des études issues de ces trois domaines de recherche, mettant en évidence à la fois des biais

méthodologiques et des points théoriques discutables (par ex., Bruno & Franz, 2009 ; Franz, 2001 ; Franz & Gegenfurtner, 2008 ; Holender & Duscherer, 2004 ; Schenk & McIntosh, 2010 ; Smeets & Brenner, 2006) pour donner naissance à un débat toujours d'actualité (par ex., Cardoso-Leite & Gorea, 2010 ; Goodale, 2008, 2011). Dans ce contexte, l'étude des relations entre réponses motrice et perceptive en présence de stimulations visuelles au seuil perceptif constitue une approche alternative à la fois sur le plan méthodologique et théorique (Cardoso-Leite, Mamassian & Gorea, 2009 ; Cardoso-Leite, Gorea, & Mamassian, 2007 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2009, 2010 ; Waszak & Gorea, 2004 ; Waszak et al., 2007). Cette approche, particulièrement adaptée à l'étude des relations entre perception et action, a mis en évidence d'importants liens entre les traitements et a permis de développer un modèle à signal unique dans lequel les décisions perceptive et motrice sont prises sur la base d'indices décisionnels différents (pour une revue, voir Cardoso-Leite & Gorea, 2010). Selon ce modèle, la décision motrice se baserait sur un seuil moteur fixe tandis que la décision perceptive dépendrait, elle, d'un seuil variable en fonction des conditions expérimentales (par ex., présence d'un masque visuel).

Dans un premier temps, le but de cette thèse de doctorat a été d'étendre ce cadre théorique et méthodologique, initialement développé pour rendre compte de travaux portant sur les temps de réaction, à l'analyse des mouvements d'atteinte manuels - ces derniers offrant une mesure plus indicative des traitements visuels pour l'action car révélant pleinement les aspects visuo-spatiaux et temporels de la programmation et du contrôle en ligne de l'action (Bridgeman, Lewis, Heit, & Nagle, 1979 ; Goodale, 2008 ; voir aussi Cardoso-Leite & Gorea, 2010).

Dans un second temps, cette thèse visait à confronter cette approche des traitements visuels pour la perception et l'action avec les modèles neurophysiologiques

élaborés dans le contexte des études sur les effets du masquage visuel (pour une revue, voir Breitmeyer, 2007) – un tel rapprochement n’ayant pas été réalisé de manière exhaustive dans les études impliquant des stimulations au seuil perceptif (par ex., Waszak & Gorea, 2004). Ces modèles neurophysiologiques postulent que la réponse neuronale à un stimulus visuel est constituée d’une première vague d’activation (dite « feedforward ») associée à la présence physique du stimulus et d’une seconde composante, liée à la perception de ce dernier, basée sur des boucles de rétroaction (dites « feedback »). Dans ce contexte, la présence d’un masque rétroactif (« backward ») supprimerait sélectivement la seconde composante de la réponse alors que la présence d’un masque proactif (« forward ») détériorerait également la première composante de cette réponse (Breitmeyer, 2007 ; Lamme, Supèr, Landman, Roelfsema & Spekreijse, 2000 ; Macknik & Livingstone, 1998 ; Railo, & Koivisto, 2012). Il s’agissait ici de tester à la fois théoriquement et expérimentalement si de tels modèles pouvaient expliquer les résultats comportementaux obtenus par l’analyse conjointe des réponses motrice et perceptive en présence de stimulations au seuil perceptif.

I – Introduction théorique

La première partie de cette introduction théorique sera consacrée aux principes élémentaires de la Théorie de la Détection du Signal (Green & Swets, 1966), de nombreux concepts et outils issus de cette théorie ayant été utilisés dans les travaux effectués dans le cadre de cette thèse. Un bilan du débat actuel sur l'existence de dissociations entre les traitements visuels pour la perception et pour l'action sera ensuite effectué : il s'articulera autour des arguments pour et contre l'existence d'une séparation anatomique et fonctionnelle entre vision consciente pour la perception et vision non consciente pour l'action sur la base des données issues de la neuroanatomie, de la neuropsychologie et de travaux comportementaux portant sur les illusions visuelles et l'amorçage subliminal. La méthode générale et les principaux résultats de l'approche alternative consistant à analyser conjointement les réponses motrice et perceptive en présence de stimulations au seuil seront ensuite décrits. Enfin, nous aborderons les interprétations psychophysiques et neurophysiologiques dominantes quant aux mécanismes à l'origine des effets moteurs subliminaux traditionnellement interprétés en faveur d'une dissociation entre perception et action. Une revue de la littérature portant sur l'attention spatiale et le contrôle saccadique, publiée récemment, viendra compléter la présentation du cadre théorique du travail de thèse. Cette revue détaille les mécanismes à l'origine de la formation des trajectoires oculaires et manuelles et leur perturbation en présence de distracteurs visuels. Elle souligne également les liens très étroits entre perception visuelle et motricité à la fois sur le plan comportemental et neuroanatomique.

I-1. Théorie de la Détection du Signal (TDS) : concepts et outils

I-1.1. Psychophysique et TDS : définitions

Le but de la psychophysique est de quantifier les relations entre le monde physique (par ex., luminance) et les comportements (par ex., luminance *perçue*) chez un observateur. Classiquement, les processus internes liés aux traitements de l'information sont conceptualisés en deux parties distinctes : processus sensoriels et processus décisionnels. Les processus sensoriels sont associés à la transformation du monde physique en une représentation interne de ce monde, alors que les processus décisionnels déterminent la réponse à donner en fonction de cette représentation – il s'agit de l'aspect stratégique de la réponse. Toutefois, ces deux processus ne sont pas directement observables : on ne peut les étudier que par le biais des réponses fournies par les individus dans des situations données. Dans ce cadre, la TDS (Green & Swets, 1966) constitue l'un des modèles de décision de référence dans le domaine de la psychologie expérimentale car elle propose une formalisation quantitative des processus sensoriels et décisionnels à partir des réponses obtenues auprès des sujets. Ce modèle distingue les modifications comportementales associées aux processus sensoriels (par ex., détection améliorée suite à l'augmentation du contraste d'un stimulus) de celles attribuables à des modifications de stratégie chez le participant (par ex., le participant « décide » de répondre plus souvent « stimulus présent »).

I-1.2. Approche signal-bruit

Dans le cadre de la TDS, on postule que toute stimulation physique (auditive, visuelle, tactile...) soit décomposable en *signal* et en *bruit*. Dans une tâche de recherche

visuelle (par exemple), on définit la cible à détecter comme le *signal* et l'ensemble des distracteurs qui viennent parasiter la recherche comme le *bruit*. Ce bruit « externe », manipulable (par ex., diminuer le nombre de distracteurs diminue le bruit externe), n'est cependant pas la seule source de bruit. Les processus sensoriels possèdent également leur propre bruit « interne ». Une variabilité dans la correspondance entre le continuum physique (par ex., niveau de luminance affiché) et le continuum sensoriel (par ex., niveau de luminance perçu) résulte de la présence de ce bruit interne : la présentation répétée d'un même signal (par ex., un stimulus au même niveau de luminance) n'aboutit donc pas toujours à la même réponse de la part du sujet (par ex., détection lors d'un essai, omission lors d'un autre). La détection ou la discrimination de stimuli est alors considérée comme un processus de décision statistique : à chaque état de la réponse interne correspond une certaine probabilité que la stimulation perçue contienne réellement le signal (par ex., la cible à détecter est physiquement présente) ou qu'elle ne soit constituée que de bruit (par ex., la scène visuelle n'est composée que de distracteurs).

I-1.3. Indice de sensibilité (d')

Puisqu'il existe cette variabilité (bruit) entre le monde physique et le monde perçu, deux distributions de probabilités (une pour le signal, une pour le bruit) sont classiquement représentées sur un continuum sensoriel interne pour rendre compte du fonctionnement des processus sous-jacents (figure 1). La distance entre ces deux distributions est appelée visibilité, indice de sensibilité, ou « d' ». Plus cette distance est importante, plus la discriminabilité entre signal et bruit est élevée et plus la tâche (par ex., détection) est facile. Inversement, plus cette distance est courte, plus la discriminabilité signal-bruit est faible et plus la tâche est difficile. Théoriquement, un d'

égal à zéro représente une performance au niveau du hasard, soit l'impossibilité, pour l'observateur, de discriminer signal et bruit.

I-1.4. Critère de réponse (c)

Il existe également, dans le cadre de la TDS, un outil de mesure destiné à quantifier le biais de réponse du participant (processus décisionnel) indépendamment de la mesure de sensibilité. Concrètement, ce critère de décision, noté « c », correspond à la limite à partir de laquelle un individu répond que le signal est présent en fonction des distributions de probabilités de présence du signal et du bruit dans une situation donnée (voir figure 1). Au cours de cette thèse, une stimulation visuelle évoquant une réponse interne au-delà de ce critère sera considérée comme « consciemment perçue » ou « détectée ».

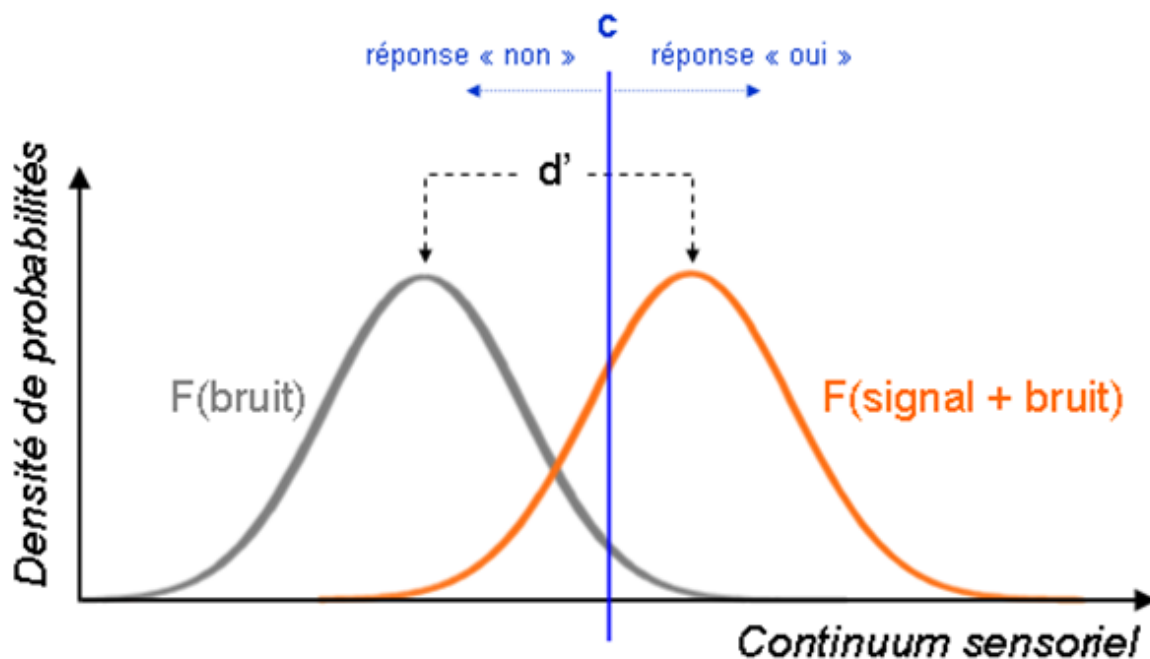


Figure 1. Continuum sensoriel classiquement représenté dans le cadre de la TDS. Deux indices permettent de rendre compte des processus sous-jacents au traitement de l'information. L'indice de sensibilité, d' , indique l'état des processus sensoriels et correspond à la distance séparant les densités de probabilités associées au bruit et au signal + bruit. Le critère de décision, c , est associé à la part décisionnelle, stratégique, de la réponse du sujet. Il s'agit de la limite fixée par l'individu (ou le système) pour décider qu'un signal est présent ou absent. Les paramètres d' et c sont indépendants et tous deux modulables. D'après Green et Swets, 1966.

I-1.5. Catégories de réponse et calcul des indices

Quatre types de réponse sont possibles en fonction de la présence de la stimulation et de la réponse fournie par le participant (figure 2) : détection correcte ou « Hit » (signal présent et détecté), omission ou « Miss » (signal présent mais non détecté), fausse alarme ou « False Alarm » (FA : signal absent mais détecté) et rejet correct ou « Correct Rejection » (RC : signal absent mais non détecté).

La proportion de chaque type de réponse varie en fonction de la position du critère de réponse du sujet (c). Si une détection correcte (Hit) est toujours associée à un gain alors qu'une fausse alarme n'est jamais sanctionnée, l'observateur sera dit «libéral» et ses performances seront caractérisées par un critère de réponse négatif (vers la gauche), maximisant ainsi le nombre de détections correctes et augmentant la proportion de fausses alarmes. Inversement, punir les fausses alarmes conduira l'observateur à être « conservateur », son critère de réponse, positif, étant décalé vers la droite pour minimiser la proportion de fausses alarmes tout en augmentant celle des omissions.

Enfin, les indices de mesure des processus sensoriels (d') et décisionnels (c) proposés par la TDS sont facilement calculables sur la base des scores Z des probabilités de réponses obtenues dans une expérience donnée (voir figure 2) :

$$d' = Z (P(\text{Hit})) - Z (P (\text{FA}))$$

$$c = -0.5 \times (Z (P(\text{Hit})) + Z (P(\text{FA})))$$

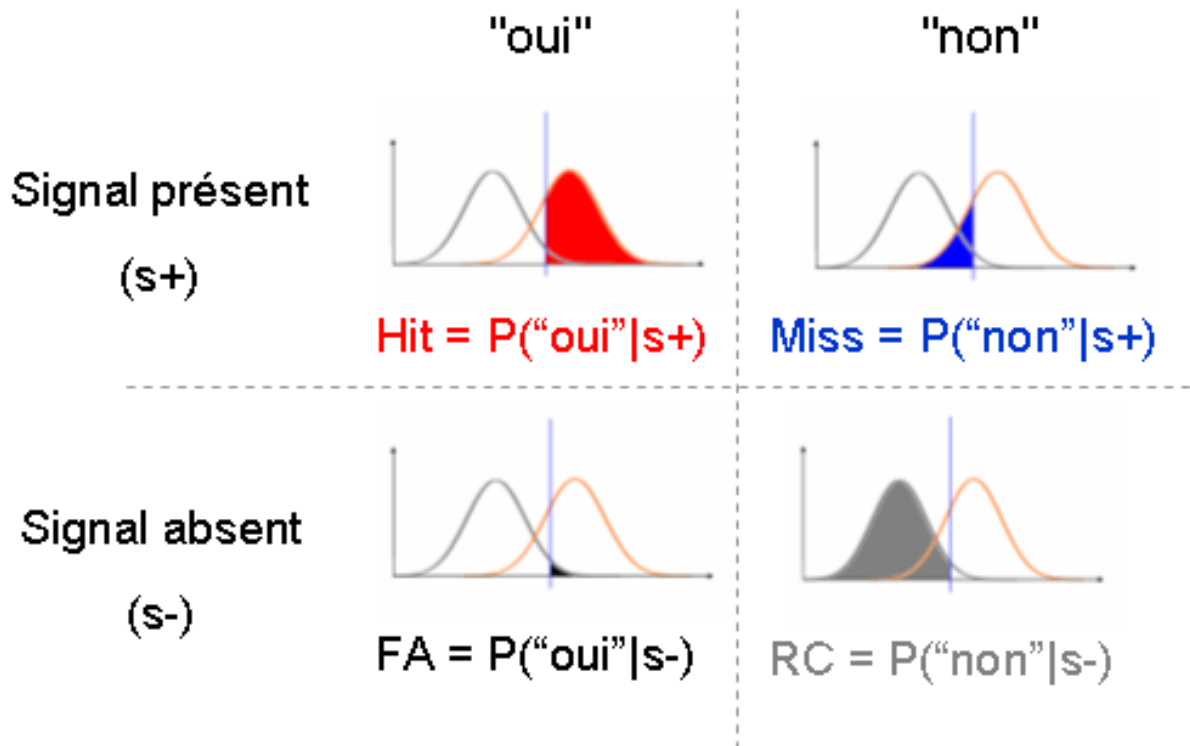


Figure 2. Types de réponse décrits dans le cadre de la TDS. La même stimulation physique peut entraîner une détection correcte (Hit : signal présent et détecté) dans un essai et une omission (Miss : signal présent mais non détecté) dans un autre essai du fait de la variabilité induite par le bruit interne des processus de traitement de l'information. Ce bruit peut également être responsable de fausses détections (fausses alarmes ou FA : signal absent mais détecté). Un rejet correct (RC) est comptabilisé lorsque le signal est absent et qu'il n'est pas détecté. $P(\text{« oui »}|s+)$ est la probabilité que le sujet réponde « présent » lorsque le signal est présent (s+). $P(\text{« non »}|s-)$ est la probabilité que le sujet réponde « absent » lorsque le signal est absent (s-). D'après Green et Swets, 1966.

I-2. Dissociation perception-action : neuroanatomie et neuropsychologie

I-2.1. Arguments fondateurs de la dissociation perception-action

Description initiale du modèle

L'un des modèles les plus influents dans le cadre de l'étude des processus de traitement visuel fut popularisé au cours des années 90 par l'équipe de Milner et Goodale (Goodale & Milner, 1992 ; Milner & Goodale, 1995). Ce modèle propose une dissociation anatomique et fonctionnelle entre les traitements visuels pour la perception et pour l'action (Goodale & Milner, 1992 ; Ungerleider & Mishkin, 1982 ; Milner & Goodale, 1995). Il s'appuie sur les travaux d'Ungerleider et Mishkin (1982) qui font l'hypothèse d'une séparation anatomique entre, d'une part, une voie dite « ventrale » ou voie du « quoi », projetant du cortex visuel primaire (V1) vers le cortex temporal inférieur et dédiée à l'identification des objets ; et d'autre part une voie dite « dorsale » ou voie du « où », s'étendant du cortex visuel primaire (V1) au cortex pariétal postérieur, cette seconde voie ayant pour fonction de localiser les objets dans l'espace¹. Les voies ventrale et dorsale se différencieraient de plus sur le plan neurophysiologique puisqu'elles seraient respectivement constituées de neurones de type parvocellulaire (réponse tonique aux stimuli, transmission plus lente, champ récepteur plus grand, sensibilité réduite au contraste lumineux, discrimination des couleurs) et magnocellulaires (réponse phasique aux stimuli, transmission plus rapide, champ

¹ Cette distinction évoluera ensuite en distinction entre voie du « quoi » et voie du « comment » (Goodale & Milner, 1992), les troubles des patients ataxiques (lésion dorsale) dépassant largement le spectre de la simple localisation spatiale.

récepteur plus petit, sensibilité supérieure au contraste, absence de discrimination des couleurs, Livingstone & Hubel, 1998).

Double dissociation en neuropsychologie

La popularité du modèle de Milner & Goodale (1995) reposa notamment sur la mise en évidence d'une double dissociation dans le cadre de la pathologie lésionnelle : alors qu'une lésion occipito-temporale provoque une dégradation des performances de reconnaissance visuelle et d'identification des objets sans trouble de l'action (agnosie visuelle), une lésion située au niveau du cortex pariétal postérieur est associée au patron comportemental opposé, c'est-à-dire à un trouble général des habiletés visuo-spatiales sans trouble de reconnaissance (ataxie optique). Ainsi, la patiente D.F., agnosique à la suite d'une lésion de la voie ventrale, se montre capable d'introduire une carte dans une fente avec la bonne orientation (tâche motrice : « posting ») sans pour autant parvenir à rendre compte de cette orientation verbalement ou de la faire correspondre avec la main (tâche d'appariement perceptif, voir figure 3 ; Goodale, Milner, Jakobson & Carey, 1991). Inversement, les patients devenus ataxiques à la suite d'une lésion de la voie dorsale du système visuel réussissent à orienter correctement la carte dans la tâche d'appariement perceptif mais ne parviennent pas à l'introduire par une action directe dans la fente prévue à cet effet (Perenin & Vighetto, 1988 ; pour une revue, voir Milner & Goodale, 1995).

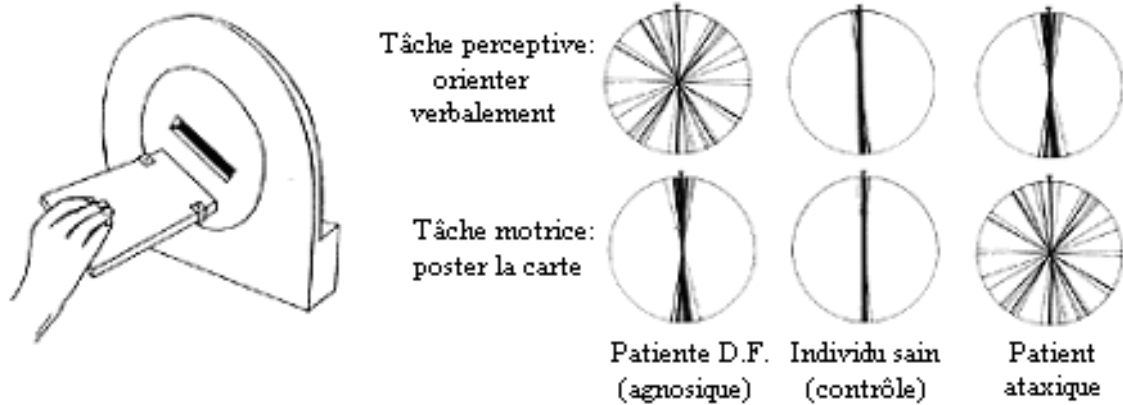


Figure 3. Comparaison des réponses motrice (poster une carte dans une fente) et perceptive (faire correspondre l'orientation de la carte avec la fente sans poster) entre la patiente agnosique D.F. (lésion de la voie ventrale), un individu sain et un patient atteint d'ataxie optique (lésion de la voie dorsale). D'après Milner et Goodale (1995) avec ajout d'une représentation de la performance décrite pour les patients ataxiques.

D.F. étant capable d'ajustements moteurs « non conscients » lors de la manipulation d'objets dont elle n'est pas capable de décrire la taille verbalement (Goodale et al., 1991 ; Goodale, Jakobson, Milner, Perrett, Benson & Hietanen, 1994), il fut proposé que l'une des différences fondamentales entre voie dorsale et voie ventrale soit la capacité de la voie dorsale à traiter l'information visuelle pour l'action sans que cette information ne soit traitée consciemment. Cet argument deviendra l'une des pierres angulaires de la théorie de la dissociation perception-action, ou dissociation entre vision consciente pour la perception et vision inconsciente pour l'action (Goodale, 2008, 2011 ; Goodale & Milner, 1992 ; Goodale, Króliczak & Westwood, 2005 ; Milner & Goodale, 1995, 2008 ; Westwood & Goodale, 2011).

Cécité corticale

L'interprétation du comportement des patients atteints de cécité corticale (ou « blindsight » ; Weiskrantz, Warrington, Sanders, & Marshall, 1974) s'intégrera dans cette ligne argumentaire. Plusieurs auteurs ont en effet démontré que ces patients

présentant une lésion du cortex visuel primaire (V1) sont capables de réponses motrices d'orientation vers des stimuli situés dans leur champ visuel « aveugle », c'est-à-dire là où ils ne reportent pas d'expérience visuelle consciente des stimuli (Pöppel, Held, & Frost, 1973 ; pour une revue, voir Cowey, 2004). Dans le même ordre d'idée, Van der Stigchel, van Zoest, Theeuwes & Barton (2008) ont récemment montré que les saccades oculaires de ces patients sont perturbées par l'apparition de distracteurs visuels dans la partie lésée de leur champ visuel. Sur le plan anatomique, ce patron comportemental semble associé à l'existence, en dehors de V1, de décharges neuronales au sein des aires de la voie dorsale, sans activité particulière au sein de la voie ventrale (Bullier, Girard, & Salin, 1994). Cette activité serait rendue possible par le biais de projections sous-corticales (voie rétino-tecto-pulvinar) toujours actives après une lésion de la voie rétino-géniculostriée (Weiskrantz, 1986 ; voir figure 4).

Prises ensemble, ces données recueillies chez les patients blindsight furent interprétées dans le sens de la dissociation anatomo-fonctionnelle entre perception et action.

Résumé

Les tenants du modèle de dissociation perception-action proposèrent une séparation anatomique et fonctionnelle entre deux voies de traitement au sein du système visuel : (i) une voie ventrale, projetant du cortex visuel primaire (V1) vers le cortex inféro-temporal, en charge de l'identification des objets et de la perception consciente ; (ii) une voie dorsale, projetant de V1 vers le cortex pariétal postérieur, effectuant les traitements liés à l'action sans nécessité d'accès à la conscience. Cette distinction entre une vision consciente pour la perception et une vision non consciente pour l'action, question centrale dans le cadre de l'étude des relations perception-action,

fut en particulier soutenue dans le champ de la neuropsychologie par la double dissociation entre ataxie optique et agnosie visuelle et par les capacités d'action résiduelles des patients atteints de cécité corticale.

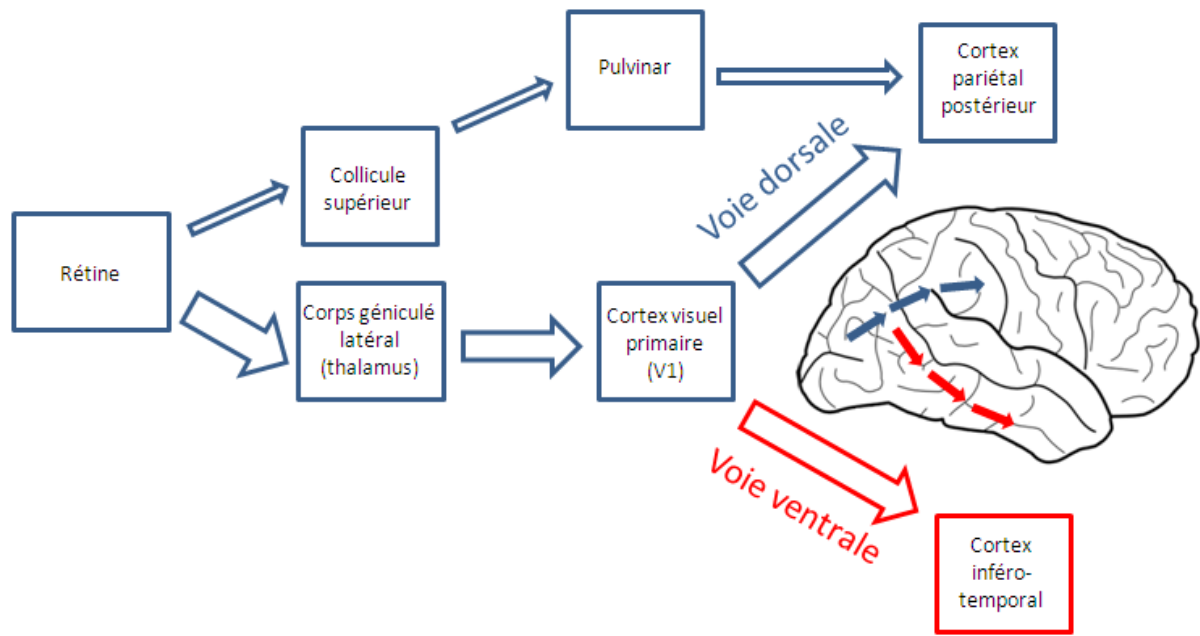


Figure 4. Représentation des voies ventrale et dorsale au sein du système visuel. La voie ventrale projette du cortex visuel primaire V1 vers le cortex inféro-temporal et la voie dorsale projette de V1 vers le cortex pariétal postérieur. L'information visuelle peut également rejoindre la voie dorsale via des projections sous-corticales. D'après Milner et Goodale, 1995.

I-2.2. Remise en cause des arguments fondateurs en neuropsychologie et neuroanatomie

Liens anatomiques entre voies ventrale et dorsale

Bien que l'idée d'une spécialisation anatomique des voies de traitement occipito-temporale (ventrale) et occipito-pariétale (dorsale) ne soit pas remise en question, l'idée d'une indépendance totale entre ces deux voies est une position difficilement tenable. En effet, le système visuel humain est à la fois très étendu (Felleman & Van Essen, 1991 ;

Zeki, 1993) et largement interconnecté (Young, 1995, 2000) : 30 à 40% des synapses contenues dans un volume donné de cortex proviendraient en effet de connexions distantes (Scannell & Young, 1999). De très nombreuses interconnexions entre les différentes aires du système visuel ont ainsi été mises en évidence à tous les niveaux hiérarchiques du système visuel : du cortex visuel primaire (V1) connecté à plus de 50 autres structures (Young, Scannell, O'Neill, Hilgetag, Burns & Blakemore, 1995) aux connexions cortico-corticales plus tardives dont le nombre est estimé à plus de 300 entre les différentes régions du système visuel (Felleman & Van Essen, 1991). Les voies dorsale et ventrale n'échappent pas à cette logique dans la mesure où elles communiquent avec de nombreuses autres aires (Rossetti, Pisella & Vighetto, 2003 ; voir figure 5). Il est de plus établi que la spécialisation neurophysiologique des voies ventrale (parvocellulaire) et dorsale (magnocellulaire) n'est pas si tranchée puisque les deux types de cellules sont significativement présents dans chacune des voies (pour une revue, voir Lamme, Supèr & Spekreijse, 1998). Enfin, l'information visuelle ne se transmet pas de manière strictement linéaire et sérielle puisque chaque niveau hiérarchique de traitement reçoit davantage de projections rétroactives (« feedback ») de la part des niveaux hiérarchiques supérieurs qu'il n'y envoie de projections proactives (« feedforward » ; de Lafuente & Romo, 2005 ; Lamme & Roelfsema, 2000 ; Macknick & Martinez-Conde, 2009 ; Supèr & Lamme, 2007).

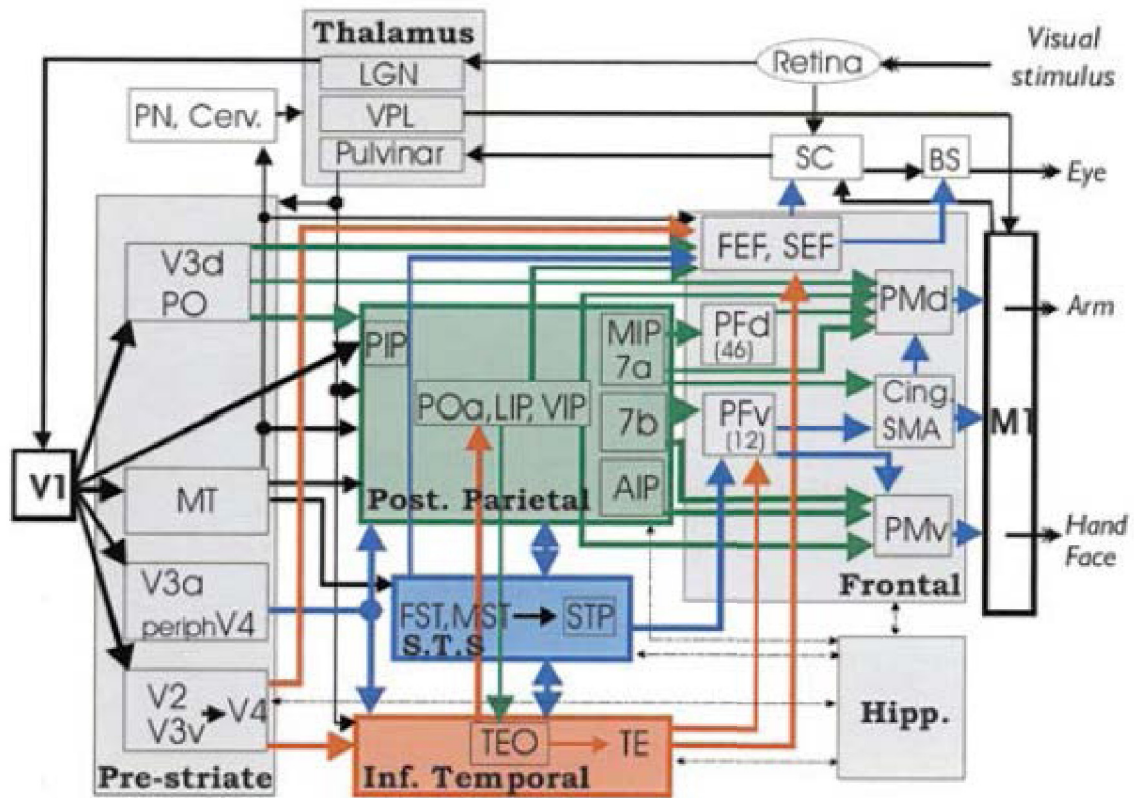


Figure 5. Vue d'ensemble du réseau neuronal allant du cortex visuel primaire (V1) vers le cortex moteur primaire (M1). Les structures et projections de la voie ventrale sont représentées en rouge, celles de la voie dorsale en bleu, et celles combinant des afférences des deux voies en vert. Les voies ventrale et dorsale sont largement interconnectées avec de nombreuses aires frontales (AIP : Anterior intraparietal area ; BS : brainstem ; Cing. : cingulate motor areas ; d : dorsal ; FEF : frontal eye field ; FST : floor of the superior temporal sulcus ; Hipp. : hippocampus ; LIP : lateral intraparietal area ; MIP : mesial intraparietal area ; PIP : posterior intraparietal area ; MST : medial superior temporal area ; MT : mediotemporal area ; PF : prefrontal cortex ; PM : premotor cortex ; SC : superior colliculus ; SEF : supplementary eye field ; SMA : supplementary motor area ; STS : superior temporal sulcus ; STP : superior temporal polysensory area ; TE : temporal area ; TEO : temporo-occipital area ; v : ventral ; VIP : ventral intraparietal area). Figure extraite de Rossetti, Pisella, et Vighetto (2003).

Attention visuelle et couplage perception-action

D'importants liens entre perception et action ont été mis en évidence, à la fois sur le plan comportemental et anatomique, dans le cadre des travaux portant sur l'attention visuelle. Ces travaux, exposés dans la revue de question située en fin d'introduction théorique (Deplancke, Madelain, Chauvin & Coello, 2011), montrent une similitude entre les effets de facilitation perceptive traditionnellement observés dans les paradigmes d'orientation de l'attention (par ex., Posner, 1980 ; Posner, Snyder, & Davidson, 1980) et

ceux observés lorsqu'un déplacement de l'œil ou de la main est programmé vers une cible visuelle (par ex., Deubel & Schneider, 1996, 2003). Ainsi, l'orientation attentionnelle vers une portion de l'espace (par ex., amorçage au point de fixation ou présentation d'un distracteur) peut induire, outre une facilitation ou une perturbation des réponses sur le plan temporel, une perturbation sur le plan spatial sous la forme de modifications des trajectoires des saccades oculaires ou des mouvements de pointage manuels (pour revues, voir Van der Stigchel, Meeter & Theeuwes, 2006 ; Deplancke et al., 2011).

Ces observations sont compatibles avec la théorie prémotrice de l'attention (Rizzolatti, Riggio, Dascola & Umiltà, 1987) qui suppose que les déplacements de l'attention spatiale et ceux du système oculomoteur soient issus d'un même mécanisme et sous-tendus par des circuits neuronaux communs (Beauchamp, Petit, Ellmore, Ingelholm, & Haxby, 2001 ; Corbetta et al., 1998 ; Nobre, Gitelman, Dias, & Mesulam, 2000). La seule différence entre l'orientation de l'attention (à l'origine de la réponse perceptive) et la programmation réelle d'un mouvement (réponse motrice) résiderait dans l'activation cellulaire plus élevée dans le cas d'un mouvement réel et plus faible dans le cas d'un simple déplacement de l'attention. Cette observation fut réalisée dans de nombreuses structures cérébrales : champs oculomoteurs frontaux (Kodaka, Mikami & Kubota, 1997), collicules supérieurs (Gattass & Desimone, 1996 ; Ignashchenkova, Dicke, Haarmeier & Thier, 2004 ; Kustov & Robinson, 1996), structures pariétales (Bisley & Goldberg, 2003 ; Bushnell, Goldberg & Robinson, 1981 ; Robinson, Goldberg, & Stanton, 1978 ; Yin & Mountcastle, 1977) ou fronto-pariétales (Kastner, Pinsk, De Weerd, Desimone & Ungerleider, 1999 ; Thompson & Schall, 2000).

Un grand nombre d'études ont ainsi fourni des arguments neuroanatomiques, neurophysiologiques et comportementaux plaidant contre l'hypothèse d'une séparation

des traitements visuels pour la perception et pour l'action. A l'inverse, ces études ont mis en évidence des similitudes entre les structures cérébrales liées à la perception et celles en charge de l'action.

Remise en cause des arguments issus de la neuropsychologie

L'existence de la double dissociation entre agnosie visuelle et ataxie optique fut remise en cause sur la base de critiques portant à la fois sur la nature des syndromes et sur la méthodologie utilisée pour les évaluer (pour revues, voir Rossetti et al., 2003 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2010).

- Ataxie optique

Dans le cadre de la démonstration d'une double dissociation perception-action, l'ataxie optique fut considérée par Milner & Goodale (1995) comme un trouble général de l'action sans trouble perceptif associé. Plusieurs arguments allèrent cependant à l'encontre de cette démonstration. Il fut notamment mis en évidence que l'ataxie optique n'était pas un trouble général de l'action puisque les déficits des patients sont principalement observés en vision périphérique, les capacités de traitement visuel étant préservées en vision centrale (par ex., Perenin & Vighetto, 1988 ; Grea, Pisella, Rossetti, Desmurget, Tilikete, Grafton, Prablanc & Vighetto, 2002). De plus, l'ataxie ne peut pas non plus être considérée comme un trouble spécifique à l'action puisque les déficits moteurs observés en vision périphérique s'accompagnent également de troubles perceptifs (Rossetti et al., 2003 ; McIntosh, Mulroue, Blangero, Pisella & Rossetti, 2011). En particulier, les patients ataxiques présentent des déficits spécifiques de la perception de la taille, de l'orientation et de la localisation en vision périphérique – même s'ils

conservent intacte la perception de la forme (Pisella, Sergio, Blangero, Torchin & Vighetto, 2009).

- Agnosie visuelle

La mise en évidence d'un manque d'équivalence entre les tâches perceptive et motrice utilisées lors des évaluations neuropsychologiques conduisit à la remise en cause de l'agnosie visuelle en tant que trouble spécifique à la perception (Schenk, 2006). En particulier, il fut démontré que la tâche perceptive proposée à la patiente agnosique D.F. faisait intervenir un mode de traitement essentiellement allocentré (c'est-à-dire impliquant la comparaison de l'orientation de deux objets entre eux, par exemple la fente sur le dispositif et la carte tenue dans la main dans l'épreuve de « posting ») alors que la tâche motrice impliquait un mode de traitement principalement égocentré, reposant sur la relation entre l'orientation de la fente et l'orientation du corps de la patiente. Schenk (2006) testa cette hypothèse en proposant à la patiente une version allocentrée et égocentrée de la même tâche pour chaque type de réponse (motrice et perceptive). Dans la condition allocentrée, D.F. devait fournir un jugement verbal de proximité spatiale de deux stimuli par rapport à un point de référence (perception allocentrée) ou devait produire un mouvement de pointage d'une distance équivalente à celle séparant ces points (action allocentrée). Dans la tâche égocentrée, D.F. devait fournir un jugement verbal de proximité spatiale des deux stimuli par rapport à la position de son doigt (perception égocentrée) ou devait effectuer un mouvement de pointage directement vers un des stimuli (action égocentrée). Les performances de D.F. furent dégradées dès lors que la tâche faisait intervenir un référentiel allocentré, que cette tâche soit perceptive ou motrice, sans dégradation des performances dans un référentiel égocentré. Plutôt que la signature d'une dissociation entre réponses motrice

et perceptive, cette étude révéla ainsi une dissociation entre les performances obtenues lors du traitement des informations visuelles dans un référentiel allocentré ou égocentré.

- Cécité corticale

L'observation de capacités visuo-motrices résiduelles dans le champ visuel lésé des patients atteints de cécité corticale (blindsight) fut prise pour preuve supplémentaire d'une dissociation entre vision consciente pour la perception et vision inconsciente pour l'action. Cet argument fut cependant remis en question après qu'il eut été démontré que ces patients étaient capables d'utiliser les informations visuelles de la partie lésée de leur champ visuel dans des tâches purement perceptives (par ex., Sahraie, Hibbard, Trevethan, Ritchie & Weiskrantz, 2010; Silvanto, Cowey, Lavie, & Walsh, 2007 ; Trevethan, Sahraie, & Weiskrantz, 2007 ; Weiskrantz, 2002 ; pour revues, voir Cardoso-Leite & Gorea, 2010 ; Overgaard, 2011). Il fut par exemple montré que le patient D.B., dont le syndrome blindsight a été pourtant largement étudié, présentait de bonnes performances à la détection perceptive des stimuli de basse fréquence spatiale dans son champ visuel « aveugle » (Sahraie et al., 2010).

I-2.3. Arguments anatomiques et neuropsychologiques en faveur d'une dissociation perception-action : conclusions

L'hypothèse d'une séparation anatomique et fonctionnelle entre une voie ventrale dédiée à la perception consciente et une voie dorsale en charge du contrôle de l'action fit l'objet de nombreux travaux scientifiques. Plusieurs contre-arguments anatomiques et neuropsychologiques ont cependant conduit à remettre en cause l'interprétation faite des résultats obtenus, en suggérant notamment l'existence d'une

interaction importante entre les structures dédiées respectivement à la perception et à l'action.

I-3. Dissociation perception-action : travaux portant sur les illusions visuelles

I-3.1. Arguments pour une séparation entre une vision consciente pour la perception et une vision non consciente pour l'action

De nombreux arguments en faveur du modèle de dissociation perception-action (Milner & Goodale, 1995) proviennent de l'évaluation, chez le sujet sain, des réponses motrice et perceptive aux illusions visuelles. Plus précisément, beaucoup d'études ont permis de mettre en évidence une absence de corrélation entre une vision consciente pour la perception, affectée par l'illusion, et une vision non consciente pour l'action, la réponse motrice étant généralement adaptée aux caractéristiques physiques réelles - non illusoire - des stimuli.

Illusion de Titchener

L'une des études les plus influentes dans le domaine des illusions fut publiée par Aglioti, DeSouza et Goodale en 1995. Dans cette étude, les auteurs se sont intéressés aux réponses motrice et perceptive à l'illusion de Titchener (ou illusion d'Ebbinghaus). Cette illusion se présente sous la forme de deux cercles de taille physique identique mais ces cercles sont entourés soit de cercles plus petits, soit de cercles plus grands (figure 6). Les résultats de l'étude montrent que, bien que la taille des cercles centraux soit jugée différente perceptivement, la pince digitale (pouce-index) des participants s'adapte sans erreur à la taille physique des cercles lorsque la tâche du participant consiste à les saisir (par ex., Amazeen & DaSilva, 2005 ; Aglioti, DeSouza, & Goodale, 1995 ; Haffenden & Goodale, 1998). Les auteurs interprètent ces résultats comme la preuve d'une

dissociation entre vision consciente pour la perception et vision non consciente pour l'action.

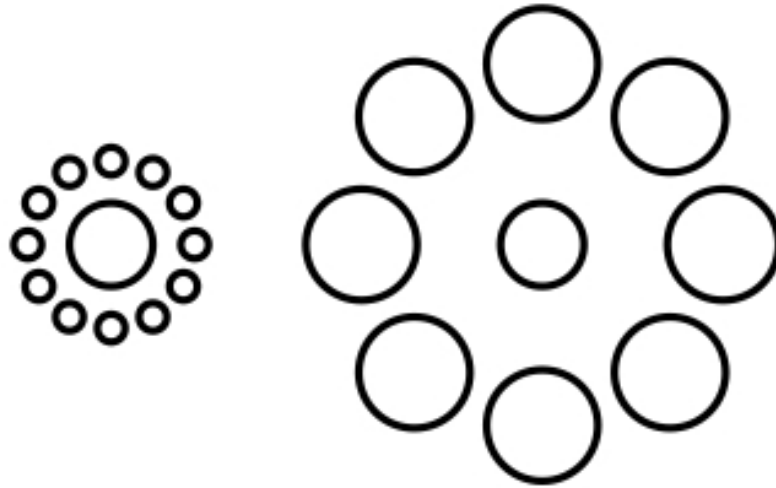


Figure 6. Illusion d'Ebbinghaus. Les deux cercles centraux apparaissent perceptivement de taille différente du fait de l'illusion produite par la présence des cercles les entourant, plus petits à gauche et plus grands à droite. Lors d'une tâche de saisie des cercles centraux (Aglioti et al., 1995), les résultats montrent que la taille de la pince digitale s'adapte à la taille physique des cercles centraux et non pas à leur taille illusoire.

Autres illusions

L'apparente insensibilité du système moteur à l'illusion de Titchener fut également suggérée pour d'autres illusions visuelles portant notamment sur la taille relative (illusion de Müller-Lyer : Daprati & Gentilucci, 1997 ; Dewar & Carey, 2006 ; Gentilucci, Chieffi, Daprati, Saetti, & Toni, 1996 ; Wraga, Creem & Proffitt, 2000 ; illusion de Ponzo : Ganel, Tanzer & Goodale, 2008 ; Jackson & Shaw, 2000) ou la position perçue (effet Roelofs : Bridgeman, Gemmer, Forsman & Huemer, 1998 ; « Hollow face illusion » : Króliczak, Heard, Goodale & Gregory, 2006), chacune de ces études insistant sur une absence de corrélation entre les informations accessibles à la conscience via la voie ventrale (réponse perceptive affectée par l'illusion) et celles utilisées, sans accès à la

conscience, par le système moteur via la voie dorsale (réponse motrice non affectée par l'illusion).

I-3.2. Remise en cause des travaux sur les illusions visuelles

Malgré l'existence d'abondants résultats expérimentaux en sa faveur, l'hypothèse d'une dissociation entre traitements perceptif et moteur dans le domaine des illusions visuelles a fait l'objet de nombreuses critiques.

Illusion de Titchener

Les expériences portant sur l'illusion de Titchener furent en premier lieu critiquées pour le manque d'adéquation entre les tâches motrice et perceptive proposées au cours de ces études² (pour revues, voir Franz, 2001 ; Franz & Gegenfurtner, 2008). Dans l'expérience originale d'Aglioti et al. (1995), la réponse perceptive consistait en effet à comparer directement la taille des deux cercles centraux de la figure, alors que la réponse motrice portait sur la saisie manuelle d'un seul des deux cercles. Répliquant l'expérience en proposant une évaluation séparée des deux cercles pour la réponse perceptive (les participants devaient comparer chaque cercle central avec un autre cercle placé *sous* les cercles habituellement à comparer entre eux), plusieurs auteurs observèrent une réduction importante de l'effet obtenu jusque là (Franz, Fahle, Gegenfurtner, & Bulthoff, 1998 ; Franz, Gegenfurtner, Bulthoff, & Fahle, 2000 ; Pavani, Boscagli, Benvenuti, Rabuffetti, & Farne, 1999). Observant une absence de différence entre les effets de l'illusion sur la perception et la motricité, ces auteurs

² Ce manque d'adéquation entre les tâches motrice et perceptive constitue une critique transversale à tous les domaines d'étude dans lesquels des dissociations entre perception et action ont été suggérées : illusions visuelles mais aussi neuropsychologie (voir partie précédente) et amorçage subliminal (voir partie suivante).

remirent en question l'hypothèse d'une dissociation stricte entre vision consciente pour la perception et vision non consciente pour l'action. Il fut de plus démontré que la taille de l'effet de l'illusion dépendait du type de mesure perceptive sélectionnée (Franz, 2003). Notamment, certains auteurs (par ex., Haffenden & Goodale, 1998) utilisèrent une estimation manuelle de la taille des cercles (c'est-à-dire un ajustement de la pince digitale à la taille perçue)³, une mesure beaucoup plus sensible aux changements de taille qu'un ajustement purement perceptif et donc potentiellement responsable d'une dissociation plus importante entre la mesure perceptive et la mesure motrice (Franz, 2001, 2003).

Dans le cadre des études portant sur l'illusion de Titchener, des biais dans les conditions de passation des tâches motrice et perceptive pourraient donc être les causes principales de l'observation de dissociations entre les réponses.

Généralisation des critiques

La remise en cause de l'insensibilité du système moteur face à l'illusion de Titchener fut généralisée à la plupart des études portant sur les illusions visuelles. Il fut démontré que les effets observés dépendaient de la dimension spatiale testée (Coello, Danckert & Rossetti, 2008), du cadre de référence (Bruno, 2001 ; Heath, Rival, Neely & Krigolson, 2006), de critères statistiques (Carey, 2001) et de facteurs attentionnels (Fischer, 2001) ou stratégiques (Heath, Rival & Neely, 2006). En accord avec ces critiques, il fut montré qu'un contrôle strict de ces différents facteurs conduisait à des effets identiques sur la perception et sur l'action. Ces études plaident ainsi en faveur d'une absence de dissociation claire entre les réponses motrice et perceptive en

³ Un tel choix de réponse pose de plus le problème de la nature strictement motrice ou perceptive des tâches utilisées (Franz, 2001, 2003).

présence d'illusions visuelles (pour revues, voir Bruno & Franz, 2009 ; Bruno, Bernardis & Gentilucci, 2008 ; Bruno, Knox & De Grave, 2010 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2010 ; Franz, 2001 ; Franz & Gegenfurtner, 2008 ; Dassonville & Bala, 2004).

I-3.3. Illusions visuelles et dissociation : conclusions

De nombreuses études ont appuyé le modèle de dissociation perception-action en démontrant l'insensibilité du système moteur (dorsal) à des illusions visuelles affectant pourtant le système perceptif (ventral). Ces résultats furent cependant critiqués, et des contrôles méthodologiques soulignèrent une forte dépendance des dissociations aux conditions expérimentales. Ces interprétations et résultats sont aujourd'hui encore discutés (par ex., Goodale, 2008, 2011 ; Westwood & Goodale, 2011) et sont révélateurs d'une absence de consensus quant à l'existence d'un effet différencié des illusions visuelles sur le contrôle de l'action et sur la perception consciente (Bruno et al., 2010 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2010 ; Franz & Gegenfurtner, 2008).

I-4. Amorçage subliminal

I-4.1. Arguments en faveur de l'existence d'effets moteurs subliminaux

Une distinction entre vision consciente pour la perception et vision non consciente pour l'action fut également suggérée au sein des études utilisant le paradigme d'amorçage subliminal. Ce paradigme repose sur la présentation successive de deux stimuli visuels : un premier stimulus, l'amorce, est suivi par un second stimulus, le masque, dont la présentation a pour effet de réduire la visibilité de l'amorce (masquage rétroactif ; pour une revue, voir Breitmeyer, 2007). On parle de dissociation entre les traitements lorsque la visibilité de l'amorce, évaluée par une mesure perceptive (le plus souvent une réponse verbale de détection ou de discrimination), se révèle nulle alors qu'il existe un effet de cette amorce sur la réponse motrice (mesure motrice : TR, mouvement de l'œil ou de la main).

Travaux sur les Temps de Réaction (TR)

- Dissociations simples

L'expérience de référence dans le domaine de l'amorçage subliminal fut réalisée par Fehrer & Raab en 1962. Cette expérience a consisté à enregistrer les TR manuels des participants lors de la détection d'un carré lumineux (amorce). Ce carré pouvait être ou non suivi de l'affichage de deux autres carrés lumineux de chaque côté de la cible, ces nouveaux stimuli faisant office de masque. Les résultats indiquèrent que les TR n'étaient pas différents que l'on considère les essais avec ou sans masque, c'est-à-dire que la réponse motrice des sujets portait toujours sur l'amorce même lorsque la présence de

celle-ci ne pouvait être reportée au-delà du hasard. Les auteurs interprétèrent ce résultat comme confortant l'hypothèse d'une dissociation entre la perception consciente de l'amorce (rendue « invisible » par le masque) et son traitement par le système moteur qui reste inchangé dans les différentes conditions testées.

Ces résultats furent répliqués dans de nombreuses autres études impliquant également l'évaluation de TR mesurant la détection perceptive de l'amorce (Bernstein, Amundson, & Schurman, 1973 ; Fehrer & Biederman, 1962 ; Schiller & Smith, 1966 ; Taylor & McCloskey, 1990), mais aussi dans des études mesurant des TR dans le contexte de la reconnaissance perceptive (par ex., Neumann & Klotz, 1994 ; Klotz & Neumann, 1999 ; Neumann & Scharlau, 2007 ; Scharlau & Ansorge, 2003).

Dans cette version du paradigme, les participants doivent répondre le plus rapidement possible à l'une des propriétés du masque (alors appelé cible) et reconnaître en parallèle l'amorce qui peut être présentée de manière congruente (partageant les propriétés du masque) ou non congruente (ayant des propriétés différentes du masque et donc susceptibles de perturber la réponse au masque). Par exemple, Neumann & Klotz (1994) ont présenté à leurs sujets une paire de figures géométriques (un carré et un losange) situées de part et d'autre d'un point de fixation (voir figure 7). La tâche des sujets était d'appuyer le plus rapidement possible sur la touche réponse correspondant à la position de la cible (droite ou gauche) qui pouvait être, selon les groupes, soit le carré, soit le losange. Cette paire de stimuli cibles étaient précédée d'une paire de stimuli amorces, une version réduite des mêmes figures géométriques présentées soit dans la même disposition spatiale (essais congruents) soit avec une inversion gauche-droite (essais non congruents). Les auteurs ont alors constaté que les participants répondaient plus rapidement et faisaient moins d'erreurs dans les essais congruents que dans les

essais non congruents, et ceci même lorsque la discriminabilité de l'amorce était nulle, c'est-à-dire quand cette amorce était supposée invisible.

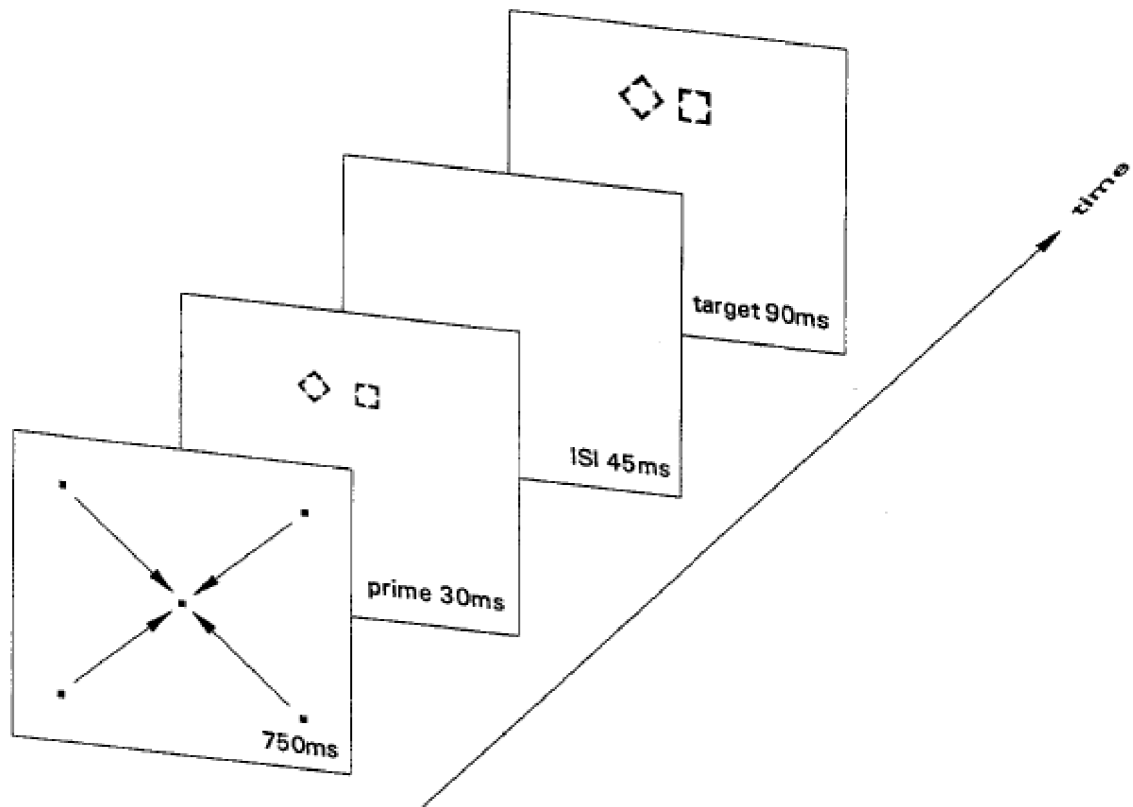


Figure 7. Déroulement temporel d'un essai chez Neumann et Klotz (1994) et Klotz et Neumann (1999). Quatre points se déplacent vers le milieu de l'écran pour signifier le début de l'essai et faciliter la fixation. Une paire de figures géométriques est ensuite présentée comme amorce (carré-lozange ou losange-carré : « prime 30 ms »). Après un délai, une seconde paire de figures géométriques, de taille plus grande, est présentée comme cible (qui fait office de masque) dans une disposition spatiale soit congruente (identique à la paire de figures amorces) soit non congruente (les positions des figures sont inversées : « target 90 ms »). Figure extraite de Klotz & Neumann (1999).

- Double dissociation

En étudiant de manière paramétrique l'effet de la présentation d'une amorce sur son identification et sur l'amorçage moteur qui en découle, Vorberg, Mattler, Heinecke, Schmidt & Schwarzbach (2003, 2004) concluent à une double dissociation entre les processus liés à la perception consciente et au contrôle moteur (pour une revue, voir

Schmidt, 2007 et Schmidt & Vorberg, 2006). Dans leur expérience, Vorberg et al. (2003) présentèrent une amorce en forme de petite flèche pleine suivie d'un masque en forme de flèche creuse et de taille plus grande, englobant ainsi la forme de l'amorce (figure 8) pour produire un masquage par métacontraste, c'est-à-dire un type de masquage où masque et amorce ne se superposent pas spatialement (pour une revue, voir Breitmeyer, 2007). La tâche motrice des participants était de répondre le plus rapidement possible à la touche correspondant à l'orientation de la flèche présentée en masque (droite ou gauche). Les auteurs mirent en évidence un effet de congruence (TR plus courts, erreurs moins nombreuses) lorsque l'orientation de l'amorce, pourtant non identifiable (discrimination au niveau du hasard) était similaire à l'orientation du masque.

Les auteurs manipulèrent ensuite les paramètres temporels d'affichage de l'amorce et du masque (SOA : « Stimulus Onset Asynchrony », c'est-à-dire l'intervalle séparant l'apparition de l'amorce et l'apparition du masque) afin de produire deux autres types de masquage en plus du masquage complet : un masquage de type A pour lequel la visibilité de l'amorce augmente avec SOA et un masquage de type B pour lequel la visibilité de l'amorce suit une courbe en « U » en fonction du SOA pour être minimale à SOA intermédiaire. Les auteurs observèrent que la fonction d'amorçage moteur obtenue restait identique quelle que soit la fonction de masquage observée au niveau perceptif (complet, type A ou type B). Autrement dit, les TR étaient modulés de manière identique quelle que soit la fonction de masquage perceptif. Ce résultat fut interprété comme un argument en faveur d'une double dissociation entre les traitements pour la perception et pour l'action (pour revues, voir Schmidt, 2007 ; Schmidt & Vorberg, 2006).

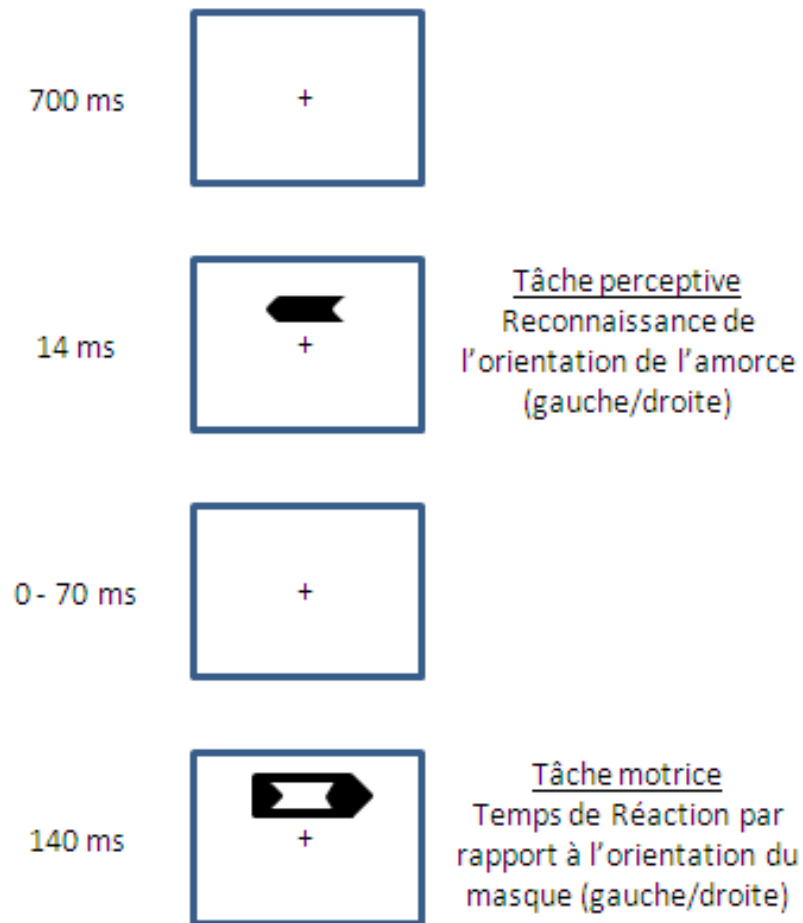


Figure 8. Procédure utilisée par Vorberg et al. (2003). Les participants doivent réagir au plus vite (TR) à l'orientation du masque (gauche ou droite) puis décider de l'orientation de l'amorce (gauche ou droite). D'après Vorberg et al. (2003).

- Conclusions

De nombreuses expériences ont montré l'effet de stimulations visuelles masquées, et donc supposées invisibles, sur les TR. L'utilisation des TR comme indice de la vision pour l'action est cependant débattue, en particulier parce la programmation détaillée et le contrôle en ligne des mouvements ne peut être que partiellement inférée à partir de cette mesure (Bridgeman, Lewis, Heit, & Nagle, 1979 ; Goodale, 2008 ; voir aussi Cardoso-Leite & Gorea, 2010). D'autres auteurs se sont ainsi intéressés aux aspects spatiaux et dynamiques des réponses motrices en étudiant les mouvements oculaires et manuels.

Mouvements dirigés vers des cibles visuelles en présence de distracteurs

- Déviations de trajectoires oculaires et manuelles

Lors d'un mouvement d'atteinte de cible visuelle, les trajectoires des mouvements oculaires (pour revues, voir Deplancke et al., 2011 ; Van Der Stigchel, Meeter & Theeuwes, 2006) et manuels (Chang & Abrams, 2004 ; Lee, 1999 ; Sailer, Eggert & Straube, 2002 ; Song & Nakayama, 2008 ; Tipper, Howard & Jackson, 1997) peuvent être déviées, sous certaines conditions, lors de la présentation de distracteurs dans le champ visuel du participant. La théorie dominante propose que ces déviations résultent d'une compétition entre les différents stimuli d'une scène visuelle (par ex., cible et distracteur) lors de la sélection de la cible à atteindre (Tipper, Howard & Houghton, 2000 ; Tipper et al., 1997 ; Tipper, Howard & Paul, 2001). Selon cette théorie, chaque élément du champ visuel est représenté rétinotopiquement par un pic d'activité à la surface d'une carte motrice au sein des structures impliquées dans le contrôle de l'oculomotricité (par ex., collicules supérieurs, champs oculomoteurs frontaux). Le codage du point terminal du mouvement serait alors basé sur la moyenne pondérée des activations correspondant aux différents stimuli (McPeck & Keller, 2004 ; Robinson, 1972 ; Wurtz, Goldberg & Robinson, 1980). Ce codage entraînerait des déviations vers le distracteur pour des latences courtes (< 200ms pour les saccades oculaires) car la moyenne des activations serait basée sur des pics d'excitation uniquement. Pour des latences plus longues (> 200ms pour les saccades; McSorley, Haggard & Walker, 2006 ; Tipper et al., 2001 ; Van Der Stigchel & Theeuwes, 2005, 2008), l'inhibition réactive du pic d'activité lié au distracteur entraîneraient, lors du moyennage des activations, des déviations à l'opposé du distracteur⁴. Plusieurs auteurs ont ainsi observé que lorsque

⁴ Pour une description plus détaillée des mécanismes à l'origine de déviations de trajectoires, se référer à la revue de littérature située en fin d'introduction théorique (Deplancke et al., 2011).

des distracteurs ou amorces étaient rendus invisibles par masquage visuel rétroactif, des modifications subliminales de trajectoires pouvaient être observées lors de la réalisation de mouvements oculaires (Van der Stigchel et al., 2009) ou manuels (Cressman et al., 2007 ; Schmidt, 2002).

- Modifications en ligne des trajectoires

Des modifications plus tardives des mouvements furent également mises en évidence grâce au paradigme du double saut. Ce paradigme consiste à modifier la position d'une cible à atteindre au moment où une saccade est réalisée en direction de cette cible. Le phénomène de suppression saccadique⁵ (pour revues, voir Ross, Morrone, Goldberg, & Burr, 2001 ; Wurtz, 2008) empêche alors au participant de percevoir consciemment le changement de position de la cible. Dans ces conditions, plusieurs auteurs observèrent toutefois des corrections en ligne de mouvements oculaires (Gaveau, Martin, Prablanc, Péliçon, Urquizar & Desmurget, 2000) et manuels (Fautrelle, Barbieri, Ballay & Bonnetblanc, 2011 ; Prablanc & Martin, 1992 ; Pelisson, Prablanc, Goodale & Jeannerod, 1986 ; Pisella, Grea, Tilikete, Vighetto, Desmurget, Rode, Boisson & Rossetti, 2000) vers la nouvelle position de la cible. La notion de « pilote automatique » fut alors proposée pour rendre compte de cette adaptation des réponses motrices à des changements environnementaux non accessibles à la conscience (Pisella et al., 2000), ce pilote automatique étant supposé sous le contrôle du cortex pariétal postérieur (pour une revue, voir Culham & Valyear, 2006).

⁵ Le phénomène de suppression saccadique correspond à une baisse de la sensibilité perceptive pendant la réalisation des saccades oculaires. Cette baisse de sensibilité serait notamment due à des mécanismes de masquage visuel (Wurtz, 2008).

- Modification de la cinématique des mouvements

Dans la même logique, Binsted et ses collaborateurs (2007) demandèrent à leurs participants d'effectuer des mouvements de pointage manuel vers des cercles de différentes tailles, leur taille n'étant pas identifiable au-delà du hasard du fait de la présence d'un masque (figure 9). Malgré ce masquage perceptif, les auteurs ont alors constaté que les mouvements de pointage des participants respectaient la loi de Fitts (1954), les mouvements dirigés vers les grandes cibles étant plus rapides que les mouvements dirigés vers les petites cibles. La dynamique des mouvements (mesure motrice) était donc adaptée à la taille des cercles qui n'était pourtant pas reportée au-delà du hasard (mesure perceptive)

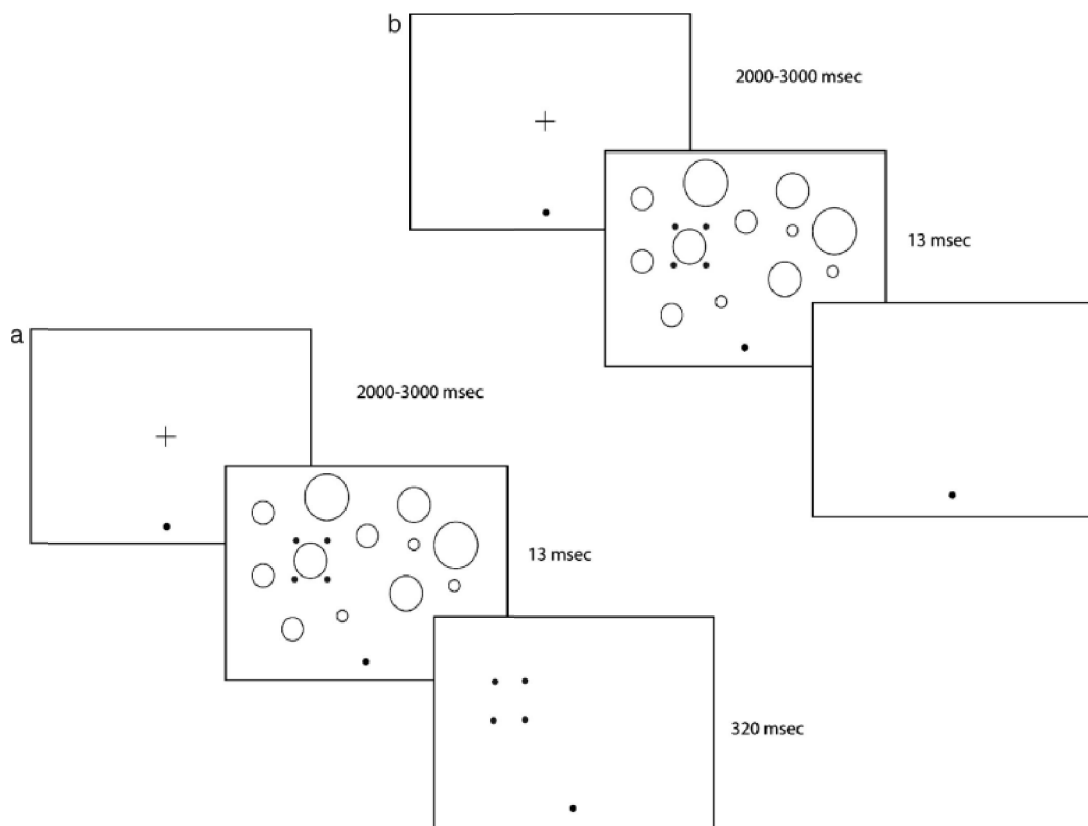


Figure 9. Procédure utilisée par Binsted et al. (2007). Les participants doivent réaliser des mouvements de pointage manuel vers le cercle encadré par quatre points. Les résultats indiquent que les mouvements s'adaptent à la taille physique du cercle pointé, que cette taille puisse être reportée consciemment (b : pas de masque) ou non (a : les points encadrant le cercle à pointer restent affichés et produisent un masquage par structure). Figure extraite de Binsted et al. (2007).

Conclusions

Les expériences décrites dans cette partie montrent que des modifications de réponses motrices (TR manuels, mouvements des yeux ou de la main) peuvent être induites par des stimulations visuelles (amorces, distracteurs) sans que ces stimulations ne soient perçues consciemment. Ces modifications subliminales furent interprétées en faveur d'une dissociation entre vision consciente pour la perception et vision non consciente pour l'action. Tout comme dans le domaine de la neuropsychologie ou dans celui des illusions visuelles, les travaux portant sur l'amorçage subliminal ont toutefois été critiqués et discutés.

I-4.2. Critique des expériences dans le domaine de l'amorçage subliminal

Choix de la mesure perceptive

La démarche générale des études portant sur l'amorçage subliminal est de démontrer une dissociation entre une mesure perceptive consistant à évaluer l'accès à la conscience d'une information visuelle et une mesure motrice consistant à évaluer les effets de cette information sur les traitements pour l'action. La validité des mesures perceptives utilisées au cours de ces expériences fut cependant remise en question sur la base des principes d'exclusivité et d'exhaustivité (Cardoso-Leite & Gorea, 2010 ; Holender, 1986 ; Holender & Duscherer, 2004 ; Reingold & Merikle, 1988, 1990).

- Principe d'exclusivité

Le principe d'exclusivité implique que la mesure perceptive ne prenne en compte que les informations dont le participant a conscience, et ceci de manière exclusive, c'est-à-dire sans qu'aucune information non consciente n'ait d'effet sur cette mesure perceptive. Une telle influence n'est cependant pas vérifiable et ne peut donc pas être totalement exclue selon certains auteurs (Marcel, 1983 ; Reingold & Merikle, 1988 ; Schmidt & Vorberg, 2006). Il a été constaté sur ce point que la succession rapide de deux figures géométriques complexes pouvait produire des effets perceptifs différents selon le niveau de congruence des deux stimuli (par ex., Klotz & Neumann, 1999 ; Neumann & Klotz, 1994 ; Schmidt, 2007 ; Vorberg et al., 2003). Cet effet fut par exemple observé dans l'expérience de Neumann & Klotz (1994 ; voir figure 7) où l'apparition d'un masque de forme identique à l'amorce (essais congruents) produisait un effet visuel d'expansion (la taille du masque étant plus grande que celle de l'amorce) alors qu'une disparité dans les figures utilisées comme amorce et masque (par ex., losange puis carré) entraînait, en plus du mouvement d'expansion, un mouvement de rotation. Ce second mouvement pouvait donc être potentiellement utilisé par le participant de manière non consciente dans la mesure perceptive (Ansorge, Becker & Breitmeyer, 2009 ; Ansorge, Breitmeyer & Becker, 2007).

- Principe d'exhaustivité

Le principe d'exhaustivité implique que la mesure perceptive prenne en compte la totalité de l'information consciente portant sur l'amorce. Autrement dit, ce principe implique qu'une mesure de discriminabilité nulle ($d' = 0$) soit bien la garantie d'une absence totale de traitement conscient chez le participant et donc également la garantie qu'aucune des informations affectant la mesure motrice ne soit accessible à la

conscience. Là encore, il n'existe cependant aujourd'hui aucun consensus sur l'existence d'une mesure perceptive respectant ce principe (Cardoso-Leite & Gorea, 2010 ; Holender & Duscherer, 2004 ; Reingold & Merikle, 1988, 1990) : la possibilité même d'atteindre une mesure de discriminabilité réellement nulle ($d' = 0$) pose à la fois des problèmes statistiques liés à l'acceptation de l'hypothèse nulle et des problèmes théoriques, une stimulation même de très faible intensité correspondant à un d' très proche de zéro mais néanmoins non nul (pour revues, voir Cardoso-Leite & Gorea ; Holender & Duscherer, 2004 ; Schmidt, 2007 ; Schmidt & Vorberg, 2006).

Notons toutefois que certaines expériences (Vorberg et al., 2003, 2004) ne sont pas directement concernées par cette critique puisque la relation entre réponses motrice et perceptive y a été étudiée de manière paramétrique (comparaison entre fonction d'amorçage moteur et fonction de discrimination perceptive) sans nécessité de fixer la visibilité de l'amorce à zéro⁶.

- Conclusions

Les critiques liées au choix d'une mesure perceptive appropriée ont affaibli les arguments en faveur d'une dissociation perception-action dans le domaine de l'amorçage subliminal. Dans ce contexte, le fait que l'évaluation de la visibilité des amorces (mesure perceptive) et de leur effet sur la motricité (mesure motrice) soit effectuée dans des blocs d'essais séparés pose également certains problèmes méthodologiques.

⁶ Les expériences de Vorberg et al. (2003, 2004) n'échapperont cependant pas aux critiques liées à l'évaluation des réponses perceptive et motrice dans des blocs d'essais séparés (voir plus bas).

Evaluation des réponses motrice et perceptive dans des blocs séparés

La presque totalité⁷ des études citées en faveur de la dissociation perception-action dans le domaine de l'amorçage subliminal se sont basées sur une évaluation de la visibilité des amorces (mesure perceptive) et de leur effet sur la motricité (mesure motrice) dans des blocs d'essais séparés. Cette évaluation séparée des réponses pose toutefois un problème méthodologique lié à l'espacement temporel des mesures.

L'évaluation séparée des réponses motrice et perceptive signifie en effet que la mesure perceptive et la mesure motrice sont réalisées avec un espacement temporel plus ou moins important au cours de l'expérience. Cet espacement implique que les systèmes moteur et perceptif ne sont pas nécessairement dans un état d'activation identique lors de leur évaluation : il est en effet établi que les processus cognitifs humains sont soumis à des fluctuations attentionnelles pouvant donner lieu, même dans des conditions identiques, à une grande variabilité dans les réponses perceptives et comportementales (par ex., VanRullen, Busch, Drewes & Dubois, 2011 ; pour revues voir aussi Smallwood & Schooler, 2006 ; VanRullen, & Dubois, 2011).

Il en découle que l'état perceptif conduisant à une mesure de visibilité nulle dans le bloc d'essais perceptifs peut avoir évolué vers un état perceptif correspondant à une visibilité non nulle dans le bloc d'essais moteur⁸. Par conséquent, il n'est pas exclu que l'évaluation des mesures à des moments différents conduise à une contamination des mesures motrices (par ex., TR) associées à la présence d'une amorce *non détectée*

⁷ Seules les études de Klotz et Neumann (1999) et Vorberg et al. (2003) ont dérogé à cette règle en évaluant mesures perceptive et motrice à la fin de chaque essai dans certains blocs. Ces auteurs ne différencièrent cependant pas, dans leurs résultats, les performances motrices obtenues lors de détections correctes de celles mesurées lors d'omissions perceptives.

⁸ Klotz & Neumann (1999) ne constatèrent toutefois pas de différence entre une évaluation des réponses perceptive et motrice dans des blocs séparés et une évaluation au sein du même bloc (double tâche). Compte tenu de l'hétérogénéité des paradigmes utilisés dans les expériences présentées (nombre d'essais, durée et temps écoulé entre les blocs), les conclusions de Klotz et Neumann (1999) semblent cependant difficiles à généraliser.

(omissions perceptives) par des mesures motrices effectuées en présence d'une amorce *détectée* (détectations correctes perceptives). Ce format expérimental est donc susceptible de transgresser le principe d'exhaustivité puisqu'il ne garantit pas que la mesure motrice ne prenne pas en compte des informations accessibles à la conscience au cours de certains essais. Sur ce point, un tri entre les réponses motrices obtenues respectivement dans les essais conduisant à des détections correctes et à des omissions perceptives conduira à des résultats alternatifs en désaccord avec l'hypothèse d'une dissociation stricte entre les traitements pour la perception et pour l'action (par ex., Cardoso-Leite & Gorea, 2009 ; Cardoso-Leite, Gorea & Mamassian, 2007 ; Waszak & Gorea, 2004).

I-4.3. Amorçage subliminal : conclusions

Les résultats obtenus dans les paradigmes d'amorçage subliminal ont largement contribué à populariser l'hypothèse d'une dissociation entre traitements perceptif et moteur. Les conclusions de ces expériences ont cependant été remises en cause : des biais méthodologiques et conceptuels ont en effet été mis en évidence par rapport au choix d'une mesure perceptive appropriée et par rapport à l'évaluation des réponses motrice et perceptive dans des blocs d'essais séparés - et donc espacés temporellement. De tels biais ne permettent pas de conclure avec certitude quant à la validité d'une séparation entre vision consciente pour la perception et vision non consciente pour l'action dans les paradigmes d'amorçage subliminal.

Une approche alternative a permis d'éviter ces biais en évaluant, à chaque essai, à la fois la réponse perceptive et la réponse motrice des participants en présence de stimulations visuelles au seuil perceptif. Cette approche, décrite ci-après, fut l'approche privilégiée au cours de cette thèse de doctorat.

I-5. Evaluation conjointe des réponses et stimuli au seuil perceptif

I-5.1. Description de la méthodologie utilisée

L'approche expérimentale consistant à évaluer, essai par essai, à la fois les réponses motrice et perceptive en rapport à une stimulation visuelle au seuil perceptif (amorce ou distracteur) fut utilisée pour la première fois par Waszak et Gorea (2004) dans le cadre précis de l'étude des dissociations perception-action. Elle fut reconduite dans d'autres travaux visant à évaluer les relations entre TR manuels et détection perceptive (Waszak, Cardoso-Leite & Gorea, 2007), entre TR manuels et latences perceptives (Cardoso-Leite et al., 2007, 2009) ainsi qu'entre courbures de saccades oculaires et jugements de confiance sur la présence de la stimulation (Cardoso-Leite & Gorea 2009).

Cette approche consiste à présenter aux participants, à chaque essai, une stimulation visuelle dite « au seuil perceptif ». Il s'agit d'une stimulation visuelle ayant au préalable fait l'objet d'un ajustement perceptif portant sur sa durée, son moment d'apparition ou son intensité afin de conférer à cette stimulation une visibilité « intermédiaire » assurant l'occurrence des quatre types de réponse perceptive décrits dans le cadre de la TDS (Green & Swets, 1966) : détections correctes ou Hits (stimulation présente et perçue consciemment), omissions ou Misses (stimulation présente mais non détectée), Fausses Alarmes (FA : stimulation absente mais détectée) et Rejets Corrects (RC : stimulation absente et jugée absente).

Ce format expérimental présente plusieurs avantages majeurs dans le cadre de l'évaluation des relations entre perception consciente et motricité. Il permet en effet (i) une comparaison à chaque essai de l'état perceptif et moteur des participants, contournant ainsi les biais générés par l'évaluation des réponses dans des blocs d'essais

séparés ; (ii) une comparaison par rapport à des stimulations visuelles dont la visibilité n'est pas nulle, les critiques liées au choix de la réponse perceptive (non-respect des principes d'exclusivité et d'exhaustivité) étant ainsi levées ; et (iii) l'utilisation des outils fournis dans le cadre de la TDS (Green & Swets, 1966), à savoir le calcul d'indices rendant compte à la fois des états sensoriel (indice de sensibilité ou d') et décisionnel/stratégique (critère de réponse, c) des participants.

I-5.2. Principaux résultats : couplage perception-action

En désaccord avec l'hypothèse d'une séparation stricte entre les traitements visuels pour la perception et l'action, l'évaluation conjointe des réponses perceptive et motrice à des stimulations visuelles au seuil perceptif a permis de mettre en évidence d'importants liens entre perception et action.

Temps de Réaction (TR)

Dans leur expérience princeps, Waszak & Gorea (2004) présentèrent à leurs participants un stimulus visuel supraliminaire en forme d'anneau (figure 10 : stimulus S2, masque : contraste élevé, temps de présentation long) qui pouvait être précédé par l'apparition d'une amorce au seuil perceptif (stimulus S1, amorce : contraste faible, temps de présentation court). Les participants devaient, à chaque essai, presser une touche réponse à la détection du moindre changement de luminance à l'écran (tâche motrice) pour ensuite juger, à la fin de l'essai, de la présence ou de l'absence de S1 (tâche perceptive).

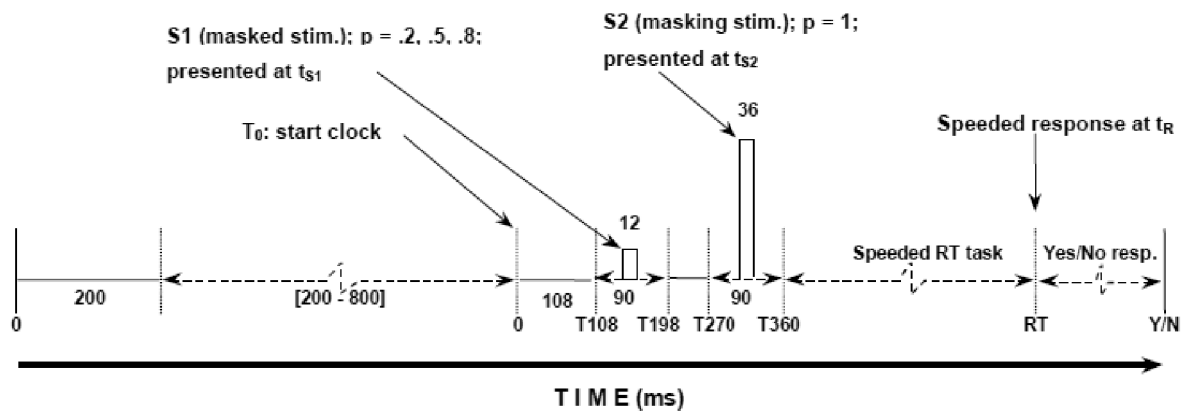


Figure 10. Déroulement temporel d'un essai dans l'expérience de Waszak et Gorea (2004). Le stimulus S1, présenté au seuil perceptif, fait office d'amorce (probabilité d'apparition variable). Le stimulus S2, supraliminaire, fait office de masque. Les participants doivent réagir au moindre changement de luminosité (mesure motrice) puis doivent décider si S1 était présent ou non (mesure perceptuelle).

Les auteurs constatèrent que la modification de la réponse motrice était dépendante de l'état perceptif des participants (figure 11) : les TR étaient en effet diminués avec l'augmentation de la visibilité (et donc du contraste) de S1 uniquement lorsque S1 était détecté (détectations correctes) sans effet dans le cas contraire (omissions). Les résultats de cette première expérience étaient ainsi en désaccord avec l'idée d'une dissociation entre vision consciente pour la perception et vision non consciente pour l'action, étant admis qu'une telle dissociation aurait dû entraîner une baisse identique des TR pour les réponses motrices recueillies lors de détectations correctes (Hits) et d'omissions (Misses).

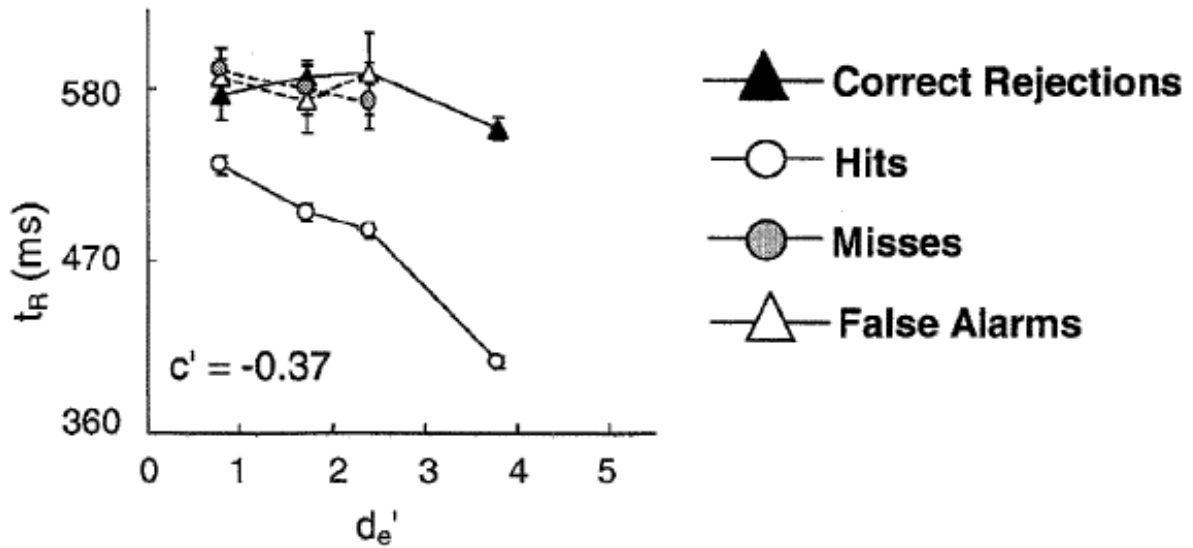


Figure 11. Résultats obtenus pour un participant typique dans la première expérience de Waszak et Gorea (2004). Les TR diminuent en fonction de la visibilité (d') de l'amorce uniquement lorsque celle-ci est présente et détectée (détectations correctes : Hits). D'après Waszak et Gorea (2004).

Ce lien entre perception et action fut confirmé par la suite dans d'autres expériences également basées sur une évaluation conjointe des TR et des réponses perceptives (Waszak et al., 2007 ; Cardoso-Leite et al., 2007, 2009 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2009). Cardoso-Leite et al. (2007) comparèrent ainsi les TR nécessaires à la détection d'une succession rapide de deux stimuli (réponse motrice) avec le jugement d'ordre temporel de ces deux stimuli (les sujets devaient sélectionner le stimulus qui était apparu ou avait changé le premier), et constatèrent que les deux réponses étaient fortement corrélées. En particulier, les TR des participants variaient en fonction de leurs jugements d'ordre temporel, par opposition à l'absence de corrélation traditionnellement observée entre les deux réponses lorsque celles-ci étaient évaluées dans des blocs d'essais séparés (par ex., Barr, 1983 ; Javkowsky, 1992, 1993).

Mouvements oculaires

Utilisant une approche similaire, Cardoso-Leite et al. (2009) étudièrent la relation entre mouvements oculaires et détection visuelle. Dans cette expérience, les sujets devaient réaliser une saccade oculaire vers une cible supraliminairesituée au dessus du point de fixation (réponse motrice), cette cible étant accompagnée dans 50% des cas par un distracteur visuel qui pouvait apparaître d'un coté ou de l'autre du point de fixation. Les sujets devaient alors fournir, à la fin de chaque essai, le degré de certitude quant à la présence du distracteur à droite et à gauche du point de fixation (réponse perceptive). Les auteurs observèrent que les trajectoires des saccades oculaires étaient déviées à l'opposé de la position du distracteur (figure 12), mais uniquement lorsque les participants avaient reporté la présence de ce dernier (figure 13), que ce report soit « justifié » (détectons correctes ou Hits perceptifs) ou non⁹ (Fausses Alarmes perceptives).

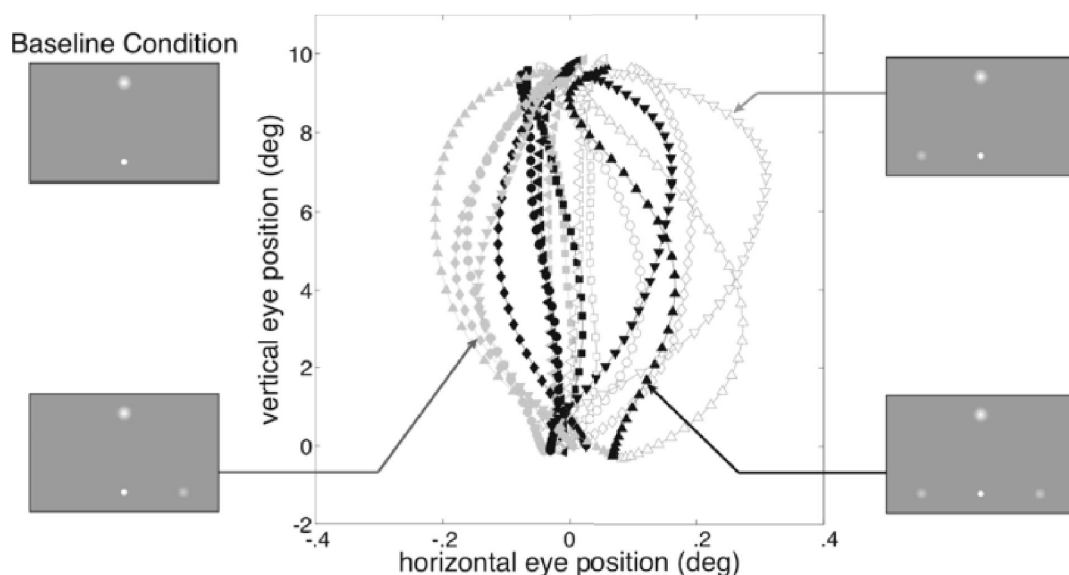


Figure 12. Déviations saccadiques moyennes par rapport aux rejets corrects obtenues par Cardoso-Leite et Gorea (2009). Les symboles gris clair et blancs représentent respectivement les conditions avec distracteur unique à droite et à gauche. Les symboles noirs représentent la condition dans laquelle deux distracteurs étaient présentés simultanément. Figure extraite de Cardoso-Leite et Gorea (2009).

⁹ Les déviations saccadiques associées aux fausses alarmes étaient cependant d'une amplitude très inférieure aux déviations observées lors de détections correctes.

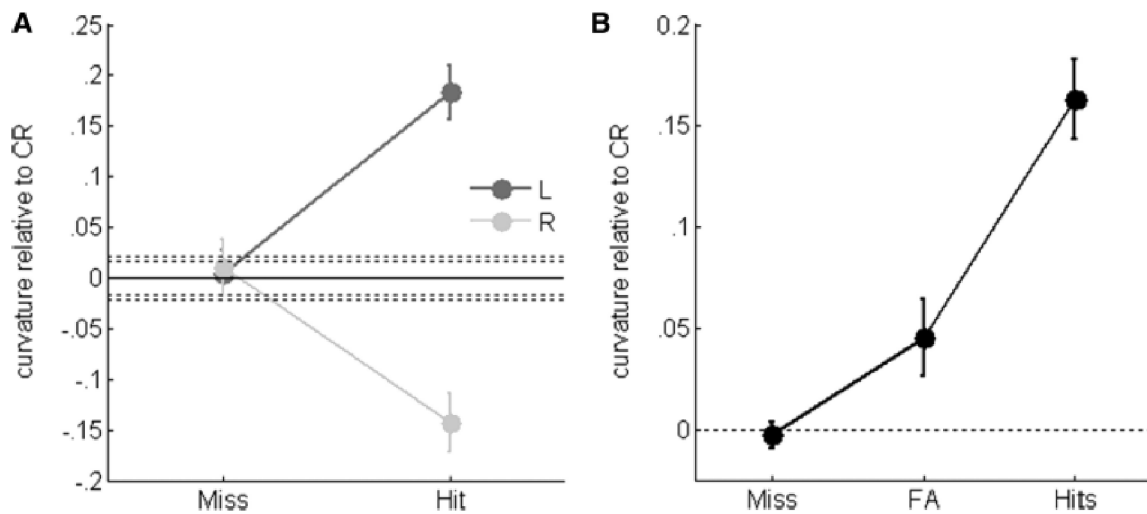


Figure 13. Résultats de Cardoso-Leite & Gorea (2009). Les réponses motrices sont ici triées en fonction de l'état perceptif des participants. A : courbure saccadique moyenne par rapport aux rejets corrects pour les omissions (Misses) et détections correctes (Hits) lorsque le distracteur est respectivement à droite (courbe foncée) et à gauche (courbe claire). B : courbure moyenne pour les omissions, fausses alarmes et détections correctes par rapport aux rejets corrects pour l'ensemble des essais (distracteurs à droite et à gauche). Les barres d'erreurs représentent les intervalles de confiance à 95%, les déviations sont exprimées en degrés d'angle visuel. Figure extraite de Cardoso-Leite et Gorea (2009).

Cette forte association entre les réponses perceptives et motrices fut confirmée par une corrélation significative entre l'amplitude des déviations observées à l'opposé du distracteur et le niveau de confiance du participant quant à la présence de ce distracteur. Les auteurs notèrent également une relation entre la courbure des saccades et le biais perceptif des participants : lorsque deux distracteurs étaient simultanément présentés de part et d'autre du point de fixation, les saccades étaient en moyenne déviées du côté du distracteur qui était le plus souvent reporté comme étant présent.

Notons que les résultats de cette étude illustrent bien l'un des points méthodologiques exposés précédemment : une comparaison des figures 12 et 13 nous montre que les résultats représentés « classiquement » (figure 12 : classement des réponses motrices en fonction de la présence/absence du distracteur uniquement) plaident en faveur d'une dissociation entre perception et action (les trajectoires dévient

dès lors que le distracteur est présent, même lorsqu'il n'est pas détecté) alors qu'une classification des résultats à la fois en fonction de la présence du distracteur et de l'état perceptif des participants révèle une forte association entre les réponses (déviations principalement lors de détections correctes sans effet lors d'omissions)¹⁰.

I-5.3. Analyse conjointe des réponses et dissociation perception-action : dépendance aux conditions expérimentales

Les études impliquant une évaluation conjointe des réponses motrice et perceptive en rapport à des stimulations au seuil perceptif ont suggéré une forte association entre les traitements perceptifs et moteur (Waszak et al., 2007 ; Waszak & Gorea, 2004 ; Cardoso-Leite et al., 2007, 2009 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2009). Certaines de ces études ont cependant permis de mettre en évidence les conditions dans lesquelles des dissociations entre les réponses pouvaient être observées (Waszak et Gorea, 2004 ; Waszak et al., 2007).

Effet du contraste de l'amorce

Comme décrit précédemment, Waszak et Gorea (2004) observèrent, dans leur première expérience sur les TR, une forte association entre les réponses motrice et perceptive (voir aussi Waszak et al., 2007 ; Cardoso-Leite et al., 2007, 2009 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2009). Ils constatèrent cependant que le contraste des amorces utilisées dans leur étude était faible (de 14% à 26% de luminance supplémentaire par rapport au fond de l'écran) par opposition aux études effectuées jusqu'alors, dans lesquelles les

¹⁰ Ceci pourrait expliquer pourquoi les nombreuses études ne dissociant pas les réponses motrices en fonction de l'état perceptif des participants (par ex., Schmidt et al., 2006) – confondant ainsi les réponses motrices associées aux détections correctes et omissions - concluent à un effet systématique de la présence du distracteur ou de l'amorce sur la motricité.

amorces étaient de contraste élevé (100%) mais dont la faible visibilité (supposée nulle) était assurée par un fort masquage (par ex., Amundson & Bernstein, 1973 ; Binsted et al., 2007 ; Cressman et al., 2007 ; Taylor & McCloskey 1990 ; Van der Stigchel et al., 2009). Waszak et Gorea (2004) répliquèrent alors leur première expérience en augmentant le contraste de l'amorce (S1) tout en réduisant le délai d'apparition du stimulus S2 (masque) pour augmenter sa force de masquage et ainsi s'assurer que la visibilité de S1 soit identique à celle de l'expérience 1. Les résultats furent comparables à ceux typiquement observés dans la littérature (figure 14) : les TR diminuèrent lorsque l'amorce était présente, que cette amorce soit perçue consciemment (détectations correctes, Hits) ou pas (omissions, Misses).

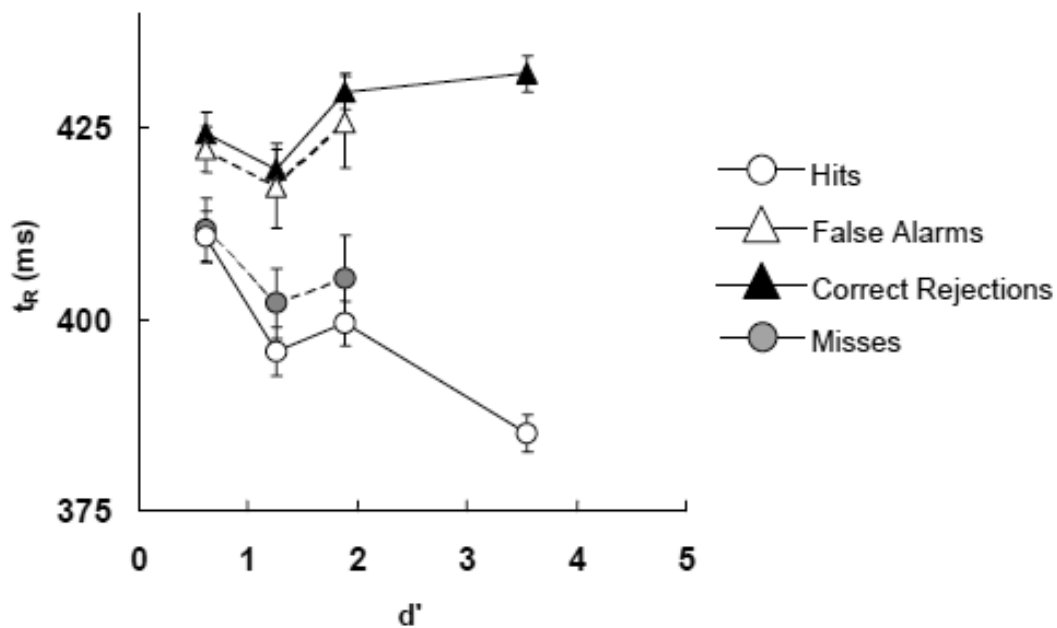


Figure 14. Résultats pour un participant typique de la seconde expérience de Waszak et Gorea (2004). Lorsque le contraste de l'amorce est plus élevé, les TR diminuent en fonction de la visibilité (d') de l'amorce à la fois lorsque celle-ci est détectée correctement (Hits) et lorsqu'elle ne l'est pas (omissions, Misses). Figure extraite de Waszak et Gorea (2004).

Waszak et Gorea (2004) avancèrent l'hypothèse d'un double régime de traitement des entrées visuelles. Ce double régime, dépendant des conditions expérimentales, se traduirait par une forte association entre les traitements perceptif et

moteur en présence de stimuli de faible contraste faiblement ou non masqués, et par une dissociation entre les traitements en présence de stimuli de haut contraste fortement masqués.

Effet du masquage

Cette dépendance aux conditions expérimentales fut également observée par Waszak et al. (2007) qui testèrent l'effet de la présence d'un masque par métacontraste (masque rétroactif ne se superposant pas spatialement avec l'amorce) sur les relations entre TR et détection perceptive en présence de stimuli de faible contraste. Pour ce faire, les auteurs répliquèrent l'expérience de Waszak et Gorea (2004) en ajoutant une condition où le second stimulus (S2, masque) apparaissait à distance de la localisation de l'amorce (S1) afin de ne pas produire d'effet de masquage. Ils comparèrent ainsi l'effet de l'amorce à différents niveaux de contraste dans une condition où cette amorce était masquée avec une condition où elle ne l'était pas.

Les auteurs constatèrent que l'effet du contraste de l'amorce sur la diminution des TR différait en fonction de la condition : lorsque l'amorce n'était pas masquée, les TR diminuaient uniquement lors de détections correctes alors qu'ils diminuaient à la fois pour les détections correctes et les omissions¹¹ lorsque l'amorce était masquée (figure 15). Autrement dit, ces résultats suggèrent que même à contraste faible, une stimulation visuelle non consciemment perçue influence ou non la réponse motrice selon que cette stimulation visuelle est masquée ou non – renforçant ainsi l'idée d'une dépendance des dissociations perception-action aux paramètres des procédures expérimentales utilisées.

¹¹ La diminution des TR était cependant inférieure pour les omissions que pour les détections correctes. Ce résultat renforce l'idée d'un couplage entre perception et action : bien qu'il soit possible d'observer un effet moteur en présence d'une stimulation non consciemment perçue (omission), cet effet reste plus important lorsque la stimulation est consciemment perçue (détection correcte).

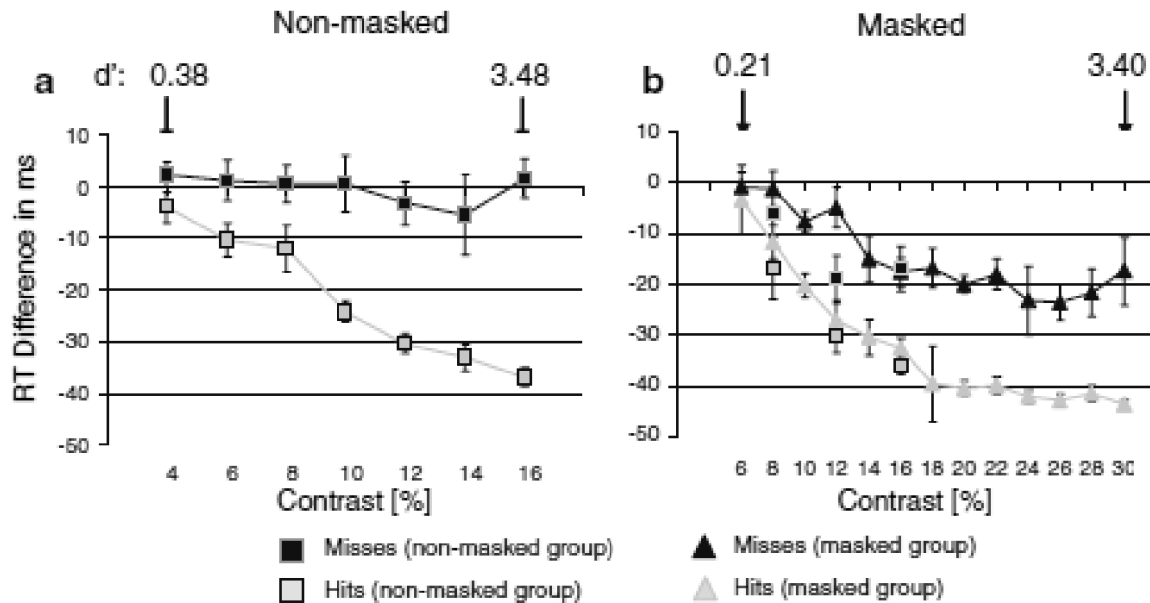


Figure 15. Résultats obtenus par Waszak et al. (2007) lorsque l'amorce est suivie d'un masque (a : « Non-masked ») et lorsqu'elle ne l'est pas (b : « Masked »). Sans masque (a), les TR diminuent avec le contraste uniquement lors des détections correctes (Hits) ; avec masque (b), les TR diminuent à la fois lors de détections correctes (Hits) et lors d'omissions (Misses) pour les mêmes niveaux de contraste. Figure extraite de Waszak et al. (2007).

I-5.4. Analyse conjointe des réponses perceptives et motrices : bilan et modélisation

Travaux au seuil perceptif : bilan

La série d'expériences impliquant une évaluation conjointe des réponses motrice et perceptive en présence de stimuli au seuil (Waszak & Gorea, 2004 ; Waszak et al., 2007 ; Cardoso-Leite et al., 2007, 2009 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2009) a montré que les dissociations entre les réponses dépendaient des conditions de test. En effet, bien qu'une forte association entre perception et action ait été observée dans de nombreuses études, il fut démontré qu'une stimulation non consciemment perçue (omission perceptive) pouvait, sous certaines conditions expérimentales, influencer les réponses motrices. Parmi les facteurs identifiés, le niveau de contraste du stimulus amorce ainsi que le fait

que ce stimulus soit ou non masqué ont semblé jouer un rôle prépondérant dans l'expression d'une dissociation entre les réponses motrice et perceptive.

Modèles explicatifs

- Modèle psychophysique : un seul signal, deux décisions

Les résultats précédemment exposés ont été modélisés sous la forme de processus de décision impliquant un signal visuel unique mais des seuils de décision différents (Cardoso-Leite & Gorea, 2009, 2010 ; Cardoso-Leite et al., 2007, 2009 ; Waszak & Gorea, 2004 ; Waszak et al., 2007). A l'instar de précédents modèles de décision où la réponse comportementale à un stimulus est déclenchée dès lors que le signal interne associé à ce stimulus franchit un certain seuil d'activation (par ex., modèle de diffusion : Ratcliff, 1978 ; modèle LATER : Reddi & Carpenter, 2000), ce modèle propose que les décisions perceptives soient prises par rapport à un seuil variable (similaire au critère proposé dans le cadre de la TDS, Green & Swets, 1966) et que les décisions motrices soient prises par rapport à un seuil fixe.

Selon ce modèle, lorsque le stimulus visuel présenté au seuil (par ex., amorce ou distracteur) n'est pas masqué (figure 16, panel a), le seuil perceptif serait bas et donc situé sous le seuil moteur. Par conséquent, seule une réponse interne dépassant le seuil perceptif (entraînant une détection correcte *perceptive*, ou Hit *perceptif*) serait susceptible d'atteindre également le seuil moteur. La réponse motrice ne serait donc affectée par le stimulus au seuil (seuil moteur atteint : détection correcte *motrice*, ou Hit *moteur*) que lorsque ce stimulus est présent et détecté (seuil perceptif atteint : détection correcte *perceptive*). Ce mécanisme pourrait avoir pour fonction de maximiser le nombre de détections correctes *perceptives* (seuil perceptif bas) tout en évitant, grâce au seuil moteur haut, un trop grand nombre de « fausses alarmes *motrices* » et donc de

réactions motrices inadaptées en présence des stimulations négligeables de l'environnement (Waszak & Gorea, 2004 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2010 ; Miller & Schwarz, 2006).

Néanmoins, le seuil perceptif s'élèverait au-delà du seuil moteur en présence d'un stimulus masqué. L'augmentation du bruit causée par la présentation du masque entrainerait en effet un décalage du seuil perceptif (figure 16, panel b) qui ne serait alors franchi que pour une réponse interne ayant elle-même déjà franchi le seuil moteur - ce dernier étant fixe et donc maintenu à un niveau constant. Des modifications de la réponse motrice seraient alors observées (seuil moteur franchi : Hit *moteur*) même lorsque le seuil perceptif n'est pas atteint (omissions *perceptives*). Une dissociation entre les réponses perceptive et motrice serait alors mise en évidence.

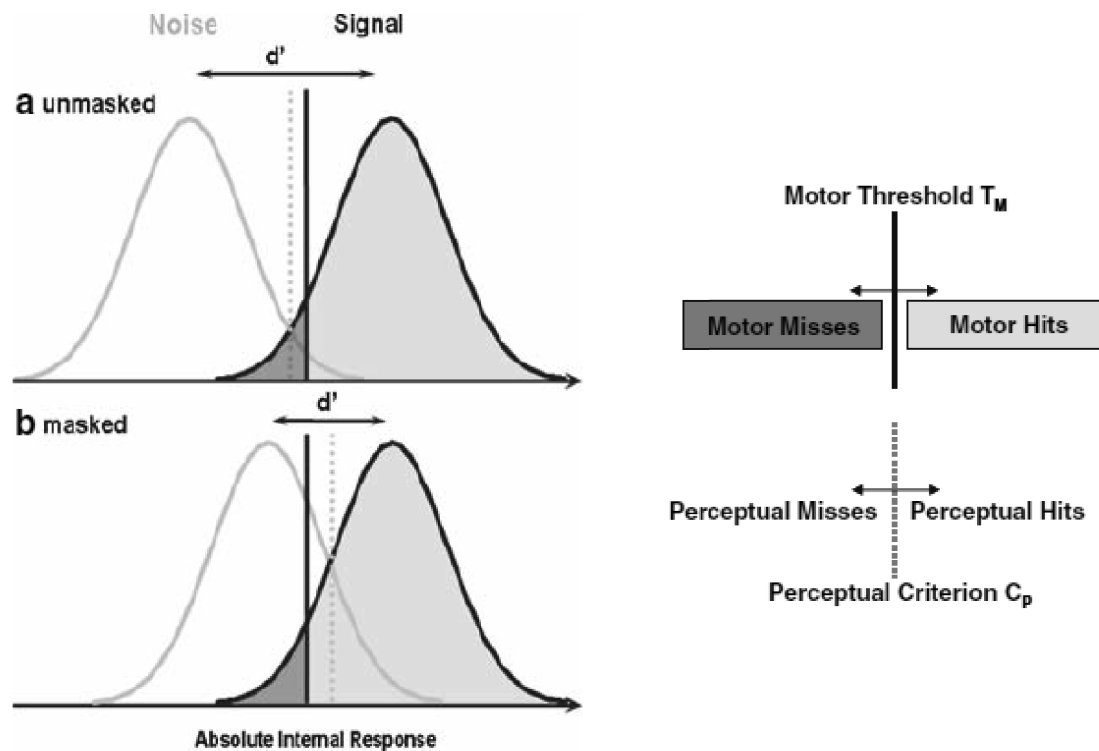


Figure 16. Illustration du modèle psychophysique proposé par Waszak et al. (2007). Selon ce modèle, les décisions perceptive et motrice sont prises sur la base d'un signal unique mais en référence à un seuil perceptif variable (représenté en pointillés) et à un seuil moteur fixe (représenté en trait plein). Une réponse interne entraîne la réalisation d'une détection correcte perceptive (« perceptual Hit ») ou d'une omission perceptive (« perceptual Miss ») selon qu'elle ait franchi ou non le seuil perceptif. Similairement, la réponse interne entraîne la réalisation d'une détection correcte motrice (« Motor Hit ») ou d'une omission motrice (« Motor Miss ») selon qu'elle ait franchi ou non le seuil moteur. Figure extraite de Waszak et al. (2007).

- *Modèle neurophysiologique et masquage visuel*

Le modèle psychophysique décrit ci-dessus permet d'expliquer de manière parcimonieuse les résultats obtenus dans les études ayant privilégié l'analyse conjointe des réponses perceptive et motrice à des stimuli au seuil. Cependant, Ces résultats et modèle peuvent également être interprétés en référence aux connaissances acquises dans le domaine de la neurophysiologie du système visuel.

Les modèles actuellement dominants dans le champ du masquage visuel (Breitmeyer & Ganz, 1976 ; Lamme, 1995 ; Macknik & Livingstone, 1998) supposent que la réponse neuronale à un stimulus visuel (par exemple un distracteur) est constituée de

deux composantes successives¹² (figure 17) : (i) une première composante serait associée à la présence physique de la stimulation et serait propagée sous la forme d'une vague d'activation transitoire (« feedforward ») allant dans le sens de la hiérarchie corticale : l'information circulerait ainsi en cascade depuis V1 jusqu'aux aires visuelles hiérarchiquement plus élevées ; (ii) une seconde composante, associée au percept du sujet (par ex., détecté vs. non détecté), serait propagée sous la forme de boucles de rétroaction (« feedback ») où l'information circulerait, à chaque niveau, depuis les aires hiérarchiquement supérieures vers les aires plus basses.

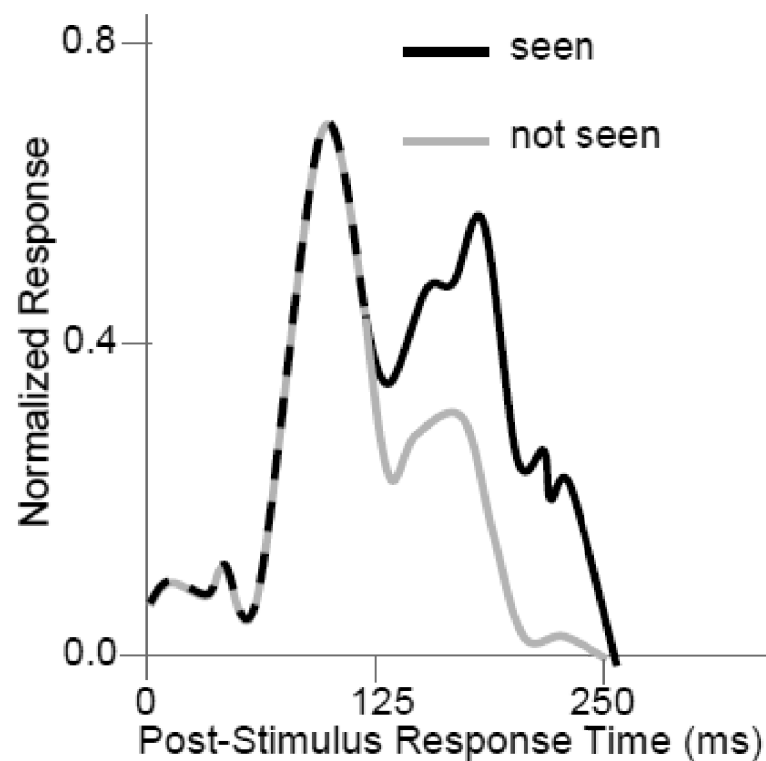


Figure 17. Enregistrement de la réponse neuronale dans le cortex visuel primaire (V1) du singe en présence d'un stimulus visuel. La première partie de l'enregistrement correspond à la vague d'activation feedforward liée à la présence physique de la stimulation. La seconde partie de l'enregistrement dépend des activations feedback liées au percept du sujet. La seconde partie de la réponse est différente selon que la stimulation est détectée (« seen », courbe noire) ou non (« not seen », courbe grise). Figure extraite de Breitmeyer (2007).

¹² Le caractère successif de ces deux composantes n'est cependant pas strict : il a en effet été démontré que les activations feedforward et feedback étaient caractérisées par des vitesses de conduction comparables (Girard, Hupe & Bullier, 2001 ; Nowak, James & Bullier, 1997) et que de larges interconnexions entre les aires liées respectivement à la présence d'une stimulation visuelle et à sa perception favorisaient les interactions entre ces composantes (modulation du signal feedforward en fonction de l'activité des boucles feedback ; de Lafuente & Romo, 2005 ; Deco & Romo, 2009 ; Macknick & Martinez-Conde, 2009 ; Ress & Heeger, 2003).

Dans ce contexte, il a été démontré que la présence d'un masque visuel rétroactif (apparaissant après la stimulation) supprimait la composante perceptive de la réponse neuronale à un stimulus visuel et détériorait par conséquent la visibilité de ce dernier (figure 18 ; Breitmeyer, 2007 ; Macknick & Martinez-Conde, 1998, 2007, 2009 ; Supèr & Lamme, 2007). Les effets moteurs subliminaux traditionnellement observés en présence de stimulations visuelles masquées (et donc supposément invisibles ; par ex., Binsted et al., 2007 ; Cressman et al., 2007 ; Van der Stigchel et al., 2009), pris pour preuve de dissociation perception-action, seraient ainsi déclenchés par l'activation feedforward de la réponse (liée à la présence de la stimulation), toujours intacte malgré la suppression des boucles feedback liées à la perception consciente de cette stimulation¹³. Il fut également proposé qu'un masque proactif ne détériorait pas uniquement la partie feedback de la réponse mais supprimait également l'activité feedforward liée à la présence de la stimulation (voir figure 18 ; Breitmeyer, 2007 ; Lamme et al., 2000 ; Macknik & Livingstone, 1998 ; Railo, & Koivisto, 2012) – cette proposition étant par ailleurs testée pour la première fois avec les stimuli au seuil perceptif dans notre troisième étude.

¹³ Un débat subsiste actuellement quant à la nature de la seconde composante de la réponse neuronale à une stimulation visuelle. Macknick et Martinez-Conde (2007, 2009) considèrent en effet que cette seconde composante reflèterait une activation transitoire liée à l'extinction (fin d'apparition) du stimulus plutôt qu'une activation soutenue (feedback) liée à la perception de celui-ci (Breitmeyer, 2007 ; Supèr & Lamme, 2007). Ces deux positions ne sont cependant pas incompatibles : la seconde composante de la réponse pourrait en effet être à la fois la marque de l'extinction du stimulus tout en étant corrélée avec la perception de celui-ci.

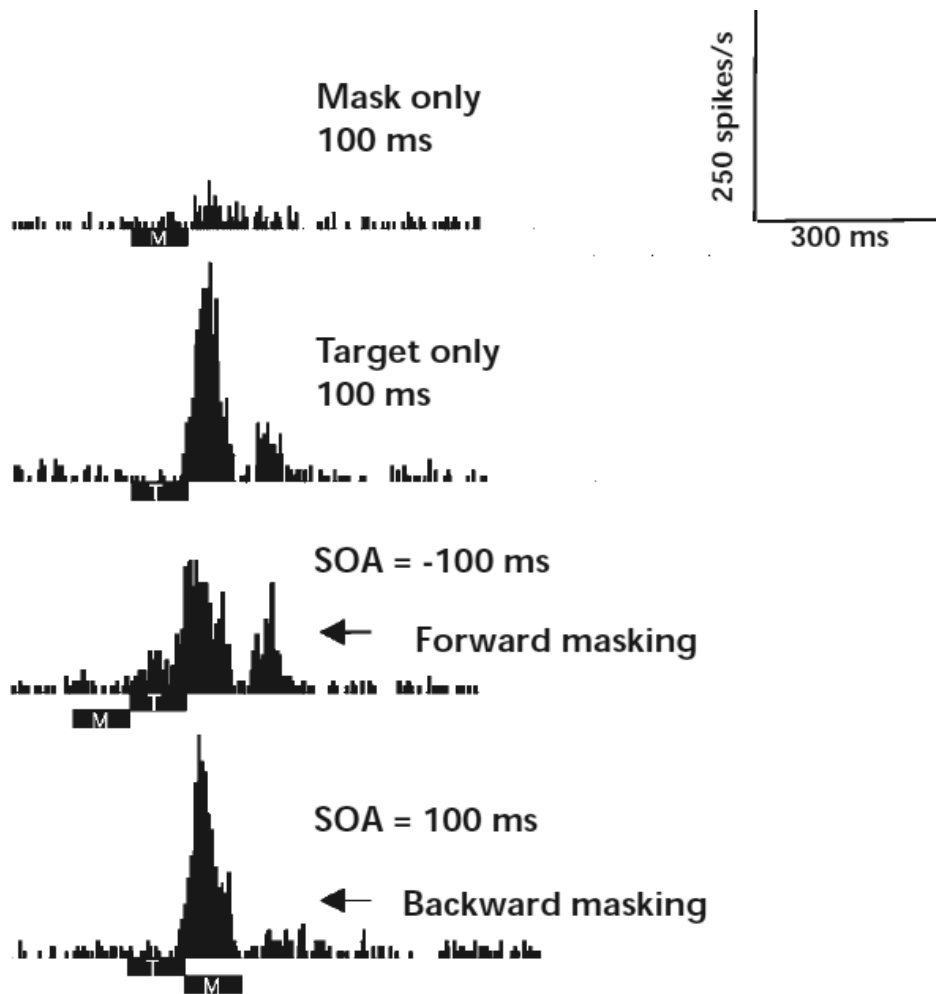


Figure 18. Effet du masquage sur la réponse neuronale à une stimulation visuelle. En comparaison à une condition contrôle (« Target only »), l'application d'un masque rétroactif (« Backward masking ») détériore la seconde partie de la réponse neuronale (liée à la perception) alors qu'un masque proactif (« Forward masking ») détériore également la première partie de la réponse (associée à la présence de la stimulation). D'après Macknick & Martinez-Conde, 1998.

I-6. Attention spatiale et contrôle saccadique : données comportementales et neurobiologiques en faveur d'une conception motrice du contrôle attentionnel

Cette revue de littérature expose un grand nombre d'arguments comportementaux et neurophysiologiques en faveur d'une forte association entre l'attention spatiale (perception) et la sélection de cible pour le système saccadique (motricité). Elle constitue donc en soit un ensemble d'arguments s'opposant à l'idée d'une séparation entre les traitements perceptif et moteur au sein du système visuel (Milner & Goodale, 1995). Elle présente également un exposé détaillé des mécanismes à l'origine des modifications de trajectoires oculaires observées en présence de distracteurs visuels et fait le point sur les paramètres favorisant l'expression de ces déviations vers ou à l'opposé des distracteurs.

Notons sur ce point que les mêmes mécanismes semblent régir la programmation des mouvements d'atteinte manuels et les saccades oculaires : la coordination œil-main est en effet un phénomène clairement établi à la fois sur le plan comportemental et neurophysiologique chez l'humain (Cohen & Andersen, 2002 ; Frens & Erkelens, 1991 ; Horstmann & Hoffmann, 2005 ; Johansson, Westling, Bäckström & Flanagan, 2001 ; Neggers & Bekkering, 2002 ; Reina & Schwartz, 2003 ; Scherberger, Goodale & Andersen, 2003 ; Snyder, Calton, Dickinson & Lawrence, 2002 ; Song, Takahashi & McPeck, 2008). Ce couplage a notamment été observé au sein de structures communes aux deux effecteurs comme les collicules supérieurs (Lunenburger, Kleiser, Stuphorn, Miller & Hoffmann, 2001 ; Lunenburger, Kutz & Hoffmann, 2000 ; Reyes-Puerta, Philipp, Lindner & Hoffmann, 2011) et les champs oculomoteurs frontaux (Thura, Hadj-Bouziane, Meunier, & Boussaoud, 2008).

En accord avec ces propositions, de nombreux auteurs ont ainsi reporté des déviations de trajectoires manuelles similaires à celles observées au niveau saccadique (par ex., Chang & Abrams, 2004 ; Lee, 1999 ; Sailer et al., 2002 ; Song & Nakayama, 2008 ; Tipper et al., 1997). Enfin, rappelons que le modèle actuellement dominant pour rendre compte des déviations de trajectoires (Tipper et al., 1997, 2001) décrit des mécanismes similaires pour la formation des trajectoires oculaires et manuelles.

Attention spatiale et contrôle saccadique : données comportementales et neurobiologiques en faveur d'une conception motrice du contrôle attentionnel

Antoine Deplancke¹, Laurent Madelain¹, Alan Chauvin²
et Yann Coello^{1*}

¹Laboratoire URECA (EA 1059), Université de Lille Nord de France

²UMR-CNRS 5105 LPNC, Université Grenoble 2

RÉSUMÉ

Le but de cette revue de la littérature est de présenter les arguments comportementaux et neurobiologiques en faveur d'un couplage entre attention spatiale et contrôle saccadique. L'exploration visuelle de notre environnement implique des processus attentionnels complexes permettant la sélection des régions d'intérêt et l'inhibition des régions non pertinentes. Les données rapportées dans la littérature révèlent une similitude entre les effets de facilitation perceptive observés lors de l'exécution de saccades oculaires et ceux observés en l'absence de tout déplacement saccadique, lorsque l'attention spatiale seule est dirigée vers une portion de la scène visuelle. Tout en confirmant ces observations, les études récentes sur les déviations des trajectoires de saccades oculaires en présence de modulations attentionnelles (par ex., distracteurs) ont permis de mieux cerner la dynamique des mécanismes en jeu et d'apporter des arguments complémentaires en faveur d'une conception motrice du contrôle attentionnel.

*Correspondance : Pr Yann Coello, Unité de Recherche sur l'Evolution des Comportements et l'Apprentissage, Université Charles de Gaulle – Lille 3, BP 60149, 59653 Villeneuve d'Ascq cedex. E-mail : yann.coello@univ-lille3.fr

Remerciements. Ce travail a été effectué dans le cadre de financements obtenus auprès de la Maison Européenne des Sciences de l'Homme et de la Société (MESHS) et la Région Nord Pas de Calais, de l'European Science Foundation, Eurocores CNCC et de l'Agence National pour la Recherche (ANR-06-NEURO-042-01).

Attentional processes and saccadic control: Empirical and neurobiological data supporting a motor theory of attention

ABSTRACT

The aim of this review is to present empirical and neurobiological evidence in favour of a coupling between spatial attention and saccadic control. Visual exploration involves complex attentional processes in charge for the inhibition of non-relevant parts of the visual field in order to select areas of interest. An overview of the literature emphasizes a similarity between perceptual facilitation effects following the orientation of spatial attention and facilitation effects entailed by the orientation of the eyes. Recent studies about the control of saccade trajectories during attentional manipulations (e.g., distractors) have also provided arguments in favour of a motor conception of attentional control and contributed to unravel the dynamics of the underlying processes.

I. FONCTION VISUELLE ET CONTRÔLE SACCADIQUE

Les systèmes sensoriels humains permettent d'appréhender les différentes propriétés structurelles de l'environnement, ainsi que les variations spatiales et temporelles des éléments qui le composent. Concernant le traitement des informations spatiales, le système visuel joue un rôle de tout premier ordre pour l'adaptation de l'organisme à son environnement. Toutefois, l'organe sensible à la lumière n'est pas uniforme : les rétines centrale et périphérique constituent deux entités complémentaires possédant des propriétés physiologiques et fonctionnelles spécifiques affectant notamment la résolution spatiale des traitements effectués. La rétine centrale, région proche de l'axe optique (autour de la fovéa), est caractérisée par la prédominance de cônes, photorécepteurs dont la densité est forte et dont la convergence sur les cellules ganglionnaires formant le nerf optique est faible (Anstis, 1974 ; Gollisch & Meister, 2010 ; Osterberg, 1935 ; Wertheim, 1894). Cette région permet le traitement des hautes fréquences spatiales et de la couleur, soit une prise d'information détaillée sur une portion très limitée du champ visuel (environ 3° d'angle visuel). À l'inverse, la rétine périphérique est majoritairement constituée de bâtonnets dont la densité est faible et dont la convergence sur les cellules ganglionnaires est forte. Cette portion de la rétine est donc caractérisée par une résolution spatiale plus faible favorisant le traitement des fréquences spatiales basses. La résolution temporelle est plus importante en vision périphérique qu'en vision centrale, permettant ainsi une détection plus précise des objets en mouvement (Lappin, Tadin, Nyquist & Corn, 2009).

Lorsqu'un objet ou une zone d'intérêt est détecté en vision périphérique, un déplacement des yeux (saccade) permet de positionner l'image rétinienne associée à cet objet ou à cette zone d'intérêt au centre de la

rétine (fovéa). Les saccades oculaires sont des déplacements rapides et conjugués des yeux, pouvant atteindre 900°/s, dont la vitesse maximale de déplacement et la durée dépendent de l'amplitude de la saccade (Bahill, Clark & Stark, 1975 ; Becker, 1991 ; Garbutt, Harwood & Harris, 2001 ; Lebedev, Van Gelder & Tsui, 1996) et qui s'accompagnent d'une baisse de la sensibilité perceptive pendant leur réalisation (pour une revue : Ross, Morrone, Goldberg & Burr, 2001 ou Wurtz, 2008). Les mécanismes de filtrage, de sélection et de décision préalables à l'exécution d'une saccade sont déterminants pour optimiser l'exploration de l'environnement visuel. L'objectif de cette revue de la littérature est de faire la synthèse des données empiriques et théoriques relatives aux processus de filtrage et à leur lien avec les mécanismes de sélection des cibles spatiales pour le système saccadique. Un objectif complémentaire sera d'évaluer les liens entre le système saccadique et l'attention spatiale.

II. ATTENTION SPATIALE ET PERCEPTION VISUELLE

Les processus de sélection et de filtrage des informations visuelles font aujourd'hui encore débat. Une première tentative de définition a été proposée à la fin du XIX^e siècle par William James (1890), suggérant que la sélection des informations visuelles repose sur « la prise de possession par l'esprit, sous une forme claire et vive, d'un objet ou d'une suite de pensées parmi plusieurs qui semblent possibles » et « impliquant le retrait de certains objets afin de traiter plus efficacement les autres »¹. Cette définition suppose la possibilité de moduler la perception visuelle de manière implicite, sans qu'aucune manifestation motrice n'y soit systématiquement associée (voir également Itti, Koch et Niebur, 1998 ; Koch et Ullman, 1985 ; Van Rullen, Reddy et Koch, 2004). Plus encore, elle suggère la possibilité de sélectionner certaines parties du champ visuel par une orientation implicite de l'attention spatiale, tout comme il est possible d'opérer une telle sélection de manière explicite par un changement de l'orientation du regard. James proposait ainsi déjà la possibilité d'un lien entre contrôle saccadique et attention spatiale.

L'orientation de l'attention spatiale a toutefois été initialement étudiée indépendamment des mouvements oculaires, notamment avec les paradigmes d'amorçage développés par Posner et ses collègues (Posner,

¹[Attention is] the taking possession of the mind, in clear and vivid form, of one out of what seem several simultaneously possible objects or trains of thoughts. [...] It implies withdrawal from some things in order to deal effectively with others. Extrait de *The Principles of Psychology*, Vol. 1, Chap. 11, « Attention », pp. 403-404

1980 ; Posner, Snyder, & Davidson, 1980). Typiquement, les participants sont placés devant un écran sur lequel apparaît initialement un point de fixation. Le fait de maintenir le regard sur ce point de fixation pendant la durée de l'expérience permet de mesurer le bénéfice d'un déplacement de l'attention spatiale en l'absence de tout mouvement oculaire. Une amorce fournit alors un indice sur la localisation probable d'une cible que le participant doit détecter et identifier en vision périphérique. Dans la version « endogène » du paradigme, l'amorce utilisée est un symbole, le plus souvent une flèche, qui se substitue au point de fixation et renseigne sur la position du stimulus attendu. Cette version du paradigme d'amorçage permet de mesurer l'orientation volontaire et contrôlée de l'attention impliquant une sélection délibérée des localisations spatiales (Posner, 1980). On suppose que le participant, en l'absence de mouvement oculaire, déplace son attention vers la cible avant son apparition sur la base de l'indice qui lui est fourni. Dans la version « exogène » du paradigme, l'orientation de l'attention est induite par l'apparition soudaine d'une amorce périphérique. Il s'agit d'un indice qui apparaît à l'emplacement probable de la cible (par exemple un changement de couleur ou un symbole apparaissant brièvement). Cette procédure conduit à un déplacement automatique de l'attention traduisant des processus automatiques guidés par la saillance de l'indice.

Les résultats expérimentaux obtenus avec ces paradigmes révèlent que la localisation de l'amorce module la perception visuelle pour la région de l'espace concernée, sans nécessité d'un déplacement oculaire, suggérant la possibilité de contrôler l'orientation de l'attention en tant que telle. En présence d'une amorce valide, c'est-à-dire lorsqu'elle fournit une information correcte sur la localisation de la cible, les participants obtiennent de meilleures performances pour un vaste ensemble de tâches en comparaison aux essais où l'amorce n'est pas valide : (i) dans les tâches d'identification, les participants font moins d'erreurs (par ex., Prinzmetal, Presti & Posner, 1986) et sont plus rapides (par ex., Juola, Bouwhuis, Cooper & Warner, 1991) ; (ii) dans des tâches de recherche visuelle, les temps de réaction sont plus courts et les pourcentages de réponses correctes sont plus élevés lorsque la tâche porte sur des items ayant des caractéristiques spécifiées à l'avance, ceci dans le cas d'une orientation endogène (Carrasco & Yeshurun, 1998) ou exogène de l'attention (Yantis & Jonides, 1984) ; (iii) dans des tâches de discrimination de taille (Bonnell, Possamai & Schmitt, 1987) ou d'orientation de segments (Kurylo, Reeves & Scharf, 1996), de forme ou d'orientation de cibles (Downing, 1988 ; Lee, Itti, Koch & Braun, 1999), la sensibilité perceptive augmente avec le degré de validité de l'amorce ; (iv) dans les tâches de détection portant notamment

sur des changements de luminance, les pourcentages de réponse correcte augmentent et les temps de réaction diminuent lorsque l'amorce est valide (Carrasco, Penpeci-Talgar & Eckstein, 2000 ; Downing, 1988 ; Lu & Doshier, 2000 ; Posner, 1980 ; Posner, Nissen & Ogden, 1978). Par ailleurs, les bénéfices liés à l'orientation préalable de l'attention sont observés lorsque la cible est présentée seule (Posner *et al.*, 1980 ; Shaw & Shaw, 1977), ou lorsqu'elle est présentée simultanément avec des distracteurs (Mackeben & Nakayama, 1993 ; Nakayama & Mackeben, 1989). Ces bénéfices diminuent progressivement avec l'excentricité de la cible (Downing, 1988 ; Yeshurun & Carrasco, 1999).

Sur le plan temporel, les bénéfices observés sont optimaux pour une période allant de 150 à 200 ms après l'apparition de l'amorce (Castet, Jeanjean, Montagnini, Laugier & Masson, 2006), et l'on observe ensuite une détérioration des performances pour des délais supérieurs (jusqu'à 3 000 ms). Cette dégradation des performances, principalement mise en évidence par des études sur les temps de réaction, est associée au phénomène d'inhibition de retour (pour une revue, voir Klein, 2000) : après la période de facilitation sur une portion de l'espace, une période d'inhibition serait responsable de l'augmentation des temps de réaction pour répondre aux stimuli situés à cet endroit. Bien que les caractéristiques et les causes de ce phénomène restent encore discutées (Klein, 2000) ; sa signification fonctionnelle serait de favoriser l'orientation vers les zones inexplorées du champ visuel.

Considérés ensemble, les travaux décrits ci-dessus plaident en faveur d'un lien fort entre perception visuelle et attention spatiale. En particulier, l'orientation exogène ou endogène de l'attention vers une zone de l'espace provoquerait une amélioration significative des performances perceptives à cet endroit. De nombreux travaux montrent que l'attention spatiale, en plus des liens entretenus avec les processus perceptifs, serait également en étroite relation avec les processus oculomoteurs. Ces travaux sont présentés dans la section suivante.

III. ATTENTION SPATIALE ET OCULOMOTRICITÉ

III.1. Données comportementales en faveur d'un couplage entre attention spatiale et oculomotricité

Les travaux de l'équipe de Deubel (1996, 1997, 2003) sont particulièrement représentatifs des résultats soutenant l'hypothèse d'un lien fort entre

système oculomoteur et attention spatiale. Dans une de leurs études (Deubel & Schneider, 1996), ces auteurs ont demandé à des participants d'effectuer une saccade oculaire vers une cible spécifiée par une amorce présentée au point de fixation. Avant que la saccade n'ait pu être réalisée, une lettre était brièvement présentée soit à l'endroit indicé, soit à une position adjacente. Les participants devaient alors discriminer l'orientation de cette lettre (un « E » affiché selon son orientation standard ou en miroir). Les résultats indiquent un taux de réussite de 90 % de réponses correctes lorsque la lettre à discriminer se trouvait à l'endroit où la saccade devait être réalisée, contre seulement 50 % de réponses correctes pour les positions adjacentes (ce qui place la performance au niveau du hasard). Pour les auteurs, l'amélioration de la discrimination visuelle lorsque la position de la lettre coïncide avec celle de la cible oculaire témoigne de relations étroites entre programmation saccadique et déplacement de l'attention spatiale. Une seconde expérience indique que ce couplage est irrépessible : même lorsque le participant connaît par avance l'endroit d'apparition de la cible à discriminer, ses performances sont meilleures lorsque la cible à discriminer est au même endroit que la cible de la saccade.

Un couplage entre attention spatiale et oculomotricité a, par ailleurs, été décrit dans d'autres situations. Plusieurs études ont ainsi montré que la discrimination de stimuli (Deubel & Schneider, 2003 ; Hoffman & Subramaniam, 1995), la perception du seuil de luminance (Bisley & Goldberg, 2006) ou la sensibilité au contraste (Carrasco *et al.*, 2000) sont améliorés lorsque le stimulus à discriminer se situe à l'endroit où une saccade oculaire a été programmée. Ces effets perceptifs restent observés lorsque l'on présente plusieurs cibles successives. Par exemple, la discrimination perceptive avant l'initiation d'une séquence de deux (Godijn & Theeuwes, 2003) ou trois (Baldauf & Deubel, 2008) saccades oculaires est supérieure lorsque le stimulus visuel à discriminer se trouve sur l'une des cibles à atteindre. Les performances sont toutefois meilleures pour la première cible et diminuent graduellement en fonction de la place de la cible dans la séquence. Ces résultats suggèrent néanmoins un déploiement de l'attention spatiale en parallèle sur chacune des cibles de la séquence de saccades préalablement à leur exécution (Baldauf & Deubel, 2008 ; Godijn & Theeuwes, 2003). Dans ces paradigmes de double-tâche, il semble même difficile de dissocier les ressources attentionnelles allouées à la motricité (précision et latence de la saccade) de celles destinées à la tâche perceptive (précision de la discrimination). Ainsi, les performances oculomotrices et perceptives varient en fonction de la consigne donnée (Kowler, Anderson, Doshier & Blaser, 1995) : quand l'accent est mis sur la tâche de discrimination, les pourcentages de réponses correctes augmentent

mais les latences et les erreurs de position des saccades augmentent corrélativement ; inversement, si l'accent est mis sur la précision saccadique, alors les performances de discrimination diminuent mais les performances motrices s'améliorent. Ces résultats suggèrent ainsi le partage de ressources attentionnelles communes mais limitées entre la programmation des saccades oculaires et la perception visuelle.

III.2. Approche théorique du couplage entre attention spatiale et oculomotricité

La notion de couplage entre préparation saccadique et attention spatiale semble, au regard des données présentées ci-dessus, largement acceptée dans la communauté scientifique. Plusieurs points de vue théoriques s'affrontent toutefois quant à la précedence de l'orientation de l'attention spatiale ou de la programmation saccadique : la programmation saccadique résulte-elle d'un changement de l'orientation de l'attention spatiale ou le déplacement de l'attention spatiale est-il la conséquence de la programmation d'une saccade oculaire ?

La théorie prémotrice de l'attention (Rizzolatti, Riggio, Dascola, & Umiltà, 1987) propose que les déplacements de l'attention spatiale et ceux du système oculaire soient issus d'un même mécanisme, sous-tendus par des circuits neuronaux communs. L'orientation de l'attention serait donc contingente à la programmation d'un mouvement oculaire vers une cible, que ce mouvement soit effectivement réalisé ou non. Selon cette théorie, la différence entre saccade oculaire et déplacement de l'attention spatiale résiderait donc essentiellement dans le fait qu'il puisse y avoir ou non exécution du programme moteur saccadique. Dans ce contexte théorique, l'attention spatiale est dite prémotrice car les manifestations attribuées aux déplacements de l'attention telles que la modulation des temps de réaction, l'augmentation de la sensibilité perceptive ou les modulations de la discrimination visuelle résulteraient directement des mécanismes impliqués dans la préparation d'un déplacement oculaire.

D'autres auteurs (Deubel et Schneider, 1996 ; Kowler *et al.*, 1995), quoiqu'en accord sur l'idée d'un couplage entre attention spatiale et programmation saccadique (sans nécessité que cette saccade soit exécutée), se démarquent toutefois dans leur position en proposant que l'attention spatiale ne soit pas la conséquence d'une programmation saccadique (Rizzolatti *et al.*, 1987), mais le mécanisme de sélection visuelle permettant l'organisation des saccades oculaires et la reconnaissance des objets sélectionnées (Visual Attention Model, Schneider, 1995). Le déploiement

attentionnel précéderait donc, selon cette dernière conception, à la fois la programmation saccadique et la modulation de la perception visuelle.

Ces deux propositions théoriques suggèrent cependant que les ressources attentionnelles soient « fixées » sur le lieu de la cible de la saccade oculaire jusqu'à son exécution (Deubel & Schneider, 2003 ; Shepherd, Findlay & Hockey, 1986). D'autres travaux défendent l'idée d'un fonctionnement plus dynamique du contrôle attentionnel (Castet *et al.*, 2006 ; Kowler *et al.*, 1995 ; Montagnini & Castet, 2007 ; Stelmach, Campsall & Herdman, 1997) dans lequel : (i) sur le plan temporel, les bénéfices attentionnels sur l'objectif de la saccade augmenteraient graduellement jusqu'au seuil critique de 200 ms (Castet *et al.*, 2006) ; (ii) sur le plan spatial, l'allocation d'une partie des ressources attentionnelles ailleurs que sur la cible de la saccade serait possible sous certaines conditions (Castet *et al.*, 2006 ; Kowler *et al.*, 1995 ; Montagnini & Castet, 2007 ; Stelmach *et al.*, 1997). Comme le suggèrent Carlson, Hogendoom et Verstraten (2006), une différence entre la latence d'orientation de l'attention exogène (75 à 175 ms après l'amorce) et la latence d'orientation de l'attention endogène (200 à 300 ms après l'amorce) pourrait rendre compte de ces effets dynamiques. Dans la même perspective, Kowler *et al.* (1995) proposent qu'une allocation attentionnelle sur un autre emplacement que celui de la cible soit possible sans influence sur la saccade à condition que cette allocation s'effectue en dehors de la fenêtre temporelle associée à la programmation et au déclenchement de la saccade.

Ainsi, bien que la question de la précédece de l'orientation de l'attention spatiale ou de la programmation saccadique ne soit pas résolue, l'idée d'un couplage étroit entre programmation saccadique et orientation de l'attention spatiale est largement admise. Cette conception motrice de l'attention spatiale est par ailleurs compatible avec un grand nombre de données comportementales, neurophysiologiques et anatomiques.

III.3. Arguments neurophysiologiques et anatomiques en faveur d'un couplage entre attention spatiale et oculomotricité

En complément des données empiriques exposées précédemment, une approche neurophysiologique et anatomique du fonctionnement oculomoteur a également permis de caractériser les relations entre attention spatiale et oculomotricité. Ces mesures suggèrent en particulier l'existence d'un réseau neuro-anatomique commun à l'orientation de l'attention spatiale et à la programmation saccadique.

III.3.1. Données sur les microsaccades

Les microsaccades sont des mouvements oculaires involontaires, rapides et de faible amplitude (de l'ordre de 0,5 degrés d'angle visuel) observés pendant la fixation d'un point de l'espace (Zuber, Stark & Cook, 1965) et dont les caractéristiques sont identiques aux saccades réflexes et volontaires (Rolfs, 2009). Dans leur étude, Hafed et Clark (2002) ont montré que la direction des microsaccades est significativement biaisée dans la direction où les participants doivent orienter leur attention. Dans cette expérience, quatre points lumineux sont positionnés à égale distance au dessus, au dessous, à gauche et à droite d'un point de fixation. A mi-distance entre le point de fixation et l'un des points lumineux, une amorce apparaît pendant 1 200 ms avant d'être déplacée en direction de l'un des points lumineux. Au cours d'un essai, cette séquence est répétée plusieurs fois jusqu'à ce que le dernier point lumineux amorcé change de couleur. La tâche du participant consiste à rapporter cette couleur sans jamais quitter du regard le point de fixation. L'enregistrement des microsaccades effectuées lors de cette tâche nécessitant un déplacement de l'attention spatiale pendant la fixation révèle un biais directionnel des microsaccades en direction de l'amorce. Pour les auteurs, cet effet suggère que les microsaccades proviendraient d'une activation du système oculomoteur en relation avec le déplacement de l'attention spatiale. Cette relation entre orientation de l'attention spatiale et direction des microsaccades a été confirmée par d'autres études (Engbert & Kliegl, 2003 ; Laubrock, Engbert & Kliegl, 2005), même s'il a été suggéré que les microsaccades pourraient être davantage liées à la préparation oculomotrice qu'à l'orientation de l'attention spatiale à proprement parler (Horowitz, Fine, Fencsik, Yurgenson, & Wolfe, 2007 ; Rolfs, Laubrock, & Kliegl, 2006). Malgré ces divergences d'interprétation, les données obtenues restent toutefois compatibles avec une conception motrice de l'attention spatiale.

III.3.2. Relation entre déficit oculomoteur et déficit attentionnel

Les effets négatifs liés à l'incapacité à effectuer un mouvement oculaire ont été mis en évidence par des travaux à la fois chez l'individu sain et chez des patients souffrant de pathologies du système oculomoteur. L'atteinte de certaines structures cérébrales jouant un rôle dans le contrôle de l'oculomotricité provoque en effet une altération du fonctionnement attentionnel. C'est par exemple le cas du patient S. G. souffrant d'une atteinte du colliculus supérieur droit (pour une revue sur le rôle du colliculus supérieur, voir Krauzlis, 2005). Chez ce patient, Sapir, Soroker,

Berger et Henik (1999) observent dans le champ visuel associé au colliculus supérieur sain un phénomène d'inhibition de retour, ce phénomène étant absent pour le champ visuel correspondant au colliculus lésé. L'altération physique d'une structure dédiée à l'oculomotricité et à la programmation saccadique serait donc suffisante pour provoquer un dysfonctionnement attentionnel.

Une atteinte plus périphérique du système oculomoteur pourrait également produire une altération des capacités attentionnelles, comme le suggèrent les résultats obtenus chez la patiente A.I. (Smith, Rorden & Jackson, 2004). Cette patiente, souffrant d'une ophthalmoplégie congénitale (paralysie des muscles de l'œil) empêchant tout déplacement des yeux, ne montre aucune sensibilité aux effets d'amorçage attentionnels endogène ou exogène tels qu'on les observe chez les participants sains. Pour les auteurs, si l'intégrité des structures corticales est une condition nécessaire au contrôle de l'attention spatiale, la capacité à produire des mouvements oculaires constitue également en soi un facteur déterminant.

Craighero, Nascimben & Fadiga (2004) ont obtenu des résultats similaires chez des participants sains. Ces auteurs ont comparé le bénéfice perceptif induit par un amorçage endogène lorsque le participant ne pouvait pas réaliser de saccade par rapport à une situation où cette saccade était possible. Pour empêcher la saccade, les participants devaient fixer un point situé à 40° sur la droite ou la gauche en référence au droit devant et ne pouvaient donc pas déplacer les yeux au-delà de ce point de fixation (contrainte oculomotrice). Les résultats ont montré une absence de bénéfice attentionnel lorsque le participant ne pouvait pas déplacer les yeux, suggérant une dépendance entre processus attentionnels et contrôle oculomoteur.

Ces études soulignent le rôle majeur du fonctionnement oculomoteur dans le contrôle attentionnel et fournissent des arguments complémentaires en faveur d'une théorie motrice de l'attention. L'étude du fonctionnement cérébral par des techniques d'imagerie ou de stimulation a également apporté des éléments en faveur de cette interprétation.

III.3.3. Données issues des études en imagerie cérébrale

L'observation de l'activité cérébrale par Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf) a mis en évidence un large recouvrement anatomique des zones impliquées dans l'orientation de l'attention et dans le contrôle des déplacements oculaires. Ces études ont révélé l'existence d'un réseau d'activation commun aux processus attentionnels et saccadiques impliquant notamment les champs oculomoteurs frontaux (*Frontal Eye*

Fields ou FEF), l'aire intra pariétale (LIP) et les colliculus supérieurs (Andersen, 1989 ; Beauchamp, Petit, Ellmore, Ingelholm, & Haxby, 2001 ; Corbetta *et al.*, 1998 ; Nobre, Gitelman, Dias, & Mesulam, 2000 ; Perry & Zeki, 2000). L'activation de ces structures serait plus faible lors d'un déplacement implicite de l'attention (sans saccade) que lorsqu'une saccade est effectivement réalisée (Beauchamp *et al.*, 2001 ; De Haan, Morgan & Rorden, 2008). Il semblerait ainsi que le contrôle saccadique et l'orientation de l'attention spatiale impliquent des structures cérébrales communes avec, toutefois, des seuils d'activation différents.

III.3.4. Données issues des études électrophysiologiques chez l'animal

Les études utilisant les techniques d'enregistrement ou de stimulation cellulaires chez l'animal ont fourni des éléments en faveur de l'hypothèse de structures communes pour le contrôle saccadique et le contrôle attentionnel. Deux types d'effet ont été observés lorsqu'un courant électrique est appliqué au sein des FEF, structures dont le rôle dans le déclenchement des saccades est bien connu (Schall, 1995, 2004 ; Tehovnik *et al.*, 2000). Lorsque le courant appliqué est d'une intensité suffisamment élevée, une saccade oculaire est déclenchée vers la localisation spatiale correspondant à la zone corticale stimulée (Burman & Bruce, 1997 ; Robinson & Fuchs, 1969). Lorsque le courant administré est d'une intensité trop faible pour déclencher une saccade, il provoque toutefois une amélioration significative des performances perceptives à l'endroit correspondant au site stimulé (Moore & Fallah, 2001, 2004). Ces effets, également observés lors de la stimulation des colliculus supérieurs, sont par ailleurs d'une amplitude équivalente aux effets obtenus avec des paradigmes classiques d'orientation de l'attention (Muller, Philiastides & Newsome, 2005). L'activation cellulaire est généralement de faible intensité lorsque le participant déplace uniquement son attention et d'intensité plus élevée lorsqu'il réalise en plus une saccade. Cette particularité de l'activation a été observée dans des structures cérébrales communes aux deux processus : FEF (Kodaka, Mikami, & Kubota, 1997), colliculus supérieurs (Gattass & Desimone, 1996 ; Ignashchenkova, Dicke, Haarmeier, & Thier, 2004 ; Kustov & Robinson, 1996), structures pariétales (Bisley, & Goldberg, 2003 ; Bushnell, Goldberg & Robinson, 1981 ; Robinson, Goldberg, & Stanton, 1978 ; Yin & Mountcastle, 1977) ou fronto-pariétales (Kastner, Pinsk, De Weerd, Desimone, & Ungerleider, 1999 ; Thompson & Schall, 2000). Enfin, des études chez l'humain ont montré que l'inactivation transitoire des zones dédiées à l'oculomotricité par stimulation magnétique transcranienne

(TMS) modifie les effets classiquement observés par amorçage attentionnel (Neggers, Huijbers, Vrijlandt, Vlaskamp, Schutter, & Kenemans, 2007 ; Ro, Farnès & Chang, 2003 ; Smith, Jackson, & Rorden, 2005). Ainsi, l'inhibition des FEF par TMS supprime l'augmentation du temps de réaction habituellement constatée lors de la présentation d'une amorce non valide (Smith & al., 2005) et diminue le pourcentage de bonnes réponses (discrimination) généralement plus élevé pour les traitements effectués à l'endroit où une saccade a été programmée (Neggers *et al.*, 2007).

Considérés ensemble, ces résultats s'accordent avec l'hypothèse de structures cérébrales communes pour l'attention spatiale et l'oculomotricité. Cependant, d'autres auteurs ont défendu une conception moins radicale de ce couplage anatomique (Awh *et al.*, 2006). En effet, une hétérogénéité des neurones au sein des structures comme les FEF ou les colliculus supérieurs a été mise en évidence : en plus des neurones réagissant à la fois au déplacement de l'attention et au déplacement oculaire, certains neurones n'auraient pas cette double fonction et seraient purement moteurs ou purement visuels (Ignashchenkova, Dicke, Haarmeier, & Thier, 2004 ; Sato, Murthy, Thompson, & Schall, 2001 ; Sato & Schall, 2003 ; Thompson, Biscoe, & Sato, 2005). La flexibilité induite par cette hétérogénéité neuronale (Awh *et al.*, 2006) pourrait ainsi expliquer les divergences théoriques quant à la dynamique du couplage attention/oculomotricité.

III.4. Relation entre attention spatiale et oculomotricité : conclusion

Au regard des travaux comportementaux et neurobiologiques rapportés ci-dessus, le déplacement de l'attention spatiale vers un endroit de l'espace permettrait une optimisation des traitements perceptifs à cet endroit. Le déploiement de l'attention spatiale et la préparation d'un mouvement oculaire vers une cible partageraient des processus communs gérés au sein des mêmes structures cérébrales. Cette position correspond à une conception motrice de l'attention, suggérant que le seuil d'activation cérébrale permettant le déplacement de l'attention spatiale serait, au sein d'un réseau neuronal commun, simplement moins élevé que celui requis pour obtenir le déclenchement d'une saccade. Dans ce contexte, l'étude des perturbations des trajectoires de saccades oculaires par manipulation attentionnelle a permis de mieux appréhender les relations entre attention spatiale et oculomotricité.

IV. ATTENTION SPATIALE ET SÉLECTION POUR L'ACTION

Le déclenchement d'une saccade oculaire implique la sélection d'une cible unique parmi l'ensemble des cibles potentielles au sein de la scène visuelle. Dans cette situation de compétition, il est possible d'étudier les mécanismes de sélection de cible en analysant les déviations de trajectoire induites par les modifications de programmation des saccades oculaires lors de manipulations attentionnelles. Pour cela, le paradigme le plus utilisé a consisté à induire une situation de compétition entre l'objectif d'une saccade oculaire et un ou plusieurs distracteurs présentés de façon concomitante à la cible, ces distracteurs faisant en général office d'amorces attentionnelles exogènes. La manipulation des caractéristiques de ces distracteurs (saillance visuelle, moment d'apparition, position spatiale...), couplée à l'étude des effets de la manipulation endogène de l'attention dans le même type de paradigme (amorçage ou manipulation de la prédictibilité spatiale des cibles), a notamment permis de rendre compte des aspects dynamiques du fonctionnement attentionnel déjà mis en évidence lors d'études sur la discrimination visuelle (Montagnini et Castet, 2007). L'ensemble de ces travaux a confirmé l'existence de relations étroites entre le contrôle attentionnel et la sélection de cible pour le système oculomoteur.

IV.1. Contrôle des trajectoires saccadiques en présence de distracteurs

Les déviations de trajectoires oculaires induites par la présence de distracteurs modulant l'attention exogène se regroupent en deux grandes catégories : les déviations en direction des distracteurs et les déviations dans la direction opposée aux distracteurs (pour une revue, voir Van der Stigchel, Meeter & Theeuwes 2006).

IV.1.1. Déviations des trajectoires oculaires en direction du distracteur

L'apparition soudaine d'un distracteur lors d'un déplacement oculaire vers une cible peut entraîner une déviation de la trajectoire en direction de ce distracteur. De telles déviations ont été observées dans les études utilisant des délais de 0 à 50 ms entre l'apparition de la cible et celle du distracteur. L'effet est ainsi maximal lorsque la cible et le distracteur

apparaissent simultanément et lorsque la distance qui les sépare est inférieure à 20° d'angle visuel. Dans ces conditions, l'amplitude de la déviation est importante et l'on observe une modification de la position terminale de la saccade en direction du distracteur (Coren & Hoenig, 1972 ; He & Kowler, 1989 ; Van der Stigchel & Theeuwes, 2005 ; Walker, Deubel, Schneider, & Findlay, 1997). Pour un délai inter stimuli plus long (50 ms) et une distance spatiale plus élevée (40°), l'erreur de positionnement post-saccadique est plus faible mais les trajectoires restent incurvées en direction du distracteur (Becker & Jürgens, 1979 ; Westheimer, 1954 ; McPeck, Skavenski, & Nakayama, 2000).

L'explication dominante de ce phénomène, inspirée de la théorie du codage par population de Tipper (Tipper, Howard & Jackson, 1997 ; Tipper, Howard & Paul, 2001), suggère que la compétition induite par la présence de plusieurs stimuli est résolue au sein du colliculus supérieur. Le colliculus supérieur est une structure organisée sous la forme d'une carte motrice mettant en correspondance chaque point de l'espace visuel avec un site anatomique spécifique (McIlwain, 1991 ; McPeck & Keller, 2004 ; Robinson, 1972 ; Sparks & Hartwich-Young, 1989 ; Wurtz, Goldberg, & Robinson, 1980). Ainsi, lorsqu'un élément apparaît dans le champ visuel de l'observateur, le pic d'activation formé à la surface de la carte motrice du colliculus permettrait le codage de la position terminale de la saccade correspondant à la position de cet objet dans le champ visuel. L'apparition simultanée de plusieurs stimuli provoquerait une situation de compétition entre les différents pics d'activation correspondants, chacun étant susceptible de peser sur le codage du déplacement oculaire. La théorie dominante propose que le point terminal de la saccade soit défini par la moyenne pondérée des activations présentes au moment de son codage (McPeck, Han & Keller, 2003 ; McPeck & Keller, 2001 ; Port & Wurtz, 2003 ; Robinson, 1972). Le point terminal de la saccade serait ainsi calculé en fonction de la saillance relative des éléments présents dans la scène visuelle (Coren & Hoenig, 1972) dans une fenêtre temporelle proche de son déclenchement, favorisant par exemple les stimuli les plus larges, c'est-à-dire recrutant le plus de cellules colliculaires (Findlay, 1982) ou ceux dont la luminance est la plus importante, c'est-à-dire entraînant une activité colliculaire plus importante (Deubel, Wolf & Hauske, 1986). Des corrections en cours d'exécution pourraient toutefois être effectuées sur la base d'afférences cérébelleuses, d'où la formation de saccades plus précises mais, néanmoins, incurvées en direction du distracteur (McSorley, Haggard, & Walker, 2004 ; Quaia, Optican, & Goldberg, 1998).

Cette théorie est soutenue par des données neurophysiologiques : lors du déclenchement d'une saccade, la micro stimulation d'une zone particulière

de la carte motrice du colliculus supérieur, par exemple à l'endroit où un distracteur pourrait apparaître, provoque une déviation de la trajectoire oculaire vers cet endroit (pour revues voir Awh, Armstrong, & Moore, 2006 ; Findlay & Walker, 1999).

IV.1.2. Déviations des trajectoires oculaires à l'opposé du distracteur

Des déviations de trajectoires oculaires à l'opposé des distracteurs ont été observées dans un ensemble plus vaste et plus hétérogène de paradigmes (Doyle & walker., 2001, 2002 ; Godijn and Theeuwes 2002 ; McPeck and Keller 2001 ; McSorley *et al.* 2004 ; Sheliga, Riggio, Craighero & Rizzolatti, 1995 ; Theeuwes & Godijn, 2004 ; Tipper, Howard & Paul, 2001 ; Van der Stigchel & Theeuwes, 2006 ; Van Gisbergen, Van Opstal & Roebroek, 1985 ; Walker, McSorley & Haggard, 2006). Ces paradigmes présentent toutefois un certain nombre de caractéristiques communes. Facteurs temporels, prédictibilité spatiale et orientation endogène de l'attention spatiale semblent en effet constituer des facteurs déterminants dans la génération de ces déviations. On observe ainsi des déviations de trajectoires à l'opposée d'un distracteur principalement lorsque les latences des saccades sont longues (supérieures à 250 ms), que la localisation spatiale des stimuli est prédictible ou que l'attention spatiale a été préalablement orientée vers le distracteur.

L'interprétation dominante de ces effets propose que les déviations à l'opposée d'un distracteur soient principalement obtenues lorsque les conditions expérimentales autorisent l'expression de processus contrôlés (*top down*) permettant une inhibition de l'effet du ou des distracteurs présents (Godijn & Theeuwes, 2002 ; McSorley *et al.*, 2004 ; Tipper *et al.*, 1997 ; Tipper, Howard, & Paul, 2001). Dans ces circonstances, la résolution de la compétition entre les différents stimuli serait caractérisée par l'inhibition sélective de la population de neurones codant la localisation du ou des distracteurs sur la carte motrice du colliculus supérieur. Une proposition alternative suggère que ces déviations ne sont pas la conséquence, au sens strict, de l'inhibition de l'activité liée au distracteur, mais plutôt d'un mécanisme de surcompensation : un nouveau pic d'activation serait généré à l'opposé du distracteur afin d'en annuler l'influence (Welsh & Elliot, 2004). La position terminale de la saccade étant codée sur la base de la moyenne pondérée des activations à la surface de la carte motrice au moment du déclenchement de la saccade, celle-ci serait déviée à l'opposé du distracteur (i) soit par le biais d'une contribution négative en direction du distracteur (hypothèse d'inhibition), (ii) soit par

le biais d'une pondération plus forte du côté de la cible (hypothèse de surcompensation). Sur le plan neuroanatomique, ces mécanismes seraient principalement régis par les FEF, que l'on fasse référence aux processus d'inhibition (Godijn & Theeuwes, 2002 ; McSorley *et al.*, 2004 ; Schlag-Rey, Schlag & Dassonville, 1992 ; Tehovnik, Sommer, Chou, Slocum & Schiller, 2000) ou à ceux de surcompensation (Munoz & Schall, 2003). La substance noire des ganglions de la base pourrait également jouer un rôle dans ces processus de sélection (Basso & Wurtz, 1997, 2002 ; Munoz & Schall, 2003). La relation entre l'inhibition d'un site anatomique et la déviation de trajectoire à l'opposé de ce site a par ailleurs été confirmée par des études en neurophysiologie animale. Ainsi, bien que les résultats suivants semblent dépendre de la disposition spatiale des stimuli (Van der Stigchel, Meeter & Theeuwes, 2006 ; Walker, McSorley & Haggard, 2006), il a été montré que l'inactivation pharmacologique d'une portion du colliculus supérieur chez le singe engendrait des déviations à l'opposée de la localisation spatiale correspondante (Aizawa & Wurtz, 1998 ; McPeck, 2008) et une activité nulle a pu être enregistrée à l'endroit d'un distracteur lors de déviations de trajectoires à l'opposée de celui-ci (McPeck *et al.*, 2003).

Les déviations de saccades oculaires vers ou à l'opposé d'un distracteur dépendraient ainsi principalement de la possibilité pour le système visuel d'inhiber la zone corticale correspondant à ce distracteur. L'expression de ces processus d'inhibition semble contrainte à la fois par des facteurs temporels et spatiaux.

IV.2. Facteurs déterminants dans l'expression des processus d'inhibition

IV.2.1. Facteurs temporels

Le temps disponible entre l'apparition d'un distracteur et le déclenchement d'une saccade oculaire vers une cible serait déterminant dans la mise en place des processus d'inhibition induisant des déviations de trajectoire à l'opposé du distracteur. Ainsi, McSorley, Haggard, & Walker (2006) proposent que la distinction entre déviation vers le distracteur et déviation à l'opposé du distracteur soit principalement la conséquence du temps alloué à la résolution de la compétition induite par la présence conjuguée d'une cible et d'un distracteur (McSorley *et al.*, 2006). Le type de déviations observé serait ainsi fonction de la latence de la saccade, expliquant de ce fait que les deux types de déviation puissent être présents dans une même session expérimentale de capture oculomotrice (Godijn & Theeuwes, 2002 ; Doyle & Walker, 2001 ; Theeuwes, Kramer, Hahn, & Irwin, 1998).

McSorley, Haggard & Walker (2006) ont observé que les trajectoires oculaires déviaient systématiquement vers le distracteur pour des latences inférieures à 200 ms, et à l'opposé du distracteur lorsque les latences étaient supérieures à cette valeur. Ce résultat plusieurs fois répliqué (McSorley *et al.*, 2009 ; Mulckhuysen, Van der Stigchel & Theeuwes, 2009 ; Van Zoest, Van der Stigchel & Barton, 2008) reste toutefois discuté, d'autres auteurs n'ayant pas trouvé de corrélation entre la latence des saccades et leur déviation (Cardoso-Leite & Gorea, 2009 ; Hermens, Sumner & Walker, 2010).

L'augmentation effective du temps imparti à la programmation de la saccade oculaire permettrait ainsi l'intervention de processus de contrôle top-down suite à l'orientation exogène de l'attention vers un endroit de l'espace (distracteur). D'autres études ont montré que ces processus de contrôle top-down pourraient intervenir précocement, en opérant sur l'activation induite lors d'une orientation endogène de l'attention ou lorsque les positions spatiales des stimuli sont prédictibles.

IV.2.2. Prédicibilité spatiale et orientation endogène de l'attention

Walker, McSorley et Haggard (2006) ont étudié de façon systématique les effets de la prédictibilité spatiale des cibles vers lesquelles des saccades oculaires étaient exécutées. Les résultats ont révélé une tendance des trajectoires à dévier en direction du distracteur lorsque la position de la cible n'était pas connue à l'avance. À l'inverse, les trajectoires déviaient à l'opposé du distracteur lorsque les informations spatiales étaient fournies aux participants suffisamment longtemps avant le déclenchement de la saccade oculaire (500 ms dans cette étude). Les latences des saccades n'étant pas significativement différentes dans les deux groupes, cet effet suggère que la connaissance préalable de la position spatiale à atteindre pourrait favoriser une inhibition précoce à l'emplacement du ou des distracteurs potentiels (Walker *et al.*, 2006). Le rôle de la prédictibilité dans l'interprétation des effets observés a toutefois fait l'objet de controverses. Par exemple, McSorley *et al.* (2009) n'observent pas d'effet de la prédictibilité sur les trajectoires. Bien que le lien entre prédictibilité spatiale et orientation endogène de l'attention spatiale ne soit pas explicitement discuté dans la littérature, il est possible que la prédictibilité spatiale d'une cible soit responsable d'une orientation endogène de l'attention à l'endroit où cette cible doit apparaître. Les résultats obtenus avec les deux types de paradigme sont en effet très similaires. Cette interprétation est supportée par plusieurs études ayant rapporté une déviation systématique

des trajectoires dans la direction opposée à celle du déplacement préalable de l'attention spatiale (Sheliga, Riggio, Craighero & Rizzolatti, 1995 ; Sheliga, Riggio, & Rizzolatti, 1995).

Des processus d'inhibition contrôlés semblent donc pouvoir s'installer avant même l'apparition des différents stimuli composant la scène visuelle. C'est ce que confirme l'étude de Van Der Stigchel et Theeuwes (2005) dans laquelle les positions de la cible et du distracteur étaient connues à l'avance mais où la probabilité d'apparition du distracteur était fixée à 80 %. Les 20 % d'essais restants ont révélé une déviation des saccades à l'opposé de la localisation habituelle du distracteur, suggérant une mise en œuvre de processus inhibiteurs indépendants de la présence effective du distracteur. Plus encore, cet effet a pu être observé lorsqu'aucun distracteur n'était présent au cours de l'expérience, mais quand la mémorisation d'une localisation spécifique était rendue nécessaire pendant l'exécution d'une saccade oculaire (Theeuwes, Olivers, & Chizk, 2005).

IV.3. Interprétation des processus d'inhibition *top down*

Les résultats présentés ci-dessus traduisent le caractère partiellement automatique des effets des distracteurs sur la programmation saccadique, reflétant l'existence de mécanismes d'inhibition endogène exclusivement guidée par des processus internes. Ainsi, la probabilité très élevée de voir apparaître un distracteur à un endroit de l'espace (Van Der Stichel & Theeuwes, 2005) ou le simple maintien de cette localisation en mémoire (Theeuwes, Chizk & Olivers, 2005) suffirait à déclencher des processus d'inhibition exclusivement contrôlés, ceci suggérant des mécanismes communs entre programmation saccadique et contrôle attentionnel.

IV.3.1. Inhibition endogène versus inhibition exogène

Comme le suggère le modèle d'intégration compétitive développé par Godijn et Theeuwes (2002), deux types de processus d'inhibition pourraient ainsi coexister : (i) une inhibition *top-down* (endogène) davantage guidée par des processus cognitifs (notamment anticipatoires) ; (ii) une inhibition réactive (exogène) initiée sur la base de mécanismes *bottom-up*. Ces deux types d'inhibition opéreraient toutefois dans des fenêtres temporelles différentes : l'inhibition endogène nécessiterait 150 à 200 ms de plus que l'inhibition exogène pour se manifester (Ludwig & Gilchrist, 2002 ; Mulckhuysse, van Zoest & Theeuwes, 2008). Ainsi, l'inhibition

endogène s'exprimerait préférentiellement pour les saccades dont la latence est suffisamment longue (environ 200 ms, McSorley *et al.*, 2006). Des effets additifs des deux types d'inhibition pourraient également être envisagés, comme le suggèrent Van Der Stigchel et Theeuwes (2005) en observant des déviations plus importantes lorsque le distracteur est à la fois attendu (inhibition endogène) et présent (inhibition exogène) en comparaison aux essais où ce distracteur est attendu mais absent, c'est-à-dire lorsque seule l'inhibition endogène par anticipation influencerait la trajectoire. Par ailleurs, le décours temporel des effets de l'attention est similaire dans les études portant sur les déviations de trajectoire et dans les études consacrées aux modulations attentionnelles de la perception visuelle. La transition entre l'activation et l'inhibition d'une localisation spatiale (distracteur) correspondrait en effet à l'épuisement des bénéfices perceptifs associés au traitement de cette portion de l'espace (autour de 200 ms, Castet *et al.*, 2006 ; Montagnini et Castet, 2007), renforçant là encore l'idée d'un mécanisme commun entre programmation saccadique et contrôle de l'attention spatiale.

IV.3.2. Résolution spatiale des processus d'inhibition

Plusieurs études s'accordent sur la faible résolution spatiale des processus d'inhibition impliqués dans le contrôle des saccades oculaires (McSorley *et al.*, 2004, 2005 ; Aizawa & Wurtz, 1998 ; Quaia *et al.*, 1998 ; McPeck, 2008 ; McSorley *et al.*, 2009). McSorley *et al.* (2004) ont par exemple montré que les trajectoires des saccades restent quasiment rectilignes lorsque deux distracteurs apparaissent simultanément à droite et à gauche d'une cible centrale, même lorsque les positions des distracteurs ne sont pas symétriques. Cette absence de déviation, interprétée comme la conséquence d'une compensation des effets inhibiteurs de part et d'autre de la cible, suggèrent toutefois une résolution spatiale relativement grossière des processus d'inhibition endogènes impliqués dans la sélection d'une cible. Ceci pourrait notamment être dû à la topologie imprécise des projections inhibitrices des FEF vers le colliculus supérieur (Komatsu & Suzuki, 1985 ; Schlag-Rey *et al.*, 1992) ou à la forte proportion (25 %) de cellules à champ récepteur large au sein du colliculus (Munoz & Wurtz, 1995). Une étude de Van der Stigchel, Meeter et Theeuwes (2007) a toutefois conduit à nuancer cette interprétation en montrant que la distance entre le point de fixation et le distracteur peut jouer un rôle important dans l'amplitude des déviations observées. La résolution spatiale des processus d'inhibition impliqués dans l'attention spatiale et le contrôle saccadique reste de ce fait une question ouverte.

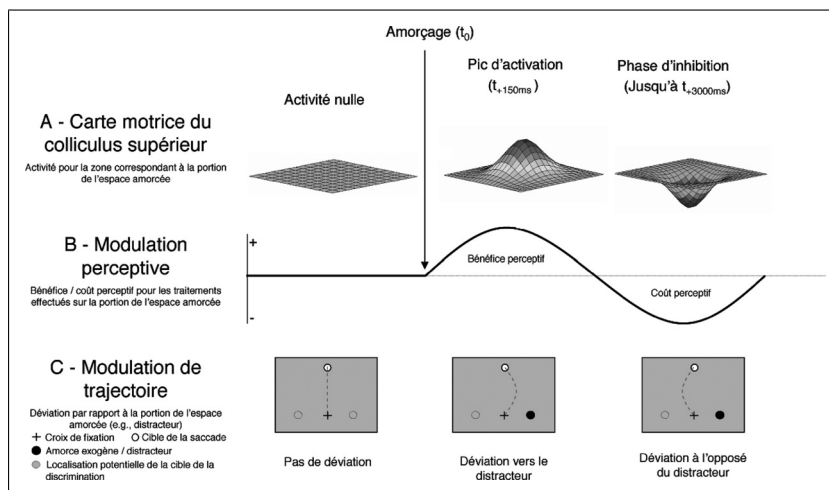


Figure 1. Représentation schématique des effets de l'orientation de l'attention spatiale provoquée par un amorçage.

A. Effet de l'amorçage vers une zone de l'espace sur l'activation de la carte motrice du colliculus supérieur. B. Effet de l'amorçage sur la modulation des performances perceptives sur la zone amorcée. C. Modulation des trajectoires des saccades oculaires vers ou à l'opposée de la zone amorcée lors de l'atteinte d'une cible périphérique. Environ 150 ms après l'apparition de l'amorce, un pic d'activation au sein de la carte motrice du colliculus supérieur est corrélé avec une déviation des trajectoires oculaires vers la portion de l'espace amorcée et avec une augmentation significative des performances perceptives à cet endroit. Une phase d'inhibition s'installe ensuite jusqu'à environ 3 000 ms, provoquant la diminution des bénéfices perceptifs puis un coût perceptif pour cette zone ainsi qu'une déviation des trajectoires oculaires à son opposé. Les effets décrits s'inscrivent dans une perspective dynamique : ils interviennent plus précocement lors d'une orientation exogène de l'attention spatiale (distracteur) où le pic d'activation correspondant à la zone de l'espace amorcée est observé entre 75 ms à 150 ms après l'apparition de l'amorce (c'est-à-dire, le distracteur), contre 150 ms à 300 ms pour une orientation endogène de l'attention spatiale (par ex. lorsque l'attention est orientée grâce à un symbole se substituant au point de fixation).

Figure 1. Schematic representation of the effects of the orientation of spatial attention triggered by a prime.

A. Superior colliculus motor map activation at the primed location. B. Perceptual performance modulation at the primed location. C. Saccadic trajectory modulation toward or away from the primed location when moving the eyes toward a peripheral target. About 150 ms after the onset of the prime, a peak of activity in the superior colliculus motor map is correlated with a saccadic trajectory deviation towards the primed location and with a perceptual enhancement at this location. An inhibitory phase is then observed up to about 3 000 ms with respect to prime onset, causing perceptual costs at the primed location and a saccadic deviation away from this location. The effects above are to be considered within a dynamical view: the activity peak appears earlier when the location has been exogenously primed (peak at 75-100 ms) than when the location has been endogenously primed, for instance by a visual distractor (150 ms to 300ms)

V. CONCLUSION

Les propriétés anatomiques de l'œil nécessitent de placer un objet au centre de la rétine pour en optimiser le traitement. L'exploration des scènes visuelles est donc contrainte par la réalisation de saccades oculaires dont l'organisation nécessite le filtrage des informations pertinentes. Cette sélection s'opère par le biais d'un contrôle de l'attention spatiale dont l'orientation module à la fois la perception visuelle et le contrôle de l'oculomotricité. En effet, de nombreux travaux sont en accord avec l'hypothèse d'un couplage fort entre attention spatiale et contrôle oculomoteur, s'inscrivant ainsi dans une conception motrice du contrôle attentionnel. L'orientation exogène (par ex., distracteur) ou endogène de l'attention vers une portion de l'espace serait ainsi corrélée avec une modification de l'activité de certaines structures impliquées dans le contrôle oculomoteur (colliculus supérieur, FEF. . .) entraînant à la fois la modulation des performances perceptives pour cette portion de l'espace et la déviation des trajectoires des saccades oculaires vers ou à l'opposé de cette localisation (voir figure 1).

L'étude des effets perceptifs (modulation des performances de discrimination) et moteurs (déviations saccadiques) induits par l'orientation de l'attention spatiale a toutefois permis de mettre en évidence un système dynamique où de nombreux paramètres temporels et spatiaux pèsent sur les processus d'excitation et d'inhibition en jeu. Malgré l'avancée des connaissances dans ce domaine, certaines questions restent encore sans réponse consensuelle et soulignent la nécessité de recherches complémentaires visant notamment à (i) mieux cerner le déroulement temporel des processus contrôlés et réactifs impliqués dans le filtrage visuel, (ii) mieux identifier les facteurs susceptibles de moduler cette sélection, (iii) et mieux comprendre les réseaux neuronaux impliqués dans les mécanismes d'orientation de l'attention et du contrôle saccadique.

Reçu le 11 août 2009.

Révision acceptée le 12 juin 2010.

BIBLIOGRAPHIE

- Aizawa, H., & Wurtz, R. H. (1998). Reversible inactivation of monkey superior colliculus. I. Curvature of saccadic trajectory. *Journal of Neurophysiology*, *79*, 2082-2096.
- Anstis, S. M. (1974). A chart demonstrating variations in acuity with retinal position. *Vision Research*, *14*, 589-592.
- Andersen, A. A. (1989). Visual and eye movement functions of the posterior

- parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 12, 377-403.
- Awh, E., Armstrong, K. M., & Moore, T. (2006). Visual and oculomotor selection: links, causes and implications for spatial attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 10, 124-130.
- Bahill, A. T., Clark, M. R., & Stark, L. (1975). The main sequence, a tool for studying human eye movements. *Mathematical Biosciences*, 24, 191-204.
- Baldauf, D., & Deubel, H. (2008). Properties of attentional selection during the preparation of sequential saccades. *Experimental Brain Research*, 184, 411-425.
- Basso, M. A., & Wurtz, R. H. (1997). Modulation of neuronal activity by target uncertainty. *Nature*, 389, 66-69.
- Basso, M. A., & Wurtz, R. H. (2002). Neuronal activity in substantia nigra pars reticulata during target selection. *Journal of Neuroscience*, 22, 1883-1894.
- Beauchamp, M. S., Petit, L., Ellmore, T. M., Ingeholm, J., & Haxby, J. V. (2001). A parametric fMRI study of overt and covert shifts of visuospatial attention. *NeuroImage*, 14, 310-321.
- Becker, W. (1991). Saccades. In R.H.S. Carpenter (Ed.). *Vision and visual dysfunction, Vol. 8 Eye movements* (pp. 95-137), MacMillan, London.
- Becker, W., & Jürgens, R. (1979). An analysis of the saccadic system by means of double step stimuli. *Vision Research*, 19, 967-983.
- Bisley, J. W., & Goldberg, M. E. (2003). Neuronal activity in the lateral intraparietal area and spatial attention. *Science*, 299, 81-86.
- Bisley, J. W., & Goldberg, M. E. (2006). Neural correlates of attention and distractibility in the lateral intraparietal area. *Journal of Neurophysiology*, 95, 1696-1717.
- Bonnel, A. M., Possamai, C. A., & Schmitt, M. (1987). Early modulation of visual input: a study of attentional strategies. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 39, 757-776.
- Burman, D. D., & Bruce, C. J. (1997). Suppression of task-related saccades by electrical stimulation in the primate's frontal eye field. *Journal of Neurophysiology*, 77, 2252-2267.
- Bushnell, M. C., Goldberg, M. E., & Robinson, D. L. (1981). Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex. I. Modulation in posterior parietal cortex related to selective visual attention. *Journal of Neurophysiology*, 46, 755-772.
- Cardoso-Leite, P., & Gorea, A. (2009). Comparison of perceptual and motor decisions via confidence judgments and saccade curvature. *Journal of Neurophysiology*, 101, 2822-2836.
- Carlson, T., Hogendoorn, H., & Verstraten, F. A. J. (2006). The speed of visual attention: What time is it? *Journal of Vision*, 6, 1406-1411.
- Carrasco, M., & Yeshurun, Y. (1998). The contribution of covert attention to the set-size and eccentricity effects in visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 24, 673-692.
- Carrasco, M., Penpeci-Talgar, C., & Eckstein, M. (2000). Spatial covert attention increases contrast sensitivity across the CSF: support for signal enhancement. *Vision Research*, 40, 1203-1215.
- Castet, E., Jeanjean, S., Montagnini, A., Laugier, D., & Masson, G. S. (2006). Dynamics of attentional deployment during saccadic programming. *Journal of Vision*, 6, 196-212.
- Corbetta, M., Akbudak, E., Conturo, T. E., Snyder, A. Z., Ollinger, J. M., Drury, H. A., et al. (1998). A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron*, 21, 761-773.
- Coren, S., & Hoenig, P. (1972). Effect of non-target stimuli upon length of voluntary saccades. *Perceptual and Motor Skills*, 34, 499-508.

- Craighero, L., Fadiga, L., Nascimben, M. (2004). Eye position affects orienting of visuospatial attention. *Current Biology*, *14*, 331-333.
- De Haan, B., Morgan, P. S., & Rorden, C. (2008). Covert orienting of attention and overt eye movements activate identical brain regions. *Brain Research*, *1204*, 102-111.
- Deubel, H., & Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition: evidence for a common attentional mechanism. *Vision Research*, *36*, 1827-1837.
- Deubel, H., & Schneider, W. X. (2003). Delayed saccades, but not delayed manual aiming movements, require visual attention shifts. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1004*, 289-296.
- Deubel, H., Wolf, W., & Hauske, G. (1986). Adaptive gain control of saccadic eye movements. *Human Neurobiology*, *5*, 245-253.
- Downing, C. J. (1988). Expectancy and visual-spatial attention: effects on perceptual quality. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *14*, 188-202.
- Doyle, M. C., & Walker, R. (2002). Multisensory interactions in saccade target selection: curved saccade trajectories. *Experimental Brain Research*, *142*, 116-130.
- Doyle, M., & Walker, R. (2001). Curved saccade trajectories: voluntary and reflexive saccades curve away from irrelevant distractors. *Experimental Brain Research*, *139*, 333-344.
- Engbert, R., & Kliegl, R. (2003). Microsaccades uncover the orientation of covert attention. *Vision Research*, *43*, 1035-1045.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, *22*, 1033-1045.
- Findlay, J. M., & Walker, R. (1999). A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. *The Behavioral and Brain Sciences*, *22*, 661-721.
- Garbutt, S., Harwood, M. R., & Harris, C. M. (2001). A comparison of the main sequence of reflexive saccades and the quick phases of optokinetic nystagmus. *British Journal of Ophthalmology*, *85*, 1477-1483.
- Gattass, R., & Desimone, R. (1996). Responses of cells in the superior colliculus during performance of a spatial attention task in the macaque. *Revista Brasileira De Biologia*, *56*, 257-279.
- Godijn, R., & Theeuwes, J. (2002). Programming of endogenous and exogenous saccades: evidence for a competitive integration model. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *28*, 1039-1054.
- Godijn, R., & Theeuwes, J. (2003). Parallel allocation of attention prior to the execution of saccade sequences. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *29*, 882-896.
- Gollisch, T., & Meister, M. (2010). Eye smarter than scientist believed : Neural computations in circuits of the retina. *Neuron*, *65*, 150-164.
- Hafed, Z. M., & Clark, J. J. (2002). Microsaccades as an overt measure of covert attention shifts. *Vision Research*, *42*, 2533-2545.
- He, P. Y., & Kowler, E. (1989). The role of location probability in the programming of saccades: implications for "center-of-gravity" tendencies. *Vision Research*, *29*, 1165-1181.
- Hermens, F., Sumner, P., & Walker, R. (2010). Inhibition of masked primes as revealed by saccade curvature. *Vision Research*, *50*, 1, 46-56.
- Hoffman, J. E., & Subramaniam, B. (1995). The role of visual attention in saccadic eye movements. *Perception & Psychophysics*, *57*, 787-795.
- Horowitz, T. S., Fine, E. M., Fencsik, D. E., Yurgenson, S., & Wolfe, J. M. (2007). Fixational eye movements are not an index of covert attention. *Psychological Science*, *18*, 356-363.

- Ignashchenkova, A., Dicke, P. W., Haarmeier, T., & Thier, P. (2004). Neuron-specific contribution of the superior colliculus to overt and covert shifts of attention. *Nature Neuroscience*, *7*, 56-64.
- Itti, L., Koch, C., & Niebur, E. (1998). Model of Saliency-Based Visual Attention for Rapid Scene Analysis. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, *20*, 1254-1259.
- James, W. (1890). *The principles of psychology*, vol. 1. New York: Holt, 403-404.
- Juola, J. F., Bouwhuis, D. G., Cooper, E. E., & Warner, C. B. (1991). Control of attention around the fovea. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *17*, 125-141.
- Kastner, S., Pinsk, M. A., De Weerd, P., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron*, *22*, 751-761.
- Klein, R. M. (2000). Inhibition of return. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*, 138-147.
- Koch, C., & Ullman, S. (1985). Shifts in selective visual attention: towards the underlying neural circuitry. *Human Neurobiology*, *4*, 219-227.
- Kodaka, Y., Mikami, A., & Kubota, K. (1997). Neuronal activity in the frontal eye field of the monkey is modulated while attention is focused on to a stimulus in the peripheral visual field, irrespective of eye movement. *Neuroscience Research*, *28*, 291-298.
- Komatsu, H., & Suzuki, H. (1985). Projections from the functional subdivisions of the frontal eye field to the superior colliculus in the monkey. *Brain Research*, *327*, 324-327.
- Kowler, E., Anderson, E., Doshier, B., & Blaser, E. (1995). The role of attention in the programming of saccades. *Vision Research*, *35*, 1897-1916.
- Krauzlis, R. J. (2005). The control of voluntary eye movements: new perspectives. *The Neuroscientist*, *11*, 124-137.
- Kurylo, D. D., Reeves, A., & Scharf, B. (1996). Expectancy of line segment orientation. *Spatial Vision*, *10*, 149-162.
- Kustov, A. A., & Robinson, D. L. (1996). Shared neural control of attentional shifts and eye movements. *Nature*, *384*, 74-77.
- Lappin, J. S., Tadin, D., Nyquist, J. B., & Corn, A. L. (2009). Spatial and temporal limits of motion perception across variations in speed, eccentricity, and low vision. *Journal of Vision*, *9*(30), 1-14.
- Laubrock, J., Engbert, R., & Kliegl, R. (2005). Microsaccade dynamics during covert attention. *Vision Research*, *45*, 721-730.
- Lebedev, S., Van Gelder, P., & Tsui, W. H. (1996). Square-root relations between main saccadic parameters. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, *37*, 2750-2758.
- Lee, D. K., Itti, L., Koch, C., & Braun, J. (1999). Attention activates winner-take-all competition among visual filters. *Nature Neuroscience*, *2*, 375-381.
- Lu, Z. L., & Doshier, B. A. (2000). Spatial attention: different mechanisms for central and peripheral temporal precues? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *26*, 1534-1548.
- Ludwig, C. J. H., & Gilchrist, I. D. (2002). Stimulus-driven and goal-driven control over visual selection. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *28*, 902-912.
- Mackeben, M., & Nakayama, K. (1993). Express attentional shifts. *Vision Research*, *33*, 85-90.
- McIlwain, J. T. (1991). Distributed spatial coding in the superior colliculus: a review. *Visual Neuroscience*, *6*, 3-13.
- McPeck, R. M. (2008). Reversal of a distractor effect on saccade target selection after superior colliculus inactivation. *Journal of Neurophysiology*, *99*, 2694-2702.

- McPeck, R. M., & Keller, E. L. (2001). Short-term priming, concurrent processing, and saccade curvature during a target selection task in the monkey. *Vision Research*, *41*, 785-800.
- McPeck, R. M., & Keller, E. L. (2004). Deficits in saccade target selection after inactivation of superior colliculus. *Nature Neuroscience*, *7*, 757-763.
- 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.
- McPeck, R. M., Skavenski, A. A., & Nakayama, K. (2000). Concurrent processing of saccades in visual search. *Vision Research*, *40*, 2499-2516.
- McSorley, E., Haggard, P., & Walker, R. (2004). Distractor modulation of saccade trajectories: spatial separation and symmetry effects. *Experimental Brain Research*, *155*, 320-333.
- McSorley, E., Haggard, P., & Walker, R. (2006). Time course of oculomotor inhibition revealed by saccade trajectory modulation. *Journal of Neurophysiology*, *96*, 1420-1424.
- McSorley, E., Haggard, P., & Walker, R. (2009). The spatial and temporal shape of oculomotor inhibition. *Vision Research*, *49*, 608-614.
- Montagnini, A., & Castet, E. (2007). Spatiotemporal dynamics of visual attention during saccade preparation: Independence and coupling between attention and movement planning. *Journal of Vision*, *7*, 1-16.
- Moore, T., & Fallah, M. (2001). Control of eye movements and spatial attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences-USA*, *98*, 1273-1276.
- Moore, T., & Fallah, M. (2004). Microstimulation of the frontal eye field and its effects on covert spatial attention. *Journal of Neurophysiology*, *91*, 152-162.
- Mulckhuysse, M., Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2009). Early and late modulation of saccade deviations by target distractor similarity. *Journal of Neurophysiology*, *102*, 1451-1458.
- Mulckhuysse, M., van Zoest, W., & Theeuwes, J. (2008). Capture of the eyes by relevant and irrelevant onsets. *Experimental Brain Research*, *186*, 225-235.
- Müller, J. R., Philiastides, M. G., & Newsome, W. T. (2005). Microstimulation of the superior colliculus focuses attention without moving the eyes. *Proceedings of the National Academy of Sciences-USA*, *102*, 524-529.
- Munoz, D. P., & Schall, J. D. (2003). Concurrent, distributed control of saccade initiation in the frontal eye field and superior colliculus. In W.D. Hall & M.K. Moschovakis (Eds.), *The oculomotor system: New approaches for studying sensorimotor integration* (pp. 55-82). Boca Raton, Florida-USA.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1995). Saccade-related activity in monkey superior colliculus. II. Spread of activity during saccades. *Journal of Neurophysiology*, *73*, 2334-2348.
- Nakayama, K., & Mackeben, M. (1989). Sustained and transient components of focal visual attention. *Vision Research*, *29*, 1631-1647.
- Neggers, S. F., Huijbers, W., Vrijlandt, C. M., Vlaskamp, B. N., Schutter, D. J., & Kenemans, J. L. (2007). TMS pulses on the frontal eye fields break coupling between visuospatial attention and eye movements. *Journal of Neurophysiology*, *98*, 2765-2778.
- Nobre, A. C., Gitelman, D. R., Dias, E. C., & Mesulam, M. M. (2000). Covert visual spatial orienting and saccades: overlapping neural systems. *NeuroImage*, *11*, 210-216.
- Osterberg, G. (1935). Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta Ophthalmologica*, *6*, 1-102.

- Perry, R. J., & Zeki, S. (2000). The neurology of saccades and covert shifts in spatial attention: an event-related fMRI study. *Brain*, *123*, 2273-2288.
- Port, N. L., & Wurtz, R. H. (2003). Sequential activity of simultaneously recorded neurons in the superior colliculus during curved saccades. *Journal of Neurophysiology*, *90*, 1887-1903.
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *32*, 3-25.
- Posner, M. I., Nissen, M. J., & Ogden, W. C. (1978). Attended and unattended processing modes: The role of set for spatial location. In H. Pick & I. Salzman (Eds). *Modes of perceiving and processing information*. Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates.
- Posner, M. I., Snyder, C. R., & Davidson, B. J. (1980). Attention and the detection of signals. *Journal of Experimental Psychology*, *109*, 160-174.
- Prinzmetal, W., Presti, D. E., & Posner, M. I. (1986). Does attention affect visual feature integration? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *12*, 361-369.
- Quaia, C., Optican, L., & Goldberg, M. (1998). The maintenance of spatial accuracy by the perisaccadic remapping of visual receptive fields. *Neural Networks*, *11*, 1229-1240.
- Rizzolatti, G., Riggio, L., Dascola, I., & Umiltà, C. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia*, *25*, 31-40.
- Ro, T., Farnè, A., & Chang, E. (2003). Inhibition of return and the human frontal eye fields. *Experimental Brain Research*, *150*, 290-296.
- Robinson, D. A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Research*, *12*, 1795-1808.
- Robinson, D. A., & Fuchs, A. F. (1969). Eye movements evoked by stimulation of frontal eye fields. *Journal of Neurophysiology*, *32*, 637-648.
- Robinson, D., Goldberg, M., & Stanton, G. (1978). Parietal association cortex in the primate: sensory mechanisms and behavioral modulations. *Journal of Neurophysiology*, *41*, 932-910.
- Rolfs, M. (2009). Microsaccades: Small steps on a long way. *Vision Research*, *49*, 2415-2441.
- Rolfs, M., Laubrock, J., & Kliegl, R. (2006). Shortening and prolongation of saccade latencies following microsaccades. *Experimental Brain Research*, *169*, 369-376.
- Ross, J., Morrone, M. C., Goldberg, M. E., & Burr, D. C. (2001). Changes in visual perception at the time of saccades. *Trends in Neurosciences*, *24*, 113-121.
- Sapir, A., Soroker, N., Berger, A., & Henik, A. (1999). Inhibition of return in spatial attention: direct evidence for collicular generation. *Nature Neuroscience*, *2*, 1053-1054.
- Sato, T., Murthy, A., Thompson, K. G., & Schall, J. D. (2001). Search efficiency but not response interference affects visual selection in frontal eye field. *Neuron*, *30*, 583-591.
- Sato, T. R., & Schall, J. D. (2003). Effects of stimulus-response compatibility on neural selection in frontal eye field. *Neuron*, *38*, 637-648.
- Schall, J. D. (1995). Neural basis of saccade target selection. *Reviews in the Neurosciences*, *6*, 63-85.
- Schall, J. D. (2004). On the role of frontal eye field in guiding attention and saccades. *Vision Research*, *44*, 1453-1467.
- Schlag-Rey, M., Schlag, J., & Dassonville, P. (1992). How the frontal eye field can impose a saccade goal on superior colliculus neurons. *Journal of Neurophysiology*, *67*, 1003-1005.
- Schneider, W. X. (1995). VAM: A neuro-cognitive model for visual attention

- control of segmentation, object recognition, and space-based motor action. *Visual Cognition*, 2, 331-375.
- Shaw, M. L., & Shaw, P. (1977). Optimal allocation of cognitive resources to spatial locations. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 3, 201-211.
- Sheliga, B. M., Riggio, L., & Rizzolatti, G. (1995). Spatial attention and eye movements. *Experimental Brain Research*, 105, 261-275.
- Sheliga, B. M., Riggio, L., Craighero, L., & Rizzolatti, G. (1995). Spatial attention-determined modifications in saccade trajectories. *Neuroreport*, 6, 585-588.
- Shepherd, M., Findlay, J. M., & Hockey, R. J. (1986). The relationship between eye movements and spatial attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology A: Human Experimental Psychology*, 38, 475-491.
- Smith, D. T., Jackson, S. R., & Rorden, C. (2005). Transcranial magnetic stimulation of the left human frontal eye fields eliminates the cost of invalid endogenous cues. *Neuropsychologia*, 43, 1288-1296.
- Smith, D. T., Rorden, C., & Jackson, S. R. (2004). Exogenous orienting of attention depends upon the ability to execute eye movements. *Current Biology*, 14, 792-795.
- Sparks, D. L., & Hartwich-Young, R. (1989). The deep layers of the superior colliculus. *Reviews of Oculomotor Research*, 3, 213-255.
- Stelmach, L. B., Campsall, J. M., & Herdman, C. M. (1997). Attentional and Ocular Movements. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 23, 823-844.
- Tehovnik, E. J., Sommer, M. A., Chou, I. H., Slocum, W. M., & Schiller, P. H. (2000). Eye fields in the frontal lobes of primates. *Brain Research*, 32, 413-448.
- Theeuwes, J., & Godijn, R. (2004). Inhibition-of-return and oculomotor interference. *Vision Research*, 44, 1485-1492.
- 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, 379-385.
- Theeuwes, J., Olivers, C. N. L., & Chizk, C. L. (2005). Remembering a location makes the eyes curve away. *Psychological Science*, 16, 196-199.
- Thompson, K. G., Biscoe, K. L., & Sato, T. R. (2005). Neuronal basis of covert spatial attention in the frontal eye field. *Journal of Neuroscience*, 25, 9479-9487.
- Thompson, K. G., & Schall, J. D. (2000). Antecedents and correlates of visual detection and awareness in macaque prefrontal cortex. *Vision Research*, 40, 1523-1538.
- Tipper, S. P., Howard, L. A., & Jackson, S. R. (1997). Selective reaching to grasp: Evidence for distractor interference effects. *Visual Cognition*, 4, 1-38.
- Tipper, S. P., Howard, L. A., & Paul, M. A. (2001). Reaching affects saccade trajectories. *Experimental Brain Research*, 136, 241-249.
- Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2005). Relation between saccade trajectories and spatial distractor locations. *Cognitive Brain Research*, 25, 579-582.
- Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2006). Our eyes deviate away from a location where a distractor is expected to appear. *Experimental Brain Research*, 169, 338-349.
- 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 der Stigchel, S., Meeter, M., & Theeuwes, J. (2007). The spatial coding of the inhibition evoked by distractors. *Vision Research*, 47, 210-218.
- Van Gisbergen, J. A. M., Van Opstal, A. J., Roebroek, J. G. H., & Noord, G. G. (1985).

- Stimulus-induced midflight modification of saccade trajectories. In O'Regan J.K. & Lévy-Scoen A. (Eds.), *Eye Movements from Physiology to Cognition* (pp. 27-36). Amsterdam: Elsevier Science.
- VanRullen, R., Reddy, L., & Koch, C. (2004). Visual search and dual-tasks reveal two distinct attentional resources. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 4-14.
- Van Zoest, W., Van der Stigchel, S., & Barton, J. J. (2008). Distractor effects on saccade trajectories: a comparison of prosaccades, antisaccades, and memory-guided saccades. *Experimental Brain Research*, 186, 431-442.
- 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., McSorley, E., & Haggard, P. (2006). The control of saccade trajectories: direction of curvature depends on prior knowledge of target location and saccade latency. *Perception & Psychophysics*, 68, 129-138.
- Welsh, T. N., & Elliot, D. (2004). Effects of response priming and inhibition on movement planning and execution. *Journal of Motor Behavior*, 36, 200-211.
- Wertheim, T. (1894). Über die indirekte Sehschärfe, *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, 7, 172-187.
- Westheimer, G. (1954). Eye movement responses to a horizontally moving visual stimulus. *Archives of Ophthalmology*, 52, 932-941.
- Wurtz, R. H. (2008) Neuronal mechanisms of visual stability. *Vision Research*, 48, 2070-2089.
- Wurtz, R. H., Goldberg, M. E., & Robinson, D. L. (1980). Behavioral modulation of visual responses in the monkey: stimulus selection for attention and movement. *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology*, 9, 43-83.
- Yantis, S., & Jonides, J. (1990). Abrupt visual onsets and selective attention: voluntary versus automatic allocation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 16, 121-134.
- Yeshurun, Y., & Carrasco, M. (1999). Spatial attention improves performance in spatial resolution tasks. *Vision Research*, 39, 293-306.
- Yin, T. C., & Mountcastle, V. B. (1977). Visual input to the visuomotor mechanisms of the monkey's parietal lobe. *Science*, 197, 1381-1383.
- Zuber, B. L., Stark, L., & Cook, G. (1965). Microsaccades and the velocity-amplitude relationship for saccadic eye movements. *Science*, 150, 1459-1460.

I-7. Conclusions et objectifs du travail de thèse

Les relations entre perception visuelle et motricité ont été étudiées dans de nombreux domaines (anatomie, neuropsychologie, illusions visuelles, masquage visuel). La majorité des études concernées a permis d'envisager une dissociation entre vision consciente pour la perception et vision non consciente pour l'action (effets moteurs subliminaux) ; contribuant ainsi à populariser la théorie dominante d'une dichotomie entre traitements visuels pour la perception et pour l'action au sein du système visuel (par ex., Milner & Goodale, 1995). De nombreuses critiques furent cependant formulées quant à la validité méthodologique et théorique de ces études, laissant ainsi place à de possibles approches alternatives.

Dans ce contexte, l'étude conjointe des réponses motrice et perceptive en présence de stimulations visuelles au seuil perceptif a permis de contourner les biais méthodologiques précédemment soulevés (par ex., Waszak & Gorea, 2004). Cette approche a permis de mettre en évidence à la fois une forte association entre les réponses motrice et perceptive sous certaines conditions expérimentales et une dissociation entre ces réponses sous d'autres conditions de test.

Ce double patron de résultats fut interprété dans le cadre d'un modèle à signal unique où les décisions perceptive et motrice seraient prises sur la base d'un seul et même signal mais à partir de seuils décisionnels distincts. Sur le plan neurophysiologique, il fut suggéré qu'un tel fonctionnement était compatible avec les modèles développés dans le domaine du masquage visuel, ces modèles postulant la séparation de la réponse neuronale à une stimulation visuelle en deux composantes, l'une reliée à la présence physique de la stimulation et l'autre associée à la perception consciente de celle-ci (par ex., Breitmeyer, 2007).

La présente thèse de doctorat avait pour but de tester la compatibilité de ces modèles psychophysique et neurophysiologique dans le cadre de l'évaluation conjointe des réponses motrice et perceptive en présence de stimulations au seuil. En particulier, il s'agissait (i) de tester au niveau du contrôle moteur manuel (études 1 et 2) les propositions effectuées et le modèle psychophysique développé dans le cadre des travaux sur les TR¹⁴ ; et (ii) de mieux caractériser les liens entre les études impliquant des stimulations au seuil et les théories neurophysiologiques du masquage visuel (études 2 et 3), ces liens n'ayant pas été étudiés exhaustivement jusqu'alors¹⁵.

¹⁴ Mise à part l'étude de Cardoso-Leite et Gorea (2009) portant sur les saccades oculaires, toutes les études effectuées dans le cadre de l'évaluation conjointe des réponses ont en effet concerné les TR.

¹⁵ Seules les études de Waszak & Gorea (2004) et Waszak et al. (2007) discutent de manière succincte du lien entre le modèle psychophysique avancé et les modèles neurophysiologiques du masquage visuel. Une courte référence au modèle feedforward-feedback est également présente dans l'introduction théorique de Cardoso-Leite et Gorea (2009), sa fonction étant d'étayer l'hypothèse d'un système de traitement de l'information à signal unique - la compatibilité avec les données obtenues n'y est donc pas non plus discutée.

II – Etudes expérimentales

**Influence de distracteurs au
seuil sur les dissociations
perception action**

II-1. Plan et objectif des expériences

La présente thèse de doctorat comporte 3 études. La première d'entre elle fut publiée en 2010, la seconde est actuellement en révision favorable, et la dernière est prête à être soumise pour publication.

Le principal objectif de ces études était l'approfondissement des travaux sur l'évaluation conjointe des réponses motrice et perceptive en présence de stimulations au seuil perceptif. En particulier, ces travaux ont permis d'étendre au contrôle moteur manuel les formalisations proposées dans le cadre des travaux sur les TR (études 1 et 2), l'étude des déviations de trajectoires étant considéré comme un indice pertinent de la vision pour l'action (par ex., Bridgeman et al., 1979 ; Goodale, 2008). Ces travaux ont également permis de lier les études sur les stimulations au seuil perceptif avec les théories neurophysiologiques dominantes dans le domaine du masquage visuel (études 2 et 3), ouvrant ainsi une discussion non seulement autour du modèle dominant défendant l'idée d'une dissociation perception-action, mais également autour du modèle psychophysique initialement proposé pour rendre compte des résultats complexes obtenus par l'évaluation conjointe des réponses motrice et perceptive.

II-2. Expérience 1 : influence de distracteurs au seuil perceptif sur la détection visuelle et les mouvements de pointage manuel

Le but de cette étude était de tester, pour la première fois, l'influence de distracteurs au seuil perceptif et de leur détection sur la formation de mouvements de pointage manuel.

Pour ce faire, nous avons mis en place un paradigme de double tâche où les participants devaient réaliser, à chaque essai, à la fois un mouvement de pointage manuel vers une cible supraliminaire et un jugement perceptif portant sur la présence/absence d'un distracteur au seuil perceptif pouvant apparaître de part et d'autre de la cible. Le contraste des distracteurs ayant été ajusté dans une expérience préliminaire, les participants pouvaient réaliser des détections correctes (Hits), des omissions (Misses), des fausses alarmes (False Alarms) et des rejets corrects (Correct Rejections). Les mouvements de pointage associés aux détections correctes, omissions et fausses alarmes étaient ainsi comparés aux mouvements réalisés lors des rejets corrects (ligne de base). Des temps de réaction courts étaient également imposés au cours de l'expérience afin de privilégier l'expression des processus excitateurs responsables de déviations vers les distracteurs aux stades précoces du traitement visuel.

Les analyses montrent que les TR diminuent et que les points terminaux des mouvements sont déviés vers le distracteur uniquement lorsque celui-ci est présent et détecté (détections correctes ou Hits, voir figure 19). Lorsque deux distracteurs sont présents, les trajectoires dévient vers le seul distracteur détecté (détections correctes simples ou single-Hits) et s'annulent lorsque les deux distracteurs sont détectés (doubles détections correctes ou double-Hits). Enfin, lorsque les deux distracteurs sont présents mais ne sont pas détectés (doubles omissions ou double-Misses), un léger effet

de facilitation est observé sur les TR pour les sujets dont le niveau de contraste du distracteur était le plus élevé.

En accord avec les résultats et interprétations des précédentes études partageant le même format expérimental (évaluation conjointe des réponses en rapport à un stimulus au seuil perceptif de faible contraste et non masqué : Waszak et al., 2007 ; Waszak & Gorea, 2004 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2009, 2010 ; Cardoso-Leite et al., 2007, 2009), ces résultats révèlent une forte association entre les réponses motrice et perceptive et généralisent au contrôle moteur l'hypothèse d'un modèle à signal unique où les décisions seraient prises par rapport à un seuil perceptif variable et un seuil moteur fixe.

Contrairement à Cardoso-Leite et Gorea dans leur étude sur les saccades oculaires (2009), nous n'avons pas observé de déviations de trajectoire lors des essais conduisant à des fausses alarmes perceptives. Ce résultat pourrait être la conséquence du stade de traitement visuel respectivement testé dans les deux études. En favorisant des TR courts, nous nous sommes en effet focalisés sur un stade précoce du traitement visuel où seuls des processus d'excitation entraînant des déviations vers le distracteur (pour revues, voir Deplancke et al., 2011 et Van der Stigchel et al., 2006) sont en jeu au sein des structures liées au contrôle oculomoteur (par ex., collicules supérieurs). A contrario, Cardoso-Leite et Gorea (2009) ont observé des déviations à l'opposé du distracteur, signature de processus d'inhibition plus tardifs. Il est possible que l'effet des fausses alarmes sur la motricité soit un processus relativement tardif, présent dans la phase d'inhibition (testée chez Cardoso-Leite & Gorea, 2009) mais absent dans la phase d'excitation précédant cette inhibition (et testée dans notre étude). Cependant, il a été observé que la variabilité des mouvements de pointage manuel augmentait en l'absence de vision de la main (Desmurget, Rossetti, Jordan, Meckler & Prablanc, 1997 ; Ma-Wyatt

& McKee, 2007). Il n'est pas exclu que cette variabilité ait contribué, dans notre étude, à masquer un effet dont l'amplitude était déjà très réduite dans l'étude de Cardoso-Leite & Gorea (2009).

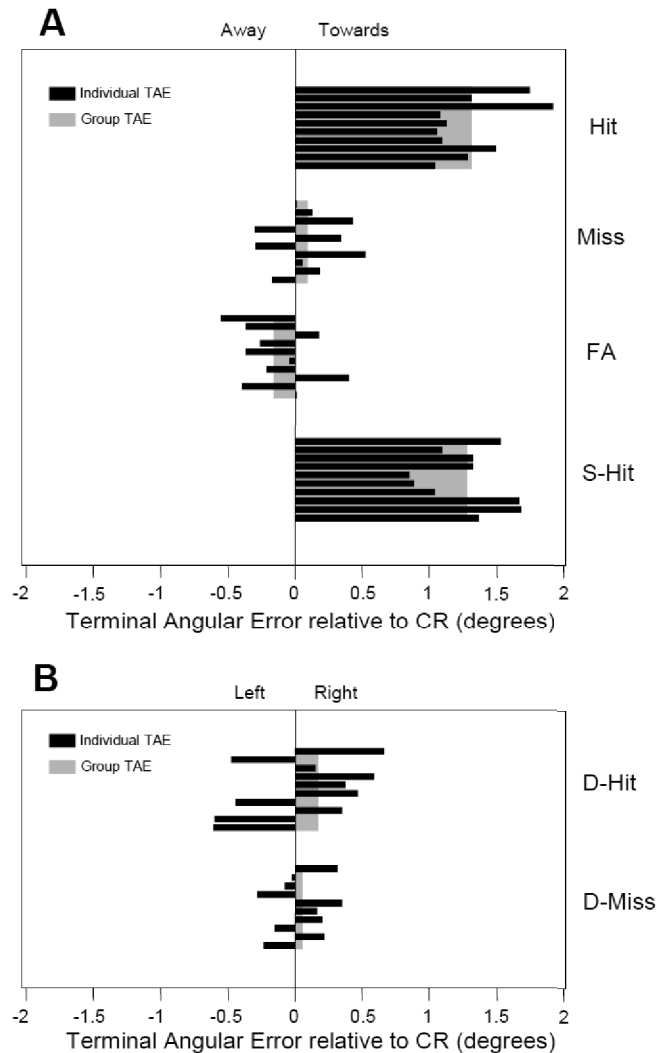


Figure 19. Erreurs angulaires moyennes en degrés au point terminal par rapport à la performance moyenne obtenue lors de rejets corrects (CR : Correct Rejections). Les performances individuelles sont représentées en noir, les valeurs pour le groupe en gris. A : déviations pour les détections correctes (Hits) et les omissions (Misses) lorsqu'un seul distracteur est présenté ; pour les détections correctes simples (S-Hits) lorsque deux distracteurs sont présentés mais qu'un seul d'entre eux est détecté ; et pour les fausses alarmes (FA) lorsqu'un distracteur absent est néanmoins détecté. Une valeur positive indique une déviation vers le distracteur, une valeur négative indique une déviation à son opposé. B : déviations pour les doubles détections correctes (D-Hits : deux distracteurs présents et détectés) et les doubles omissions (D-Misses : deux distracteurs présents mais non détectés). Une valeur positive indique une déviation vers la droite, une valeur négative indique une déviation vers la gauche. Figure extraite de Deplancke et al. (2010).

A. Deplancke, L. Madelain, A. Chauvin, P. Cardoso-Leite, A. Gorea and Y. Coello
J Neurophysiol 104:2249-2256, 2010. First published Aug 11, 2010; doi:10.1152/jn.01123.2009

You might find this additional information useful...

This article cites 60 articles, 11 of which you can access free at:

<http://jn.physiology.org/cgi/content/full/104/4/2249#BIBL>

Updated information and services including high-resolution figures, can be found at:

<http://jn.physiology.org/cgi/content/full/104/4/2249>

Additional material and information about *Journal of Neurophysiology* can be found at:

<http://www.the-aps.org/publications/jn>

This information is current as of October 15, 2010 .

Journal of Neurophysiology publishes original articles on the function of the nervous system. It is published 12 times a year (monthly) by the American Physiological Society, 9650 Rockville Pike, Bethesda MD 20814-3991. Copyright © 2010 by the American Physiological Society. ISSN: 0022-3077, ESSN: 1522-1598. Visit our website at <http://www.the-aps.org/>.

Influence of Near Threshold Visual Distractors on Perceptual Detection and Reaching Movements

A. Deplancke,¹ L. Madelain,¹ A. Chauvin,² P. Cardoso-Leite,³ A. Gorea,³ and Y. Coello¹

¹Unité de Recherche en sciences Cognitives et Affectives (URECA, EA 1059), Université Lille Nord de France; ²Laboratoire de Psychologie et Neuro-Cognition (LPNC, UMR-CNRS 5105), Université de Grenoble, France; ³Laboratoire de Psychologie de la Perception (LPP, UMR-CNRS 8158), Université Paris Descartes, France

Submitted 21 December 2009; accepted in final form 5 August 2010

Deplancke A, Madelain L, Chauvin A, Cardoso-Leite P, Gorea A, Coello Y. Influence of near threshold visual distractors on perceptual detection and reaching movements. *J Neurophysiol* 104: 2249–2256, 2010. First published August 17, 2010; doi:10.1152/jn.01123.2009. Providing evidence against a dissociation between conscious vision for perception and unconscious vision for action, recent studies have suggested that perceptual and motor decisions are based on a unique signal but distinct decisional thresholds. The aim of the present study was to provide a direct test of this assumption in a perceptual-motor dual task involving arm movements. In 300 trials, 10 participants performed speeded pointing movements toward a highly visible target located at 10° from the fixation point and $\pm 45^\circ$ from the body midline. The target was preceded by one or two close to threshold distractor(s) (80 ms stimulus onset asynchrony) presented $\pm 30^\circ$ according to the target location. After each pointing movement, participants judged whether the distractor was present or not on either side of the target. Results showed a robust reaction time facilitation effect and a deviation toward the distractor when the distractor was both present and consciously perceived (Hit). A small reaction time facilitation was also observed when two distractors were physically present but undetected (double-miss)—this facilitation being highly correlated with the physical contrast of the distractors. These results are compatible with the theory proposing that perceptual and motor decisions are based on a common signal but emerge from a contrast dependent fixed threshold for motor responses and a variable context dependent criterion for perceptual responses. This paper thus extends to arm movement control previous findings related to oculomotor control.

INTRODUCTION

In the last two decades, considerable effort has been devoted to understand the relation between perception and action both at the behavioral and neurobiological level. The dominant model originally proposed by Ungerleider and Mishkin (1982) and re-interpreted by Goodale and Milner (1992) for the visual system describes an anatomical and functional dissociation between two pathways projecting from the visual cortex (V1), respectively, to the inferotemporal cortex (the ventral stream) and to the posterior parietal cortex (the dorsal stream). According to Goodale and Milner, the role of each stream must be understood not only from the point of view of the visual inputs but also in terms of the outputs generated within each stream. Accordingly, the visual inputs processed through the dorsal stream are thought to mediate the visual control of action,

while visual inputs processed through the ventral stream are thought to be important for conscious perception, object recognition and scene parsing (Goodale 2008; Goodale and Milner 1992; Goodale et al. 2005; Milner and Goodale 1995, 2008).

One of the main arguments in favor of a separation between perception and action was the observation of different effects of the same visual information on motor responses and conscious perception. Evidence supporting this dissociation came largely from visual illusions studies (Aglioti et al. 1995; Bridgeman et al. 1981; Coello et al. 2007; Gentilucci et al. 1996; Kroliczak et al. 2006; Zivotofsky 2004), neuropsychological cases (for reviews, see Goodale 2008; Goodale et al. 2005; Milner and Goodale 1995, 2008), and subthreshold priming experiments (Amundson and Bernstein 1973; Binsted et al. 2007; Cressman et al. 2007; Ogmen et al. 2003; Taylor and McCloskey 1990), all suggesting the capacity of the motor system to deal with a visual stimulus independently from the perceptual state evoked by the same visual stimulation (Jáskowski et al. 2003; Pisella et al. 2000). Among these studies, masking paradigms have been particularly used to argue in favor of a dissociation between conscious vision for perception and unconscious vision for action. When the visibility of priming information was prevented or reduced by the presence of a mask (backward masking) (for a review, Breitmeyer and Ogmen 2000), motor responses were nonetheless affected by the prime even when the latter was not perceived consciously (Amundson and Bernstein 1973; Cressman et al. 2007; Ogmen et al. 2003; Taylor and McCloskey 1990). Interestingly, it has also been shown that early visual responses in the prefrontal cortex are present even when using backward masking (Thompson and Schall 1999). In agreement with this, Binsted et al. (2007) showed that when healthy participants were asked to perform manual pointing movements toward targets of different sizes, the dynamics of their movements followed Fitt's Law, i.e., they varied with the physical size of the target (Fitts 1954) even when the latter couldn't be consciously reported.

However, both the methodology and conclusions of such studies have been repeatedly challenged (Holender 1986; Holender and Duscherer 2004; Reingold and Merikle 1988, 1990; Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007) and debated (Goodale 2008), emphasizing the impact of the experimental conditions in which (in)dependency between perceptual and motor responses were observed (e.g., characteristics of the stimuli, responses and tasks) (see Cardoso-Leite and Gorea 2010 for a review). As a consequence, an alternative theory has

Address for reprint requests and other correspondence: Y. Coello, Unité de Recherche en Sciences Cognitives et Sciences Affectives, Université Charles de Gaulle—Lille3, BP 60149, F.59653 Villeneuve d'Ascq cedex (E-mail: yaun.coello@univ-lille3.fr).

been proposed, positing that perceptual and motor decisions are based on a common incoming signal but emerge from a contrast dependent, fixed threshold for motor responses and a variable context dependant criterion for perceptual responses (Cardoso-Leite and Gorea 2010; Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007). This proposal followed a series of experiments using signal detection theory (SDT) (Green and Swets 1966) to analyze, on a trial-by-trial basis, both the perceptual state evoked by close to threshold visual stimulations and the effect of these stimulations on motor performance. Such studies have revealed a strong relation between perceptual and motor responses with low contrast visual stimuli when testing manual reaction times and perceptual detection (Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007), manual reaction times and perceptual latencies (Cardoso-Leite et al. 2007, 2009), and saccade curvature and confidence judgments (Cardoso-Leite and Gorea 2009).

Concerning the latter point, irrelevant (supra threshold) distractors in visual target reaching tasks have been shown to entail deviations of eye (for a review, see Van Der Stigchel et al. 2006) and hand trajectories (Lee 1999; Sailer et al. 2002a,b; Song and Nakayama 2006, 2008; Tipper et al. 1997). The dominant interpretation of these deviations is inspired by Tipper's population coding theory (Tipper et al. 1997, 2000, 2001), which predicts that both visual target and distractor trigger the activation/excitation of a specific region of the motor map in the superior colliculus and that the final vector for the movement is determined by averaging of these signals (Lünenburger et al. 2001; McPeck and Keller 2004; Robinson 1972; Wurtz et al. 1980). The direction of the deviation associated with the activation is constrained by the temporal parameters of the movement: a deviation toward the distractor is preferentially observed for short latency responses (expression of excitatory mechanisms only), whereas for longer latency responses (i.e., generally >200 ms) (McSorley et al. 2006), a reactive inhibition of the activity causes a deviation away from the distractor (Bompas and Sumner 2009; McSorley et al. 2006; Tipper et al. 2001). Exploring saccadic deviations induced by the presence of near threshold distractors, Cardoso-Leite and Gorea (2009) observed that deviations away from the distractor depended on the perceptual state evoked by this distractor, i.e., trajectories deviated away from the distractor only when the latter was consciously perceived even when not physically presented (i.e., for perceptual hits and false alarms). This result suggests that the interaction between perceptual and motor decisions could occur during the initial stages of visual processing; supporting the view that reactive inhibition mechanism operates on a perceptual state dependent excitation process. However, Cardoso-Leite and Gorea (2009) observed only deviations *away* from the distractor suggesting a perceptual state dependent *reactive inhibition process*. Their results suggested nonetheless the possibility of a perceptual state dependent *early excitatory process*, and the aim of the present study was to directly test this assumption. Furthermore, as using various modes of motor responses is essential to determine to what extent previous results can be generalized, we addressed the effect of near threshold stimuli on arm reaching movements.

In the present study, participants had to perform a dual task: a fast pointing movement toward a suprathreshold target and a detection task bearing on a close to threshold distractor pre-

sented on the right and/or the left of the visual target. Motor performances were then classified according to participants' perceptual state as defined by the conjunction of their perceptual response and the presence/absence of the distractor, namely hits (distractor present and detected), misses (distractor present but not detected), false alarms (FAs, distractor absent but reported), and correct rejections (CRs, baseline: distractor absent and not reported).

To specifically focus on the early excitatory process evoked by the distractor, we designed an experiment where only this first excitatory process was assumed to be active and to entail deviations *toward* the distractor ("global effect") (Findlay 1982). We thus used short reaction time arm movements (McSorley et al. 2006) and low predictability of target and distractors locations (Walker et al. 2006). We also maximized the competition between the target and distractor evoked signals by using a stimulus (SOA) onset asynchrony of 80 ms between the distractor(s) and target presentation (Bompas and Sumner 2009). If the early excitatory process depends on participants' perceptual state, hand trajectory should deviate *toward* the distractor in both perceptual hit and FA trials and should remain unaffected by it in miss trials (compared with CR trials). By contrast, an early excitatory process that is independent of perceptual detection should produce equivalent arm-pointing deviations toward the displayed distractor in hit and miss trials without deviation in FA trials.

METHODS

Participants

Ten voluntary naïve participants were included in this experiment (5 males and 5 females, mean age: 26 yr). They all had normal or corrected-to-normal visual acuity and were all right-handed.

Apparatus

The experimental apparatus is depicted in Fig. 1. It is a rectangular box (60 cm high, 90 cm wide, and 75 cm deep) with the inside divided horizontally by a mirror. Stimuli were displayed on a 21-in CRT ($1,024 \times 768$ pixels, 100 Hz, mean background luminance on the mirror: 3.5 cd/m^2) monitor placed upside down on the top surface of the apparatus, allowing participants to perceive the projection of the

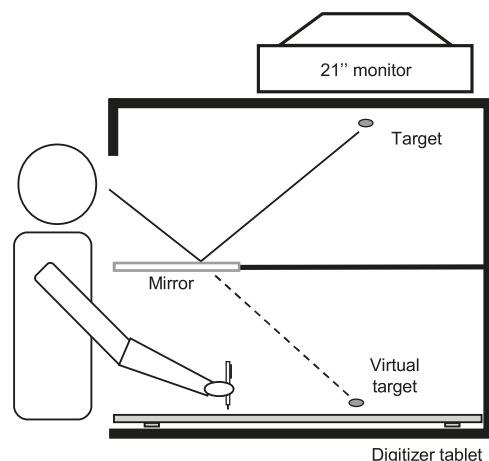


FIG. 1. Line drawing of the experimental apparatus. The monitor's image was projected on the horizontal workspace through a mirror dividing the box horizontally. The hand remained invisible during the whole experiment.

monitor's image on their horizontal workspace (see Fig. 1). The workspace was composed of a digitizer tablet (Wacom Intuos 3 PTZ-1231W, A3 size, spatial resolution: 0.02 mm, sampling rate: 200 Hz), which registered the x,y coordinates of an electromagnetic stylus (Grip Pen Intuos 3 ZP-501E) used by the participant to perform the pointing movements with the right hand (an occluder prevented vision of the hand). The head of the participant rested on a chin and forehead support tilted toward the mirror plane with a 30° angle. Perceptual responses were recorded by pressing the buttons of a mouse held in the left hand. The experimental room was maintained in darkness during the whole experiment. Stimulus display and response recording were controlled under Matlab 7.6.0. using the Psychophysics Toolbox (ptb -3) (Brainard 1997; Pelli 1997).

Stimuli

The spatial and temporal layouts of the stimulations are illustrated in Fig. 2. The fixation point was a 0.2° diam dot with a 100% luminance contrast with respect to the background (see Fig. 2A). At the beginning of each trial, the fixation dot was displayed at the location of the stylus' physical starting zone materialized by a semi circular notch (2 mm diam) in a piece of wood fastened on the workspace. The pointing target stimulus was a Gaussian luminance blob (100% luminance contrast) with a SD of 0.3° . It was displayed at an eccentricity of 10° (8.5 cm) from the fixation point 45° left or right of the body midline (see Fig. 2B). The distractor was a Gaussian luminance blob with a SD of 0.3° and a luminance contrast adjusted so as to obtain a d' close to 1 (see *preliminary experiment 2*). It was

displayed at a distance of 10° from the fixation point and at an angle of 30° to the left and/or the right of the target.

Procedure

Prior to the main experiment, participants performed two preliminary experiments to be familiarized with the speeded pointing responses and to determine their specific near-threshold distractors' contrast. In all experiments, participants placed the stylus on the physical starting zone where the fixation dot was visually presented and clicked on the stylus button when ready to start a trial. Following this click, the fixation dot was surrounded by 18 lines (length: 0.3° , thickness: 0.05) pointing toward the center of the dot. 250 ms later, the fixation dot contrast decreased to 50%, indicating the start of the trial. After a delay comprised between 700 and 1,300 ms, the target was displayed and remained visible until the end of the trial (Fig. 2A). When present, the near threshold distractor appeared systematically 80 ms before target onset.

PRELIMINARY EXPERIMENT 1: SPEEDED MOTOR RESPONSE TRAINING. This experiment was designed to encourage participants to produce fast motor responses and to establish a baseline distribution of reaction times (RTs). Participants had to perform 100 fast and accurate pointing movements toward the target, which could appear randomly either left or right of the fixation dot (no distractor trials, Fig. 2B). Invalid trials, i.e., trials with $RT < 150$ ms or > 500 ms, were signaled by a message displayed on the screen (e.g., "anticipation" or "late") and were repeated at the end of the sequence. The 95th percentile of the RT distribution of valid trials was taken as the maximum RT allowed during both the second preliminary and the main experiments.

PRELIMINARY EXPERIMENT 2: NEAR THRESHOLD DISTRACTOR CONTRAST ASSESSMENT. The goal of this experiment was to determine for each participant the distractor luminance contrast yielding a d' of ~ 1 (i.e., $\sim 76\%$ correct responses in a two-alternative force-choice (2AFC) task).¹ Participants performed 300 pointing movements toward the target which appeared randomly either on the left or the right of the fixation point. In 100 (randomly chosen) trials, no distractor was presented (no distractor trials), whereas in the remaining 200 trials, one distractor was displayed (single-distractor trials) 30° either on the left or the right of the visual target. The distractor appeared for 10 ms, 80 ms prior to target onset (Fig. 2). Knowing that the use of a negative SOA is necessary to maximize the competition between low visibility distractors and high contrast targets (Bompas and Sumner 2009), this -80 ms SOA was chosen as it yielded the largest trajectory deviation as revealed in a pilot experiment with 100% contrast distractors presented for 10 ms at 0, -40 , or -80 ms SOAs (data not reported).

The contrast of the distractor was randomly chosen within the range of 25–35% (10 different contrasts). The participants' perceptual task was to report the distractor's location (2AFC detection task) at the end of each trial. Participants' perceptual judgments in the no distractor trials were not considered for d' computation in this preliminary experiment.

MAIN EXPERIMENT. The aim of this experiment was to test the effect of the near-threshold distractor(s) on manual reaching movements as a function of the subjective detection/non-detection of the distractor(s) depending on whether or not it/they was/were presented. Participants performed 300 pointing trials in the double task paradigm illustrated

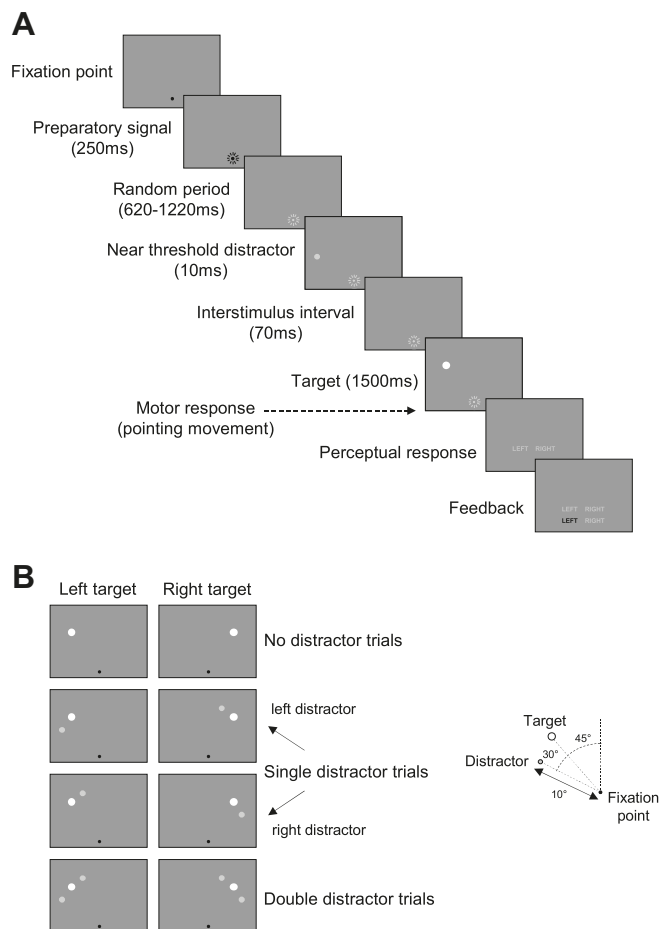


FIG. 2. A: temporal sequence of stimuli presentation. B: target and distractor(s) location for each trial and location of the target and the distractor(s) relative to the fixation point.

¹ Signal detection theory (Green and Swets 1966) proposes a separation between sensory (sensitivity or d') and decision factors (response bias or c) in perception. Sensitivity measure starts from 0 (inability to discriminate) and increases with the improvement of discrimination ability; whereas response bias (c) reflects liberal strategy when < 0 (reporting stimuli as present even with a low certitude) and conservative strategy when > 0 (reporting stimuli as present only with high certitude)—the optimal decision criterion being 0.

in Fig. 2A. These 300 trials consisted of 75 no distractor trials, 150 single-distractor trials (75 right, 75 left), and 75 double-distractor trials with two distractors symmetrically displayed (Fig. 2B). Distractor's contrast was the one yielding a d' close to 1 for each participant as determined in the *preliminary experiment 2*. After a speeded pointing response to the target (provided that this response was valid, i.e., with a reaction time within the range defined in the 1st preliminary experiment), participants selected one of the four perceptual responses by pressing the mouse buttons to indicate on the computer screen the perceived distractor(s): left present-right present, left present-right absent, left absent-right present, left absent-right absent (Fig. 2A). Immediately following the perceptual response, a feedback on the actual presence/absence of the distractor on each side was provided on the computer screen. This feedback was expected to prevent the participant from adopting a conservative strategy consisting in systematically answering "no" when (s)he was not fully aware of the presence of the distractor. In other words, this feedback was expected to reduce a positive response bias (i.e., a conservative behavior reflected by a criterion >0) thereby decreasing the miss rate and increasing the FAs rate.

Data recording and analysis

PERCEPTUAL TASK. *Discarded trials.* On average, 5.07% of the trials (range: 1–11.67%) were discarded during the experiment on the basis of RT criteria (<150 ms or above the 95th percentile of the RT distribution obtained in *preliminary experiment 1*). Among these errors, 74.1% were late or no-go motor responses and 25.9% were anticipations.

Sensitivity (d') and response bias (c). For each trial, two perceptual responses were considered, each one corresponding to one side of the target's location. Responses were classified as hits, misses, FAs, and CRs for each side. For example, if the participant reported left present and right present for a single distractor presented on the right of the target, both FA for the left side and hit for the right side were used to assess the overall sensitivity (d') and response bias (c). The mean percentage of hit, miss, FA, and CR trials was, respectively, 28.62 ± 4.69 , 19.18 ± 4.21 , 9.18 ± 3.79 , and $39.88 \pm 3.49\%$ (means \pm SD). D' values varied in between 0.56 and 1.96 [1.18 ± 0.45 ; not significantly different from 1; $t(9) = 1.28$, $P = 0.23$]; c values varied in between 0.18 and 0.61 (0.33 ± 0.15), which shows that despite the feedback, participants adopted a conservative strategy [$t(9) = 7.11$, $P < .01$ with respect to 0].

MOTOR TASK. *Spatial and temporal performances.* The beginning of a hand movement was defined as the first frame preceding peak velocity in which hand instantaneous velocity exceeded a 20 mm/s threshold. The end of the movement was defined using the same velocity threshold. We then measured RT, movement duration, and peak velocity. We also computed terminal angular error, i.e., the signed difference (in degrees) between the angles of the initial-to-terminal hand position vector and the starting position-to-target vector. Maximum curvature was defined as the signed maximum orthogonal distance between the movement trajectory and the initial-to-terminal hand position vector (i.e., the straight line connecting the initial to terminal hand positions). Mean curvature was defined as the mean of the signed distances between each point of the actual trajectory and its orthogonal projection on the initial-to-terminal hand position vector.

Motor responses classification. For each trial, motor responses were classified based on the four perceptual states, i.e., hit, miss, FA, and CR. To compare motor performances across these states, data were partitioned in two subsets: one including the no distractor and single-distractor trials and the other one including only the double-distractor trials. In the first subset (single and no distractor), a hit, miss, or FA on one side of the target was associated with a CR on the other side of the target (H+CR, M+CR, and FA+CR). The second

subset included single-hit (H+M), double-hit (H+H), and double-miss (M+M) trials. The data were then referred to CR (CR+CR) by subtracting the value measured on each trial from the average value of its spatially matched CR (left or right target). All the remaining trials (H+FA, M+FA, FA+FA) were not considered in the analysis as it was not possible in these trials to dissociate a mislocalized from a misperceived distractor.

Motor responses analysis. The effects of the distractor(s) on the parameters of the pointing movements (RT, movement time, peak velocity, terminal angular error, and curvature) were assessed for both single- and double-distractor conditions using one-way repeated measures ANOVAs. Post hoc analyses were performed using Scheffe test.

RESULTS

Reaction time

SINGLE-DISTRACTOR CONDITION. Relative RT was defined as the difference between RT for hit, miss, or FA and average RT for CR (baseline). A one-way repeated measures ANOVA showed a significant effect of the perceptual state [$F(2,18) = 53.6$, $P < 0.01$]. Post hoc analysis showed significant differences between hit (-30.48 ± 13.84 ms; mean \pm SD) and FA (-1.31 ± 5.62 ms) trials ($P < 0.01$) as well as between hit and miss trials ($+0.16 \pm 4.94$ ms; $P < 0.01$). There was no difference between FA and miss trials ($P = 0.91$). RT-hit was the only category of response significantly different from the baseline [$t(9) = -6.97$, $P < 0.01$]. Individual analysis was congruent with the group analysis as all participants showed a significant RT decrease in hit trials only ($P < 0.01$ for nine participants and $P < 0.05$ for the remaining one; see Fig. 3A).

DOUBLE-DISTRACTOR CONDITION. A one-way repeated measures ANOVA showed a significant effect of the perceptual state [$F(2,18) = 36.69$, $P < 0.01$]. Post hoc analysis revealed significant differences between RT-double miss (-6.25 ± 6.11 ms) and both RT-double hit (-41.22 ± 15.54 ms) and RT-single hit (-30.34 ± 15.09 ms). The difference between RT-double hit and RT-single hit was marginally significant ($P = 0.056$). RTs in double-hit, single-hit, and double-miss trials were all significantly different from the baseline ($P < 0.01$; see Fig. 3B). At the individual level, RT-double hit and RT-single hit were significantly different from the baseline for all the participants ($P < 0.01$) except two participants who showed, respectively, only a tendency for significance in RT-single hit ($P = 0.057$) and in RT-double hit ($P = 0.050$). RT-double miss was, however, significantly different from the baseline for only three participants. Interestingly, the contrast values of the distractors were the highest for these three participants (33, 34, and 35%). Moreover, RT-double-miss and contrast values were highly correlated across participants ($r = -0.89$, $P < 0.01$).

In short, the present RT analysis indicates that pointing movements were facilitated by the distractor(s) when it/they was/were both physically present and consciously perceived (hit). When two distractors were present, the mere detection of only one of them entailed a RT facilitation. The facilitation effect was, however, stronger when the two distractors were both present and detected. A small facilitation effect was also observed when the two displayed distractors remained undetected (double miss).

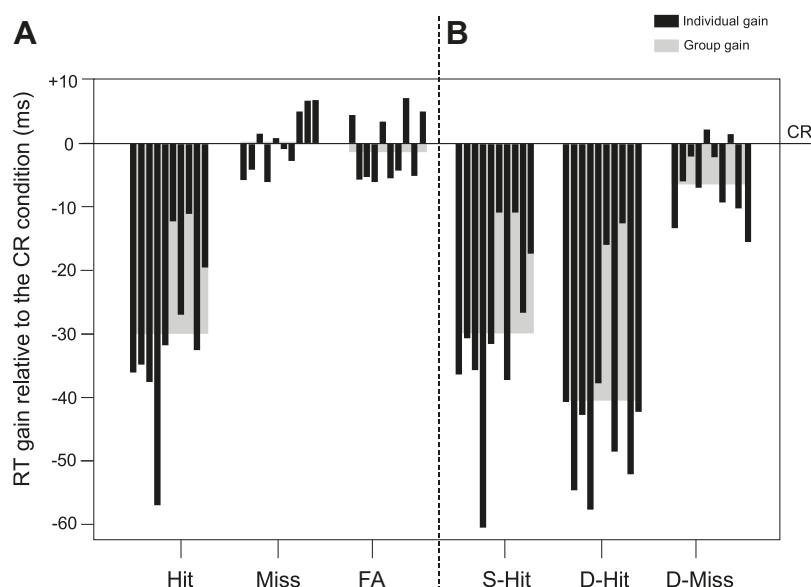


FIG. 3. Mean reaction time (RT) gain according to the correct rejection trials for single (A: hit, miss, false alarm) and double (B: single hit, double hit, double miss) distractor conditions. Dark bars represent individual performances; grey bars represent the average performance for the whole participants.

Terminal angular error (TAE)

SINGLE-DISTRACTOR CONDITION. Relative TAE was analyzed for hit+CR, miss+CR, and FA+CR trials, with the mean TAE on CR+CR trials as a baseline. A one-way repeated measures ANOVA revealed a significant effect of the perceptual state [$F(2,18) = 84.28, P < 0.01$]. Post hoc analysis revealed significant differences in TAE between hit ($1.33 \pm 0.31^\circ$) and both FA ($-0.16 \pm 0.29^\circ, P < 0.01$) and miss trials ($0.09 \pm 0.29^\circ, P < 0.01$). TAE did not differ between FA and miss trials ($P = 0.15$). TAE was different from the baseline only in hit trials [$t(9) = 13.40, P < 0.01$]. This pattern of results was observed for each participant ($P < 0.01$ for 7 participants and $P < 0.05$ for 3 participants; see Fig. 4A).

DOUBLE-DISTRACTOR CONDITION. TAE for single-hit trials was assessed separately from double-hit and -miss trials. Spatial errors for double-miss and -hit trials were assessed using absolute angular errors relative to CR trials because deviation toward or away from the distractor could not be analyzed in these trials.

Mean TAE for single-hit trials was $1.29 \pm 0.31^\circ$ toward the perceived distractor [$t(9) = 13.38, P < 0.01$]. No significant TAE was observed for double-hit and -miss trials (respectively, $0.17 \pm 0.49^\circ, P = 0.31$ and $0.05 \pm 0.23^\circ, P = 0.53$; see Fig. 4B). Individual analysis was congruent with group analysis as eight participants showed trajectory deviation toward the perceived distractor in single-hit trials ($P < 0.05$), the two remaining participants showing a tendency for significance ($P = 0.056$ and $P = 0.061$). No trajectory deviation was observed in the other conditions in both groups and individual analysis. A deviation of the trajectory toward the distractor was thus observed only when the distractor was physically present and reported (Fig. 4A).

Congruent with RT analysis, TAE analysis indicates that distractors affected participants' manual pointing responses when they were both present and detected. Given the deviations observed in the single-distractor hit trials, the lack of trajectory deviations in double-hit trials most likely resulted from the opposite effects associated with the presence of two distractors.

Movement kinematics

No effect of the presence/absence or the detection/non-detection of the distractor on peak velocity, movement time, mean and maximum curvature was found using one-way repeated measures ANOVA in both single (hit, miss, FA)- and double-distractor conditions. Thus the distractor effect reported in the preceding text on RT and TAE was not observed for movement kinematics and trajectory curvature, suggesting that the main effect of the distractor occurred prior to the onset of the pointing movement (deviation of the terminal endpoint without curvature).

DISCUSSION

The aim of the present study was to test the relation between the conscious perception of a close to threshold distractor and the early visual process that causes manual pointing movement to deviate toward a visual distractor. On each trial of the present experiment, participants performed a fast pointing movement toward a highly visible target followed by a perceptual judgment about the presence/absence of a near threshold distractor located on the right and/or the left of the target. The main outcome of the study is a robust RT facilitation effect and a deviation of the movement endpoint toward the distractor when this distractor was both physically present and consciously perceived in both single (hits)- and double-distractor (single hits: H+M, double hits: H+H) conditions. Models that attempt to account for distractor effects on eye or hand movements postulate that distractors generate spatially localized activation, presumably in the superior colliculus, that irrepressibly attracts the pointing/reaching trajectory toward the distractor (Arai and Keller 2005; Godijn and Theeuwes 2002; Quiaia et al. 1998; Song and Nakayama 2006, 2008; Tipper et al. 2001; Walton et al. 2005). According to Tipper et al. (1997, 2001), target selection depends on the activity of a population of neurons in a visuomotor map. When target and distractor(s) are in close proximity (Theeuwes et al. 1998), the weighted average value of the different activities on the visuomotor map provides a terminal endpoint of the movement located between the target and the distractor, and would thus account for the

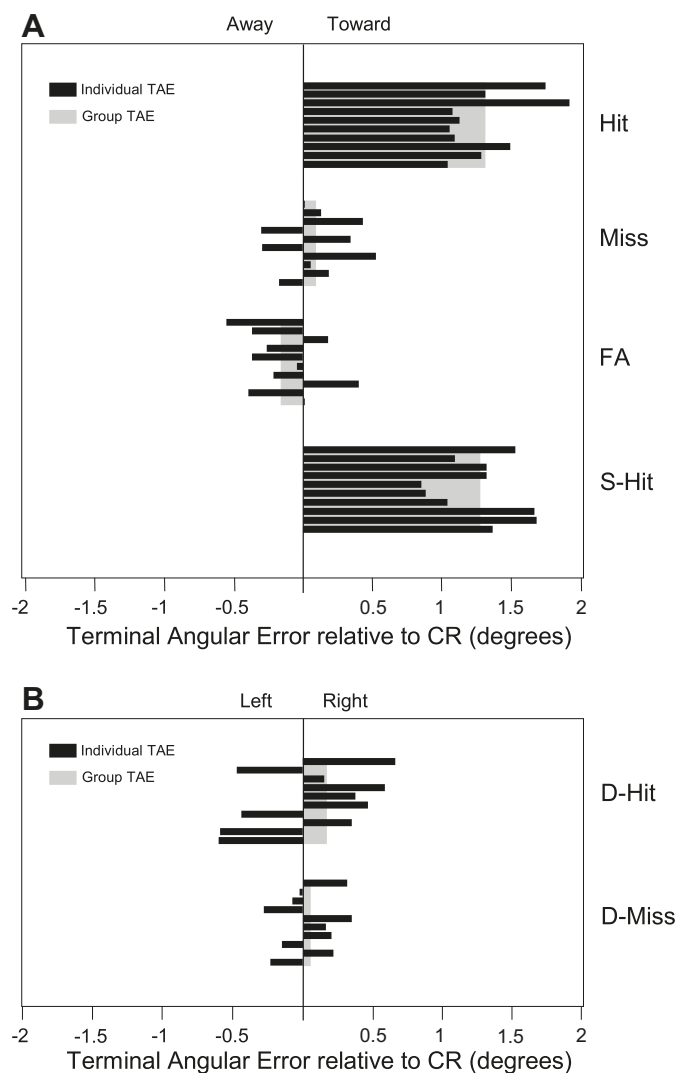


FIG. 4. Mean terminal angular error (TAE) relative to the average performance in the correct rejection (CR) trials. *A*: signed deviations in hit and miss trials according to the *displayed* distractor, signed deviation in false alarm trials according to the *falsely perceived* distractor, signed deviation in single-hit trials according to the *perceived* distractor (positive values for deviations toward, negative values for deviations away). *B*: signed deviations in double-hit and -miss trials according to CR trials (*left*: negative values for deviations, *right*: positive values for deviations). Dark bars represent individual performances; grey bars represent the average performance for the whole participants.

so-called “global effect” (Findlay 1982; Sailer et al. 2002a,b). In agreement with this model, we found that movements deviated toward the distractor but only when the distractor was perceived and present. Furthermore, pointing movements did not deviate from their target when two distractors were simultaneously presented symmetrically around the target’s location (and detected) presumably because two symmetrical activations cancelled out each other (Cardoso-Leite and Gorea 2009; McSorley et al. 2004). As no variation of RT and movement endpoint was observed when the distractor was physically present but not consciously detected (miss trials: M+CR), these results argue also against claims that the motor system is generally influenced by visual information not available for conscious report (Amundson and Bernstein 1973; Binsted et al. 2007; Cressman et al. 2007; Ogmen et al. 2003; Taylor and McCloskey 1990; see also a

recent review by Mulckhuysse and Theeuwes 2010). Nevertheless we observed a small RT facilitation effect when two distractors were physically present but not consciously detected (double miss). Interestingly, this effect was dependent on the physical contrast of the distractor yielding an individual d' near 1², a result in line with previous work using high contrast close to threshold visual stimulations³ (Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007). In these studies, the authors assessed the effect of high and low contrast primes while keeping their visibility constant (by varying masking strength) and showed that low contrast primes entailed a perceptuo-motor coupling (i.e., effect on hits only), while a dissociation between perceptual and motor responses was observed with high contrast primes (i.e., effects on hits *and* misses).

Taken together, these results support the theory positing that perceptual and motor decisions are based on a common signal in the early process subtending target selection within the visual system—these decisions emerging from a contrast dependent fixed threshold for motor responses and a variable context dependent threshold for perceptual responses (Cardoso-Leite and Gorea 2010; Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007). These results also underline the impact of the experimental conditions in which motor effects elicited by “unconscious” visual stimulations are observed (for a review, see Cardoso-Leite and Gorea 2010). In particular, the physical energy of the stimuli seems to play an important role in the motor effects observed in the presence of “invisible” primes or distractors. Indeed, previous studies showing subliminal effects generally used full contrast stimuli associated with a high contrast mask (see Amundson and Bernstein 1973; Binsted et al. 2007; Cressman et al. 2007; Ogmen et al. 2003; Taylor and McCloskey 1990). Furthermore it is noteworthy that contrary to the present paradigm, most of these studies assessed perceptual and motor responses within separate blocks of trials (i.e., not on a trial-by-trial basis) and involved more complex perceptual responses than a simple detection task (see Cardoso-Leite and Gorea 2010).

Using an experimental paradigm similar to the present one (i.e., near threshold low contrast distractors, detection task and both perceptual and motor responses assessment on a trial-by-trial basis), Cardoso-Leite and Gorea (2009) observed that saccadic eye movements curved *away* from a near threshold distractor as long as the latter was detected, but regardless of its physical presence (i.e., hits *and* FAs). Their results thus support the existence of a perceptual state dependent reactive inhibition process (i.e., deviations away depending merely on the detection—even false—of the distractor). As trajectory deviations *away* from distractors are thought to result from a reactive inhibition mechanism operating on the early excitatory process (Tipper et al. 1997, 2001; Van Der Stigchel et al. 2006) then trajectory deviations toward a perceived distractor were

² No correlation was found between individual reaction time facilitation in double-miss trials and individual d' values: hence this facilitation effect should be attributable to the physical contrast of the distractor and not to the individual sensitivity.

³ It is noteworthy that, as two distractors were physically present in double-miss trials, one can consider that the contrast of the “global priming signal” was larger in these cases. The close to significance difference between RT double hit (around -40 ms) and RT single hit (around -30 ms) is in line with this assumption.

expected in our study (i.e., also in FA trials). This was not the case, however. As we presumably tested the effect of visual distractors in an earlier stage of movement programming than did Cardoso-Leite and Gorea (2009), this incongruency suggests that FAs occur at the inhibitory stage of visual processing and are not yet “built” in the preceding excitatory phase. Alternatively or jointly, the experimental conditions used in this study may have also weakened a potential effect in FA trials. First, as the low distractors’ contrast ($\sim 30\%$) already entailed a small trajectory deviation in hit trials (1.33° toward the distractor though separated by 30° from the target), the effect of the distractor in FA trials was expected to be small.⁴ Furthermore, performing movements without visual feedback of hand’s position may also have significantly increased the variability of trajectories (Desmurget et al. 1997) and weakened the deviation effect in FA trials.

Another incongruency between the present study and that of Cardoso-Leite and Gorea’s (2009) concerns the distractor effect on RTs. Cardoso-Leite and Gorea (2009) did not find any distractor effect on oculomotor latencies, while the presently recorded pointing latencies were ~ 30 ms shorter (relative to CR trials) in both the single- and double-distractor hit trials. This difference may be accounted for by the characteristics of the stimuli used in the two studies. In the present study, target and distractor(s) were spatially compatible, i.e., in close proximity and in the same hemifield. In Cardoso-Leite and Gorea’s setup, the target was presented on the central meridian and distant from the distractors’ location. The present results are thus in line with previous findings showing that the presentation of a compatible distractor just before a target reduces manual reaching RTs (Bock and Arnold 1992; Bock and Eversheim 2000; Pellizzer and Hedges 2003, 2004). They are also in agreement with studies showing a RT reduction to a suprathreshold target by near threshold distractors only when consciously detected (Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007).

The substantial facilitation effect on RT may also reflect a bias associated with the SOA used. Indeed, despite its low contrast, the distractor could have competed with the target so that reaching movements were initiated toward the distractor and then corrected mid-flight to reach the target. Several elements argue, however, against this interpretation. First, the instruction given to the participants was straightforward (i.e., never reach any other stimulus but the target) and the relative spatial and temporal characteristics of the stimuli did not vary across the trials. There was consequently no ambiguity concerning the goal of the task and the relevant stimulus. Second, assuming that the initial part of the trajectory was directed toward the distractor and then corrected mid-flight, trajectory patterns for hit trials should have been characterized by an increase of trajectory curvature. The absence of any effect of the experimental conditions on trajectory curvature invalidates the interpretation according to which participants responded toward the distractor considered initially as the target. We propose that the most likely account of the present RT effect is that the distractor initially acted as a prime facilitating the response toward the target’s location by providing a temporal

cue on its occurrence. The fact that RT and angular error effects were not correlated argues in favor of this interpretation and implies that these two distractor effects are independent (Cardoso-Leite and Gorea 2009; McSorley et al. 2004; Walker et al. 2006). Such independency can be accounted for by positing that a priming distractor effect occurs at the very early stage of visual processing and facilitates the triggering of the motor response, and the spatially specific activation evoked by the distractor occurs later in time and biases target selection for action (global effect).

In conclusion, this study provides evidence against a compulsory effect of not perceived stimulations on motor responses. The present results are in line with the notion of a common signal for perceptual and motor decisions in the early process subtending target selection within the visual system (Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007) and thus generalizes the proposal of a unique signal for perception and action to different motor effectors by extending to hand movements previous observations obtained with manual RTs and saccadic eye movements (Cardoso-Leite and Gorea 2009; Waszak and Gorea 2004). Further investigations remain, however, necessary for a better understanding of the relation between perception and action at the different stages of target selection. In particular, the present study raises several open questions concerning: the influence of FAs on motor planning, the perceptuo-motor relationship assessed for different components of a motor response (i.e., latency and trajectory deviation), and the factors putatively modulating this relationship among which the physical energy of the stimulation, the type of response, and the characteristics of the task.

GRANTS

This work was supported by Maison Européenne des Sciences de l’Homme et de la Société-Nord Pas de Calais Grant MESHS-USR CNRS 3185 and Agence Nationale Pour la Recherche Grant ANR-06-NEURO-042-01).

DISCLOSURES

No conflicts of interest, financial or otherwise, are declared by the author(s).

REFERENCES

- Aglioti S, DeSouza JF, Goodale MA.** Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Curr Biol* 5: 679–685, 1995.
- Amundson VE, Bernstein IH.** Metacontrast inferred from reaction time and verbal report: replication and comments on the Feher-Biederman experiment. *J Exp Psychol* 100: 195–201, 1973.
- Arai K, Keller EL.** A model of the saccade-generating system that accounts for trajectory variations produced by competing visual stimuli. *Biol Cybern* 92: 21–37, 2005.
- Binsted G, Brownell K, Vorontsova z, Heath M, Saucier D.** Visuomotor system uses target features unavailable to conscious awareness. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 12669–12672, 2007.
- Bock O, Arnold K.** Motor control prior to movement onset: preparatory mechanisms for pointing at visual targets. *Exp Brain Res* 90: 209–216, 1992.
- Bock O, Eversheim U.** The mechanisms of movement preparation: a precuing study. *Behav Brain Res* 108: 85–90, 2000.
- Bompas A, Sumner P.** Temporal dynamics of saccadic distraction. *J Vision* 9: 1–14, 2009.
- Brainard DH.** The psychophysics toolbox. *Spat Vision* 10: 433–436, 1997.
- Breitmeyer BG, Ogmen H.** Recent models and findings in visual backward masking: a comparison, review, and update. *Percept Psychophys* 62: 1572–1595, 2000.
- Bridgeman B, Kirch M, Sperling A.** Segregation of cognitive and motor aspects of visual function using induced motion. *Percept Psychophys* 29: 336–342, 1981.

⁴ The saccade deviation observed in Cardoso-Leite and Gorea’s experiment (2009) excitatory postsynaptic potential) was more than three times smaller in the FA than in the hit trials.

- Cardoso-Leite P, Gorea A.** Comparison of perceptual and motor decisions via confidence judgments and saccade curvature. *J Neurophysiol* 101: 2822–2836, 2009.
- Cardoso-Leite P, Gorea A.** On the perceptual/motor dissociation: a review of concepts, theory, experimental paradigms and data interpretations. *Seeing Perceiv* 23: 89–151, 2010.
- Cardoso-Leite P, Gorea A, Mamassian P.** Temporal order judgment and simple reaction times: evidence for a common processing system. *J Vision* 7: 1–14, 2007.
- Cardoso-Leite P, Mamassian P, Gorea A.** Comparison of perceptual and motor latencies via anticipatory and reactive response times. *Atten Percept Psychophys* 71: 82–94, 2009.
- Coello Y, Danckert J, Blangero A, Rossetti Y.** Do visual illusions probe the visual brain? Illusions in action without a dorsal visual stream. *Neuropsychologia* 45: 1849–1858, 2007.
- Cressman EK, Franks IM, Enns JT, Chua R.** On-line control of pointing is modified by unseen visual shapes. *Consc Cogn* 16: 265–275, 2007.
- Desmurget M, Rossetti Y, Jordan M, Meckler C, Prablanc C.** Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand. *Exp Brain Res* 115: 180–186, 1997.
- Findlay JM.** Global processing for saccadic eye movements. *Vision Res* 22: 1033–1045, 1982.
- Fitts PM.** The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol* 47: 381–391, 1954.
- Gentilucci M, Chieffi S, Daprati E, Saetti MC, Toni I.** Visual illusion and action. *Neuropsychologia* 34: 369–376, 1996.
- Godijn R, Theeuwes J.** Programming of endogenous and exogenous saccades: evidence for a competitive integration model. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 28: 1039–1054, 2002.
- Goodale MA.** Action without perception in human vision. *Cogn Neuropsychol* 25: 891–919, 2008.
- Goodale MA, Królczak G, Westwood DA.** Dual routes to action: contributions of the dorsal and ventral streams to adaptive behavior. *Prog Brain Res* 149: 269–283, 2005.
- Goodale M, Milner AD.** Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci* 15: 20–25, 1992.
- Green DM, Swets JA.** *Signal Detection Theory and Psychophysics*. New York: Wiley, 1966.
- Holender D.** Semantic activation without conscious identification in dichotic listening, parafoveal vision, and visual masking: a survey and appraisal. *Behav Brain Sci* 9: 1–66, 1986.
- Holender D, Duscherer K.** Unconscious perception: the need for a paradigm shift. *Percept Psychophys* 66: 872–881, 2004.
- Jaskowski P, Skalska B, Verleger R.** How the self controls its “automatic pilot” when processing subliminal information. *J Cognit Neurosci* 15: 911–920, 2003.
- Królczak G, Heard P, Goodale MA, Gregory RL.** Dissociation of perception and action unmasked by the hollow-face illusion. *Brain Res* 1080: 9–16, 2006.
- Lee D.** Effects of exogenous and endogenous attention on visually guided hand movements. *Cogn Brain Res* 8: 143–156, 1999.
- Lünenburger L, Kleiser R, Stuphorn V, Miller LE, Hoffmann KP.** A possible role of the superior colliculus in eye-hand coordination. *Prog Brain Res* 134: 109–125, 2001.
- McPeck RM, Keller EL.** Deficits in saccade target selection after inactivation of superior colliculus. *Nat Neurosci* 7: 757–763, 2004.
- McSorley E, Haggard P, Walker R.** Distractor modulation of saccade trajectories: spatial separation and symmetry effects. *Exp Brain Res* 155: 320–333, 2004.
- McSorley E, Haggard P, Walker R.** Time course of oculomotor inhibition revealed by saccade trajectory modulation. *J Neurophysiol* 96: 1420–1424, 2006.
- Milner AD, Goodale MA.** *The Visual Brain in Action*. Oxford, UK: Oxford Univ. Press, 1995.
- Milner AD, Goodale MA.** Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia* 46: 774–785, 2008.
- Mulckhuysen M, Theeuwes J.** Unconscious attentional orienting to exogenous cues: a review of the literature. *Acta Psychol* 134: 299–309, 2010.
- Ogmen H, Breitmeyer BG, Melvin R.** The what and where in visual masking. *Vision Res* 43: 1337–1350, 2003.
- Pelli DG.** The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. *Spat Vision* 10: 437–442, 1997.
- Pellizzer G, Hedges JH.** Motor planning: effect of directional uncertainty with discrete spatial cues. *Exp Brain Res* 150: 276–289, 2003.
- Pellizzer G, Hedges JH.** Motor planning: effect of directional uncertainty with continuous spatial cues. *Exp Brain Res* 154: 121–126, 2004.
- Pisella L, Grea H, Tilikete C, Vighetto A, Desmurget M, Rode G, Boisson D, Rossetti Y.** An “automatic pilot” for the hand in human posterior parietal cortex: toward reinterpreting optic ataxia. *Nat Neurosci* 3: 729–36, 2000.
- Quaia C, Aizawa H, Optican LM, Wurtz RH.** Reversible inactivation of monkey superior colliculus. II. Maps of saccadic deficits. *J Neurophysiol* 79: 2097–2110, 1998.
- Reingold EM, Merikle PM.** Using direct and indirect measures to study perception without awareness. *Percept Psychophys* 44: 563–575, 1988.
- Reingold EM, Merikle PM.** On the inter-relatedness of theory and measurement in the study of unconscious processes. *Mind Lang* 5: 9–28, 1990.
- Robinson DA.** Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res* 12: 1795–1808, 1972.
- Sailer U, Eggert T, Ditterich J, Straube A.** Global effect of a nearby distractor on targeting eye and hand movements. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 28: 1432–1446, 2002a.
- Sailer U, Eggert T, Straube A.** Implications of distracter effects for the organization of eye movements, hand movements, and perception. *Prog Brain Res* 140: 341–348, 2002b.
- Song J, Nakayama K.** Role of focal attention on latencies and trajectories of visually guided manual pointing. *J Vision* 6: 982–995, 2006.
- Song J, Nakayama K.** Target selection in visual search as revealed by movement trajectories. *Vision Res* 48: 853–861, 2008.
- Taylor JL, McCloskey DI.** Triggering of preprogrammed movements as reactions to masked stimuli. *J Neurophysiol* 63: 439–446, 1990.
- Theeuwes J, Kramer AF, Hahn S, Irwin DE.** Our eyes do not always go where we want them to go: capture of the eyes by new objects. *Psychol Sci* 9: 379–385, 1998.
- Thompson KG, Schall JD.** The detection of visual signals by macaque frontal eye field during masking. *Nat Neurosci* 2: 283–288, 1999.
- Tipper SP, Howard LA, Houghton G.** *Behavioural Consequences of Selection from Neural Population Codes. Attention and Performance XVIII*. Cambridge, MA: MIT Press, 2000.
- Tipper SP, Howard LA, Jackson SR.** Selective reaching to grasp: Evidence for distractor interference effects. *Visual Cogn* 4: 1–38, 1997.
- Tipper SP, Howard LA, Paul MA.** Reaching affects saccade trajectories. *Exp Brain Res* 136: 241–249, 2001.
- Ungerleider LG, Mishkin M.** *Two Cortical Visual Systems*. In: *Analysis of Visual Behavior*, edited by Ingle DJ, Goodale MA, and Mansfield RJ. Cambridge, MA: MIT Press, 1982, p. 549–586.
- Van der Stigchel S, Meeter M, Theeuwes J.** Eye movement trajectories and what they tell us. *Neurosci Biobehav Rev* 30: 666–679, 2006.
- Walker R, McSorley E, Haggard P.** The control of saccade trajectories: direction of curvature depends on prior knowledge of target location and saccade latency. *Percept Psychophys* 68: 129–138, 2006.
- Walton MM, Sparks DL, Gandhi NJ.** Simulations of saccade curvature by models that place superior colliculus upstream from the local feedback loop. *J Neurophysiol* 93: 2354–2358, 2005.
- Waszak F, Cardoso-Leite P, Gorea A.** Perceptual criterion and motor threshold: a signal detection analysis of the relationship between perception and action. *Exp Brain Res* 182: 179–188, 2007.
- Waszak F, Gorea A.** A new look on the relation between perceptual and motor responses. *Visual Cogn* 11: 947–963, 2004.
- Wurtz RH, Goldberg ME, Robinson DL.** Behavioral modulation of visual responses in the monkey: stimulus selection for attention and movement. *Prog Psychobiol Physiol Psychol* 9: 43–83, 1980.
- Zivotofsky AZ.** The Duncker Illusion: intersubject variability, brief exposure, and the role of eye movements in its generation. *Invest Ophthalmol Visual Sci* 45: 2867–2872, 2004.

II-3. Expérience 2 : effet du contraste des distracteurs au seuil perceptif

De précédentes études portant sur les relations entre TR et détection perceptive (Waszak & Gorea, 2004 ; Waszak et al., 2007) ont suggéré un double régime de traitement au sein du système visuel, conduisant à une forte association entre les réponses motrice et perceptive pour les stimuli de faible contraste (non masqués) et à une dissociation entre les réponses pour les stimuli de haut contraste (fortement masqués).

Le but de notre seconde expérience était de tester si cette hypothèse, résumable à une dépendance des relations perception-action au contraste des stimuli, était vérifiable pour une mesure motrice plus complète que les TR. Il s'agissait donc de tester l'effet de la variation du contraste d'un distracteur au seuil perceptif et de sa détection sur la formation de mouvements de pointage manuel.

Dans cette étude, les participants étaient placés dans une situation de double tâche similaire à celle de notre première étude. Ils devaient, à chaque essai, pointer vers une cible supraliminaire située dans un carré à droite ou à gauche du point de fixation, puis juger de la présence d'un distracteur au seuil perceptif apparaissant un essai sur deux dans le carré ne contenant pas la cible. Les données relatives aux mouvements de pointage étaient également triées en fonction des catégories perceptives décrites par la TDS (Green & Swets, 1966) : détections correctes, omissions, fausses alarmes et rejets corrects (utilisés comme ligne de base).

Afin de maintenir constante la visibilité du distracteur tout en augmentant le contraste de celui-ci, l'apparition des stimuli était suivie par l'affichage d'un masque rétroactif dont le contraste variait de manière concomitante avec le contraste du distracteur. L'expérience principale se découpait donc en quatre blocs d'essais, chaque

bloc étant défini par un contraste de distracteur (en moyenne pour l'ensemble des sujets : 22.7%, 35%, 46.4% et 66.4% de luminance supplémentaire par rapport au fond) associé avec un contraste de masque spécifique (respectivement 0%, 33%, 66% et 100%).

Les résultats montrent que les trajectoires déviaient systématiquement vers le distracteur lorsque celui-ci était présent et détecté (détectations correctes ou Hits ; voir figure 20) et que l'amplitude des déviations augmentait avec son contraste (à visibilité constante). Lorsque le distracteur était présent mais n'était pas détecté (omissions ou Misses), les trajectoires déviaient vers le distracteur uniquement lorsque le contraste de celui-ci était à son maximum (66.4% avec masque à 100%). Ce patron de résultats suggère une forte dépendance des dissociations perception-action aux paramètres expérimentaux tels que le niveau de contraste des stimuli, en accord avec certaines études antérieures portant sur les TR (Waszak & Gorea, 2004, Waszak et al., 2007). Ces résultats s'accordent également avec le modèle psychophysique à signal unique initialement proposé par Waszak & Gorea (2004) selon lequel les décisions perceptives seraient modulées par la présence d'un masque rétroactif (faisant varier le seuil perceptif) alors que les décisions motrices ne le seraient pas (le seuil moteur fixe ne serait pas affecté par la présence du masque).

Cette étude a également permis de mettre en évidence une compatibilité entre les données recueillies et les modèles neurophysiologiques du masquage visuel (par ex., Breitmeyer, 2007). Ces modèles supposent que la réponse neurale à une stimulation visuelle soit constituée de deux composantes successives, l'une (feedforward) liée à la présence physique de la stimulation et l'autre (feedback), supprimable via masquage rétroactif, reflétant la perception consciente de la stimulation.

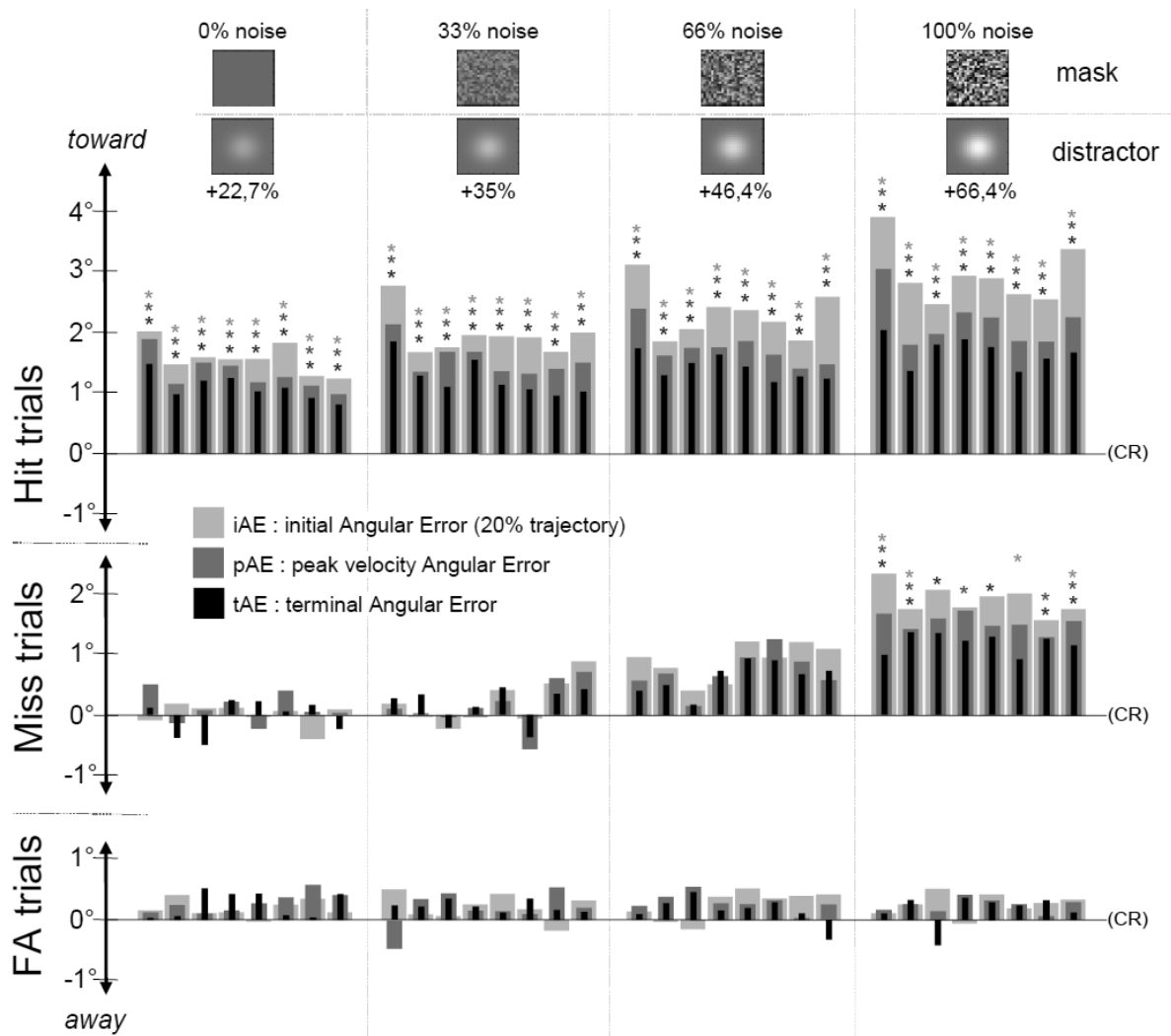


Figure 20. Erreurs angulaires en degrés en fonction du contraste du distracteur lors de détections correctes (Hit trials), omissions (Miss trials) et fausses alarmes (FA trials) par rapport à la performance moyenne enregistrée lors de rejets corrects (CR). Chaque barre représente la performance pour un participant. Les barres gris clair, gris foncé et noires représentent respectivement les erreurs initiales (iAE : 20% de la trajectoire parcourue), les erreurs au pic de vitesse (pAE) et les erreurs au point terminal (tAE). Les performances significatives au niveau individuel sont marquées d'un astérisque. Cette figure, extraite de la version initiale de l'article soumis correspondant à notre seconde étude, fut modifiée au cours du processus de révision. Cette version initiale permet cependant de rendre compte des performances individuelles des participants.

Perception-action dissociations depend on the luminance contrast of the stimuli

Deplancke A¹, Madelain L¹, Gorea A², Coello Y¹

Author Contributions

Definition of the research theme: AD, LM, AG and YC

Method design and experiment: AD

Data analysis: AD, LM, and YC

Results interpretation and paper writing: AD, LM, AG and YC

1. URECA (EA 1059), University Lille Nord de France, France

2. LPP (UMR-CNRS 8158), University Paris Descartes, France

Running head: Effect of visual contrast on perception and action

Corresponding author:

Pr. Yann COELLO
Cognitive and affective Sciences Research Unit
University Lille Nord de France
BP 60149
F.59653 Villeneuve d'Ascq cedex, France
Phone: +33.3.20.41.64.46.
Fax: +33.3.20.41.63.24.
Email: yann.coello@univ-lille3.fr

Abstract

The observation that near threshold low contrast visual distractors can equally influence perceptual state and goal-directed motor responses was recently taken as an argument against a sharp separation between a conscious vision for perception and an unconscious vision for action. However, data supporting the dual visual system theory have involved high contrast stimuli. In the present study, we assessed the effect of varying the contrast of a near-threshold visual distractor while keeping its visibility constant using backward noise masks. Eight participants performed fast manual reaching movements toward a highly visible target while subsequently reporting the presence/absence of a near-threshold distractor appearing at the opposite location with respect to the body midline. For all distractor contrasts, hand trajectory deviations toward the distractor were observed when the distractor was present *and* detected. When the distractor remained undetected, deviations only occurred at its highest contrast level. The subliminal motor effect traditionally observed in visual masking studies may therefore primarily depend on the luminance contrast of the interfering stimuli. These results suggest that dissociations between perceptual and motor responses can be explained by a single signal model involving differential thresholds for perception and action that are specifically modulated as a function of both the requirements of the task and the contrast level of the stimuli. Such modulation is compatible with neurophysiological accounts of visual masking in which feedforward activation to - and feedback activation from - higher visual areas are respectively correlated with the actual presence of the stimulation and its conscious perception.

Keywords: perception action, visual masking, visual distractor, hand movements, trajectory deviations.

Introduction

In the last decades, numerous studies have provided converging arguments favouring the existence of a dual visual system based on two anatomical and functional distinct pathways for perception and action: a ventral stream projecting from the primary visual cortex to the inferior temporal cortex and dedicated to object identification and conscious perception, and a dorsal stream in charge of object-directed actions and projecting from the primary visual cortex to the posterior parietal cortex (Goodale et al. 2005; Goodale and Milner 1992; Milner and Goodale 1995, 2008; Goodale 2008). One of the main arguments in favour of this perception-action dichotomy came from the differential effects of illusory visual stimuli on perceptual and motor responses (Aglioti et al. 1995; Bridgeman et al. 1981; Coello et al. 2007; Ganel et al. 2007; Kroliczak et al. 2006; Zivotofsky 2004) as well as from visual masking experiments in which even fully-masked, i.e. not consciously perceived primes or distractors, were found to influence reaction times and kinematics aspects of reaching movements (Amundson and Bernstein 1973; Binsted et al. 2007; Breitmeyer and Melvin 2003; Schmidt 2002; Taylor and McCloskey 1990; Van der Stigchel et al. 2009).

A thorough analysis of these studies highlighted however several theoretical and methodological flaws weakening the claim that a clear-cut separation exists between a conscious vision for perception and an unconscious vision for action as inferred from visual illusion (Bruno and Franz 2009; Bruno et al. 2010; Smeets and Brenner 1999, 2001, 2006; Smeets et al. 2002; Franz et al. 2001; Franz and Gegenfurtner 2008) and visual masking studies (Holender and Duscherer 2004; Reingold and Merikle 1990; Waszak et al. 2007). The criticisms emphasized the necessity to take into account critical experimental factors such as the nature of the task, the characteristics of the stimuli or the difficulty (or even impossibility) of matching the conditions under which motor and perceptual responses were recorded, before

drawing general conclusions about a perception-action dissociation within the visual system (Bruno et al. 2010; Cardoso-Leite and Gorea 2010; Smeets and Brenner 2006).

Recent studies have provided new insights into this debate by assessing, on a trial-by-trial basis, both perceptual and motor responses in the presence of near-threshold visual stimuli (Deplancke et al. 2010; Cardoso-Leite et al. 2007, 2009; Waszak and Gorea 2004). In these experiments, participants usually performed a motor task involving a highly visible target (reaction time, goal-directed reaching movement or ocular saccade) and subsequently judged the presence/absence of a near-threshold distractor or prime (perceptual task) appearing temporally close to the target onset. The Yes/No design of the perceptual task allows a trial-by-trial classification of the motor responses according to the four standard response categories of Signal Detection Theory (SDT; Green and Swets 1966): Hits (distractor present and detected), Misses (present but not detected), Correct Rejections (absent and not detected) and False Alarms (absent but detected). In contradiction with the widespread idea of a compulsory effect of not consciously perceived visual stimuli on motor responses (Binsted et al. 2007; Goodale 2008; Milner and Goodale 1995, 2008; Ogmen et al. 2003; Schmidt 2002; Taylor and McCloskey 1990), the main outcome of these studies was that perceptual and motor responses (i.e. manual reaction times: Cardoso-Leite et al. 2007, 2009; Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007; saccade trajectories: Cardoso-Leite and Gorea 2009; or manual trajectories: Deplancke et al. 2010) were strongly coupled: on most occasions motor responses were affected by the presence of a distractor or prime only when the latter was consciously perceived (Hit trials).

Trajectory deviations of saccades (for a review, see Van Der Stigchel et al. 2006) or hand reaching movements (Lee 1999; Sailer et al. 2002; Song and Nakayama 2008; Tipper et al. 1997) in the presence of irrelevant distractors have been interpreted as resulting from a competitive influence of these distractors during the process of target selection for action

(Tipper et al. 1997, 2000, 2001). According to these authors, each stimulus of a visual scene (i.e. target and distractors) activates a specific region in the retinotopic motor map of the neurophysiological structures involved in visual target selection (e.g. superior colliculus) with the endpoint location of the reaching response being specified by spatially averaging these activations (McPeck and Keller 2004; Robinson 1972; Wurtz et al. 1980). For short reaction time responses (resulting from excitatory processes only), a motor trajectory deviation toward the distractor is typically observed; for longer reaction times (i.e., above 200ms), a reactive inhibition of the irrelevant distractor-triggered activity leads to a deviation away from this distractor (McSorley et al. 2006; Tipper et al. 2001; Van Der Stigchel and Theeuwes 2005, 2008).

Using near threshold distractors meant to interfere with target selection and thus with reaching trajectories during the early stages of visual processing, Deplancke et al. (2010) and Cardoso-Leite and Gorea (2009) respectively found that deviations toward and away from the distractor were highly correlated with the perceptual state evoked by the distractor, in that they were mainly observed on Hit trials. However, Deplancke et al. (2010) also reported a marginal effect of the distractor on reaction times in Miss trials when the distractor's contrast was high¹. This observation suggested the possibility of a different effect of the distractor on perceptual and motor responses depending on the contrast level of the distractor (see Waszak and Gorea 2004 and Waszak et al. 2007 for a similar suggestion in reaction time experiments). The purpose of the present study was to test this hypothesis by assessing the effect of varying the contrast of a near-threshold distractor on manual motor responses.

In the present experiment, participants performed a dual task: a fast pointing movement toward a highly supra-threshold target appearing randomly at one of two possible

¹ This effect was observed for the few participants with the highest detection threshold who were therefore presented with the highest distractor contrast at any given visibility level (i.e. d'). No effect was observed on the pointing trajectories.

locations and a detection task bearing on the presence/absence of a close to threshold distractor concurrently presented at the symmetrical location with respect to the target along the sagittal plane. The contrast of the near-threshold distractor was varied across the conditions while keeping its visibility constant by adding a backward noise mask. Motor performances were classified according to the participants' perceptual state, i.e Hits, Misses, False Alarms and Correct Rejections (used as baseline). To focus on the early stages of visual processing (excitatory processes involved in target selection), we also constrained participants to produce short reaction time motor responses (McSorley et al. 2006).

Methods

Participants

Eight voluntary naïve participants were included in this experiment (five males; mean age 27 years). They all had normal or corrected-to-normal visual acuity. This research was performed in agreement with the local ethical committee guidelines and in accordance with the principles of Helsinki declaration.

Experimental setup

The experimental setup consisted in a rectangular box (60 cm high, 90 cm wide and 75 cm deep). Stimuli were displayed on a 21" CRT (1024 x 768 px, 100 Hz) monitor placed upside-down on the top surface of the structure. Participants perceived the projection of the monitor's image on their horizontal workspace thanks to a mirror dividing the apparatus horizontally (mean background luminance after reflection of the monitor's image on the mirror was 3.5 cd/m²) that prevented direct vision of the hand. The planar (X,Y) coordinates of the right hand pointing movements were recorded through an electromagnetic stylus held by the participant (Grip Pen Intuos 3 ZP-501E) on a digitizer tablet (Wacom Intuos 3 PTZ-

1231W, A3 size) placed horizontally in the workspace. The participants' head rested on a chin and forehead support tilted toward the mirror plane at a 30° angle. The experimental room was in darkness during the whole experiment. Stimulus display and response recording were controlled using Matlab 7.6.0. software and the Psychophysics Toolbox (ptb -3, Brainard, 1997; Pelli, 1997).

Stimuli

Two spatial landmarks were displayed on the screen indicating the manual response starting position and the visual fixation point. (see Figure 1). The starting position (2 px diameter black dot (0.09° of visual angle), 100% contrast with respect to the background) was displayed at the location corresponding to the stylus' physical starting zone. The fixation point (4 px diameter black dot (0.19° of visual angle), 100% contrast) was located 6.5 cm (7.72° of visual angle) above the starting position along the body midline. Stimuli were presented inside two 1 cm x 1 cm (1.19°x1.19°) empty black square-frames (1 px thickness) whose centre was located 6 cm (7.16° of visual angle) to the right or left of the fixation point, i.e. at ±45° degrees with respect to the body midline from the starting position. The target (a 100% luminance contrast, red patch) randomly filled one of the two square-frames. The distractor, when presented, was displayed in the square-frame opposite to the target. It was a white Gaussian luminance blob (standard deviation of 0.3°) with a luminance adjusted to yield a d' close to perceptual threshold. The target and distractor were presented for 10 ms.

A backward mask characterized by one of four noise levels was used to keep distractor's visibility constant while manipulating its contrast with respect to the background. The four noise levels were defined by the luminance contrast of the pixels of the mask, each of them being randomly selected between ±0% (no mask), ±33%, ±66%, or ±100% of the background mean luminance (3.5 cd/m²). The mean luminance of each mask was however

equal to the background luminance. The mask was displayed in both frames for 150 ms immediately after the stimuli (target alone or target and distractor) presentation.

Procedure

Participants performed 700 trials for each of the four mask noise levels: 100 familiarization trials designed to establish individual Reaction Times (RT) distribution and to foster participants to produce fast motor responses; 300 contrast adjustment trials used to assess, for each participant, the four distractor luminance contrasts yielding a close to threshold distractor visibility over the 4 contrast levels of the backward mask²; and 300 trials in each of the four main experimental blocks (see below). Experimental blocks were counterbalanced across the participants.

At the beginning of each trial, participants positioned the stylus on the tablet location corresponding to the visual starting point using their right hand. They then clicked on the stylus button to start the trial. The contrast of the starting and fixation dots, initially set at 100%, dropped after 100 ms to 50% to cue the beginning of the trial. After a random period of 500-1000 ms, the target alone or both the target and the distractor were displayed for 10 ms. The target appeared randomly in either the left or right square-frames. In 50% of the trials, the distractor appeared in the other frame. The noise mask (either 0%, 33%, 66% or 100%) was then immediately displayed in both square frames for 150 ms (Figure 1). The square frames remained visible for another 1000 ms, a period during which the participant had to perform a fast but accurate pointing movement toward the target location. Following the speeded pointing response (provided that the RT lasted between 150 ms and the 95th percentile of the RT distribution individually assessed in the familiarization trials), participants indicated whether or not they detected the distractor. A feedback about the actual presence of the

² During the 100 first trials, the contrast of the distractor varied according to a 1-up 2-down staircase procedure (Levitt, 1971) with a contrast increment/decrement step of 1%. In the remaining 200 trials, the contrast of the distractor was randomly picked up within a [-2% +2%] interval (5 different contrasts, in steps of 1%) about the lowest contrast value obtained between the 90th and the 100th preceding trials. The contrast leading to the d' closest to 1.5 was then selected for each level of noise mask and for each participant.

distractor was then displayed on the computer screen (see Figure 1) to prevent participants from adopting a conservative strategy consisting in systematically answering “no” when they were not fully confident about the presence of the distractor. In other words, providing this feedback was expected to reduce the response bias (i.e. to yield a response criterion, c , close to optimal).



Figure 1. Temporal sequence of stimuli presentation and participants’ responses.

Data recording and analysis

Perceptual sensitivity and response bias. Perceptual responses were classified as Hits, Misses, False Alarms (FA) and Correct Rejections (CR). The overall sensitivity (d') and response criterion (c) of each participant were then computed for each contrast condition.

Spatial and temporal performances of motor responses. Hand movement trajectory was sampled at a frequency of 200 Hz with a spatial definition of 0.01 mm (0.012° of visual angle). The onset of the hand movement was defined as the last point in time before the hand's instantaneous velocity exceeded 20 mm/s. The offset of the movement was defined as the first point in time at which hand velocity dropped below the same velocity threshold. Reaction Time (RT) and Movement Time (MT) were computed using these temporal landmarks. Pointing movement angle was computed at three different points along the hand trajectory progression and was then transformed into signed Angular Error (AE) by subtracting from each movement angle the corresponding baseline (CR trials) mean angle for each participant and each Hit, Miss and FA trial. Movement angles were computed by calculating the angle of the vector defined by the hand starting position and the hand position at: (i) 20% of the covered trajectory (initial Angle - iA); (ii) peak hand velocity³ (peak velocity Angle - pA); and (iii) movement endpoint (terminal Angle – tA; see Figure 2).

³ Peak velocity was on average reached at 34.71% (SD: 4.3, range: 28.11% to 49.35%) of covered trajectory.

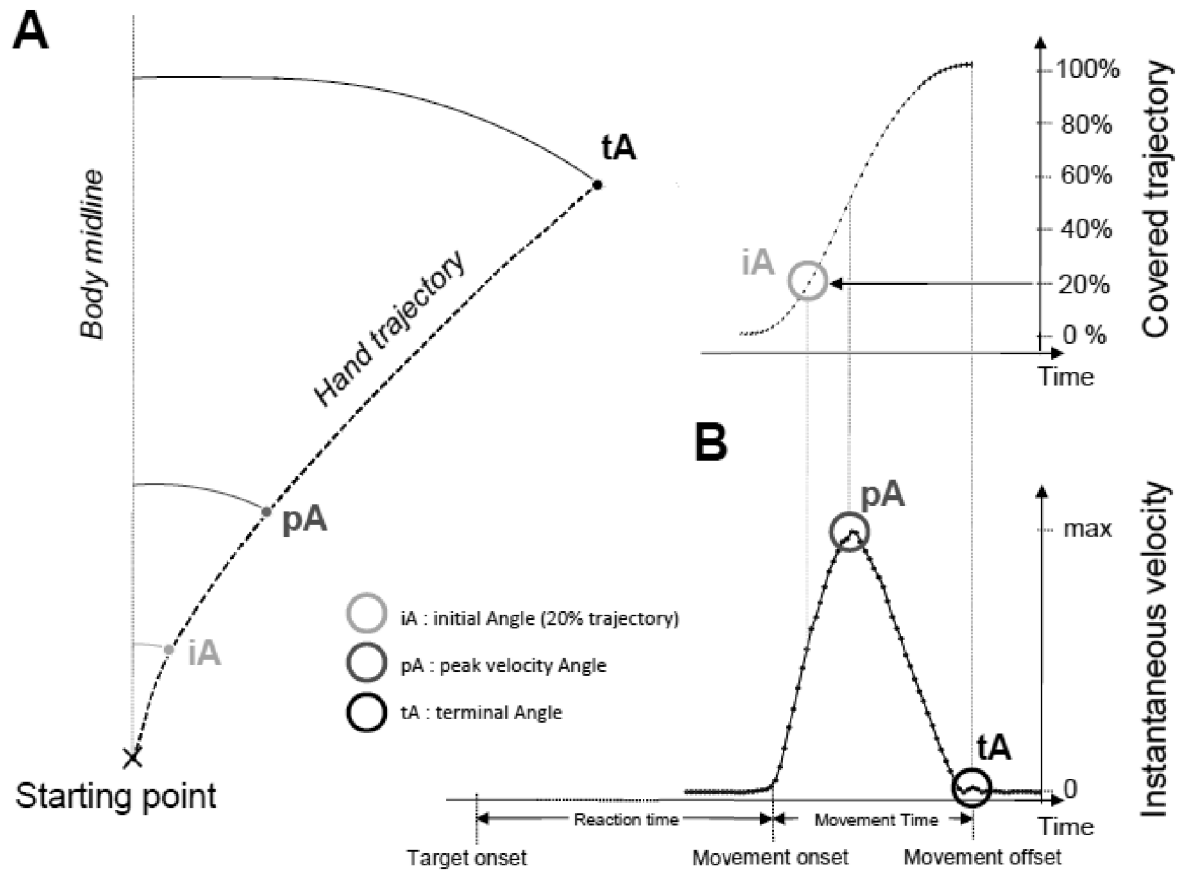


Figure 2. (A) Example of a typically curved pointing movement with the points at which initial (iA), peak velocity (pA) and terminal (tA) angles were computed. (B) Top panel: iA corresponds to the angle at 20% of the covered trajectory. Bottom panel: pA and tA are defined according to instantaneous velocity. Initial (iAE), peak velocity (pAE) and terminal (tAE) Angular Errors in Hit, Miss and FA trials were then calculated by subtracting from these angles the corresponding (right or left) average angles measured for CR trials (baseline).

Trials were classified according to the four perceptual response categories specified by the Signal Detection Theory, i.e. Hits, Misses, FAs and CRs. RTs, MTs and AEs were normalized with respect to those obtained in CR trials: the value measured on each Hit, Miss or FA trial was subtracted from the average CR value for the same target position (e.g., RT obtained for each left target Hit trial was subtracted from the average RT for left target CR trials). A total of 139 pointing movements (1.45% of the movements) were also discarded from the analysis as the iAE of these movements was larger than 45° from baseline (CR). Statistical comparisons of experimental conditions were performed using repeated measures ANOVAs and Post-hoc Scheffé tests.

Results

Summary of the results

The data analyses revealed that hand reaching movements (motor responses) deviated toward the distractor in all contrast conditions (from 22.7% to 66.4% distractor contrasts) when the distractor was physically present and detected (Hit trials). Trajectories also deviated significantly toward the undetected distractors (Miss trials), but *only* when the distractor's contrast reached the highest level (66.4%). Moreover, deviations in Miss trials were smaller than those observed in Hit trials for the same contrast level. AEs and MTs increased concurrently with the contrast of the distractor in both Hit and Miss trials. When the distractor affected the hand trajectory, the effect was larger at the beginning of the movement and decreased through movement execution ($iAE > pAE > tAE$). No trajectory deviation or variation of MT was observed in FA trials. Finally, the presence of the distractor did not affect RTs. Results are detailed below.

Discarded trials

On average, 3.81% of trials (range: 0% to 15% per session) were discarded because of non-valid RTs (i.e. < 150 ms or longer than the 95th percentile of the RT distribution obtained in familiarization trials). RTs were computed online and these trials were repeated at the end of each session. Among these failed trials, 97.8% were late or no-go motor responses and 2.2% were anticipations. Furthermore, an additional 3.27% of trials were discarded from offline analysis because participants did not start their pointing movements from the starting zone or took off the stylus from the tablet during movement execution.

Distractor contrasts, perceptual sensitivity (d') and decision criteria (c)

Table 1 presents for each of the eight participants the number of Hit (nH) and FA (nFA) trials obtained in the main experiment for each of the four distractor contrast conditions (ct) coupled with the four mask strengths together with the corresponding perceptual sensitivity values (d') and decision criteria (c). The contrasts of the distractor significantly varied across the four mask conditions (one-way repeated measures ANOVA: $F(3,21) = 266.44$, $p < .01$; Scheffé post-hoc tests $p < .01$ for each paired comparison; means over participants were 22.7%, 35%, 46.4% and 66.4% contrast) while d' values were kept approximately constant across the four contrast conditions (average d' : 1.476; one-way repeated measures ANOVA: $F(3,21) = .62$, $p = 0.61$, NS). Also, c values did not vary significantly across the four contrast conditions (average c : 0.03; $F(3,21) = 2.03$, $p = 0.14$), indicating that participants' response strategy remained constant across conditions.

Sjts	Mask contrast = 0					Mask contrast = 33					Mask contrast = 66					Mask contrast = 100				
	d'	c	%H	%FA	ct	d'	c	%H	%FA	ct	d'	c	%H	%FA	ct	d'	c	%H	%FA	ct
1	1,74	0,1	78,0	16,7	29	1,59	0,05	77,3	20,0	44	1,49	0,14	72,7	18,7	57	1,62	-0,08	81,3	23,3	78
2	1,41	0,04	74,7	22,7	24	1,19	-0,01	72,7	28,0	34	1,85	0,13	78,7	14,7	43	1,41	-0,04	77,3	25,3	64
3	1,24	0,24	64,7	19,3	23	1,66	-0,06	81,3	22,0	33	1,77	-0,11	84,0	22,0	43	1,31	0,37	61,3	15,3	69
4	1,26	0,16	68,0	21,3	22	1,40	0,1	72,7	21,3	34	1,29	0,08	71,3	23,3	47	1,46	-0,02	77,3	24,0	61
5	1,74	-0,1	83,3	22,0	24	1,27	-0,05	75,3	28,0	36	1,45	-0,14	80,7	28,0	45	1,77	-0,2	86,0	24,7	64
6	1,35	0,05	73,3	23,3	21	1,35	0,01	74,7	24,7	34	1,57	-0,3	86,0	31,3	43	1,64	-0,02	80,0	21,3	57
7	1,33	0,08	72,0	22,7	20	1,48	0,01	76,7	22,7	31	1,76	-0,01	81,3	19,3	42	1,51	-0,11	80,7	26,0	63
8	1,48	0,31	66,7	14,7	19	1,44	0,25	68,0	16,7	34	1,19	-0,01	72,7	28,0	51	1,24	0,1	74,7	22,0	75
All	1,45	0,11	72,6	20,3	22,7	1,42	0,04	75	22,9	35,0	1,54	-0,03	78	23,2	46,4	1,49	0,00	77	22,8	66,4
SD	0,18	0,12	5,80	2,96	2,9	0,15	0,09	3,68	3,64	3,64	0,22	0,14	5,23	5,27	4,87	0,16	0,16	6,8	3,17	6,67

Table 1. Perceptual sensitivity (d'), criterion (c), percentage of Hits (nH) and False Alarms (nFA) and distractor contrast (ct) used for each participant and each masking condition. Distractor's contrast is expressed in additional percentage according to the background luminance. Participants performed a total of 150 trials without distractor (entailing either a Hit or a Miss) and 150 trials with a distractor (entailing a False Alarm or a Correct Rejection).

Angular Errors (AEs)

For each participant and each Hit, Miss and FA trial, AEs were computed at the initial (iAE), peak velocity (pAE) and terminal (tAE) hand position points and subtracted from the

corresponding (right or left) average AEs measured for this participant's CR trials (baseline). Figure 3 plots the effects of contrast and perceptual state on AEs.

Baseline (Correct Rejections)

Considering all participants and all conditions, mean absolute iAE, pAE and tAE for CR trials (baseline) were respectively 36.22° (SD: 5.53), 36.84° (SD: 5.02), and 38.87° (SD: 5.16) with respect to the body midline. A two-way repeated measures ANOVA revealed that these baseline AEs did not vary as a function of the mask contrast conditions ($F(3,21) = .15, p = .93$), but depended on the point in trajectory progression: tAE were greater than iAE and pAE ($F(2,14) = 14.60, p < .01$; Scheffé tests $p < .01$). Such slight curvature has been extensively reported for natural hand movements (Boessenkool et al. 1998; Miall and Haggard 1995; Osu et al. 1997; Wolpert et al. 1994) and may be attributed to motor responses optimization for minimizing endpoint variability (Harris and Wolpert 1998).

Hit, Miss and FA trials

Relative AE (i.e. with respect to CR trials; see above) statistics for Hit, Miss and FA trials were performed using a three-way repeated measures ANOVA: 4 distractor contrasts (averages over participants: 22.7%; 35%; 46.4%; 66.4%) \times 3 points in trajectory progression (iAE; pAE; tAE) \times 3 response categories (Hit, Miss, False Alarm). Means and standard deviations for the group's performances are represented in Figure 3.

Statistical analyses revealed that AEs were larger in Hit than in Miss and FA trials and in Miss than in FA trials ($F(2, 14) = 157.54, p < .01$; all Scheffé paired comparisons $p < .01$) and increased with the contrast of the distractor ($F(3, 21) = 143.06, p < .01$) beyond 46.4% contrast in Hit trials and beyond 35% contrast in Miss trials (response category \times contrast interaction: $F(6, 42) = 38.89, p < .01$; all Scheffé being significant at $p < .01$ beyond 46.4%

contrast for Hits and 35% contrast for Misses) with no such contrast dependency for FA trials. It is also noteworthy that AEs always remained significantly smaller in the Miss than in the Hit trials even in the 66.4% contrast condition in which the trajectory deviations were maximal (iAE: $t(7) = 6.84, p < .01$; pAE: $t(7) = 5.33, p < .01$; tAE : $t(7) = 4.43, p < .01$). In short, these results indicate that: (i) a present and detected distractor (Hit trials) had a compulsory effect on motor responses which increased with the contrast of the distractor; (ii) such effect was also observed with a not detected distractor (Miss trials), but to a lesser extent and only when the distractor's contrast was high.

Also, AEs progressively decreased during the completion of the movement ($F(2, 14) = 40.93, p < .01$; all Scheffé paired comparisons $p < .01$) but only when the distractor had an effect on trajectories. This effect was indeed dependent of the category of response (trajectory progression \times response category interaction: $F(6, 42) = 65.17, p < .01$) as it concerned only Hit ($p < .01$ for all Scheffé tests) and Miss ($p < .01$ for the iAE/tAE comparison) trials; and varied with the contrast of the distractor (trajectory progression \times contrast interaction: $F(6, 42) = 7.55, p < .01$) as it was only observed in the 46.4% (Scheffé $p < .01$ for the iAE/tAE comparison) and 66.4% ($p < .01$ for iAE/pAE and iAE/tAE comparisons) contrast conditions. The double interaction (response category \times contrast \times trajectory progression) was not significant ($p > .05$).

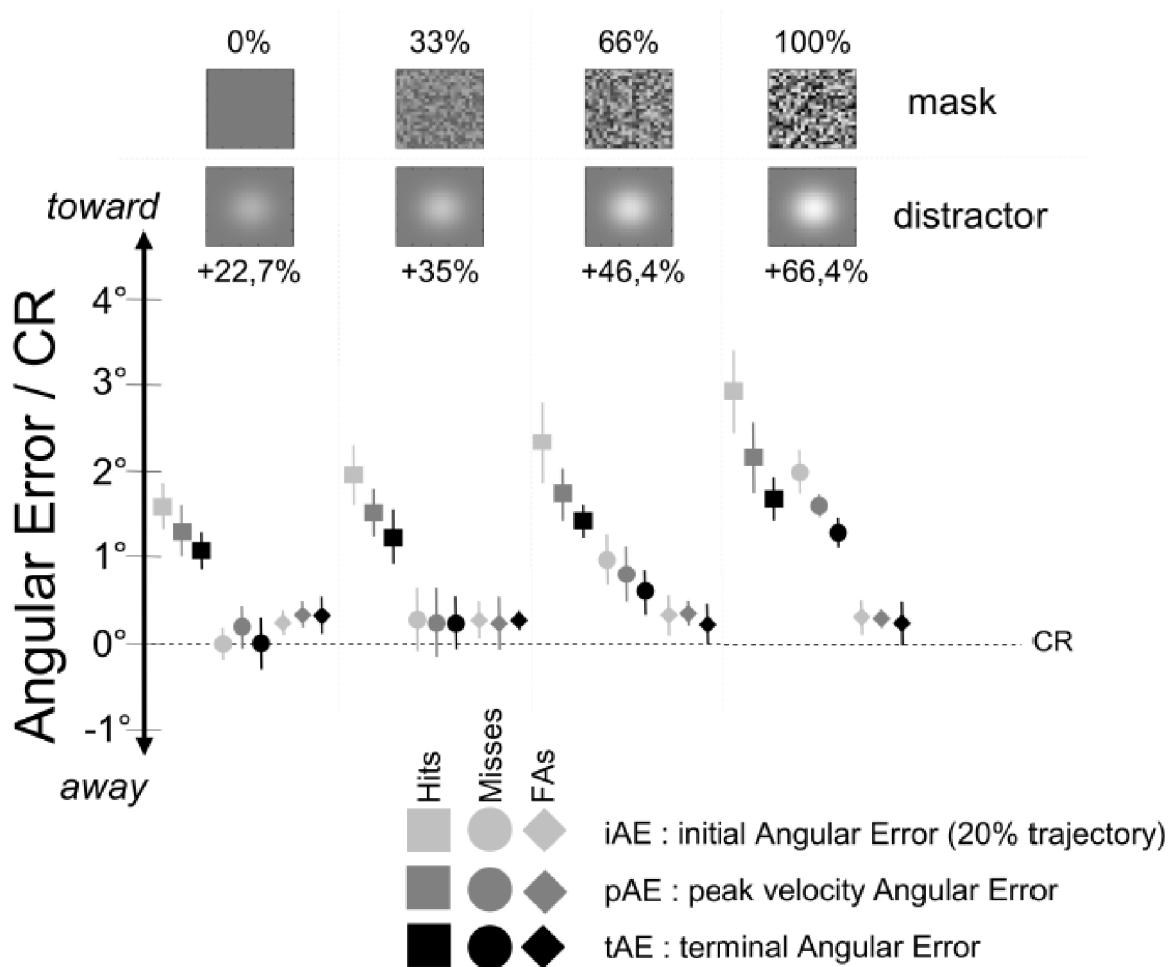


Figure 3. Initial (iAE), peak velocity (pAE) and terminal (tAE) Angular Errors according to the Correct Rejection trials for Hit, Miss and False Alarm (FA) trials. Positive and negative values are respectively Angular Errors toward and away from the distractor. Each symbol represents the mean performance of the eight participants. Error bars are standard deviations.

Reaction Times (RTs)

RTs in Hit, Miss and FA trials were computed relative to the mean RTs obtained in CR trials for each participant in for each contrast condition. These RT differences were then analysed by means of a two-way ANOVA (perceptual response category (Hits, Misses, FAs) × contrast condition (22.7%; 35%; 46.4%; 66.4%)).

Baseline (Correct Rejections)

Mean RT over all the participants and conditions was 255.66 ms (SD: 37.16ms). Mean RTs in the 22.7%, 35%, 46.4% and 66.4% contrast conditions were respectively 251.12 ms

(SD: 35.87 ms), 254.12 ms (SD: 37.36 ms), 258.37 ms (SD: 37.74 ms) and 259.00 ms (SD: 44.27 ms), these variations being not statistically significant ($F(3,21) = .16, p = .92$).

Hit, Miss and FA trials.

Analysis did not show any effect of either response category ($F(2, 14) = 0.19, p = .83$) or contrast of the distractor ($F(3, 21) = 0.11, p = .95$). Such RT independency from both distractor contrast and perceptual response category was expected given that the target contrast was constant and that the visibility of the distractor was kept constant whatever its contrast. Similar results showing trajectory deviations in the presence of distractors without influence on RTs have already been reported while using both near-threshold (Cardoso-Leite and Gorea 2009) and suprathreshold (Welsh et al. 1999) stimuli.

Movement Times (MTs)

The statistical analysis was identical to the one performed on RTs.

Baseline (Correct Rejections)

Mean MT for CR trials was 292.3 ms (SD: 33.84ms), and respectively 297.62 ms (SD: 43.05 ms), 302 ms (SD: 29.61 ms), 284.94 ms (SD: 31.02 ms) and 284.63 ms (SD: 33.31 ms) respectively in the 22.7%, 35%, 46.4% and 66.4% contrast condition. The variations of these MTs were not statistically significant ($F(3,21) = .79, p = .51$).

Hit, Miss and FA trials

Overall, MTs were very close to those observed in CR trials, the largest average difference being only of about 6 ms. However, the two-ways repeated measures ANOVA (response category \times contrast) revealed a pattern of results similar to AEs: MTs were slightly

longer in Hit than in Miss and FA trials and in Miss than in FA trials ($F(2, 14) = 245.52, p < .01$; all Scheffé tests $p < .01$) and increased with the contrast of the distractor ($F(3,21) = 23.92, p < .01$). As for AEs, the latter effect was mainly observed (i) in high contrast conditions (for all Scheffé tests between the highest contrast condition and the three others $p < .01$; except for the comparison between the first (22.7% contrast) and the third (46.4%) contrast condition where $p < .05$), and (ii) in Hit and Miss trials (response category \times contrast interaction: $F(6,42) = 7.08, p < .01$; Scheffé tests $p < .01$ only when comparing the highest contrast condition and the two lower ones), with no variations in FA trials. As a whole, these results indicate that a slight increase of MTs concurred with the increase of AEs, probably as a result of extra time needed to accomplish the curved trajectory. The significant correlation between AEi and MT ($r^2 = .82, p < .01$) is in line with this assumption.

Discussion

The purpose of the present study was to evaluate in a manual reaching task the effect of a near threshold distractor of variable contrast but fixed visibility on the relation between the detection of this distractor and the early visual process responsible for trajectory deviations of hand-to-target movement toward this distractor. In four experimental conditions yoking four backward mask contrasts (0%, 33%, 66% and 100%) with four distractor contrasts (22.7%, 35%, 46.4% and 66.4% when averaged across participants) so as to keep each participant's distractor sensitivity constant and close to the perceptual threshold, participants performed fast pointing movements toward a highly visible target and subsequently provided, on each trial, a perceptual judgment on the presence/absence of the near threshold distractor presented in 50% of the trials at a position symmetrical to that of the target along the horizontal meridian.

Previous models of visual target selection for action are consistent in considering how the processing of a visual distractor leads to hand-to-target trajectory deviations toward or away from this distractor (Tipper et al. 1997, 2001; see also Arai and Keller 2005; Godijn and Theeuwes 2002; Song and Nakayama 2006, 2008; Quaia et al. 1998; Walton et al. 2005). According to these models, target selection depends on spatially localised activations in a visuomotor map where the activity generated by the presence of a target and a distractor are merged to provide the terminal endpoint of the movement. For short reaction time responses (McSorley et al. 2006), as in the present study, endpoint specification is assumed to be based on early excitatory processes leading to a shift of movement endpoint *toward* the distractor (the well-known ‘global effect’, see Findlay 1982; Sailer et al. 2002). By contrast, longer reaction times (i.e., above 200 ms) lead to a deviation *away* from the distractor, possibly due to a reactive inhibition of the irrelevant distractor-triggered activity (McSorley et al. 2006; Tipper et al. 2001).

Accordingly, deviations toward the distractor were observed in the present study when prompting the participants to respond with short reaction times, i.e. when focussing on the early visual processing involved in target selection (McSorley et al. 2006). Also, we found that trajectory deviations were larger at hand-movement onset and decreased along the progression of the movement. This supports the notion that while movement’s initial programming was biased toward the distractor (Arai and Keller 2005; Godijn and Theeuwes 2002; Quaia et al. 1998; Song and Nakayama 2006, 2008; Tipper et al. 2001; Walton et al. 2005), fast mid-flight trajectory corrections occurred as the movement unfolded (Fautrelle et al. 2010; Song and Nakayama 2006, 2008). Importantly, one has to consider that the appearance of the mask in both frames could have reduced target’s salience and then contributed to increase deviation effects toward the distractor. However, as angular errors, reaction times and movement times were not different according to the masking conditions in

CR trials (baseline), deviation effects in Hit and Miss trials seem instead to be due to the modification of the distractor's contrast itself and not to such target salience reduction.

However, the critical finding of the present study is that the deviation toward the distractor depended on both the participant's perceptual state and the distractor contrast, despite the fact that the visibility (d') of the distractor was kept constant. For the two lower distractor contrasts (22.7% and 46.4%), pointing movements deviated toward the distractor *only* when the latter was detected (perceptual Hits), with no significant deviations for perceptual Misses. As previously noted on the basis of data obtained with similar experimental paradigms measuring either manual reaction times (Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007), saccade trajectories (Cardoso-Leite et al. 2009) or manual trajectories (Deplancke et al. 2010), the lack of effect of non-perceived, though available, visual stimuli on motor behaviour challenges the dominant view according to which visual stimulation is processed along two distinct pathways, one for conscious perception and the other for action (e.g. Goodale 2011; Westwood and Goodale 2011). Instead, the present data suggest a strong visuo-motor coupling similar to what have been previously reported in a number of other experimental studies involving either visual illusions (e.g. Franz and Gegenfurtner 2008), temporal order judgments (Cardoso-Leite et al. 2007), images classification (e.g. Eckstein et al. 2007), motion perception and pursuit eye movements (e.g. Debono et al. 2012), or perception and action in a 3D environment (Knill and Kersten 2004, for a review, see Cardoso-Leite and Gorea 2010).

In apparent contrast with these studies, however, we also found in the present experiment that undetected visual stimuli can affect motor behaviour, providing that the visual stimulus was presented with a high luminance contrast (i.e. at least 64% according to the background) while maintaining its visibility constant and close to the perceptual threshold by means of backward masking. This observation indicates that dissociation between perceptual

and motor responses can be obtained providing that the undetected visual information itself, either masked or not, reaches a sufficient contrast level. These data thus generalize to complex motor behaviour previous observations made by Waszak et al. (2007), who found a similar pattern of results using reaction times measurement. Interestingly, the common point between these two studies and the other ones reporting a subliminal effect of visual stimulation on the action system (Amundson and Bernstein 1973; Binsted et al. 2007; Cressman et al. 2007; Ogmen et al. 2003; Taylor and McCloskey 1990; Van der Stigchel et al. 2009) is precisely the use of high contrast, strongly masked distracting stimuli. In line with this, all studies which failed to show an impact of subliminal stimulations on motor behaviour used low contrast distractors either with visual masks or not (Deplancke et al. 2010; Cardoso-Leite et al. 2009; Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007). Thus, as previously pointed out (Bruno et al. 2010; Cardoso-Leite and Gorea 2010; Smeets and Brenner 2006), the outcome of experiments bearing on the relation between perceptual and motor processes depends on a number of experimental design features such as the nature of the perceptual and motor tasks, the response modes and, as shown in the present study, the contrast of the interfering stimuli.

The contrast-dependent perceptuo-motor coupling vs. dissociation presently observed can be accounted for by a model where perceptual and motor decisions are based on the same incoming signal, but referenced to distinct decisional thresholds or criteria (Miller and Schwarz 2006; Waszak and Gorea 2004; Waszak et al. 2007). In the context of the present paradigm, such model posits that perceptual and motor decisions are differentially modulated by the presence of a mask of variable contrast. On the one hand, as the perceptual task required to compare visual activations elicited by the mask alone and by the mask plus distractor, perceptual decisions must be taken with reference to a relatively high visual activation regime elicited by the highly suprathreshold mask. On the other hand, the motor

response should be triggered anytime the visual activation elicited by the (also suprathreshold) target exceeds a decision criterion referenced to the absence of any visual activity and hence substantially lower than the perceptual criterion. Consequently, the visual activation elicited by a high contrast, strongly masked distractor might be sufficiently strong to exceed the motor threshold (and thus to influence the motor response) but not strong enough to exceed the perceptual criterion (thus entailing a perceptual miss in some trials). The consequence of this particular activation state would thus translate into a perceptual-motor “dissociation”. With lower mask and distractor contrasts, the perceptual criterion will be set at a lower visual activation level so that the distractor-triggered activation failing to exceed this criterion (a perceptual miss) will also fail to exceed the motor criterion. No impact on the motor response will be observed in this case, thus revealing a perceptual-motor “coupling”. According to this interpretation, the observed visuo-motor “dissociation”/“coupling” duality is the consequence of how visual information is processed depending on the contrast level of the stimuli and the requirements of the task.

Current neurophysiological models of visual masking (Breitmeyer and Ganz 1976; Lamme 1995; Macknik and Livingstone 1998) may account for the present data in a complementary way. According to these models, the early neuronal response to a visual stimulus (e.g., a distractor) consists of two successive neural components: a first stimulus-dependent component, presumably processed through a transient feedforward sweep of activation, and a second perception-dependent component consisting in a sustained re-entrant activation from higher cortical areas (for recent discussions see Breitmeyer 2007; Macknik and Martinez-Conde 2007, 2009; Super and Lamme 2007). Within this framework, backward visual masking presumptively suppresses the sustained perception-dependent neuronal response without affecting the stimulus-dependent feedforward activity related to the masked

stimulus, hence reducing the visibility of the latter while still allowing its unconscious processing⁴.

Accordingly, the presently observed trajectory deviations toward the not detected (Miss trials) *high* contrast, *strongly masked* distractor would result from the influence, on target selection, of the strong transient feedforward activation elicited by this *high* contrast distractor. This transient activation would remain unaffected by the backward mask despite the induced drop in visibility. On the contrary, the absence of trajectory deviations in the presence of an undetected *low* contrast *slightly masked* distractor would be explained by its related transient activation being too weak to drive the motor response automatically. Interestingly, the fact that trajectory deviations were always present in the presence of a detected - even low contrast - distractor (Hit trials) can also be accounted for by such neurophysiological approach. Indeed, it has been suggested that the main role of the feedback projections mediating the sustained (perception-dependent) component of the neuronal response is to modulate the initial feedforward sweep of activation associated with the presence of the stimulus (de Lafuente and Romo 2005; Macknick and Martinez-Conde 2007, 2009; Super and Lamme 2007). In other words, the neuronal activation associated with a “seen” perceptual response would act as a gain applied to the activation related to the stimulus’ presence, thus leading to a compulsory effect of a present and detected distractor on motor control. Conversely, such enhancement would not lead to a motor interference in False Alarm trials, as even if the “seen” modulatory activation is at work when a fictive distractor is perceived, such modulation could not be applied to the activation related to the stimulus’ physical presence. Besides, such enhancement mechanism is upheld by the dense

⁴ It is noteworthy that Macknick and Martinez-Conde (2007, 2009) consider that the second component of the response reflect the transient activation related to the stimulus offset instead of the sustained re-entrant activation linked to the stimulus awareness (Breitmeyer, 2007 ; Super and Lamme 2007). These two positions are not incompatible, since even if the second neural component of the response corresponds to the stimulus offset transient activity, this component is empirically correlated to the stimulus’ awareness in the case of backward masking.

interconnections between stimulus-related and percept-dependent areas (de Lafuente and Romo 2005; Deco and Romo 2009; Macknick and Martinez-Conde 2009; Ress and Heeger 2003) and by the similar conduction speeds of both feedforward sweep and feedback activations linking these areas (Girard et al. 2001).

Showing that a non-perceived stimulus can affect motor behaviour has been used as a critical test for probing the dissociation between a conscious vision for perception and an unconscious vision for action within the visual system. The present study clearly shows that interpreting empirical data within this theoretical framework is not trivial, as it highlights the crucial role of the experimental condition under which the test is performed. Specifically, data obtained in present study (together with previous reaction times studies; Waszak and Gorea 2004, 2007) revealed a strong perception-action coupling (i.e., motor responses being *not* affected by unseen distractors) when using visual stimuli with low contrasts, and a perception-action dissociation (i.e., motor responses *being* affected by unseen distractors) when using visual stimuli with high contrasts. As discussed above, these different patterns of results can be accounted for by complementary models. A behavioural model considering that perceptual and motor decisions are based on distinct, task-dependent, perceptual and motor decision criteria, and a neurophysiological model positing a fast transient feedforward sweep of activation subsequently modulated by a sustained re-entrant feedback activation linked to the stimulus perception. These two compatible theoretical frameworks underline the contribution of both stimulus-related and perception-dependent activations in target selection for action, thus strengthening the conception of a tight link between perception and action at the early stage of visual processing.

Grants

This work was supported by Maison Européenne des Sciences de l'Homme et de la Société-Nord Pas de Calais (Grant MESHS-USR CNRS 3185) and Agence Nationale Pour la Recherche (Grant ANR-06-NEURO-042-01).

References

- Aglioti S, DeSouza JF, Goodale MA.** Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Curr Biol* 5: 679-685, 1995.
- Arai K, Keller EL.** A model of the saccade-generating system that accounts for trajectory variations produced by competing visual stimuli. *Biol Cybern* 92: 21-37, 2005.
- Amundson VE, Bernstein IH.** Metacontrast inferred from reaction time and verbal report: replication and comments on the Fehrer-Biederman experiment. *J Exp Psychol* 100: 195-201, 1973.
- Binsted G, Brownell K, Vorontsova Z, Heath M, Saucier D.** Visuomotor system uses target features unavailable to conscious awareness. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104: 12669-12672, 2007.
- Boessenkool JJ, Nijhof EJ, Erkelens CJ.** A comparison of curvatures of left and right hand movements in a simple pointing task. *Exp Brain Res* 120: 369-376, 1998.
- Brainard DH.** The Psychophysics Toolbox. *Spat Vision* 10: 433-436, 1997.
- Breitmeyer BG.** Visual masking: past accomplishments, present status, future developments. *Adv Cogn Psychol* 3: 9-20, 2007.
- Breitmeyer BG, Ganz L.** Implications of sustained and transient channels for theories of visual pattern masking, saccadic suppression, and information processing. *Psychol Rev* 83: 1-36, 1976.
- Bridgeman B, Kirch M, Sperling A.** Segregation of cognitive and motor aspects of visual

- function using induced motion. *Percept Psychophys* 29: 336-342, 1981.
- Bruno N, Franz VH.** When is grasping affected by the Muller-Lyer illusion? A quantitative review. *Neuropsychologia* 47: 1421-1433, 2009.
- Bruno N, Knox PC, de Grave DD.** A metanalysis of the effect of the Muller-Lyer illusion on saccadic eye movements: no general support for a dissociation of perception and oculomotor action. *Vision Res* 50: 2671-2682, 2010.
- Cardoso-Leite P, Gorea A.** Comparison of perceptual and motor decisions via confidence judgments and saccade curvature. *J Neurophysiol* 101: 2822-2836, 2009.
- Cardoso-Leite P, Gorea A.** On the perceptual/motor dissociation: a review of concepts, theory, experimental paradigms and data interpretations. *Seeing Perceiv*, 23(2), 89-151, 2010.
- Cardoso-Leite P, Gorea A, Mamassian P.** Temporal order judgment and simple reaction times: evidence for a common processing system. *J Vision* 7: 1-14, 2007.
- Cardoso-Leite P, Mamassian P, Gorea A.** Comparison of perceptual and motor latencies via anticipatory and reactive response times. *Atten Percept Psychophys* 71 : 82-94, 2009.
- Coello Y, Danckert J, Blangero A, Rossetti Y.** Do visual illusions probe the visual brain? Illusions in action without a dorsal visual stream. *Neuropsychologia* 45: 1849-1858, 2007.
- Cressman EK, Franks IM, Enns JT, Chua R.** On-line control of pointing is modified by unseen visual shapes. *Conscious Cogn* 16: 265-275, 2007.
- Debono K, Schütz AC, Gegenfurtner KR.** Illusory bending of a pursuit target, *Vision Res* 57: 51-60, 2012.
- Deco G, Romo R.** Stochastic neural dynamics as a principle of perception. In: *Coherent Behavior in Neuronal Networks*, edited by Josic KI, Rubin J, Matias M, Romo R. New York: Springer, 2009.

- De Lafuente V, Romo R.** Neuronal correlates of subjective sensory experience. *Nat Neurosci* 8: 1698-1703, 2005.
- Deplancke A, Madelain L, Chauvin A, Cardoso-Leite P, Gorea A, Coello Y.** Influence of near threshold visual distractors on perceptual detection and reaching movements. *J Neurophysiol* 104: 2249-2256, 2010.
- Eckstein MP, Beutter BR, Pham BT, Shimozaki SS, Stone LS.** Similar neural representations of the target for saccades and perception during search. *J Neurosci* 27: 1266–1270, 2007.
- Fautrelle L, Prablanc C, Berret B, Ballay Y, Bonnetblanc F.** Pointing to double-step visual stimuli from a standing position: very short latency (express) corrections are observed in upper and lower limbs and may not require cortical involvement. *Neuroscience* 169: 697-705, 2010.
- Findlay JM.** Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Res* 22: 1033-1045, 1982.
- Franz VH, Fahle M, Bulthoff HH, Gegenfurtner KR.** Effects of visual illusions on grasping. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 27, 1124-1144, 2001.
- Franz VH, Gegenfurtner KR.** Grasping visual illusions: Consistent data and no dissociation. *Cogn Neuropsychol* 25: 920-950, 2008.
- Ganel T, Tanzer M, Goodale MA.** A double dissociation between action and perception in the context of visual illusions: opposite effects of real and illusory size. *Psychol Sci* 19: 221-225, 2008.
- Girard P, Hupe JM, Bullier J.** Feedforward and feedback connections between areas V1 and V2 of the monkey have similar rapid conduction velocities. *J Neurophysiol* 85: 1328-1331, 2001.
- Godijn R, Theeuwes, J.** Programming of endogenous and exogenous saccades: evidence for

- a competitive integration model. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 28: 1039-1054, 2002.
- Goodale MA.** Action without perception in human vision. *Cogn Neuropsychol* 25: 891-919, 2008.
- Goodale MA.** Transforming vision into action. *Vision Res* 51: 1567–1587, 2011.
- Goodale MA, Kroliczak G, Westwood DA.** Dual routes to action: contributions of the dorsal and ventral streams to adaptive behavior. *Prog Brain Res* 149: 269-283, 2005.
- Goodale MA, Milner AD.** Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci* 15: 20-25, 1992.
- Green DM, Swets JA.** *Signal detection theory and psychophysics*. New York: Wiley, 1966.
- Harris CM, Wolpert DM.** Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature* 394: 780-784, 1998.
- Holender D, Duscherer K.** Unconscious perception: the need for a paradigm shift. *Percept Psychophys* 66: 872-881, 2004.
- Knill DC, Kersten D.** Visuomotor sensitivity to visual information about surface orientation. *J Neurophysiol* 91: 1350–1366, 2004.
- Kroliczak G, Heard P, Goodale MA, Gregory RL.** Dissociation of perception and action unmasked by the hollow-face illusion. *Brain Res* 1080: 9-16, 2006.
- Lamme VA.** The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *J Neurosci* 15: 1605-1615, 1995.
- Lee D.** Effects of exogenous and endogenous attention on visually guided hand movements. *Brain Res Cogn Brain Res* 8: 143-156, 1999.
- Levitt H.** Transformed up-down methods in psychoacoustics. *J Acoust Soc Am* 49: 467+, 1971.
- Macknik SL, Livingstone MS.** Neuronal correlates of visibility and invisibility in the

- primate visual system. *Nat Neurosci* 1: 144-149, 1998.
- Macknik SL, Martinez-Conde S.** The role of feedback in visual masking and visual processing. *Adv Cogn Psychol* 3: 125-152, 2007.
- Macknik SL, Martinez-Conde S.** The role of feedback in visual attention and awareness. In: *The cognitive neurosciences (4th)*, edited by Gazzaniga MS. Cambridge, MA: MIT Press, 2009.
- McPeck RM, Keller EL.** Deficits in saccade target selection after inactivation of superior colliculus. *Nat Neurosci* 7: 757-763, 2004.
- McSorley E, Haggard P, Walker R.** Time course of oculomotor inhibition revealed by saccade trajectory modulation. *J Neurophysiol* 96: 1420-1424, 2006.
- Miall RC, Haggard PN.** The curvature of human arm movements in the absence of visual experience. *Exp Brain Res* 103: 421-428, 1995.
- Miller J, Schwarz W.** Dissociations between reaction times and temporal order judgments: a diffusion model approach, *J Exper Psychol Human Percept Perform* 32: 349-412, 2006.
- Milner AD, Goodale MA.** *The visual brain in action*. Oxford, UK: Oxford Univ. Press, 1995.
- Milner AD, Goodale MA.** Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia* 46: 774-785, 2008.
- Ogmen H, Breitmeyer BG, Melvin R.** The what and where in visual masking. *Vision Res* 43: 1337-1350, 2003.
- Osu R, Uno Y, Koike Y, Kawato M.** Possible explanations for trajectory curvature in multijoint arm movements. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 23: 890-913, 1997.
- Pelli DG.** The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. *Spat Vision* 10: 437-442, 1997.

- Quaia C, Aizawa H, Optican LM, Wurtz RH.** Reversible inactivation of monkey superior colliculus. II. Maps of saccadic deficits. *J Neurophysiol* 79: 2097-2110, 1998.
- Reingold EM, Merikle PM.** On the Inter-relatedness of Theory and Measurement in the Study of Unconscious Processes. *Mind Lang* 5: 9-28, 1990.
- Ress D, Heeger DJ.** Neuronal correlates of perception in early visual cortex. *Nat Neurosci* 6: 414-420, 2003.
- Robinson DA.** Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res* 12: 1795-1808, 1972.
- Sailer U, Eggert T, Straube A.** Implications of distracter effects for the organization of eye movements, hand movements, and perception. *Prog Brain Res* 140: 341-348, 2002.
- Schmidt T.** The finger in flight: real-time motor control by visually masked color stimuli. *Psychol Sci* 13: 112-118, 2002.
- Smeets JBJ, Brenner E.** A new view on grasping. *Motor Control* 3: 237-271, 1999.
- Smeets JBJ, Brenner E, de Grave DD, Cuijpers RH.** Illusions in action: consequences of inconsistent processing of spatial attributes. *Exp Brain Res* 147: 135-144, 2002.
- Smeets, JBJ, Brenner E.** Action beyond our grasp. *Trends Cogn Sci* 5: 287-287, 2001.
- Smeets, JBJ, Brenner E.** 10 Years of Illusions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 32: 1501-1504, 2006.
- Song JH, Nakayama K.** Role of focal attention on latencies and trajectories of visually guided manual pointing. *J Vision* 6: 982-995, 2006.
- Song JH, Nakayama K.** Target selection in visual search as revealed by movement trajectories. *Vision Res* 48: 853-861, 2008.
- Super H, Lamme VA.** Altered figure-ground perception in monkeys with an extra-striate lesion. *Neuropsychologia* 45: 3329-3334, 2007.
- Taylor JL, McCloskey DI.** Triggering of preprogrammed movements as reactions to masked

- stimuli. *J Neurophysiol* 63: 439-446, 1990.
- Tipper SP, Howard LA, Houghton G.** Behavioural consequences of selection from neural population codes. In: *Attention and performance XVIII*. Cambridge, MA: MIT Press, 2000.
- Tipper SP, Howard LA, Jackson SR.** Selective reaching: evidence for distractor interference effects. *Visual cogn* 4: 1-38, 1997.
- Tipper SP, Howard LA, Paul MA.** Reaching affects saccade trajectories. *Exp Brain Res* 136: 241-249, 2001.
- Van der Stigchel S, Theeuwes J.** Relation between saccade trajectories and spatial distractor locations. *Brain Res Cogn Brain Res* 25: 579-582, 2005.
- Van der Stigchel S, Meeter M, Theeuwes J.** Eye movement trajectories and what they tell us. *Neurosci Biobehav Rev* 30: 666-679, 2006.
- Van der Stigchel S, Mulckhuysen M, Theeuwes J.** Eye cannot see it: the interference of subliminal distractors on saccade metrics. *Vision Res* 49: 2104-2109, 2009.
- Van der Stigchel S, Theeuwes J.** Differences in distractor-induced deviation between horizontal and vertical saccade trajectories. *Neuroreport* 19: 251-254, 2008.
- Walton MM, Sparks DL, Gandhi NJ.** Simulations of saccade curvature by models that place superior colliculus upstream from the local feedback loop. *J Neurophysiol* 93: 2354-2358, 2005.
- Waszak F, Cardoso-Leite P, Gorea A.** Perceptual criterion and motor threshold: a signal detection analysis of the relationship between perception and action. *Exp Brain Res* 182: 179-188, 2007.
- Waszak F, Gorea A.** A new look on the relation between perceptual and motor responses. *Visual Cogn* 11: 947-963, 2004.
- Welsh TN, Elliott D, Weeks DJ.** Hand deviations toward distractors. Evidence for response

competition. *Exp Brain Res* 127: 207-212, 1999.

Westwood DA, Goodale MA. Converging evidence for diverging pathways: Neuropsychology and psychophysics tell the same story. *Vision Res* 51: 804–811, 2011.

Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI. Perceptual distortion contributes to the curvature of human reaching movements. *Exp Brain Res* 98: 153-156, 1994.

Wurtz RH, Goldberg ME, Robinson DL. Behavioral modulation of visual responses in the monkey: Stimulus selection for attention and movement. *Prog Psychob Physiol* 9: 43-83, 1980.

Zivotofsky AZ. The Duncker illusion: intersubject variability, brief exposure, and the role of eye movements in its generation. *Invest Ophthalmol Visual Sci* 45: 2867-2872, 2004.

II-4. Expérience 3 : compatibilité avec les modèles neurophysiologiques du masquage visuel

Notre seconde étude a permis de mettre en évidence une compatibilité entre les données comportementales recueillies en présence de stimuli au seuil perceptif et les modèles neurophysiologiques du masquage visuel. Ces modèles suggèrent que la réponse neurale à un stimulus visuel soit composée d'une vague d'activation feedforward reflétant la présence physique de la stimulation et de boucles de rétroaction feedback corrélées avec la perception consciente de cette stimulation. Dans notre seconde étude, nous avons démontré que la dépendance des dissociations perception-action au contraste des stimuli était compatible avec ces propositions. En particulier, nous avons observé des déviations de trajectoires en présence de distracteurs de haut contraste mais fortement masqués. Ces résultats s'accordent avec l'hypothèse d'une préservation de la première partie (feedforward) de la réponse neurale au distracteur associée à la suppression de la seconde partie (feedback) de la réponse par masquage rétroactif.

Le but de notre troisième étude était de tester de manière plus exhaustive la compatibilité entre les données comportementales obtenues avec des stimulations au seuil perceptif et les modèles neurophysiologiques du masquage visuel. En particulier, il s'agissait de tester si des effets différentiels sur les relations perception-action pouvaient être observés lorsqu'un distracteur de même contraste et de même visibilité était soit précédé par un masque proactif soit suivi par un masque rétroactif. Les modèles neurophysiologiques du masquage visuel prévoient en effet que, contrairement au masque rétroactif qui n'affecterait que la partie feedback de la réponse (perception consciente du distracteur), un masque proactif affecterait également la partie

feedforward de la réponse (liée à la présence physique du distracteur ; Breitmeyer, 2007 ; Lamme et al., 2000 ; Macknik & Livingstone, 1998 ; Railo & Koivisto, 2012).

La méthode utilisée était identique à celle de l'expérience 2 mais l'apparition de la cible pouvait être accompagnée (i) d'un distracteur de faible contraste non masqué (condition NM) ; (ii) d'un distracteur de haut contraste suivi d'un masque rétroactif (condition BM) ; ou (iii) d'un distracteur de contraste identique à celui de la condition BM mais précédé d'un masque proactif (condition FM) - la visibilité des distracteurs étant maintenue constante au cours de l'expérience.

Les résultats pour les conditions BM et NM furent conformes à ceux obtenus dans les mêmes conditions dans la seconde étude de cette thèse : les mouvements de pointage déviaient uniquement lors des détections correctes (Hits) lorsque le distracteur était de faible contraste et non masqué ; et déviaient à la fois lors des détections correctes (Hits) et des omissions (Misses) en présence d'un distracteur de haut contraste suivi par un masque rétroactif (voir figure 21). Une diminution de l'amplitude des déviations fut observée lorsque le même distracteur (en contraste et en visibilité) était précédé par un masque proactif - la déviation obtenue lors des omissions perceptives (Misses) passant dans ces conditions sous le seuil de significativité pour l'ensemble des participants. Ces résultats ont donc mis en évidence un effet différentiel des masques proactif et rétroactif sur la relation entre les réponses motrice et perceptive. Ils ont ainsi confirmé la compatibilité des études comportementales utilisant des stimuli au seuil perceptif avec les théories neurophysiologiques du masquage visuel. Des modifications conceptuelles du modèle psychophysique à signal unique développé dans le cadre des études sur les stimuli au seuil (Waszak et al., 2007) semblent cependant nécessaires pour assurer sa concordance avec les données recueillies.

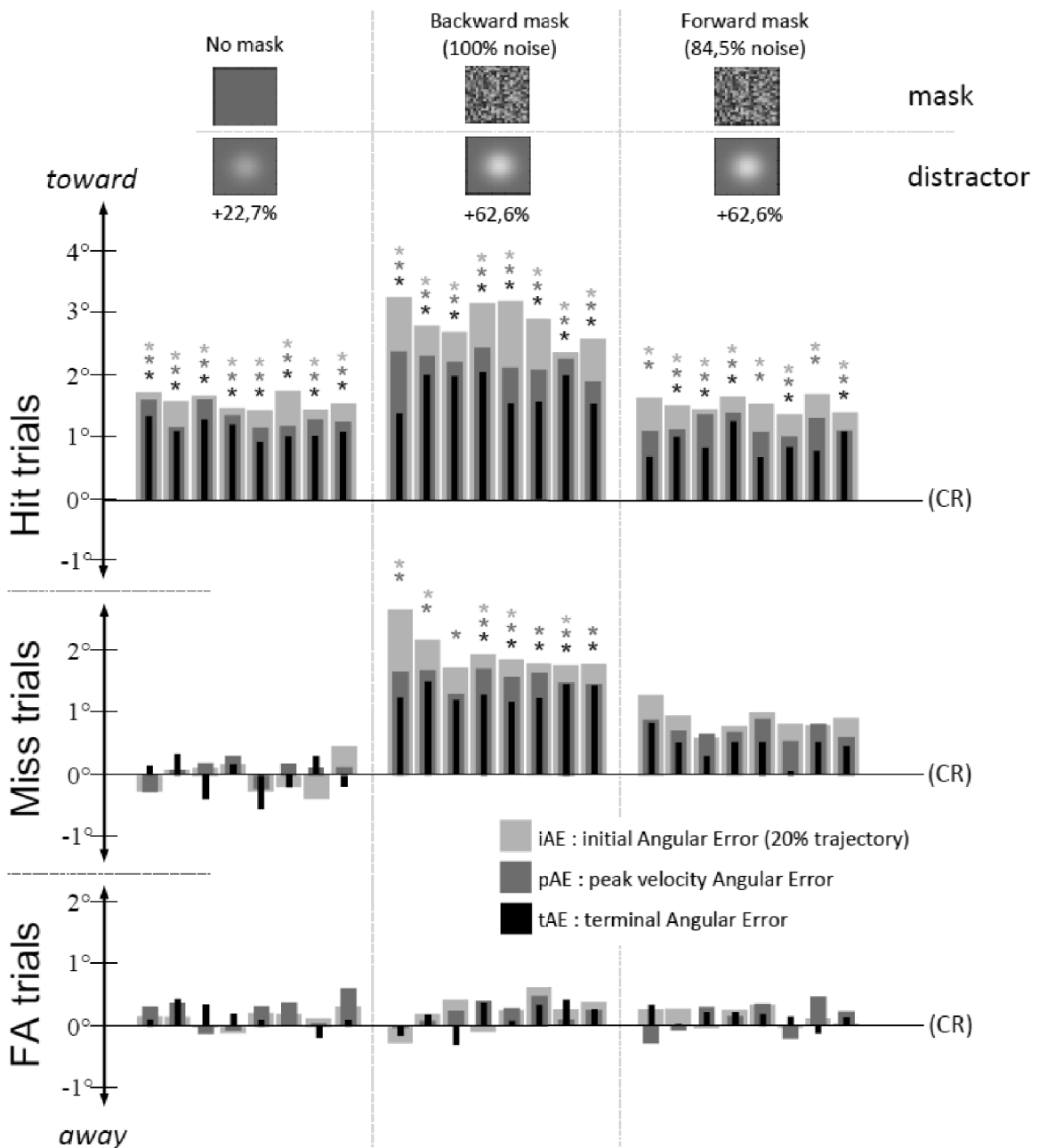


Figure 21. Erreurs angulaires en degrés lors de détections correctes (« Hit trials »), omissions (« Miss trials ») et fausses alarmes (« FA trials ») par rapport à la performance moyenne enregistrée lors de rejets corrects (CR) dans les conditions NM (« No Mask » : pas de masque), BM (« Backward Mask » : masque rétroactif) et FM (« Forward Mask » : masque proactif). Chaque barre représente la performance pour un participant. Les barres gris clair, gris foncé et noires représentent respectivement les erreurs initiales (20% de la trajectoire parcourue), les erreurs au pic de vitesse et les erreurs au point terminal. Les performances significatives au niveau individuel sont marquées d'un astérisque.

**Differential effects of forward and backward masks
on the relation between perception and action**

Deplancke, A., Madelain, L., Coello, Y.

Research Unit on Cognitive and Affective Sciences, University of Lille-Nord de France.

Running title: Forward and backward masking on perception and action

Key words: Vision, Perception, Action, Near-threshold stimulus, Masking.

Corresponding author:

Pr. Yann COELLO

Cognitive and Affective Sciences Research Unit

University Charles de Gaulle – Lille3

BP 60149

F.59653 Villeneuve d'Ascq cedex, France

Abstract

A series of recent experiments have shown that the effect of near-threshold stimuli on perceptual and motor responses is highly dependent on experimental conditions. In particular, motor influence of near-threshold distractors was observed when using low contrast unmasked stimuli and strongly masked high contrast stimuli though only the latter affected motor responses in absence of stimulus awareness. These results are compatible with the dominant neurophysiological models of visual masking suggesting that the early neural response to a visual stimulus can be decomposed in feedforward activations to - and feedback activations from - higher visual areas, correlating respectively with the actual presence of the stimulus and its conscious perception. The purpose of the present study was to assess the compatibility between such neurophysiological models and the behavioural data obtained in near-threshold experiments. Eight participants performed fast manual reaching movements toward a highly visible target while subsequently reporting the presence/absence of a near-threshold distractor presented either in a low contrast condition without mask (NM) or in a high contrast condition with a backward (BM) or a forward (FM) mask. Analysis of hand trajectories revealed that deviations toward the distractor were observed only when the distractor was present and detected in the NM condition, but also when it was present but not detected in the BM and FM conditions, though the effect was much weaker in the latter condition. The present study thus shows for the first time a full compatibility between perception-action behavioural data and neurophysiological models of visual masking.

Keywords: perception action, visual masking, visual distractor, hand movements, trajectory deviations.

Introduction

Determining whether unconsciously perceived visual stimulation can affect motor responses has constituted, in the past 30 years, a central question in the literature concerning the link between perception and action. A distinction between a conscious vision for perception and an unconscious vision for action has been proposed (Goodale, 2008, 2011; Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 1995, 2008; Westwood & Goodale, 2011) based on results demonstrating the lack of congruence between perceptual and motor responses to visual illusions (Aglioti, DeSouza & Goodale, 1995; Bridgeman, Kirsh & Sperling, 1981; Ganel, Tanzer & Goodale, 2007; Kroliczak, Heard, Goodale & Gregory, 2006) or visually masked stimuli (Amundson & Bernstein, 1973; Binsted, Brownell, Vorontsova, Heath & Saucier, 2007; Ogmen, Breitmeyer & Melvin, 2003; Taylor & McCloskey, 1990). However, this view has been challenged both theoretically and methodologically, and alternative approaches to the observed dissociations have been considered (Bruno & Franz, 2009; Bruno, Knox & De Grave, 2010; Cardoso-Leite & Gorea, 2010; Franz, Fahle, Bulthoff & Gegenfurtner, 2001; Franz & Gegenfurtner, 2008; Holender & Duscherer, 2004; Reingold & Merikle, 1990; Smeets & Brenner, 1999, 2001, 2006; Waszak, Cardoso-Leite & Gorea, 2007, Rossetti, Pisella & Vighetto, 2003).

In particular, recent studies have probed the relation between perceptual and motor responses within a paradigm based on a double task in which both a motor response to a highly visible target and a perceptual response related to a near-threshold distractor or prime were provided on each trial (Cardoso-Leite & Gorea, 2009; Deplancke, Madelain, Chauvin, Cardoso-Leite, Gorea & Coello, 2010; Deplancke, Madelain, Gorea & Coello, submitted; Waszak, Cardoso-Leite & Gorea, 2007). As in these experiments the distractor or prime was close to the individual perceptual threshold, motor responses were classified according to the

four categories of perceptual responses described by Signal Detection Theory¹ (SDT; Green & Swets, 1966; with Hit: stimulus present and detected, Miss: stimulus present but not detected, Correct Rejection: stimulus absent and not detected, and False Alarm: stimulus absent but detected). Data were interpreted as revealing a coupling between perception and action when the motor response was affected only by a detected distractor (Hit trials); and as revealing a dissociation between perception and action when the motor response was also affected by the unreported distractor (Miss trials). Studies using near-threshold stimuli did generally not find the subliminal motor effects (i.e., in Miss trials) classically taken as evidence for a dissociation between conscious vision for perception and unconscious vision for action (Binsted et al., 2007; Goodale, 2008; Milner & Goodale, 1995, 2008; Ogmen et al., 2003; Schmidt, 2002; Taylor & McCloskey, 1990). This was the case when the paradigm used focussed on either reaction times (Waszak & Gorea, 2004; Waszak et al., 2007) or spatio-temporal performances of ocular saccades (Cardoso-Leite & Gorea, 2009) or hand-to-target reaching movements (Deplancke et al., 2010).

In some of these studies, differential effects on perceptual and motor responses were however observed depending on the experimental parameters. For instance, a subliminal effect on motor responses was observed when presenting a high contrast strongly masked distractor but not a low contrast weakly masked distractor – although the visibility of the distractor did not vary between these two conditions. This dual pattern of result was first observed in reaction time experiments (e.g., Waszak & Gorea, 2004; Waszak et al., 2007) and was recently extended to hand-to-target reaching tasks (Deplancke et al., submitted), considered as more appropriate to the study of perceptuo-motor processes (Bridgeman, Lewis,

¹ It is noteworthy that this methodological design also allows the use of Signal Detection Theory (Green & Swets, 1966) tools such as the computation of sensitivity (d') and response bias (c) indices. Sensitivity measure starts from 0 (inability to discriminate) and increases with the improvement of discrimination ability; whereas response bias (c) reflects liberal strategy when below 0 (reporting stimuli as present even with a low certitude) and conservative strategy when above 0 (reporting stimuli as present only with high certitude) – the optimal decision criterion being 0.

Cardoso-Leite & Gorea, 2010; Heit, & Nagle, 1979; Goodale, 2008). Deplancke et al. (submitted) in particular found that when the contrast of the *weakly masked* distractor was *low*, trajectories deviated toward the distractor only when it was both present and detected (Hit trials), corroborating the lack of perception-action dissociation already reported in previous near-threshold experiments (Cardoso-Leite & Gorea 2009; Cardoso-Leite, Gorea & Mamassian, 2007, Cardoso-Leite, Mamassian & Gorea, 2009; Deplancke et al., 2010; Waszak & Gorea 2004; Waszak et al. 2007). On the opposite, when the contrast of the *strongly masked* distractor was *high* though of same visibility, trajectories deviated toward the distractor regardless of the perceptual state evoked by this latter (Hits and Miss trials), replicating previously observed subliminal motor effects and taken as arguments in favour of a dissociation between perception and action (Aglioti et al., 1995; Amundson & Bernstein, 1973; Binsted et al., 2007; Bridgeman et al., 1981; Ganel et al., 2007; Kroliczak et al., 2006; Ogmen et al., 2003; Taylor & McCloskey, 1990). These context-dependent effects were then interpreted as highlighting both a coupling and a distinction between visual processing for perception and action, depending on the testing conditions (Waszak & Gorea, 2004; Waszak et al., 2007; Deplancke et al., in submission).

Current neurophysiological models of visual masking (Breitmeyer & Ganz, 1976; Lamme, 1995; Macknik & Livingstone, 1998; Macknick & Martinez-Conde, 2007, 2009; Super & Lamme, 2007) postulate that the neuronal response to a visual stimulus can be decomposed in a first stimulus-dependent component formed by a transient feedforward sweep of activation, and a second sustained perceptual-dependent component mediated via feedback projections from higher visual areas (Breitmeyer, 2007; Macknick & Martinez-Conde, 2007, 2009; Super & Lamme, 2007). In relation to this neurophysiological framework, it has been proposed that the sustained perceptual-dependent part of the neuronal response but not the transient feedforward activation related to the stimulus' presence was suppressed by

backward visual masking, thus leaving the possibility for an influence of the visual stimulation without awareness² (Lamme, Super, Landman, Roelfsema, & Spekreijse, 2000; Macknik & Livingstone, 1998; see also Breitmeyer, 2007 for a review). One may thus interpret the dual pattern of result reported by Deplancke et al. (submitted) as highlighting an effect on motor response of the strong feedforward activation generated by the presence of a *high contrast strongly masked* distractor, and an absence of such effect in the presence of a weak feedforward activation in the *low contrast weakly masked* condition. Since trajectory deviations were systematically observed in the presence of a detected distractor, these results also support the hypothesis of a gain set by the perception of the distractor (“seen” response) and applied to the activation signal related to the stimulus’ presence – a proposal in accordance with the presumed modulatory role of the feedback component of the neuronal response on the stimulus presence (feedforward) signal (de Lafuente & Romo, 2005; Macknick & Martinez-Conde, 2007, 2009; Super & Lamme, 2007).

Neurophysiological models of visual masking may thus well account for the complex pattern of results found in experiments using near-threshold visual stimuli. However these models also postulate that the two neural components of a visual response are differentially affected by backward and forward masks: while backward masks are thought to leave intact the transient activation linked to the stimulus presence, forward masks are thought to be responsible for a decrease of this activation (Breitmeyer, 2007; Lamme et al., 2000; Macknik & Livingstone, 1998; Railo & Koivisto, 2012). According to this proposal, one might expect a reduction of the behavioral effects entailed by a near-threshold visual distractor when

² Macknick & Martinez-Conde (2007, 2009) argue that the second component of the response reflect the transient activation related to the stimulus offset instead of the sustained re-entrant activation linked to the stimulus awareness (Breitmeyer, 2007 ; Super & Lamme, 2007). These two positions are not exclusive in that the second neural component of the response may correspond to a transient activity triggered by the stimulus offset but empirically correlated to the subject awareness.

switching from backward to forward masking³, even while maintaining equal the visibility and contrast of the distractor. By testing this assumption, the aim of the present study was to further assess the compatibility of the neurophysiological models of visual masking with the aforementioned near-threshold experiments data. Participants performed fast pointing movements toward a highly visible target while subsequently detecting a near-threshold distractor present in 50% of the trials. Three conditions were used: two masked conditions in which a high contrast distractor was either preceded by a forward mask (FM) or followed by a backward mask (BM), and an unmasked condition (NM) in which the contrast of the near-threshold distractor was low; the visibility of the distractor remaining however unchanged across the conditions. Motor performances were classified according to the participants' perceptual response in each trial: Hit, Miss, False Alarm (FA) and Correct Rejection (CR, used as a baseline).

Methods

Participants

Eight voluntary naïve participants were included in this experiment (three females and five males, mean age 27 years). They all had normal or corrected-to-normal visual acuity. This research was performed in agreement with the local ethical committee guidelines and in accordance with the principles of the Helsinki declaration.

³ As the *strong* feedforward activation related to the presence of the *high* contrast distractor should interfere with the pointing target in the presence of a backward mask (as previously observed, Deplancke et al., in submission), such interference should be reduced in the presence of a forward mask as this latter is known to cut down the feedforward activation related to the stimulus presence.

Apparatus

The experimental apparatus consisted in a rectangular box (60 cm high, 90 cm wide and 75 cm deep). Stimuli were displayed on a 21" CRT (1024 x 768 px, 100Hz) monitor placed upside-down on the top surface of the apparatus. The participant perceived the projection of the monitor's image on her/his horizontal workspace thanks to a mirror dividing the apparatus horizontally (mean background luminance on the mirror was 3.5 cd/m²). The (X, Y) coordinates of the (right hand) pointing movements were recorded through an electromagnetic stylus held by the participant (Grip Pen Intuos 3 ZP-501E) on a digitizer tablet (Wacom Intuos 3 PTZ-1231W, A3 size, spatial resolution: 0.02 mm, sampling rate: 200 Hz) placed on the workspace. Direct vision of the hand was prevented by the mirror. The head of the participants rested on a chin and forehead support tilted toward the mirror plane with an angle of 30°. The experimental room was in darkness during the whole experiment. Stimulus display and response recording were controlled under Matlab 7.6.0. software using the Psychophysics Toolbox (ptb -3, Brainard, 1997; Pelli, 1997).

Stimuli

Two reference points were displayed on the screen (see Figure 1). The starting point (black dot of 2 px diameter, 100% luminance contrast with respect to the background) was displayed at the location corresponding to the stylus' physical starting zone. The fixation point (4 px diameter black dot, 100 % luminance contrast) was located 6.5 cm (7.72° of visual angle) from the starting point along the body midline to insure the participant to perceive both right and left stimuli at the same visual eccentricity. Stimuli were presented inside two 1 cm x 1 cm empty black square-frames (1 px thickness), with the centre located at 6 cm (7.16° of visual angle) on the right and left with respect to the fixation point, then at 45° degrees on the right and left with respect to the hand starting position. The target (1 cm x 1 cm square, 100 %

luminance, red colour) was presented within one (randomly selected) of these two square-frames.

The distractor was a Gaussian luminance blob with a standard deviation of 0.3° . The *luminance contrast of the distractor* was individually adjusted in the NM and BM conditions so as to obtain a visibility close to the perceptual threshold, whereas *the level of noise of the mask* was adjusted in the FM (see procedure). The level of noise within the masks was defined as the range of contrast luminance within which the luminance of the masks pixels varied⁴. The luminance range for the backward mask was [-100%; +100%] of the background luminance in BM, whereas it was [-84.5%; +84.5%] (mean for all the participants after adjustment procedure) in FM. Even if the pixels of a mask varied, the mean contrast luminance of the mask itself was equal to the background luminance. The mask was filling both frames immediately before (FM) or after (BM) stimuli presentation.

Procedure

The experiment was divided in three conditions: a No Mask condition (NM) in which no mask was used when the stimuli were presented, a Forward Mask condition (FM) in which a mask was presented before the stimuli presentation, and a Backward Mask condition (BM) in which a mask was presented after the stimuli presentation. Participants performed 700 trials in each of the three conditions: 100 familiarization trials designed to establish individual baseline Reaction Times (RT) distributions and to train participants to produce fast motor responses⁵ (i.e. between 150 ms and the 95th percentile of the RT distribution individually assessed in the familiarization trials); 300 contrast adjustment trials designed to assess, for each participant, the distractor-mask contrast pairs required to achieve an equivalent distractor visibility across the three conditions (as measured by a similar d'); and 300 trials in the main

⁴ From this point, the mask contrast will thus refer to the level of noise of the mask.

⁵ Short reaction time motor responses were favoured in order to focus on the early stages of visual processing (McSorley et al., 2006).

experimental block. Threshold assessment blocks, used to achieve both constant visibility and constant contrast distractors across BM and FM, consisted in: (i) adjusting the individual distractor's contrast to the perceptual threshold without mask in NM; (ii) adjusting the individual distractor's contrast to the perceptual threshold while keeping fixed at 100% the contrast of the backward mask in BM; and (iii) adjusting the individual contrast of the forward mask in FM while keeping the contrast of the distractor fixed at the value obtained in BM threshold assessment block.

At the beginning of each trial, participants were required to hold the stylus with their right hand, to place it at the physical tablet location corresponding to the visual starting point, and to click on the stylus button when ready to start the trial. The starting and fixation dots' contrast (initially at 100 % contrast) then decreased to 50 % to signal the beginning of the trial. After a random period of 600-1100 ms, the target alone or the target and the distractor were displayed for 10 ms (see Figure 1). The target appeared randomly in one of the left or right square-frames. In 50% of the trials, the distractor appeared in the other frame. A *backward* noise mask appeared in both frames for 150 ms immediately *after* stimuli presentation in the BM condition whereas a *forward* noise mask appeared immediately *before* stimuli presentation for 100 ms in the FM condition (the random period was thus reduced to a 600-1000 ms interval in this case). The frames remained visible until 1150ms after target offset to allow sufficient time for the hand to reach the target. If the RT was valid, i.e. ranging between 150ms and the 95th percentile of the individual RT distribution previously obtained in the familiarization trials, participants reported whether or not they detected the distractor. A feedback about the actual presence of the distractor was provided on the computer screen ('yes' or 'no' displayed below the participant's response). This was used to prevent participants from adopting a conservative strategy in systematically answering "no" when

they were not fully aware of the presence of the distractor, and to reduce the response bias ($c > 0$) by decreasing the Miss rate and increasing the False Alarms rate.

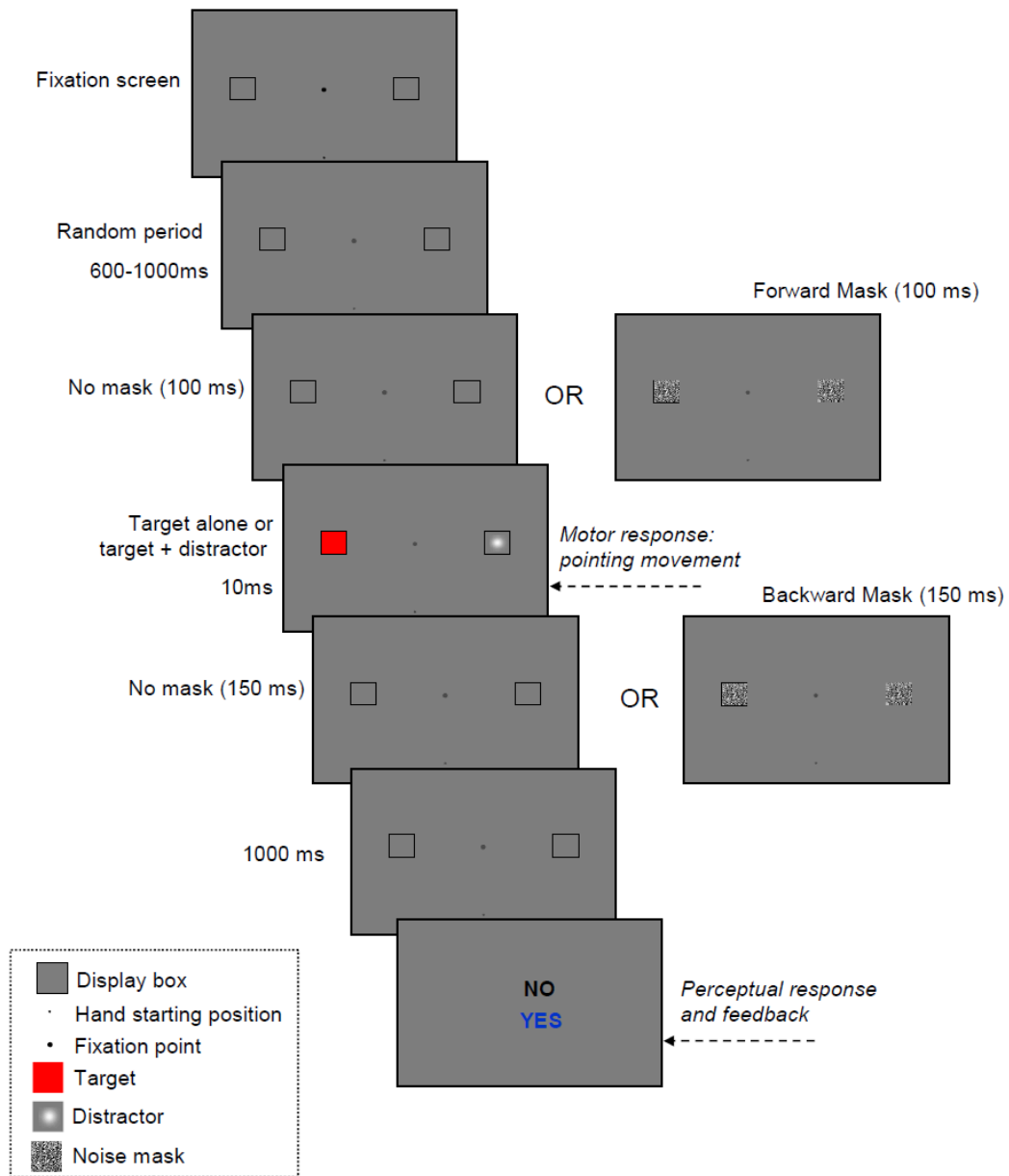


Figure 1. Temporal sequence of stimuli presentation and participants' responses. A 100ms forward mask and a 150ms backward mask are respectively displayed before and after stimuli presentation in FM and BM.

Data recording and analysis

Perceptual sensitivity and response bias.

Perceptual responses were classified as Hits, Misses, False Alarms (FA) and Correct Rejections (CR). The overall sensitivity (d') and response criterion (c) of each participant were then computed for each condition.

Spatial and temporal performances of motor responses

The hand movement trajectory was sampled at a frequency of 200 Hz with a spatial resolution of 0.1 mm (0.12° of visual angle). The onset of the hand movement was defined as the last point in time before the hand's instantaneous velocity exceeded 20 mm/s. The end of the movement was defined as the first point in time at which hand velocity dropped below the same velocity threshold within the deceleration phase. Reaction Time (RT) and Movement Time (MT) were computed with respect to these temporal landmarks. Pointing movement angle was computed at three different points along the hand trajectory progression and was then transformed into signed Angular Error (AE) by subtracting from each movement angle the corresponding baseline (CR trials) mean angle for each participant and each Hit, Miss and FA trial. Movement angles were computed by calculating the angle of the vector defined by the hand starting position and the hand position at: (i) 20% of the covered trajectory (initial Angle - iA); (ii) peak hand velocity (peak velocity Angle - pA); and (iii) movement endpoint (terminal Angle - tA; see Figure 2).

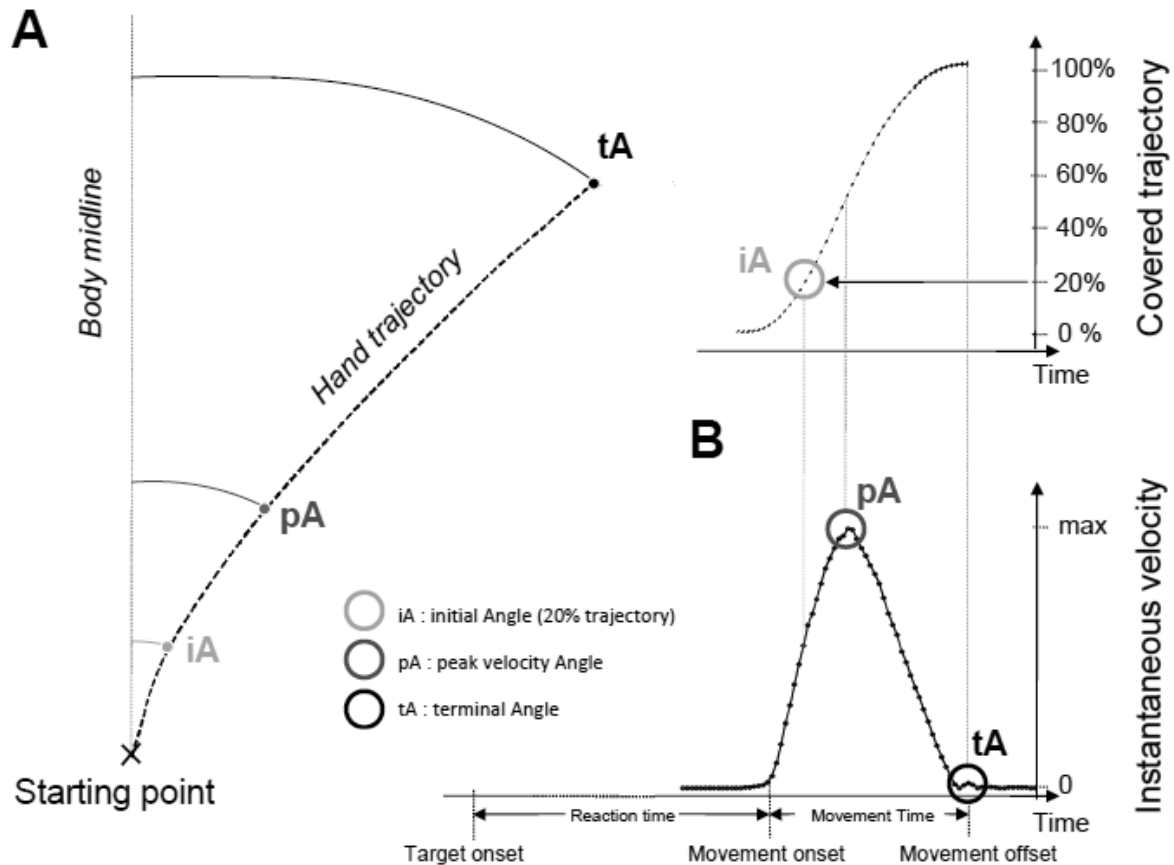


Figure 2. (A) Example of a typically curved pointing movement with the points at which initial (iA), peak velocity (pA) and terminal (tA) angles were computed. (B) Top panel: iA corresponds to the angle at 20% of the *covered trajectory*. Bottom panel: pA and tA are defined according to *instantaneous velocity*. Initial (iAE), peak velocity (pAE) and terminal (tAE) Angular Errors in Hit, Miss and FA trials were then calculated by subtracting from these angles the corresponding (right or left) average angles measured for CR trials (baseline).

Trials were classified according to the four perceptual response categories specified by the Signal Detection Theory, i.e. Hits, Misses, FAs and CRs. RTs, MTs and AEs were subtracted from the average CR values for the same condition and target position (e.g., RT obtained for a left target Hit trial in the BM condition was subtracted from the average RT for a left target CR trial in the BM condition). A total of 105 pointing movements (1.46% of the movements) were also discarded from the analysis as the iAE of these movements was larger than 45° from baseline (CR). Statistical comparisons of experimental conditions were performed using repeated measures ANOVAs and Post-hoc Scheffé tests. Analysis of relative

individual performances according to CR performances were performed for each category of response (Hit, Miss, FA) using standard student t-tests with respect to 0 (corresponding to a performance identical as in the baseline CR trials).

Sjts	No Mask					Backward Mask					Forward Mask				
	d'	c	nH	nFA	ct	d'	c	nH	nFA	ct	d'	c	nH	nFA	ct
1	1,60	0,20	109	24	24	1,53	-0,12	122	39	75	1,46	-0,07	118	38	75
2	1,40	-0,07	117	40	22	1,81	-0,18	129	35	63	1,39	-0,03	115	38	63
3	1,56	0,16	109	26	25	1,58	0,26	105	22	60	1,61	-0,03	120	33	60
4	1,36	0,12	107	32	20	1,42	0,02	114	35	66	1,4	0,1	109	32	66
5	1,59	0,05	116	30	20	1,37	0,11	115	30	68	1,51	0,09	112	30	68
6	1,35	0,07	109	34	26	1,73	0,02	120	28	64	1,39	0,05	111	34	64
7	1,36	0,12	107	32	22	1,52	-0,06	119	36	51	1,41	-0,02	115	37	51
8	1,46	0,04	113	33	23	1,48	-0,03	117	36	54	1,35	-0,01	113	38	54
All	1,46	0,08	111	31,4	22,8	1,6	0,0	117,6	32,6	62,6	1,4	0,0	114,1	35,0	62,6
SD	0,1	0,08	3,69	4,61	2,05	0,14	0,13	6,48	5,19	7,18	0,08	0,06	3,41	2,96	7,18

Table 1. Perceptual sensitivity (d'), criterion (c), number of Hits (nH) and False Alarms (nFA) trials and distractor's contrast (ct) for each participant in each masking condition. Distractor's contrast is expressed in additional luminance in percentage according to the background luminance.

Results

Discarded trials

On average, 2.92% of trials (range: 0% to 8.33% per session) had RTs either shorter than 150ms or longer than the 95th percentile of the familiarization trials RT distribution. These trials were detected online and repeated at the end of each session. Among these failed trials, 95.24% were late or no-go motor responses and 4.76% were anticipations. Furthermore, 3.14% of the pointing movements were discarded because participants did not start their pointing movements from the starting zone or took off the stylus from the tablet during movement execution.

Distractor contrasts, perceptual sensitivity (d') and decision criteria (c)

The number of Hit (nH) and FA (nFA) trials, the perceptual sensitivity values (d') and decision criteria (c) obtained in the main experiment are reported in Table 1 together with the distractor's contrast (ct) used in the three conditions for each participant. As described previously, the contrasts of the distractors were the same in the BM and FM conditions (62.6% on average, SD: 7.18% across the participants) but were significantly higher than in the NM condition (22.8%, SD: 2.05%; $t(7) = 14.02, p < .01$). However, d' values did not vary significantly across the three conditions (average d' : 1.485; $F(2,14)=2.10, p > .05$). Thus, the distractors were of equal contrast and equal visibility across BM and FM. c values did not vary, indicating similar response strategies across the conditions (average c : 0.03; $F(2,14)=2.72, p > .05$). Finally, mean contrast of the forward mask was 84.5% (SD: 4.41%) across the participants.

Angular Errors (AEs)

For each participant, AEs were computed at the initial (iAE), peak velocity (pAE) and terminal (tAE) hand position points by subtracting from each Hit, Miss or FA movement angle the corresponding (right or left) average angle measured for this participant's CR trials (baseline). Figure 3 plots the effects of contrast and perceptual state on AEs.

Baseline (Correct Rejections)

Considering all participants and all conditions, mean absolute iA, pA and tA for CR trials (baseline) were respectively 36.65° (SD: 4.76°), 37.40° (SD: 4.31°), and 39.49° (SD: 4.91°) with respect to body midline. A two-way repeated measures ANOVA revealed that the baseline for movement angles did not vary with the masking condition ($F(2,14) = .41, p =$

.67), but depended on the point in the trajectory progression: tAs were greater than iAs and pAs ($F(2,14) = 13.53, p < .01$; Scheffé's tests $< .01$ but iAs and pAs did not differ ($p = .43$). This slight movement curvature, already observed in several previous experiments (Deplancke et al, in submission; Boessenkool, Nijhof & Erkelens, 1998; Miall & Haggard, 1995; Osu, Uni, Koike & Kawato, 1997; Wolpert, Ghahramani & Jordan, 1994), is viewed as the signature of optimal motor control with minimal endpoint variability (Harris & Wolpert, 1998).

Group analysis

AE analysis relative to CR baseline performance was performed using a three-way repeated measures ANOVA: 3 mask conditions (NM, BM, FM) \times 3 points in the trajectory (iAE; pAE; tAE) \times 3 response categories (Hit, Miss, False Alarm). Means and standard deviations for the groups' performances are reported in Table 2. ANOVA revealed that Angular Errors (i) were larger in Hit than in Miss and FA trials and in Miss than in FA trials ($F(2, 14) = 454.77, p < .01$; all Scheffé tests $< .01$) and were larger in BM, decreased in FM and decreased again in NM ($F(2, 14) = 332.35, p < .01$; all Scheffé tests $< .01$). The significant interaction [response category \times masking condition] ($F(4, 28) = 70.22, p < .01$) indicated that the deviations were: (i) greater in BM than NM (Scheffé test $p < .01$) but equivalent between FM and NM for Hit trials (Scheffé test NS); (ii) greater in BM than in FM and in FM than in NM for Miss trials (all Scheffé tests $< .01$); and (iii) that no difference was observed in FA trials.

In short: (i) a low contrast not masked (NM) distractor had an effect on trajectories only when this former was detected (Hit trials); (ii) a high contrast distractor *followed by a backward mask* had an effect both when it was detected (Hits) and, although to a lesser extent, when it was not detected (Miss trials); and (iii) *when preceded by a forward mask*, the

magnitude of the trajectory deviations induced by the same high contrast distractor (equal visibility and equal contrast) was drastically reduced both when detected and undetected compared to the performances observed when the distractor is *followed by a backward mask*. No effect was observed in FA trials in any condition.

Deviations progressively decreased during the completion of the pointing movement ($F(2, 14) = 43.57, p < .01$; all Scheffé tests $< .01$) but mainly when the distractor had an effect on pointing trajectories ([point in trajectory \times response category] interaction: $F(4, 28) = 28.40, p < .01$), i.e. in Hit (all Scheffé tests $< .01$) and Miss trials (Scheffé test $< .01$ for iAE/tAE, $< .05$ for pAE/tAE and not significant for iAE/pAE) with no variation in FA trials; in BM ([masking condition \times point in trajectory] interaction: $F(28, 4) = 8.18, p < .01$; all Scheffé tests $< .05$ for the point in trajectory comparisons in BM), and partially in FM (Scheffé test $< .05$ only for the iAE/tAE comparison) with no significant decrease in NM. Taken together, these results indicate that, when processed, the distractor mainly influenced the initial phase of the reaching movement and that fast mid-flight trajectory corrections occurred as the pointing movement unfolded (as has been shown before: Fautrelle, Prablanc, Ballay & Bonnetblanc, 2010; Song & Nakayama, 2006; 2008).

Individual analysis

Analysis of individual performances (t-tests with respect to the baseline 0) leads to a total of 27 t-tests for each participant (3 response categories (Hit, Miss, FA) \times 3 mask conditions (NM, BM, FM) \times 3 points in trajectory (iAE, pAE, tAE)). Individual analysis showed that the group results were confirmed at the individual level for most of the participants. In Hit trials, all participants significantly deviated toward the distractor at the

three points in trajectory progression (iAE, pAE and tAE) in both NM and BM ($p < .01$ in 45 tests and $p < .05$ in the remaining 3 tests on a total of 48 tests (24 in NM and 24 in BM); see Figure 3) but deviations were less important in FM ($p < .01$ in 9 tests and $p < .05$ in 12 tests; leaving 3 tests out of 24 not significant for tAE). In Miss trials, AEs were significant only in the BM condition in which iAE, pAE and tAE were significantly larger than 0 for 18 tests out of 24 (16 tests $< .05$ and 2 tests $< .01$, leaving 6 test not significant). The deviation revealed by the group analysis in Miss trials in FM was thus not significant at the individual level. Also, analyses performed on each participant's data did not reveal any effect in FA trials ($p > .05$ for all tests).

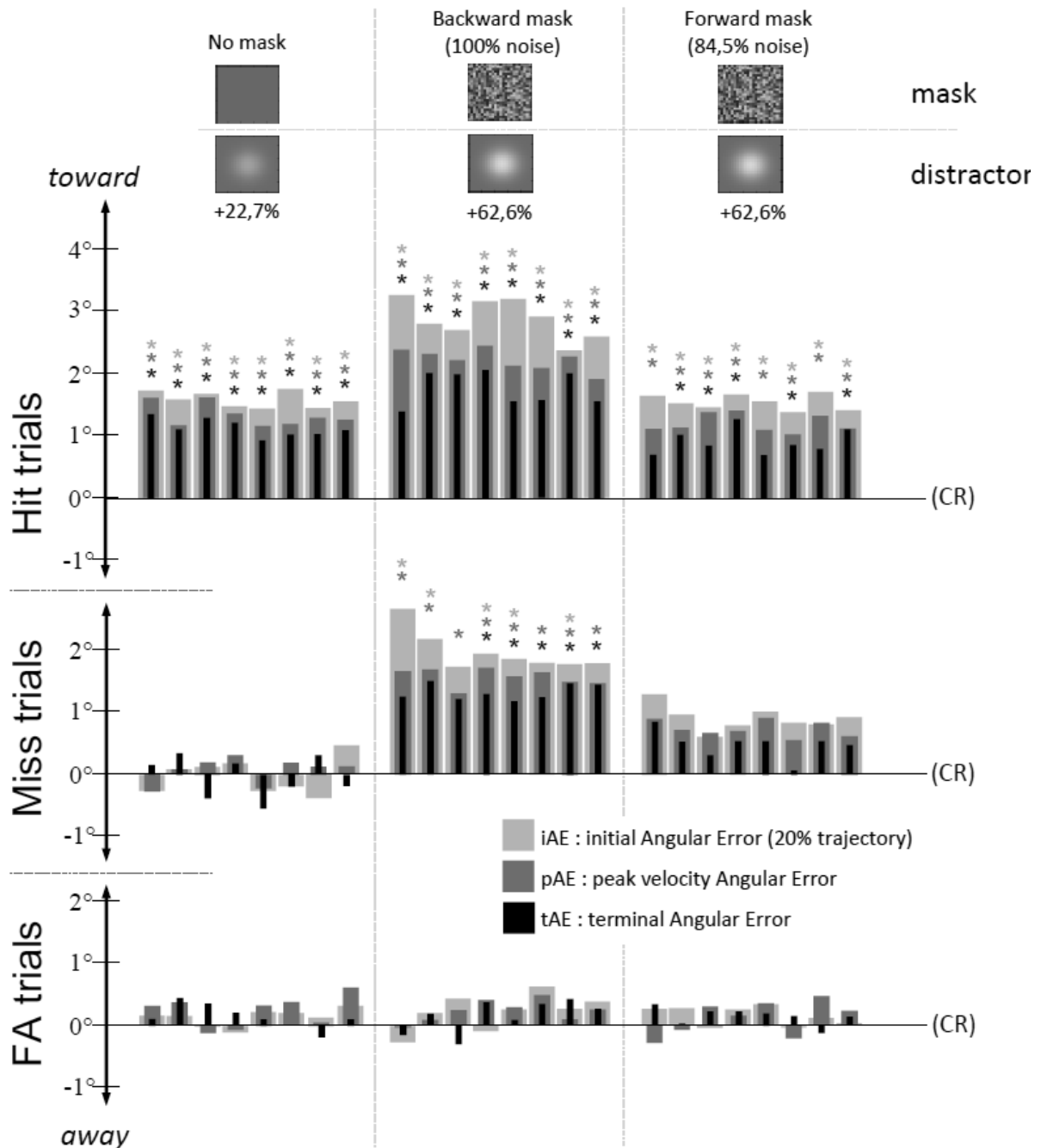


Figure 3. Initial, peak velocity and terminal angular deviations according to the Correct Rejection trials in the three masking conditions (NM: no mask, BM: backward mask, FM: forward mask). Positive and negative values express respectively deviations toward and away from the distractor. Each bar represents individual mean performances. Significant performances compared to the CR condition are indicated by a star.

Reaction Times (RTs)

Baseline (Correct Rejections)

Mean RT over all the participants and conditions was 254.9 ms (SD: 29.96 ms). Mean RTs in the NM, BM and FM conditions were respectively 249.5 ms (SD: 25.39 ms), 263.4 ms (SD: 36.2 ms) and 251.70 ms (SD: 29.47 ms). The RTs differences were not significant ($F(2,14) = .92, p > .05$).

Hit, Miss and FA trials

Relative RT were analysed according to the category of perceptual responses (Hits, Misses, FAs) using a two-ways repeated measures ANOVA (response category (Hit, Miss, FA) \times masking condition (NM, BM, FM)). Means and standard deviations for the group analysis are reported in Table 2. As for the Angular Errors, individual analyses were also conducted, leading to a total of 9 tests (t-tests with respect to the baseline: 3 response categories (Hit, Miss, FA) \times 3 masking conditions) per participant.

As shown in previous studies (Cardoso-Leite and Gorea, 2009; Deplancke et al., in submission; Welsh, Elliott & Weeks, 1999), neither the group nor the individual analyses revealed any significant RT dependency on either the masking condition ($F(2, 14) = 0.68, p > .05$) or the response category ($F(2, 14) = 0.70, p > .05$).

Movement Times (MTs)

The statistical analysis was performed similarly as for RTs.

Baseline (Correct Rejections).

Mean MT for CR trials was 301.5 ms (SD: 36.27 ms), and respectively 301.5 ms (SD: 36.27 ms), 287.1 ms (SD: 33.32 ms) and 300.8 ms (SD: 35.92 ms) for NM, BM and FM conditions. The difference between these MTs was not significant ($F(2,14) = .72, p > .05$).

Hit, Miss and FA trials

In general, MTs were very close to those observed in CR trials, the largest average difference being only of about 5 ms (see Table 2). However, the two-ways repeated measures ANOVA (response category \times contrast) revealed that MTs were slightly longer in Hit than in Miss and FA trials and longer in Miss than in FA trials ($F(2, 14) = 17.54, p < .01$; all Scheffé tests $< .01$). MTs also varied with the masking condition ($F(2, 14) = 7.75, p < .01$), this effect being only observable between BM and the other conditions (Scheffé between BM and NM $< .05$ and $= .054$ between BM and FM with no difference between NM and FM). The [response category \times masking condition] interaction was significant ($F(4, 28) = 3.49, p < .05$), indicating that MTs mainly varied between NM and BM in Miss trial (Scheffé test $< .05$). Individual results were congruent with the group results, as MTs varied significantly only in Hit trials in BM for 5 participants but were not significant in Miss and FA trials. These results indicate that the changes in MTs' pattern were consistent with the effect on AEs and this increase in MT might result from the extra time needed to cover a curved trajectory.

Condition	Hits			Misses			False Alarms		
	NM	BM	FM	NM	BM	FM	NM	BM	FM
mean RT	+0,29	+0,05	+0,65	-1,83	-0,93	0,18	-1,17	+0,06	-0,89
SD	2,74	3,73	3,25	3,95	3,65	2,81	2,01	3,32	2,96
mean MD	+2,89	+5,21	+2,09	-0,22	+3,56	+1,24	-1,52	-0,06	+0,06
SD	0,94	1,16	1,24	2,33	1,97	1,36	3,09	2,2	2,89
mean AEi	+1,56	+2,83	+1,52	-0,03	+1,93	+0,88	+0,13	+0,22	+0,15
SD	0,12	0,31	0,12	0,28	0,31	0,2	0,13	0,28	0,15
mean AEp	+1,31	+2,19	+1,18	+0,06	+1,54	+0,72	+0,22	+0,22	+0,12
SD	0,18	0,17	0,14	0,2	0,13	0,13	0,25	0,17	0,27
mean AEt	+1,12	+1,74	+0,90	-0,04	+1,30	+0,47	+0,13	+0,15	+0,14
SD	0,14	0,27	0,2	0,33	0,13	0,22	0,19	0,26	0,14

Table 2. Mean and Standard Deviation (SD) of Reaction Times (RTs), Movement Times (MTs), and initial (iAE), peak velocity (pAE) and terminal (tAE) Angular Errors relative to the Correct Rejection (CR) baseline.

Summary

When the contrast of the not masked distractor (NM) was low, pointing movements deviated toward the distractor only when this latter was detected (Hit trials). When the contrast of the distractor was high, its effect on pointing trajectory depended on the type of mask applied to reduce its visibility (and thus to keep it equivalent with NM): (i) when followed by a backward mask (BM), trajectory deviations were larger than in NM in both Hit (distractor detected) and Miss (not detected) trials with the effect being smaller in Miss than Hit trials; but (ii) when preceded by a forward mask (FM), the effect of the distractor was smaller in Hits trials than in BM, and no effect was found in Miss trials. When the distractor affected the trajectory of the pointing movement, this effect was larger at the beginning of the movement and decreased through movement completion (iAE > pAE > tAE). MTs increased with Angular Errors but no such effect was observed for RTs. Finally, no Angular Errors, variation of MTs or RTs was observed in FA trials.

Discussion

The aim of the present study was to evaluate whether current neurophysiological models of visual masking can account for the relation between perceptual and motor responses at the early stages of visual processing in experiments using near-threshold stimuli. To do so, the present experiment aimed at directly comparing the effect of a near-threshold distractor on perceptual detection and manual reaching movements when presenting either a low contrast distractor in a not masked condition (NM) or a high contrast strongly masked distractor in a backward (BM) or forward mask (FM) condition. Participants performed fast pointing movements toward a highly visible target and provided, on each trial, a perceptual judgment about the presence/absence of the near-threshold distractor presented in 50% of the trials at a position symmetrical to that of the target along the horizontal meridian.

Trajectory deviations toward the distractor were used in this experiment as an index of vision for action. Hand-to-target trajectory deviations in the presence of visual distractors have been widely studied in light of models of target selection (Tipper et al., 1997, 2001; Arai & Keller, 2005; Godijn & Theeuwes, 2002; Song & Nakayama, 2006, 2008; Quaia, Aizawa, Optican & Wurtz, 1998; Walton, Sparks & Gandhi, 2005). These models and empirical findings are in agreement with the existence of a retinotopic visuomotor map in the neurophysiological structures involved in visual target selection (e.g. superior colliculus), each stimulus of the visual scene (i.e. target and distractors) activating a specific region of this map with the average of the activations determining the endpoint location of the reaching response (McPeck & Keller, 2004; Robinson, 1972; Wurtz, Goldberg & Robinson, 1980). The sign of the deviation then depends on the onset of the response: reaction times below and above 250ms (for hand movements; see Deplancke et al., submitted) respectively lead to a shift of movement endpoint *toward* ('global effect', see Findlay, 1982; Sailer et al., 2002) and *away* from the distractor as the expression of either early excitatory (deviations toward) or

reactive inhibition (deviations away) processes applied to the distractor-triggered activity (McSorley, Haggard & Walker, 2006; Tipper et al., 2001).

As expected on the basis of neurophysiological models of visual masking (Breitmeyer, 2007; Lamme et al., 2000; Macknik & Livingstone, 1998) and our previous works (Deplancke et al., submitted), the present experiment showed a differential pattern of deviations toward the distractor (due to short RTs) as a function of both its contrast and the masking procedure (backward or forward mask). Indeed, several neurophysiological studies reported that the early neuronal response to a visual stimulus (e.g., a distractor) is composed of two neural components: a first stimulus-dependent component observed in the form of a transient feedforward sweep of activation (transient channel) and a second perception-dependent component mediated via sustained re-entrant activations from higher cortical areas (sustained channel: Breitmeyer, 2007; Macknik & Martinez-Conde, 2007, 2009; Super & Lamme, 2007). Within this framework, backward visual masking has been shown to selectively suppress the second perceptual-dependent component of the neural response whereas forward visual masking is thought to suppress the first stimulus-dependent component of the neural response along with partial suppression of its later component (Breitmeyer, 2007; Lamme et al., 2000; Macknik & Livingstone, 1998; Macknik & Martinez-Conde, 2009). Importantly, it was also suggested that the feedback projections mediating the sustained (perception-dependent) component of the neuronal response had an enhancement role on the initial feedforward sweep of activation associated with the presence of the stimulus (Deplancke et al., submitted; de Lafuente & Romo, 2005; Macknik & Martinez-Conde, 2009; Super & Lamme, 2007). Such feedback gain would be applied to the feedforward signal according to an “all-or-none” (detected/non detected) rule, as it has been shown that while the neural activity associated with the presence of the stimulus (feedforward) was proportional to the stimulus’s physical intensity (e.g., contrast), the activity related to its detection was used

according to an “all-or-none” criteria (Deco & Romo, 2009; Quiroga, Mukamel, Isham, Malach & Fried, 2008).

The trajectory deviations that we observed in the present study are in accordance with these assumptions. First, in the presence of a *high* contrast distractor followed by a *backward* mask (BM), hand-to-target trajectory deviations toward the distractor were observed when this distractor was both detected (Hit trials) and, although to a smaller extent, when not detected (Miss trials). According to the neurophysiological models of visual masking, such subliminal motor effect would be due to the influence of a strong feedforward activation related to the presence of the *high* contrast distractor on target selection. This strong feedforward activation would interfere with the target-directed motor responses in the absence of conscious experience as the perceptual-dependent part of the neuronal response would be selectively disrupted by the backward mask used in that case. Such distractor-related transient activation would however be too weak to unconsciously modulate the motor response in the presence of a not masked *low* contrast distractor (NM), a condition in which, indeed, no subliminal motor effect (Miss trials) was actually reported. Also, the systematic deviation presently and previously observed in the presence of a detected distractor (perceptual Hits, Cardoso-Leitte & Gorea, 2009; Deplancke et al., submitted) is in accordance with the enhancement of the (even low contrast) distractor related feedforward sweep of activation by the sustained activation related to the conscious perception of this latter (Deplancke et al., submitted; de Lafuente & Romo, 2005; Macknick & Martinez-Conde, 2009; Super & Lamme, 2007).

However, the new outcome provided by the present study bears on the results obtained when presenting a high contrast distractor preceded by a forward mask (FM condition). In this condition, deviations of hand trajectories toward the distractor were, drastically reduced when compared to the effect observed in the presence of the same distractor (equal visibility and

contrast) but followed by a backward mask (BM). This finding is in agreement with the expected reduction of the first transient distractor-dependent component of the neuronal response in the presence of a forward mask (Breitmeyer, 2007; Lamme et al., 2000; Macknik & Livingstone, 1998; Macknik & Martinez-Conde, 2009), this first component being thus too weak to influence the motor response in Miss trials as in BM condition. In accordance with this interpretation, deviations in Hit trials were also reduced in the presence of the forward mask.

Also in line with neurophysiological models of visual masking, the feedback activation associated with a “distractor detected” perceptual state did not lead to any motor effect in the case of False Alarms. Even if a feedback enhancement process would be at work in such a case, it would indeed not lead to a significant motor interference when potentializing the null feedforward activity related to the fictive (and thus absent) distractor (for a similar suggestion, see also Deplancke et al., submitted).

In conclusions, the present study showed that the effect of a not consciously perceived visual stimulus on target selection for action was highly dependent on the experimental conditions. Indeed, such subliminal motor effect, classically taken as evidence for a dissociation between a conscious vision for perception and an unconscious vision for action, was strongly modulated as a function of both the contrast of the stimuli and the (forward or backward) masks used to reduce their visibility. Such condition-dependent influence of unseen stimuli on target selection, though discrediting models of vision propounding a radical dissociation between visual processing for perception and for action, is well accounted for by current neurophysiological models of visual masking (Breitmeyer & Ganz, 1976; Lamme, 1995; Macknik & Livingstone, 1998; Macknik & Martinez-Conde, 2007, 2009; Super & Lamme, 2007). These models suggest a separation of the early neuronal response to a visual stimulus into a fast transient feedforward sweep of activation related to the stimulus presence

and a sustained re-entrant feedback activation linked to stimulus awareness. The present study exhibits for the first time an exhaustive compatibility between these neurophysiological models and behavioural measurement of perceptual and motor responses in the presence of near-threshold visual stimuli.

Grants

This work was supported by Maison Européenne des Sciences de l'Homme et de la Société-Nord Pas de Calais (Grant MESHS-USR CNRS 3185) and Agence Nationale Pour la Recherche (Grant ANR-06-NEURO-042-01).

References

- Aglioti, S., DeSouza, J. F., & Goodale, M. A. (1995). Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Curr Biol*, 5(6), 679-685.
- Arai, K., & Keller, E. L. (2005). A model of the saccade-generating system that accounts for trajectory variations produced by competing visual stimuli. *Biol Cybern*, 92(1), 21-37.
- Amundson, V. E., & Bernstein, I. H. (1973). Metacontrast inferred from reaction time and verbal report: replication and comments on the Fehrer-Biederman experiment. *J Exp Psychol*, 100(1), 195-201.
- Binsted, G., Brownell, K., Vorontsova, Z., Heath, M., & Saucier, D. (2007). Visuomotor system uses target features unavailable to conscious awareness. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104(31), 12669-12672.
- Boessenkool, J. J., Nijhof, E. J., & Erkelens, C. J. (1998). A comparison of curvatures of left and right hand movements in a simple pointing task. *Exp Brain Res*, 120(3), 369-376.
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spat Vis*, 10(4), 433-436.
- Breitmeyer, B. G. (2007). Visual masking: past accomplishments, present status, future developments. *Adv Cog Psychol*, 3(1-2), 9-20.
- Breitmeyer, B. G., & Ganz, L. (1976). Implications of sustained and transient channels for theories of visual pattern masking, saccadic suppression, and information processing. *Psychol Rev*, 83(1), 1-36.
- Bridgeman, B., Kirch, M., & Sperling, A. (1981). Segregation of cognitive and motor aspects of visual function using induced motion. *Percept Psychophys*, 29(4), 336-342.
- Bridgeman, B., Lewis, S., Heit, G., & Nagle, M. (1979). Relation between cognitive and motor-oriented systems of visual position perception. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 5(4), 692-700.
- Bruno, N., & Franz, V. H. (2009). When is grasping affected by the Muller-Lyer illusion? A

- quantitative review. *Neuropsychologia*, 47(6), 1421-1433.
- Bruno, N., Knox, P. C., & de Grave, D. D. (2010). A metaanalysis of the effect of the Muller-Lyer illusion on saccadic eye movements: no general support for a dissociation of perception and oculomotor action. *Vision Res*, 50(24), 2671-2682.
- Cardoso-Leite, P., & Gorea, A. (2009). Comparison of perceptual and motor decisions via confidence judgments and saccade curvature. *J Neurophysiol*, 101(6), 2822-2836.
- Cardoso-Leite, P., & Gorea, A. (2010). On the perceptual/motor dissociation: a review of concepts, theory, experimental paradigms and data interpretations. *Seeing Perceiving*, 23(2), 89-151.
- Cardoso-Leite, P., Gorea, A., & Mamassian, P. (2007). Temporal order judgment and simple reaction times: evidence for a common processing system. *J Vis*, 7(6), 11.
- Cardoso-Leite, P., Mamassian, P., & Gorea, A. (2009). Comparison of perceptual and motor latencies via anticipatory and reactive response times. *Atten Percept Psychophys*, 71(1), 82-94.
- De Lafuente, V., & Romo, R. (2005). Neuronal correlates of subjective sensory experience. *Nat Neurosci*, 8(12), 1698-1703.
- Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., Cardoso-Leite, P., Gorea, A., & Coello, Y. (2010). Influence of near-threshold visual distractors on perceptual detection and reaching movements. *J Neurophysiol*, 104(4), 2249-2256.
- Deplancke, A., Madelain, L., Gorea, A., & Coello, Y. (in submission). Perception action dissociations depend on the luminance contrast of the stimuli.
- Fautrelle, L., Prablanc, C., Berret, B., Ballay, Y., & Bonnetblanc, F. (2010). Pointing to double-step visual stimuli from a standing position: very short latency (express) corrections are observed in upper and lower limbs and may not require cortical involvement. *Neuroscience*, 169(2), 697-705.

- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Res*, 22(8), 1033-1045.
- Franz, V. H., Fahle, M., Bulthoff, H. H., & Gegenfurtner, K. R. (2001). Effects of visual illusions on grasping. *J Exp Psychol: Hum Percept Perform*, 27(5), 1124-1144.
- Franz, V. H., & Gegenfurtner, K. R. (2008). Grasping visual illusions: Consistent data and no dissociation. *Cog Neuropsychol*, 25(7), 920-950.
- Ganel, T., Tanzer, M., & Goodale, M. A. (2008). A double dissociation between action and perception in the context of visual illusions: opposite effects of real and illusory size. *Psychol Sci*, 19(3), 221-225.
- Godijn, R., & Theeuwes, J. (2002). Programming of endogenous and exogenous saccades: evidence for a competitive integration model. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 28(5), 1039-1054.
- Goodale, M. A. (2008). Action without perception in human vision. *Cog Neuropsychol*, 25(7-8), 891-919.
- Goodale, M. A. (2011). Transforming vision into action. *Vis Res* 51, 1567–1587
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci*, 15(1), 20-25.
- Green D. M., & Swets J. A. (1966). *Signal detection theory and psychophysics*. New York: Wiley.
- Harris, C. M., & Wolpert, D. M. (1998). Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature*, 394(6695), 780-784.
- Holender, D., & Duscherer, K. (2004). Unconscious perception: the need for a paradigm shift. *Percept Psychophys*, 66(5), 872-881.
- Kroliczak, G., Heard, P., Goodale, M. A., & Gregory, R. L. (2006). Dissociation of perception and action unmasked by the hollow-face illusion. *Brain Res*, 1080(1), 9-16.

- Lamme, V. A. (1995). The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *J Neurosci*, *15*(2), 1605-1615.
- Lamme, V. A., Super, H., Landman, R., Roelfsema, P. R., & Spekreijse, H. (2000). The role of primary visual cortex (V1) in visual awareness. *Vision Res*, *40* (10-12), 1507-1521.
- Lee, D. (1999). Effects of exogenous and endogenous attention on visually guided hand movements. *Brain Res Cog Brain Res*, *8*(2), 143-156.
- Macknik, S. L., & Livingstone, M. S. (1998). Neuronal correlates of visibility and invisibility in the primate visual system. *Nat Neurosci*, *1*(2), 144-149.
- Macknik, S. L., & Martinez-Conde, S. (2007). The role of feedback in visual masking and visual processing. *Adv Cog Psychol*, *3*(1-2), 125-152.
- Macknik, S. L., & Martinez-Conde, S. (2009). The role of feedback in visual attention and awareness. In *The cognitive neurosciences (4th)*. Cambridge, MA, US: Massachusetts Institute of Technology.
- McPeck, R. M., & Keller, E. L. (2004). Deficits in saccade target selection after inactivation of superior colliculus. *Nat Neurosci*, *7*(7), 757-763.
- McSorley, E., Haggard, P., & Walker, R. (2006). Time course of oculomotor inhibition revealed by saccade trajectory modulation. *J Neurophysiol*, *96*(3), 1420-1424.
- Miall, R. C., & Haggard, P. N. (1995). The curvature of human arm movements in the absence of visual experience. *Exp Brain Res*, *103*(3), 421-428.
- Milner A. D., & Goodale M. A. (1995). *The visual brain in action*. Oxford, UK: Oxford Univ. Press.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2008). Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia*, *46*(3), 774-785.
- Ogmen, H., Breitmeyer, B. G., & Melvin, R. (2003). The what and where in visual masking. *Vision Res*, *43*(12), 1337-1350.

- Osu, R., Uno, Y., Koike, Y., & Kawato, M. (1997). Possible explanations for trajectory curvature in multijoint arm movements. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 23(3), 890-913.
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. *Spat Vis*, 10(4), 437-442.
- Quaia, C., Aizawa, H., Optican, L. M., & Wurtz, R. H. (1998). Reversible inactivation of monkey superior colliculus. II. Maps of saccadic deficits. *J Neurophysiol*, 79(4), 2097-2110.
- Quiroga, R. Q., Mukamel, R., Isham, E. A., Malach, R., & Fried, I. (2008). Human single-neuron responses at the threshold of conscious recognition. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105(9), 3599-3604.
- Railo, H., & Koivisto, M. (2012). Two means of suppressing visual awareness: a direct comparison of visual masking and transcranial magnetic stimulation. *Cortex*, 48(3), 333-343.
- Reingold, E. M., & Merikle, P. M. (1990). On the Inter-relatedness of Theory and Measurement in the Study of Unconscious Processes. *Mind Lang*, 5(1), 9-28.
- Robinson, D. A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vis Res*, 12(11), 1795-1808.
- Sailer, U., Eggert, T., & Straube, A. (2002). Implications of distracter effects for the organization of eye movements, hand movements, and perception. *Prog Brain Res*, 140, 341-348.
- Schmidt, T. (2002). The finger in flight: real-time motor control by visually masked color stimuli. *Psychol Sci*, 13(2), 112-118.
- Smeets, J. B., & Brenner, E. (1999). A new view on grasping. *Motor Control*, 3(3), 237-271.
- Smeets, J. B. J., & Brenner, E. (2001). Action beyond our grasp. *Trends in Cog Sci*, 5(7), 287-

287.

- Smeets, J. B. J., & Brenner, E. (2006). 10 Years of Illusions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 32(6), 1501-1504.
- Song, J. H., & Nakayama, K. (2006). Role of focal attention on latencies and trajectories of visually guided manual pointing. *J Vis*, 6(9), 982-995.
- Song, J. H., & Nakayama, K. (2008). Target selection in visual search as revealed by movement trajectories. *Vision Res*, 48(7), 853-861.
- Super, H., & Lamme, V. A. (2007). Altered figure-ground perception in monkeys with an extra-striate lesion. *Neuropsychologia*, 45(14), 3329-3334.
- Taylor, J. L., & McCloskey, D. I. (1990). Triggering of preprogrammed movements as reactions to masked stimuli. *J Neurophysiol*, 63(3), 439-446.
- Tipper S. P., Howard, L.A., & Houghton, G. (2000). Behavioural consequences of selection from neural population codes. In *Attention and performance XVIII*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Tipper, S. P., Howard, L. A., & Jackson, S. R. (1997). Selective reaching: evidence for distractor interference effects. *Vis Cog*, 4, 1-38.
- Tipper, S. P., Howard, L. A., & Paul, M. A. (2001). Reaching affects saccade trajectories. *Exp Brain Res*, 136(2), 241-249.
- Van der Stigchel, S., Meeter, M., & Theeuwes, J. (2006). Eye movement trajectories and what they tell us. *Neurosci Biobehav Rev*, 30(5), 666-679.
- Walton, M. M., Sparks, D. L., & Gandhi, N. J. (2005). Simulations of saccade curvature by models that place superior colliculus upstream from the local feedback loop. *J Neurophysiol*, 93(4), 2354-2358.
- Waszak, F., Cardoso-Leite, P., & Gorea, A. (2007). Perceptual criterion and motor threshold: a signal detection analysis of the relationship between perception and action. *Exp*

Brain Res, 182(2), 179-188.

Waszak, F., & Gorea, A. (2004). A new look on the relation between perceptual and motor responses. *Vis Cog*, 11, 947-963.

Welsh, T. N., Elliott, D., & Weeks, D. J. (1999). Hand deviations toward distractors. Evidence for response competition. *Exp Brain Res*, 127(2), 207-212.

Westwood, D. A. & Goodale, M. A. (2011). Converging evidence for diverging pathways: Neuropsychology and psychophysics tell the same story. *Vis Res*, 51, 804–811.

Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1994). Perceptual distortion contributes to the curvature of human reaching movements. *Exp Brain Res*, 98(1), 153-156.

Wurtz, R. H., Goldberg, M. E., & Robinson, D. L. (1980). Behavioral modulation of visual responses in the monkey: Stimulus selection for attention and movement. *Prog Psychobiol Physiologic Psychol*, 9, 43-83.

III – Discussion générale

III-1. Rappel du contexte théorique et des objectifs de la thèse

L'hypothèse d'une dissociation anatomique et fonctionnelle entre les traitements visuels pour la perception et pour l'action (Milner & Goodale, 1995) fut appuyée par de nombreuses études issues de la neuropsychologie (par ex., Goodale 2008), des illusions visuelles (par ex., Króliczak et al., 2006) et de l'amorçage subliminal (par ex., Van der Stigchel et al., 2009). L'un des principaux arguments en faveur de cette dissociation fut la mise en évidence d'une sensibilité du système moteur à des informations visuelles pourtant non accessibles à la conscience. De nombreuses critiques concernant ces travaux ont rendu nécessaire le développement d'approches alternatives (par ex., Bruno & Franz, 2009 ; Schenk & McIntosh, 2010).

Parmi ces approches, l'évaluation conjointe des réponses motrice et perceptive en présence de stimulations au seuil perceptif révéla d'importants liens entre perception et action sans pour autant réfuter l'existence de dissociations entre les réponses sous certaines conditions expérimentales (par ex., Waszak et al., 2007). Ces résultats complexes, principalement issus de travaux portant sur les TR, furent interprétés dans le cadre d'un modèle à signal unique où les décisions perceptive et motrice seraient respectivement prises par rapport à un seuil variable et à un seuil fixe (pour une revue, voir Cardoso-Leite & Gorea, 2010). Le but initial de cette thèse de doctorat était de tester ces propositions dans le cadre du contrôle moteur manuel, soit pour un indice de la vision pour l'action plus révélateur de la programmation détaillée, des aspects spatiaux et du contrôle en ligne de l'action que les TR (par ex., Bridgeman et al., 1979 ; Goodale, 2008). Dans leurs développements, nos travaux ont également permis de tester la compatibilité des données recueillies avec les modèles neurophysiologiques du masquage visuel. Ces modèles suggèrent que la réponse neurale à un stimulus visuel est composée d'une vague d'activation feedforward liée à la présence physique du stimulus

et de boucles de rétroaction (feedback) associées à sa perception consciente - ces deux composantes étant affectées différemment par masquage visuel proactif et rétroactif.

Au cours de trois études expérimentales, nous avons étudié les mouvements de pointage manuel dirigés vers des cibles supraliminaire, l'apparition de ces cibles pouvant être concomitante avec l'affichage d'un ou de plusieurs distracteur(s) au seuil perceptif. A la fin de chaque essai, les participants devaient juger de la présence ou de l'absence de ce(s) distracteur(s) et réalisaient, du fait de la visibilité intermédiaire (au seuil) de ces derniers, les quatre types de réponse décrits dans le cadre de la TDS (Green & Swets, 1966) : détection correcte (Hit : stimulus présent et détecté), omission (Miss : stimulus présent mais non détecté), fausse alarme (FA : stimulus absent mais détecté) ou rejet correct (stimulus absent et non détecté). Dans le cadre des études portant sur les relations perception-action, la présence d'effets moteurs lors d'omissions perceptives (Misses) est classiquement associée à une dissociation entre vision consciente pour la perception et vision non consciente pour l'action.

III-2. Résumé des principaux résultats obtenus

Dans les expériences réalisées au cours de cette thèse, nous avons utilisé les mouvements de pointage manuel comme indice de vision pour l'action. Cet indice possède l'avantage de fournir des informations sur la programmation et le contrôle en ligne de l'action, notamment par l'analyse des déviations des trajectoires des mouvements. Les déviations des trajectoires oculaires et manuelles ont été largement étudiées dans le cadre des modèles portant sur la sélection de cibles pour le système visuel (par ex., Tipper et al., 1997, 2001 ; Song & Nakayama, 2006, 2008 ; pour une revue voir aussi Deplancke et al., 2011). Ces modèles suggèrent l'existence d'une carte visuomotrice rétinotopique, située dans les structures neurophysiologiques liées à la sélection des cibles visuelles (par ex., champs oculomoteurs frontaux, collicules supérieurs), au sein de laquelle chaque stimulus du champ visuel serait représenté sous la forme d'un pic d'activité. Le point terminal de la saccade ou du mouvement de pointage résulterait de la moyenne des activations à la surface de cette carte au moment du déclenchement du mouvement (McPeck & Keller, 2004 ; Robinson, 1972 ; Wurtz, Goldberg & Robinson, 1980). Pour les TR courts (comme dans l'ensemble de nos études), ce processus de moyennage conduirait au phénomène de « global effect » (Findlay, 1982) : le point d'arrivée du mouvement, défini à partir des pics d'activation initiaux (processus d'excitation), se décalerait vers la position du distracteur. Pour des TR plus longs (> 200ms pour les saccades oculaires et au minimum > 350ms pour les mouvements de pointage manuel d'après nos études), des déviations à l'opposé du distracteur seraient observées du fait d'une contribution négative du distracteur dans le moyennage final des pics d'activation. Cette contribution négative serait causée par l'inhibition réactive du pic d'activité initialement lié au distracteur (McSorley, Haggard & Walker, 2006 ; Tipper et al., 2001). En imposant des TR courts aux participants de nos

études, nous nous sommes donc intéressés à l'étude des relations entre réponses motrice et perceptive aux stades précoces du traitement visuel.

Notre première étude a montré que les mouvements de pointage manuel déviaient vers les distracteurs de faible contraste non masqués uniquement lorsque ceux-ci étaient présents et détectés (détection correctes ou Hits), induisant une absence de déviation lorsque deux distracteurs étaient simultanément détectés de part et d'autre de la cible (doubles détections correctes ou double-Hits). Un léger effet de facilitation des TR fut également observé lorsque deux distracteurs de haut contraste (mais de visibilité équivalente) étaient présents mais non détectés (doubles omissions ou double-Misses). Notre seconde étude a confirmé la présence de déviations lorsque le distracteur était présent et détecté (détections correctes) pour des distracteurs de faible contraste faiblement masqués ; mais elle a également permis de mettre en évidence des déviations vers les distracteurs de haut contraste lorsque ceux-ci n'étaient pas détectés (omissions ou Misses) mais qu'ils étaient suivis d'un masque rétroactif. Ces seconds résultats furent répliqués dans notre troisième étude où il fut également observé que, lorsqu'un distracteur de haut contraste était précédé par un masque proactif et non pas suivi d'un masque rétroactif, les déviations de trajectoire étaient réduites lorsque le distracteur était présent et détecté (détections correctes) et passaient sous le seuil de significativité lorsque dernier était présent mais n'était pas détecté (omissions).

Ces trois études révèlent une forte association entre les réponses motrice et perceptive : (i) lorsque le distracteur est de faible contraste et qu'il n'est pas ou faiblement masqué : les trajectoires des mouvements de pointage manuel ne dévient vers le distracteur que lorsque celui-ci est perçu consciemment (détections correctes, Hits) ; et (ii) même lorsque les résultats indiquent une dissociation des réponses, c'est-à-dire lorsque les trajectoires dévient à la fois pour les détections correctes (Hits) et les

omissions (Misses) lorsque le distracteur est de haut contraste et fortement masqué, les déviations restent dans tous les cas d'une plus grande amplitude lors des détections correctes que lors des omissions.

L'hypothèse d'une séparation systématique entre vision consciente pour la perception et vision non consciente pour l'action (Milner & Goodale, 1995) n'est donc pas compatible avec les résultats obtenus. Ces résultats sont conciliables à la fois avec les expériences précédentes ayant adopté une approche expérimentale similaire (Waszak et al., 2007 ; Waszak & Gorea, 2004 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2009, 2010 ; Cardoso-Leite et al., 2007, 2009) et avec celles ayant remis en cause les dissociations perception-action dans le domaine de la neuropsychologie (par ex., Rossetti et al., 2003), des illusions visuelles (par ex., Franz, 2001 ; Franz & Gegenfurtner, 2008) ou du masquage visuel (par ex., Holender & Duscherer, 2004 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2010). Nos résultats confortent également les nombreux travaux soulignant des liens comportementaux et neuro-anatomiques entre l'attention visuelle et la motricité oculaire et manuelle (Deplancke et al., 2011).

Cependant, même s'il semble exister une association forte entre les réponses, nos travaux ont permis de mettre en évidence des dissociations entre celles-ci. Ces dissociations se sont exprimées sous la forme de déviations de trajectoire vers les distracteurs de haut contraste (fortement masqués ; études 2 et 3) à la fois lorsque ceux-ci étaient détectés (détectations correctes) et ne l'étaient pas (omissions). Des effets similaires ont été observés dans de précédentes études portant sur les TR où le même double patron de résultats fut observé (Waszak & Gorea, 2004 et Waszak et al., 2007). Un troisième type de relation entre les réponses perceptive et motrice fut également mis à jour dans notre troisième étude où un distracteur de même visibilité et de même

contraste avait un effet différent sur les relations entre réponses motrice et perceptive selon le type de masque utilisé (rétroactif ou proactif).

Ces trois patrons de résultats révèlent le rôle majeur des conditions expérimentales dans lesquelles sont évaluées les relations entre perception et action (pour des considérations similaires, voir aussi par exemple Rossetti et al., 2003 ; Franz & Gegenfurtner, 2008 ou Cardoso-Leite & Gorea, 2010) et sur les facteurs modulant ces relations : caractéristiques physiques des stimulations, type de réponses, contexte de présentation (par ex., masquage). Nous allons à présent discuter de la compatibilité de ces résultats avec les modèles neurophysiologiques du masquage visuel ainsi qu'avec le modèle psychophysique à signal unique décrits dans l'introduction de la présente thèse.

III-3. Correspondance des résultats obtenus avec les modèles neurophysiologiques du masquage visuel

Les modèles neurophysiologiques du masquage visuel, particulièrement abordés dans les études 2 et 3, proposent que la réponse neurale à un stimulus visuel soit composée d'une vague d'activation feedforward liée à la présence physique du stimulus et de boucles de rétroaction feedback associées à la perception consciente de ce stimulus (Breitmeyer, 2007 ; Lamme et al., 2000 ; Macknik & Livingstone, 1998). Dans ce contexte, il fut démontré que la présence d'un masque visuel rétroactif supprimait uniquement la seconde partie de la réponse (feedback) alors que la présence d'un masque proactif dégradait également la première partie de cette réponse (feedforward) en plus d'une certaine proportion de sa seconde partie (Breitmeyer, 2007 ; Lamme et al., 2000 ; Macknik & Livingstone, 1998 ; Macknick & Martinez-Conde, 2009 ; Railo & Koivisto, 2012).

Aussi, il est important de noter que les deux composantes de la réponse neurale semblent fortement liées puisque le principal rôle des boucles de rétroaction (associées au percept) serait de moduler la vague d'activation feedforward liée à la présence de la stimulation (de Lafuente & Romo, 2005 ; Macknick & Martinez-Conde, 2009 ; Supèr & Lamme, 2007 ; Tapia & Breitmeyer, 2011). Autrement dit, l'activité des boucles feedback serait corrélée avec la perception consciente de la stimulation mais aurait également l'effet d'un gain s'appliquant au signal feedforward lié à la présence physique de la stimulation. Enfin, ce gain feedback s'appliquerait en « tout ou rien » alors que l'activité feedforward serait, elle, proportionnelle à l'intensité du stimulus. Il fut en effet démontré que l'activité corticale liée à la présence d'une stimulation vibrotactile, enregistrée dans le cortex somatosensoriel primaire du singe, était proportionnelle à l'intensité de la stimulation alors que l'activité liée à la perception consciente de celle-ci, enregistrée

dans le cortex préfrontal médian (aire liée à la décision), était déterminée en tout ou rien (Deco & Romo, 2009 ; Quiroga, Mukamel, Isham, Malach & Fried, 2008).

Le triple patron de résultats obtenu au cours de nos expériences peut être interprété à la lumière de ces différentes propositions (voir figure 22) :

- 1) En présence d'un distracteur de faible contraste faiblement masqué, l'activation feedforward liée à la présence du distracteur serait, proportionnellement au contraste de ce dernier, également de faible intensité. Lors d'omissions perceptives (Misses : aucune activité feedback), cette activation feedforward serait donc trop faible pour influencer, seule, la réponse motrice (mouvement de pointage). Cependant, une fois cette activation potentialisée par les boucles feedback liées à la perception consciente du distracteur (détections correctes ou Hits), son amplitude deviendrait suffisante pour provoquer une déviation de trajectoire.
- 2) En présence d'un distracteur de haut contraste suivi par un masque rétroactif, seules les boucles feedback liées à la visibilité du distracteur seraient affectées par le masque. L'activité feedforward, proportionnelle au contraste du distracteur, ne serait pas affectée par ce masque et resterait donc d'une intensité suffisamment importante pour influencer la réponse motrice par elle-même lors d'omissions perceptives (Misses : pas de potentialisation feedback). L'effet moteur observé serait cependant moindre du fait de l'absence, lors de ces omissions, de potentialisation feedback liée à la perception consciente du distracteur.
- 3) En présence d'un distracteur de haut contraste mais, cette fois, précédé d'un masque proactif, l'activation feedforward serait elle aussi affectée par la

présence du masque. L'influence du distracteur sur la réponse motrice, basée sur l'activation feedforward initiale, serait alors réduite dans tous les cas de figure en comparaison à la situation où le même distracteur (visibilité et contraste identiques) serait suivi d'un masque rétroactif – ce qui est effectivement observé dans nos données.

- 4) Enfin, quelles que soient les conditions expérimentales (niveau de contraste du distracteur plus ou moins élevé, présence ou absence de masque), aucun effet moteur n'est observé lors de fausses alarmes perceptives. Ceci est en accord avec l'absence d'activité feedforward initiale liée à la présence de la stimulation (absente lors de fausses alarmes), cette activité feedforward restant donc, même lorsqu'un gain feedback lui est appliqué, trop faible pour déclencher un effet moteur.

Le triple patron de résultats obtenu au cours de nos trois études se révèle donc compatible avec les modèles neurophysiologiques du masquage visuel. Dans le cadre de ces travaux, l'hypothèse de la dissociation des traitements pour la perception et pour l'action est donc dépassée par un modèle où les deux composantes de la réponse sont issues d'un même signal et sont en forte interaction.





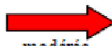
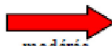


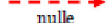
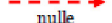









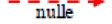


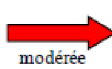


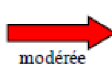

<i>Activité feedforward</i>				<i>Activité feedback</i>			
Distracteur	Activité feedforward (proportionnelle au contraste)	Masque	Activité feedforward avec prise en compte de l'effet du masque	Catégorie perceptive	Gain feedback (détecté/non détecté : tout ou rien)	Activité feedforward post gain	Résultat comportemental (effet moteur)
études 1, 2 et 3	 contraste faible	 absent	 faible : aucun effet du masque	Hit	 oui	 modérée	modéré
				Miss	 non	 faible	absent
				FA	 oui	 nulle	absent
études 2 et 3	 contraste élevé	 rétroactif	 modérée : aucun effet du masque	Hit	 oui	 forte	fort
				Miss	 non	 modérée	modéré
				FA	 oui	 nulle	absent
étude 3	 contraste élevé	 proactif	 faible (diminution de l'activité)	Hit	 oui	 modérée	modéré
				Miss	 non	 faible	absent
				FA	 oui	 nulle	absent

Figure 22. Résumé des effets obtenus en fonction des conditions expérimentales avec description des mécanismes neurophysiologiques sous-jacents présumés. Dans le cas des fausses alarmes, l'activité feedforward initiale est nulle et n'est donc pas soumise à l'effet du gain feedback.

III-4. Correspondance des résultats obtenus avec un modèle de décision à signal unique

Plusieurs études réalisées préalablement à cette thèse et partageant la même méthode expérimentale ont conclu à la validité d'un modèle de décision à signal unique où les décisions seraient cependant prises sur la base de seuils différents (Waszak et al., 2007 ; Waszak & Gorea, 2004 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2009, 2010 ; Cardoso-Leite et al., 2007, 2009) : les décisions perceptives seraient prises par rapport à un seuil variable dépendant des conditions expérimentales alors que les décisions motrices se baseraient sur un seuil fixe relativement élevé (Waszak et al., 2007). La fonction principale de ce seuil fixe « haut » pourrait notamment être d'éviter au système moteur un déclenchement systématique en présence de stimulations négligeables de l'environnement (Waszak & Gorea, 2004 ; Cardoso-Leite & Gorea, 2010 ; Miller & Schwarz, 2006).

Les données obtenues au cours de ces travaux de thèse sont compatibles avec ce modèle dans les situations suivantes :

- 1) En présence d'un distracteur de faible contraste faiblement masqué (figure 23A), le seuil à l'origine de la décision perceptive serait bas. Ce seuil perceptif serait alors franchi avant le seuil moteur (fixe et haut), n'entraînant un effet sur la motricité (détection correcte *motrice*, Hit *moteur*) que lorsque le distracteur est perçu consciemment (détection correcte ou Hit *perceptif*).
- 2) En présence d'un distracteur de haut contraste masqué rétroactivement (figure 23B), la situation expérimentale (augmentation à la fois du signal et du bruit) aurait pour effet de décaler le seuil perceptif, le plaçant au-delà du seuil moteur (resté fixe). Des déviations de trajectoires seraient alors observées également en présence d'un distracteur non détecté, une réponse interne ayant franchi le seuil

moteur (détection correcte *motrice* ou Hit *moteur*) n'ayant alors pas forcément franchi le seuil perceptif (omission ou Miss *perceptif*).

Cependant, ce modèle ne permet pas d'expliquer l'ensemble des résultats obtenus, notamment en présence d'un masque proactif affiché avant l'apparition des stimuli. Dans notre troisième étude, nous avons en effet fait précéder d'un masque proactif un distracteur de contraste et de visibilité identiques à celui présenté dans la condition où il était suivi par un masque rétroactif. Le critère perceptif (c , équivalent au seuil perceptif dans le cadre du modèle psychophysique initialement décrit par Waszak et al., 2007) des sujets était également équivalent au sein des deux conditions. Le seuil perceptif des participants ne variait donc pas entre les conditions « masque proactif » et « masque rétroactif ». Cependant, l'effet moteur observé dans la condition « masque proactif » fut largement réduit à la fois lors de détections correctes (Hits) et d'omissions (Misses) perceptives, passant même sous le seuil de significativité dans ce dernier cas de figure. Dans le cadre du modèle psychophysique considéré, ces données sont incompatibles avec l'hypothèse d'un seuil moteur *fixe* mais sont toutefois conciliables avec l'hypothèse d'un seuil moteur *variable*, modulé par la présentation d'un masque proactif (figure 23C).

Aussi, ce modèle ayant été proposé dans le cadre des TR, il ne rend pas compte de l'amplitude des déviations observées dans sa version initiale. Nous proposons que cette amplitude soit fonction de la distance entre le seuil moteur et la réponse interne évoquée par le stimulus au cours d'un essai donné. Cela permet de prédire que l'amplitude des effets moteurs (i) est toujours supérieure pour les détections correctes (Hits) que pour les omissions (Misses) perceptives ; (ii) est plus importante dans tous les cas de figure en présence d'un distracteur de haut contraste masqué rétroactivement

(figure 23B) ; et (iii) est comparable en présence d'un distracteur de contraste faible non masqué (figure 23A) et en présence d'un distracteur de haut contrasté masqué proactivement (figure 23C). Un résumé complet de la version révisée de ce modèle est proposé figure 23. Notons que, même dans cette version révisée, la question de la modélisation des mécanismes sous-jacents au contrôle et à la modification du seuil moteur reste en suspend.

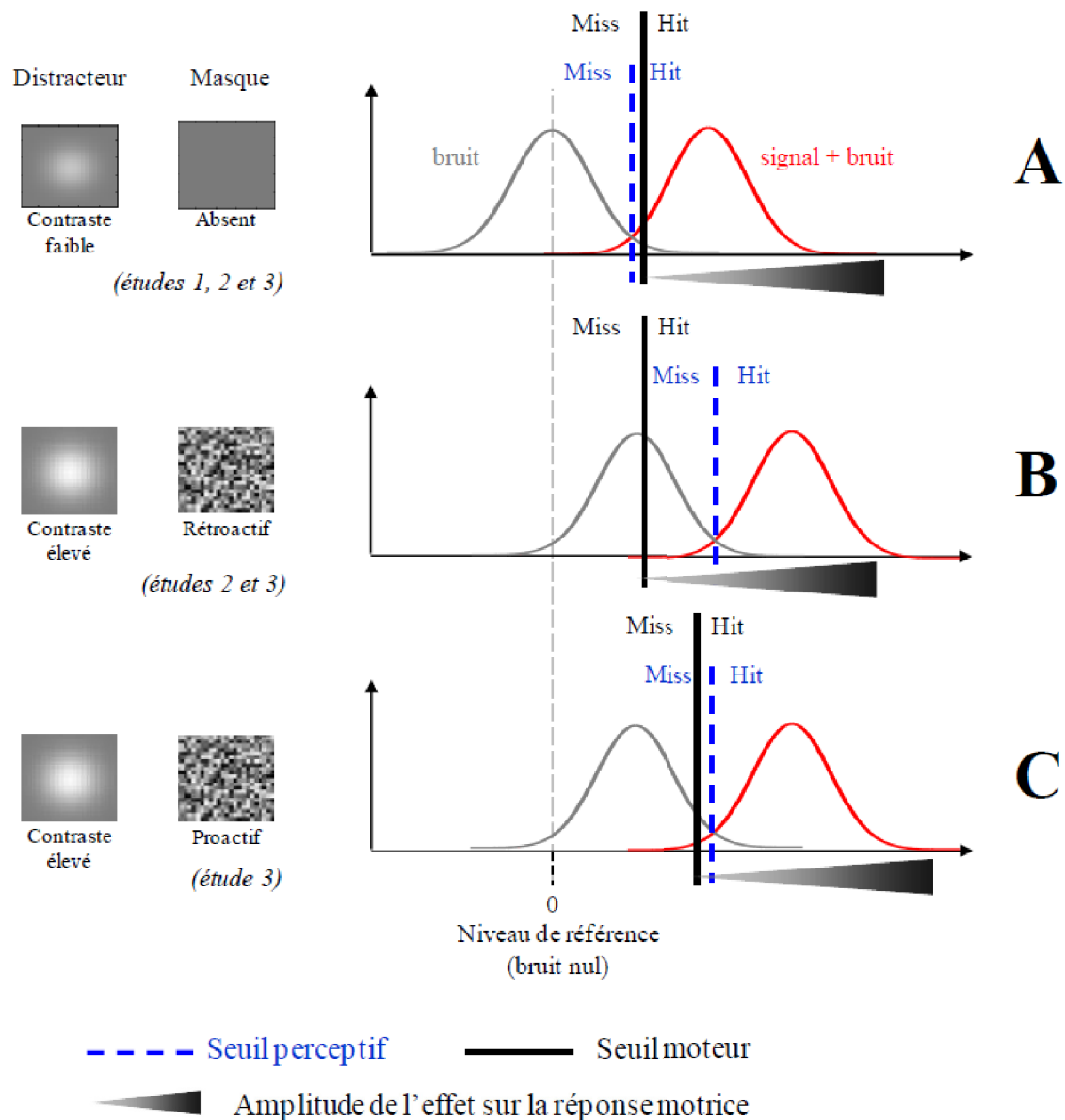


Figure 23. Version révisée du modèle psychophysique à signal unique initialement décrit par Waszak et al. (2007). A. En l'absence de bruit (sans masque), le seuil perceptif (représenté en trait pointillé bleu) est franchi avant le seuil moteur (représenté en trait plein noir). La réponse motrice n'est donc influencée (détection correcte motrice ou Hit moteur) que lors de détections correctes perceptives (Hits perceptifs). B. L'augmentation du bruit (présence du masque) et du signal (contraste du distracteur plus élevé) décale le seuil perceptif. Le seuil moteur se situe alors sous le seuil perceptif : la zone des omissions perceptives et celle des détections correctes motrices se superposent. Un effet moteur subliminal peut donc être observé. C. Le seuil perceptif reste haut du fait du masque (bruit et signal plus forts). La présence du masque proactif a pour effet de décaler le seuil moteur, révélé variable dans ces conditions particulières. L'amplitude des effets observés serait fonction de la distance entre le seuil moteur et la réponse interne évoquée par le distracteur au cours d'un essai donné.

III-5. Limites des expériences et perspectives

Bien qu'appuyées par des modèles neurophysiologiques et psychophysiques convaincants, les données et interprétations issues de cette thèse de doctorat ne résolvent pas exhaustivement la problématique des relations entre réponses motrice et perceptive.

Tout d'abord, nos travaux portent sur les relations entre détection perceptive et contrôle moteur manuel aux stades précoces du traitement visuel. Ils concernent donc des processus perceptifs élémentaires sans rendre compte de traitements plus élaborés comme l'identification perceptive ou la discrimination. Ils portent également sur les stades précoces du traitement visuel (où seuls des mécanismes excitateurs sont en jeu) et ne peuvent donc pas être généralisés, sans travaux complémentaires, à l'ensemble des processus visuels - notamment aux stades où des mécanismes inhibiteurs sont mis en place.

Aussi, même si les mécanismes à l'origine de la formation des trajectoires de pointage manuel sont bien connus (par ex., Deplancke et al., 2011) et que cette mesure motrice est considérée comme un indice pertinent de la vision pour l'action, il n'est pas exclu que les résultats observés soient au moins en partie spécifiques à cette mesure motrice particulière. Sur ce point, les travaux réalisés n'ont par exemple pas permis de résoudre avec certitude la question des fausses alarmes dans le cadre de l'évaluation des relations entre réponses motrice et perceptive. Alors que Cardoso-Leite & Gorea (2009) avaient observé des déviations de trajectoires saccadiques à l'opposé des distracteurs dans leur étude, nos travaux sur les trajectoires manuelles n'ont en effet pas permis de mettre en évidence de tels effets (aucune déviation ni vers les distracteurs, ni à leur opposé). Nous avons proposé que cette différence soit due au fait que les fausses alarmes perceptives résultaient de traitements perceptifs relativement tardifs et qu'elles

n'étaient donc pas encore « construites » au moment où la mesure motrice était évaluée dans nos études (Deplancke et al., 2010). Cette hypothèse rejoint les modèles neurophysiologiques précédemment exposés : il est en effet possible que pour des stades de traitement plus tardifs, une réverbération du signal se mette en place grâce à l'activité récurrente des boucles feedback pour aboutir à un effet moteur lors de fausses alarmes perceptives. Cependant, il n'est pas exclu que cet effet soit déjà présent aux stades précoces du traitement visuel mais qu'il ne soit pas significativement observable dans nos travaux : l'augmentation de la variabilité des trajectoires de pointage manuel en l'absence de vision de la main (Desmurget, Rossetti, Jordan, Meckler & Prablanc, 1997 ; Ma-Wyatt & McKee, 2007) aurait pu contribuer à minimiser des effets moteurs de faible amplitude tels que ceux observés par Cardoso-Leite et Gorea¹⁶ (2009).

Des études complémentaires sont nécessaires pour éclaircir ces différents points. En particulier, il semble indispensable de répliquer les travaux effectués au cours de cette thèse en privilégiant l'expression de déviations à l'opposé des distracteurs, signature de stades plus tardifs du traitement visuel. Ces déviations à l'opposé des stimuli perturbateurs pourraient être favorisées par une augmentation des temps de réaction des participants (McSorley, Haggard & Walker, 2006) et par l'affichage d'un indice portant sur la localisation de la cible apparaissant au minimum 500ms avant celle-ci (Walker, McSorley & Haggard, 2006 ; pour une revue, voir aussi Deplancke et al., 2011).

Si des disparités (en particulier au niveau des fausses alarmes) subsistent entre cette nouvelle étude et celle de Cardoso-Leite et Gorea (2009), il sera nécessaire de considérer des différences de traitement entre les systèmes moteurs manuel et saccadique. Une évaluation des deux types de réponse (oculaire et manuelle) au sein

¹⁶ Dans l'expérience de Cardoso-Leite et Gorea (2009), l'amplitude des déviations saccadiques observées lors de fausses alarmes était en effet plus de trois fois inférieure que lors de détections correctes.

d'une même expérience pourrait permettre de révéler ces différences et d'avancer sur la question des relations entre réponses motrice et perceptive en considérant à la fois les réponses oculaire et manuelle.

Enfin, même si les données comportementales obtenues au cours de cette thèse et les modèles neurophysiologiques du système visuel concordent de manière satisfaisante, le recueil conjoint de données comportementales et neurophysiologiques pourrait aider à mieux appréhender les mécanismes sous-jacents aux relations entre les réponses. Il serait en particulier intéressant de pouvoir comparer à chaque essai les états d'activation des composantes feedback et feedforward (enregistrements cellulaires) correspondant au distracteur avec les réponses comportementales portant sur ce dernier (détection perceptive et mouvements de pointage). Une telle comparaison permettrait de modéliser avec précision les relations entre les effets comportementaux provoqués par les stimuli au seuil et leurs processus sous-jacents (testant ainsi directement les propositions illustrées figure 22).

III-6. Conclusions

En conclusions, la présente thèse de doctorat a permis d'approfondir l'étude des relations perception-action par l'évaluation conjointe des réponses motrice et perceptive en présence de stimuli au seuil. En s'attaquant à la question des effets moteurs subliminaux comme preuve de dissociation entre les traitements, nous avons souligné une dépendance importante des résultats aux conditions expérimentales. En particulier, nos travaux ont permis de mettre en évidence une forte association entre les réponses motrice et perceptive sans toutefois exclure l'expression de dissociations entre ces réponses sous certaines conditions expérimentales. Les résultats obtenus se sont révélés compatibles avec les modèles neurophysiologiques du masquage visuel qui postulent que la réponse neurale à un stimulus visuel est composée d'une vague d'activation feedforward liée à la présence physique du stimulus et de boucles feedback associées à la perception consciente de ce stimulus. Ces travaux ont également permis d'affiner la proposition d'un modèle psychophysique développé antérieurement à cette thèse et selon lequel les décisions motrices et perceptives seraient prises sur la base de seuils variables en fonction des paramètres expérimentaux.

Références bibliographiques

- Aglioti, S., DeSouza, J. F., & Goodale, M. A. (1995). Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Current biology*, 5(6), 679-685.
- Amazeen, E. L., & DaSilva, F. (2005). Psychophysical test for the independence of perception and action. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 31(1), 170-182.
- Ansorge, U., Becker, S. I., & Breitmeyer, B. (2009). Revisiting the metacontrast dissociation: comparing sensitivity across different measures and tasks. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 62(2), 286-309.
- Ansorge, U., Breitmeyer, B. G., & Becker, S. I. (2007). Comparing sensitivity across different processing measures under metacontrast masking conditions. *Vision Research*, 47(27), 3335-3349.
- Barr, M. (1983). A comparison of reaction time and temporal-order-judgment estimates of latency estimates of latency to sinusoidal gratings. *Perception*, 12, A7.
- Beauchamp, M. S., Petit, L., Ellmore, T. M., Ingeholm, J., & Haxby, J. V. (2001). A parametric fMRI study of overt and covert shifts of visuospatial attention. *Neuroimage*, 14(2), 310-321.
- Bernstein, I. H., Amundson, V. E., & Schurman, D. L. (1973). Metacontrast inferred from reaction time and verbal report: replication and comments on the Fehrer-Biederman experiment. *Journal of Experimental Psychology*, 100(1), 195-201.
- Binsted, G., Brownell, K., Vorontsova, Z., Heath, M., & Saucier, D. (2007). Visuomotor system uses target features unavailable to conscious awareness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(31), 12669-12672.
- Bisley, J. W., & Goldberg, M. E. (2003). Neuronal activity in the lateral intraparietal area and spatial attention. *Science*, 299(5603), 81-86.

- Breitmeyer, B. G. (2007). Visual masking: past accomplishments, present status, future developments. *Advances in Cognitive Psychology*, 3(1-2), 9-20.
- Breitmeyer, B. G., & Ganz, L. (1976). Implications of sustained and transient channels for theories of visual pattern masking, saccadic suppression, and information processing. *Psychological Review*, 83(1), 1-36.
- Bridgeman, B., Gemmer, A., Forsman, T., & Huemer, V. (2000). Properties of the sensorimotor branch of the visual system. *Vision Research*, 40, 3539-3552.
- 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), 692-700.
- Bruno N. (2001). When does action resist visual illusions? *Trends Cogn Sci*, 5, 379-382.
- Bruno, N., Bernardis, P., & Gentilucci, M. (2008). Visually guided pointing, the Muller-Lyer illusion, and the functional interpretation of the dorsal-ventral split: conclusions from 33 independent studies. *Neuroscience and Biobehavioral Review*, 32(3), 423-437.
- Bruno, N., & Franz, V. H. (2009). When is grasping affected by the Muller-Lyer illusion? A quantitative review. *Neuropsychologia*, 47(6), 1421-1433.
- Bruno, N., Knox, P. C., & de Grave, D. D. (2010). A metaanalysis of the effect of the Muller-Lyer illusion on saccadic eye movements: no general support for a dissociation of perception and oculomotor action. *Vision Research*, 50(24), 2671-2682.
- Bullier, J., Girard, P., & Salin, P. A. (1994). The role of area 17 in the transfer of information to extrastriate visual cortex. *Cerebral Cortex*, 10, 301-330.
- Bushnell, M. C., Goldberg, M. E., & Robinson, D. L. (1981). Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex. I. Modulation in posterior parietal cortex related to selective visual attention. *Journal of Neurophysiology*, 46(4),

755-772.

Cardoso-Leite, P., & Gorea, A. (2010). On the perceptual/motor dissociation: a review of concepts, theory, experimental paradigms and data interpretations. *Seeing and Perceiving, 23*(2), 89-151.

Cardoso-Leite, P., & Gorea, A. (2009). Comparison of perceptual and motor decisions via confidence judgments and saccade curvature. *Journal of Neurophysiology, 101*(6), 2822-2836.

Cardoso-Leite, P., Gorea, A., & Mamassian, P. (2007). Temporal order judgment and simple reaction times: evidence for a common processing system. *Journal of Vision, 7*(6), 11.

Cardoso-Leite, P., Mamassian, P., & Gorea, A. (2009). Comparison of perceptual and motor latencies via anticipatory and reactive response times. *Attention, Perception and Psychophysics, 71*(1), 82-94.

Carey, D. P. (2001). Do action systems resist visual illusions? *Trends Cogn Sci, 5*(3), 109-113.

Chang, S. W., & Abrams, R. A. (2004). Hand movements deviate toward distracters in the absence of response competition. *Journal of General Psychology, 131*(4), 328-344.

Coello, Y., Danckert, J., Blangero, A., & Rossetti, Y. (2007). Do visual illusions probe the visual brain? Illusions in action without a dorsal visual stream. *Neuropsychologia, 45*(8), 1849-1858.

Coello, Y., Danckert, J., Blangero, A., & Rossetti, Y. (2007). Do visual illusions probe the visual brain? Illusions in action without a dorsal visual stream. *Neuropsychologia, 45*(8), 1849-1858.

Cohen, Y. E., & Andersen, R. A. (2002). A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nature Reviews Neuroscience, 3*(7), 553-562.

- Corbetta, M., Akbudak, E., Conturo, T. E., Snyder, A. Z., Ollinger, J. M., Drury, H. A., et al. (1998). A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron*, 21(4), 761-773.
- Cressman, E. K., Franks, I. M., Enns, J. T., & Chua, R. (2007). On-line control of pointing is modified by unseen visual shapes. *Consciousness and Cognition*, 16(2), 265-275.
- Culham, J. C., & Valyear, K. F. (2006). Human parietal cortex in action. *Current Opinion in Neurobiology*, 16(2), 205-212.
- Daprati, E., & Gentilucci, M. (1997). Grasping an illusion. *Neuropsychologia*, 35(12), 1577-1582.
- Dassonville, P., & Bala, J. K. (2004). Perception, action, and Roelofs effect: a mere illusion of dissociation. *PLoS Biology*, 2(11), e364.
- Deco, G., & Romo, R. (2009). Stochastic neural dynamics as a principle of perception. In: *Coherent Behavior in Neuronal Networks*, edited by Josic KI, Rubin J, Matias M, Romo R. New York: Springer, 2009.
- de Lafuente, V., & Romo, R. (2005). Neuronal correlates of subjective sensory experience. *Nature Neuroscience*, 8(12), 1698-1703.
- Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., & Coello, Y. (2011). Attention spatiale et contrôle saccadique : données comportementales et neurobiologiques en faveur d'une conception motrice du contrôle attentionnel. *L'année Psychologique*, 111(3): 549-576.
- Deplancke, A., Madelain, L., Chauvin, A., Cardoso-Leite, P., Gorea, A., & Coello, Y. (2010). Influence of near threshold visual distractors on perceptual detection and reaching movements. *Journal of Neurophysiology*, 104(4), 2249-2256.
- Desmurget, M., Rossetti, Y., Jordan, M., Meckler, C., & Prablanc, C. (1997). Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the

- unseen contralateral hand. *Experimental Brain Research*, 115(1), 180-186.
- Desmurget, M., Rossetti, Y., Jordan, M., Meckler, C., & Prablanc, C. (1997). Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand. *Experimental Brain Research*, 115(1), 180-186.
- 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., & Schneider, W. X. (2003). Delayed saccades, but not delayed manual aiming movements, require visual attention shifts. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1004, 289-296.
- Dewar, M. T., & Carey, D. P. (2006). Visuomotor 'immunity' to perceptual illusion: a mismatch of attentional demands cannot explain the perception-action dissociation. *Neuropsychologia*, 44(8), 1501-1508.
- Fautrelle, L., Barbieri, G., Ballay, Y., & Bonnetblanc, F. (2011). Pointing to double-step visual stimuli from a standing position: motor corrections when the speed-accuracy trade-off is unexpectedly modified in-flight. A breakdown of the perception-action coupling. *Neuroscience*, 194, 124-135.
- Fehrer, E., & Biederman, I. (1962). A comparison of reaction time and verbal report in the detection of masked stimuli. *Journal of Experimental Psychology*, 64, 126-130.
- Fehrer, E., & Raab, D. (1962). Reaction time to stimuli masked by metacontrast. *Journal of Experimental Psychology*, 63, 143-147.
- Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 1(1), 1-47.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, 22(8), 1033-1045.

- Fischer, M. H. (2001). How sensitive is hand transport to illusory context effects ?
Experimental Brain Research, 36, 224-230.
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, 47, 381–391.
- Franz, V. H. (2001). Action does not resist visual illusions. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(11), 457-459.
- Franz, V. H. (2003). Manual size estimation: a neuropsychological measure of perception? *Experimental Brain Research*, 151(4), 471-477.
- Franz, V. H., Fahle, M., Gegenfurtner, K. R., & Bühlhoff, H. H. (1998). Size-contrast illusions deceive grasping as well as perception. *Perception*, 27(5), 1124-1144.
- Franz, V. H., & Gegenfurtner, K. R. (2008). Grasping visual illusions: Consistent data and no dissociation. *Cognitive Neuropsychology*, 25(7), 920-950.
- Franz, V. H., Gegenfurtner, K. R., Bulthoff, H. H., & Fahle, M. (2000). Grasping visual illusions: no evidence for a dissociation between perception and action. *Psychological Science*, 11(1), 20-25.
- Frens, M. A., & Erkelens, C. J. (1991). Coordination of hand movements and saccades: evidence for a common and a separate pathway. *Experimental Brain Research*, 85(3), 682-690.
- Ganel, T., Tanzer, M., & Goodale, M. A. (2008). A double dissociation between action and perception in the context of visual illusions: opposite effects of real and illusory size. *Psychological Science*, 19(3), 221-225.
- Gattass, R., & Desimone, R. (1996). Responses of cells in the superior colliculus during performance of a spatial attention task in the macaque. *Revista Brasileira de Biologia*, 56 Su 1 Pt 2, 257-279.
- Gentilucci, M., Chieffi, S., Deprati, E., Saetti, M. C., & Toni, I. (1996). Visual illusion and

- action. *Neuropsychologia*, 34(5), 369-376.
- 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.
- Goodale, M. A. (2008). Action without perception in human vision. *Cognitive Neuropsychology*, 25(7-8), 891-919.
- Goodale, M. A. (2011). Transforming vision into action. *Vision Research*, 51(13), 1567-1587.
- Goodale, M. A., Kroliczak, G., & Westwood, D. A. (2005). Dual routes to action: contributions of the dorsal and ventral streams to adaptive behavior. *Progress in Brain Research*, 149, 269-283.
- Goodale, M. A., Jakobson, L. S., Milner, A. D., Perrett, D. I., Benson, P. J., & Hietanen, J. K. (1994). The nature and limits of orientation and pattern processing supporting visuomotor control in a visual form agnostic. *The Journal of Cognitive Neuroscience*, 6(1), 46-56.
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, 15(1), 20-25.
- Goodale, M. A., Milner, A. D., Jakobson, L. S., & Carey, D. P. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature*, 349(6305), 154-156.
- Goodale, M. A., Pelisson, D., & Prablanc, C. (1986). Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature*, 320(6064), 748-750.
- Green D. M., & Swets J. A. (1966). *Signal detection theory and psychophysics*. New York: Wiley.

- Grea, H., Pisella, L., Rossetti, Y., Desmurget, M., Tilikete, C., Grafton, S., et al. (2002). A lesion of the posterior parietal cortex disrupts on-line adjustments during aiming movements. *Neuropsychologia*, *40*(13), 2471-2480.
- Haffenden, A. M., & Goodale, M. A. (1998). The effect of pictorial illusion on prehension and perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *10*(1), 122-136.
- Haffenden, A. M., & Goodale, M. A. (1998). The effect of pictorial illusion on prehension and perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *10*(1), 122-136.
- Heath, M., Rival, C., & Neely, K. (2006). Visual feedback schedules influence visuomotor resistance to the Muller-Lyer figures. *Experimental Brain Research*, *168*(3), 348-356.
- Heath, M., Rival, C., Neely, K., & Krigolson, O. (2006). Muller-Lyer figures influence the online reorganization of visually guided grasping movements. *Experimental Brain Research*, *169*(4), 473-481.
- Holender, D. (1986). Semantic activation without conscious identification in dichotic listening, parafoveal vision, and visual masking: a survey and appraisal, *Behavioural Brain Research*, *9*, 1-23.
- Holender, D., & Duscherer, K. (2004). Unconscious perception: the need for a paradigm shift. *Percept Psychophys*, *66*(5), 872-881; discussion 888-895.
- Horstmann, A., & Hoffmann, K. P. (2005). Target selection in eye-hand coordination: Do we reach to where we look or do we look to where we reach ? *Experimental Brain Research*, *167*(2):187-195.
- Ignashchenkova, A., Dicke, P. W., Haarmeier, T., & Thier, P. (2004). Neuron-specific contribution of the superior colliculus to overt and covert shifts of attention. *Nature Neuroscience*, *7*(1), 56-64.
- Jackson, S. R., & Shaw, A. (2000). The Ponzo illusion affects grip-force but not grip-

- aperture scaling during prehension movements. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 26(1), 418-423.
- James, T. W., Culham, J., Humphrey, G. K., Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2003). Ventral occipital lesions impair object recognition but not object-directed grasping: an fMRI study. *Brain*, 126(Pt 11), 2463-2475.
- Jaskowski, P. (1992). Temporal-order judgment and reaction time for short and long stimuli. *Psychological Research*, 54(3), 141-145.
- Jaskowski, P. (1992). Temporal-order judgment and reaction time for short and long stimuli. *Psychological Research*, 54, 141-145.
- Jaskowski, P. (1993). Temporal-order judgment and reaction time to stimuli of different rise times. *Perception*, 22(8), 963-970.
- Johansson, R. S., Westling, G., Backstrom, A., & Flanagan, J. R. (2001). Eye-hand coordination in object manipulation. *Journal of Neuroscience*, 21(17), 6917-6932.
- Kastner, S., Pinsk, M. A., De Weerd, P., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron*, 22(4), 751-761.
- Klotz, W., & Neumann, O. (1999). Motor activation without conscious discrimination in metacontrast masking. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25(4), 976-992.
- Kodaka, Y., Mikami, A., & Kubota, K. (1997). Neuronal activity in the frontal eye field of the monkey is modulated while attention is focused on to a stimulus in the peripheral visual field, irrespective of eye movement. *Neuroscience Research*, 28(4), 291-298.
- Kroliczak, G., Heard, P., Goodale, M. A., & Gregory, R. L. (2006). Dissociation of perception and action unmasked by the hollow-face illusion. *Brain Research*, 1080(1), 9-16.

- Kroliczak, G., Heard, P., Goodale, M. A., & Gregory, R. L. (2006). Dissociation of perception and action unmasked by the hollow-face illusion. *Brain Research, 1080*(1), 9-16.
- Kustov, A. A., & Robinson, D. L. (1996). Shared neural control of attentional shifts and eye movements. *Nature, 384*(6604), 74-77.
- Lamme, V. A. (1995). The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *Journal of Neuroscience, 15*(2), 1605-1615.
- 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., Supèr, H., Landman, R., Roelfsema, P. R., & Spekreijse, H. (2000). The role of primary visual cortex (V1) in visual awareness. *Vision Research, 40*(10-12), 1507-1521.
- Lee, D. (1999). Effects of exogenous and endogenous attention on visually guided hand movements. *Brain Research Cognitive Brain Research, 8*(2), 143-156.
- Livingstone, M., & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science, 240*(4853), 740-749.
- Lunenburger, L., Kleiser, R., Stuphorn, V., Miller, L. E., & Hoffmann, K. P. (2001). A possible role of the superior colliculus in eye-hand coordination. *Progress in Brain Research, 134*, 109-125.
- Lunenburger, L., Kutz, D. F., & Hoffmann, K. P. (2000). Influence of arm movements on saccades in humans. *European Journal of Neuroscience, 12*(11), 4107-4116.
- Macknik, S. L., & Livingstone, M. S. (1998). Neuronal correlates of visibility and invisibility in the primate visual system. *Nature Neuroscience, 1*(2), 144-149.
- Macknik, S. L., & Martinez-Conde, S. (2007). The role of feedback in visual masking and visual processing. *Advances in Cognitive Psychology, 3*(1-2), 125-152.
- Macknik, S. L., & Martinez-Conde, S. (2009). The role of feedback in visual attention and

- awareness. In *The cognitive neurosciences (4th)*. Cambridge, MA, US: Massachusetts Institute of Technology.
- 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.
- Ma-Wyatt, A., & McKee, S. P. (2007). Visual information throughout a reach determines endpoint precision. *Experimental Brain Research*, *179*(1), 55-64.
- McIntosh, R. D., Mulroue, A., Blangero, A., Pisella, L., & Rossetti, Y. (2011). Correlated deficits of perception and action in optic ataxia. *Neuropsychologia*, *49*(1), 131-137.
- McPeck, R. M., & Keller, E. L. (2004). Deficits in saccade target selection after inactivation of superior colliculus. *Nature Neuroscience*, *7*(7), 757-763.
- McSorley, E., Haggard, P., & Walker, R. (2006). Time course of oculomotor inhibition revealed by saccade trajectory modulation. *Journal of Neurophysiology*, *96*(3), 1420-1424.
- Miller, J., & Schwarz, W. (2006). Dissociations between reaction times and temporal order judgments: a diffusion model approach. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *32*(2), 349-412.
- Milner A. D., & Goodale M. A. (1995). *The visual brain in action*. Oxford, UK: Oxford Univ. Press.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2008). Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia*, *46*(3), 774-785.
- Mishkin, M., & Ungerleider, L. G. (1982). Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behavioural Brain Research*, *6*(1), 57-77.

- Neggers, S. F., & Bekkering, H. (2002). Coordinated control of eye and hand movements in dynamic reaching. *Human Movement Science, 21*(3), 349-376.
- Neumann, O., & Klotz, W. (1994). Motor responses to non-reportable, masked stimuli: where is the limit of direct parameter specification?. In *Attention and Performance XV: Conscious and Nonconscious Information Processing*. Umiltà, C., & Moskovitch, M. (Eds). MIT Press, Cambridge, Mass, USA.
- Neumann, O., & Scharlau, I. (2007). Experiments on the Fehrer-Raab effect and the 'Weather Station Model' of visual backward masking. *Psychological Research, 71*(6), 667-677.
- Nobre, A. C., Gitelman, D. R., Dias, E. C., & Mesulam, M. M. (2000). Covert visual spatial orienting and saccades: overlapping neural systems. *Neuroimage, 11*(3), 210-216.
- Nowak, L. G., James, A. C., & Bullier, J. (1997). Corticocortical connections between visual areas 17 and 18a of the rat studied in vitro: spatial and temporal organisation of functional synaptic responses. *Experimental Brain Research, 117*(2), 219-241.
- Ogmen, H., Breitmeyer, B. G., & Melvin, R. (2003). The what and where in visual masking. *Vision Research, 43*(12), 1337-1350.
- Overgaard, M. (2011). Visual experience and blindsight: a methodological review. *Exp Brain Res, 209*(4), 473-479.
- Pavani, F., Boscagli, I., Benvenuti, F., Rabuffetti, M., & Farne, A. (1999). Are perception and action affected differently by the Titchener circles illusion? *Experimental Brain Research, 127*(1), 95-101.
- Pelisson, D., Prablanc, C., Goodale, M. A., & Jeannerod, M. (1986). Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. *Experimental Brain Research, 62*(2), 303-311.

- Perenin, M. T., & Vighetto, A. (1988). Optic ataxia: a specific disruption in visuomotor mechanisms. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. *Brain*, *111* (Pt 3), 643-674.
- Perenin, M. T., & Vighetto, A. (1988). Optic ataxia: a specific disruption in visuomotor mechanisms. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. *Brain*, *111* (Pt 3), 643-674.
- Pisella, L., Grea, H., Tilikete, C., Vighetto, A., Desmurget, M., Rode, G., Boisson, D., & Rosetti, Y. (2000). An 'automatic pilot' for the hand in human posterior parietal cortex: toward reinterpreting optic ataxia, *Nature Neuroscience*, *3*, 729–736.
- Pisella, L., Sergio, L., Blangero, A., Torchin, H., Vighetto, A., & Rossetti, Y. (2009). Optic ataxia and the function of the dorsal stream: contributions to perception and action. *Neuropsychologia*, *47*(14), 3033-3044.
- Poppel, E., Held, R., & Frost, D. (1973). Leter: Residual visual function after brain wounds involving the central visual pathways in man. *Nature*, *243*(5405), 295-296.
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *32*(1), 3-25.
- Posner, M. I., Snyder, C. R., & Davidson, B. J. (1980). Attention and the detection of signals. *Journal of Experimental Psychology*, *109*(2), 160-174.
- Prablanc, C., & Martin, O. (1992). Automatic control during hand reaching at undetected twodimensional target displacements, *Journal of Neurophysiology*, *67*, 455–469.
- Quiroga, R. Q., Mukamel, R., Isham, E. A., Malach, R., & Fried, I. (2008). Human single-neuron responses at the threshold of conscious recognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*(9), 3599-3604.
- Railo, H., & Koivisto, M. (2012). Two means of suppressing visual awareness: a direct comparison of visual masking and transcranial magnetic stimulation. *Cortex*,

48(3), 333-343.

Ratcliff, R. (1978). A theory of memory retrieval. *Psychological Review*, 85, 59–108.

Reddi, B. A., & Carpenter, R. H. (2000). The influence of urgency on decision time. *Nature Neuroscience*, 3(8), 827-830.

Reina, G. A., & Schwartz, A. B. (2003). Eye-hand coupling during closed-loop drawing: evidence of shared motor planning? *Human Movement Science*, 22(2), 137-152.

Reingold, E. M., & Merikle, P. M. (1988). Using direct and indirect measures to study perception without awareness. *Perception and Psychophysics*, 44(6), 563-575.

Reingold, E. M., & Merikle, P. M. (1990). On the inter-relatedness of theory and measurement in the study of unconscious processes, *Mind and Language*, 5, 9–28.

Ress, D., & Heeger, D. J. (2003). Neuronal correlates of perception in early visual cortex. *Nature Neuroscience*, 6(4), 414-420.

Reyes-Puerta, V., Philipp, R., Lindner, W., & Hoffmann, K. P. (2011). Neuronal activity in the superior colliculus related to saccade initiation during coordinated gaze-reach movements. *European Journal of Neuroscience*, 34(12), 1966-1982.

Rizzolatti, G., Riggio, L., Dascola, I., & Umiltà, C. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia*, 25(1A), 31-40.

Robinson, D. A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Research*, 12(11), 1795-1808.

Robinson, D. L., Goldberg, M. E., & Stanton, G. B. (1978). Parietal association cortex in the primate: sensory mechanisms and behavioral modulations. *Journal of Neurophysiology*, 41(4), 910-932.

Ross, J., Morrone, M. C., Goldberg, M. E., & Burr, D. C. (2001). Changes in visual perception at the time of saccades. *Trends in Neurosciences*, 24, 113-121.

- Rossetti, Y., Pisella, L., & Vighetto, A. (2003). Optic ataxia revisited: visually guided action versus immediate visuomotor control. *Experimental Brain Research*, *153*(2), 171-179.
- Sahraie, A., Hibbard, P. B., Trevethan, C. T., Ritchie, K. L., & Weiskrantz, L. (2010). Consciousness of the first order in blindsight. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(49), 21217-21222.
- Sailer, U., Eggert, T., & Straube, A. (2002). Implications of distracter effects for the organization of eye movements, hand movements, and perception. *Progress in Brain Research*, *140*, 341-348.
- Scannell, J. W., & Young, M. P. (1999). Primary visual cortex within the cortico-cortico-thalamic network. In *Cerebral Cortex, Vol. 15. Cat Primary Visual Cortex*. Peters, A., Jones, E. G., & Payne, B. R. (Eds). Plenum, New York.
- Scharlau, I., & Ansorge, U. (2003). Direct parameter specification of an attention shift: evidence from perceptual latency priming. *Vision Research*, *43*(12), 1351-1363.
- Schenk, T., & McIntosh, R. D. (2010). Do we have independent visual streams for perception and action ?. *Cognitive Neuroscience*, *1*, 52-78.
- Scherberger, H., Goodale, M. A., & Andersen, R. A. (2003). Target selection for reaching and saccades share a similar behavioral reference frame in the macaque. *Journal of Neurophysiology*, *89*(3), 1456-1466.
- Schiller, P. H., & Smith, M. C. (1966). Detection in metacontrast. *Journal of Experimental Psychology*, *71*(1), 32-39.
- Schmidt, T. (2002). The finger in flight: real-time motor control by visually masked color stimuli. *Psychological Science*, *13*(2), 112-118.
- Schmidt, T. (2007). Measuring unconsciousness and cognition: Beyond the zero-awareness criterion. *Advances in Cognitive Psychology*, *3*(1-2), 275-287.

- Schmidt, T., & Vorberg, D. (2006). Criteria for unconsciousness and cognition: three types of dissociation. *Perception and Psychophysics*, 68(3), 489-504.
- Silvanto, J., Cowey, A., Lavie, N., & Walsh, V. (2007). Making the blindsighted see. *Neuropsychologia*, 45(14), 3346-3350.
- Smallwood, J., & Schooler, J. W. (2006). The restless mind. *Psychological Bulletin*, 132(6), 946-958.
- Smeets, J. B., & Brenner, E. (2006). 10 years of illusions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 32(6), 1501-1504.
- Snyder, L. H., Calton, J. L., Dickinson, A. R., & Lawrence, B. M. (2002). Eye-hand coordination: saccades are faster when accompanied by a coordinated arm movement. *Journal of Neurophysiology*, 87(5), 2279-2286.
- Song, J. H., & Nakayama, K. (2006). Role of focal attention on latencies and trajectories of visually guided manual pointing. *Journal of Vision*, 6(9), 982-995.
- Song, J. H., & Nakayama, K. (2008). Target selection in visual search as revealed by movement trajectories. *Vision Research*, 48(7), 853-861.
- Song, J. H., Takahashi, N., & McPeck, R. M. (2008). Target selection for visually guided reaching in macaque. *Journal of Neurophysiology*, 99(1), 14-24.
- Supèr, H., & Lamme, V. A. (2007). Altered figure-ground perception in monkeys with an extra-striate lesion. *Neuropsychologia*, 45(14), 3329-3334.
- Supèr, H., & Lamme, V. A. (2007). Altered figure-ground perception in monkeys with an extra-striate lesion. *Neuropsychologia*, 45(14), 3329-3334.
- Tapia, E., & Breitmeyer, B. G. (2011). Visual consciousness revisited: magnocellular and parvocellular contributions to conscious and nonconscious vision. *Psychological Science*, 22(7), 934-942.
- Taylor, J. L., & McCloskey, D. I. (1990). Triggering of preprogrammed movements as

- reactions to masked stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 63(3), 439-446.
- Taylor, J. L., & McCloskey, D. I. (1990). Triggering of preprogrammed movements as reactions to masked stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 63(3), 439-446.
- Thompson, K. G., & Schall, J. D. (2000). Antecedents and correlates of visual detection and awareness in macaque prefrontal cortex. *Vision Research*, 40(10-12), 1523-1538.
- Thura, D., Hadj-Bouziane, F., Meunier, M., & Boussaoud, D. (2008). Hand position modulates saccadic activity in the frontal eye field. *Behavioural Brain Research*, 186(1), 148-153.
- Tipper S. P., Howard, L.A., & Houghton, G. (2000). Behavioural consequences of selection from neural population codes. In *Attention and performance XVIII*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Tipper, S. P., Howard, L. A., & Jackson, S. R. (1997). Selective reaching: evidence for distractor interference effects. *Visual cognition*, 4, 1-38.
- Tipper, S. P., Howard, L. A., & Paul, M. A. (2001). Reaching affects saccade trajectories. *Experimental Brain Research*, 136(2), 241-249.
- Trevethan, C. T., Sahraie, A., & Weiskrantz, L. (2007). Form discrimination in a case of blindsight. *Neuropsychologia*, 45(9), 2092-2103.
- Van der Stigchel, S., Meeter, M., & Theeuwes, J. (2006). Eye movement trajectories and what they tell us. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 30(5), 666-679.
- Van der Stigchel, S., Mulckhuyse, M., & Theeuwes, J. (2009). Eye cannot see it: the interference of subliminal distractors on saccade metrics. *Vision Research*, 49(16), 2104-2109.
- Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2005). Relation between saccade trajectories and spatial distractor locations. *Brain Research Cognitive Brain Research*, 25(2), 579-

582.

- Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2008). Differences in distractor-induced deviation between horizontal and vertical saccade trajectories. *Neuroreport*, *19*(2), 251-254.
- Van der Stigchel, S., van Zoest, W., Theeuwes, J., & Barton, J. J. (2008). The influence of "blind" distractors on eye movement trajectories in visual hemifield defects. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *20*(11), 2025-2036.
- Vanrullen, R., Busch, N. A., Drewes, J., & Dubois, J. (2011). Ongoing EEG Phase as a Trial-by-Trial Predictor of Perceptual and Attentional Variability. *Frontiers in Psychology*, *2*, 60.
- Vanrullen, R., & Dubois, J. (2011). The psychophysics of brain rhythms. *Frontiers in Psychology*, *2*, 203.
- Vorberg, D., Mattler, U., Heinecke, A., Schmidt, T., & Schwarzbach, J. (2003). Different time courses for visual perception and action priming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *100*(10), 6275-6280.
- Vorberg, D., Mattler, U., Heinecke, A., Schmidt, T., & Schwarzbach, J. (2004). Invariant time-course of priming with and without awareness. In Kaernbach, C., Schröger, E., & Müller H. (Eds.), *Psychophysics beyond sensation: Laws and invariants of human cognition* (pp. 271-288). Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Walker, R., McSorley, E., & Haggard, P. (2006). The control of saccade trajectories: direction of curvature depends on prior knowledge of target location and saccade latency. *Percept Psychophys*, *68*(1), 129-138.
- Waszak, F., Cardoso-Leite, P., & Gorea, A. (2007). Perceptual criterion and motor threshold: a signal detection analysis of the relationship between perception and action. *Experimental Brain Research*, *182*(2), 179-188.

- Waszak, F., & Gorea, A. (2004). A new look on the relation between perceptual and motor responses. *Visual Cognition, 11*, 947-963.
- Weiskrantz, L. (1986). *Blindsight: a case study and implications*. Oxford Psychology Series, 12. Oxford: Oxford University Press. Pathbreaking investigations of case DB.
- Weiskrantz, L. (2002). Prime-sight and blindsight. *Consciousness and Cognition, 11*(4), 568-581.
- Weiskrantz, L., Warrington, E. K., Sanders, M. D., & Marshall, J. (1974). Visual capacity in the hemianopic field following a restricted occipital ablation. *Brain, 97*(4), 709-728.
- Westwood, D. A., & Goodale, M. A. (2011). Converging evidence for diverging pathways: neuropsychology and psychophysics tell the same story. *Vision Research, 51*(8), 804-811.
- Westwood, D. A., & Goodale, M. A. (2011). Converging evidence for diverging pathways: neuropsychology and psychophysics tell the same story. *Vision Research, 51*(8), 804-811.
- Wraga, M., Creem, S. H., & Proffitt, D. R. (2000). Perception-action dissociations of a walkable Muller-Lyer configuration. *Psychological Science, 11*, 239-243.
- Wurtz, R. H. (2008). Neuronal mechanisms of visual stability. *Vision Research, 48*, 2070-2089.
- Wurtz, R. H., Goldberg, M. E., & Robinson, D. L. (1980). Behavioral modulation of visual responses in the monkey: Stimulus selection for attention and movement. *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology, 9*, 43-83.
- Yin, T. C., & Mountcastle, V. B. (1977). Visual input to the visuomotor mechanisms of the monkey's parietal lobe. *Science, 197*(4311), 1381-1383.

- Young, M. P. (2000). The architecture of visual cortex and inferential processes in vision. *Spatial Vision*, 13(2-3), 137-146.
- Young, M. P., Scannell, J. W., O'Neill, M. A., Hilgetag, C. C., Burns, G., & Blakemore, C. (1995). Non-metric multidimensional scaling in the analysis of neuroanatomical connection data and the organization of the primate cortical visual system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 348(1325), 281-308.
- Zeki, S. (1993). *A Vision of the Brain*. Blackwell, Oxford, UK.
- Zivotofsky, A. Z. (2004). The Duncker illusion: intersubject variability, brief exposure, and the role of eye movements in its generation. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 45(8), 2867-2872.

