

Université de Montréal

**Rôle de l'attention lors de la recherche visuelle :  
mesures électrophysiologiques**

**Brandi Lee Drisdelle**

Département de psychologie  
Faculté des arts et des sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures  
En vue de l'obtention du grade de Philosophiae doctor (Ph.D.)  
Psychologie, option Sciences cognitives et neuropsychologie

Janvier, 2019

© Brandi Lee Drisdelle, 2019

Université de Montréal  
Département de Psychologie, Faculté des arts et des sciences

---

*Cette thèse intitulée*

**Rôle de l'attention lors de la recherche visuelle : mesures électrophysiologiques**

*Présentée par*  
Brandi Lee Drisdelle

---

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

**Professeur Martin Arguin**  
Président-rapporteur

**Professeur Pierre Jolicoeur**  
Directeur de recherche

**Professeur Karim Jerbi**  
Membre du jury

**Professeur Paul Corballis**  
Examineur externe

---

# Table des matières

---

Liste des Figures .....	v
Liste des Tableaux.....	vi
Résumé .....	vii
Abstract.....	ix
Abréviations .....	xi
Remerciements.....	xiii
Contributions des Auteurs.....	xiv
<b>Chapitre 1 - Introduction .....</b>	<b>1</b>
1.1 Objectif de la thèse.....	1
1.2 Approches théoriques liées à l'attention visuo-spatiale : études comportementales .....	1
1.2.1 La fovéation, l'attention manifeste et l'attention dissimulée .....	3
1.2.2 L'efficacité d'une recherche visuelle.....	4
1.2.3 L'orientation involontaire contingente.....	6
1.3 Les mécanismes neuronaux sous-jacents à l'attention visuelle .....	7
1.3.1 Le modèle de la compétition biaisée .....	7
1.3.2 Études appuyant le modèle de la compétition biaisée.....	8
1.4 Approches théoriques des études électrophysiologiques de l'attention visuo-spatiale .....	12
1.4.1 La N2pc : Un indice électrophysiologique de l'attention visuo-spatiale.....	13
1.4.2 Les corrélats neuronaux de la N2pc.....	16
1.4.3 Le lien entre la N2pc et d'autres composantes PREs lors de la recherche visuelle.....	18
1.4.4 La SPCN : Un indice électrophysiologique de la mémoire visuelle à court terme .....	19
1.4.5 L'effet de loupe dans les PREs .....	21
1.4.6 Les composantes PREs sous plusieurs angles.....	23
1.4.7 Les corrélats électrophysiologiques d'une recherche difficile.....	25
1.5 Sommaire et hypothèses .....	27
1.5.1 Questions de recherche .....	29
1.5.2 Hypothèses .....	29

<b>Chapitre 2 - The Deployment of Visual Spatial Attention During Visual Search Predicts Response Time: Electrophysiological Evidence from the N2pc .....</b>	<b>32</b>
2.1 Abstract.....	33
2.2 Introduction.....	34
2.3 Methods.....	36
2.3.1 Participants.....	36
2.3.2 Visual stimuli.....	36
2.3.3 Visual search task.....	37
2.3.4 EEG recordings and analysis .....	38
2.3.5 Data analysis.....	39
2.4 Results.....	40
2.4.1 Behavioural.....	40
2.4.2 Electrophysiological .....	41
2.5 Discussion.....	42
2.6 Conclusion.....	45
2.7 Acknowledgements.....	46
<b>Chapitre 3 - Stimulus- and Response-locked Posterior Contralateral Negativity Bisect Cognitive Operations in Visual Search.....</b>	<b>47</b>
3.1 Abstract.....	48
3.2 Introduction.....	49
3.3 Methods.....	55
3.3.1 Participants.....	55
3.3.2 Procedure.....	55
3.3.3 Visual stimuli.....	56
3.3.4 Visual search task.....	57
3.3.5 EEG recordings.....	58
3.3.6 EEG segmentation .....	60
3.3.7 EEG experimental factors .....	60
3.3.8 Measurements and statistics .....	61
3.4 Results.....	63
3.4.1 Analysis 1: Comparison of Stimulus- and Response-locked Lateralised ERPs by Experimental Manipulations 63	
3.4.1.1 Behavioural results .....	63
3.4.1.2 Electrophysiological Results .....	65
3.4.2 Analysis 2: Comparison of Stimulus- and Response-locked Lateralised ERPs by Tertile Split on RT (Within- subjects and Between-subjects) .....	68
3.4.2.1 Behavioural results .....	68
3.4.2.2 Electrophysiological Results .....	69
3.4.2.3 Difference between RT and RLpcN latency measures.....	75
3.4.2.4 Correlations between overall stimulus-locked activity and response-locked activity.....	76
3.5 Discussion.....	78

3.5.1	Analysis 1: Experimental Manipulations.....	80
3.5.2	Analysis 2: ERPs by Tertile Split on RT (Within-subjects and Between-subjects) .....	82
3.6	Conclusion.....	85
3.7	Acknowledgements.....	87
<b>Chapitre 4 - Dissecting Cognitive Operations in Difficult Visual Search Using Response-locked Posterior Contralateral Negativity Event-related Potentials .....</b>		<b>88</b>
4.1	Abstract.....	89
4.2	Introduction.....	90
4.3	Experiment 1 .....	94
4.3.1	Methods .....	96
4.3.1.1	Participants.....	96
4.3.1.2	Procedure.....	97
4.3.1.3	Visual stimuli.....	97
4.3.1.4	Visual search task.....	98
4.3.1.5	EEG recordings.....	100
4.3.1.6	EEG segmentation.....	101
4.3.1.7	Measurements and statistics .....	101
4.3.2	Results .....	104
4.3.2.1	Behavioural results .....	104
4.3.2.2	Electrophysiological results.....	106
4.3.3	Discussion .....	110
4.4	Experiment 2 .....	112
4.4.1	Methods .....	113
4.4.1.1	Participants.....	113
4.4.1.2	Procedure, stimuli and task .....	114
4.4.1.3	Data collection and analysis .....	114
4.4.2	Results .....	115
4.4.2.1	Behavioural results .....	115
4.4.2.2	Electrophysiological results.....	117
4.4.3	Discussion .....	123
4.5	General Discussion.....	125
4.6	Conclusion.....	128
4.7	Acknowledgments .....	129
<b>Chapitre 5 - Discussion Générale .....</b>		<b>130</b>
5.1	L'Efficacité du déploiement attentionnel et les TR.....	130
5.2	Les variances en TR suivent le déploiement initial de l'attention .....	136
5.3	Comprendre les variances en TR selon le déploiement de l'attention : les moyennes alignées au stimulus vs à la réponse.....	137
5.4	L'étude de la recherche difficile à l'aide de l'électrophysiologie.....	139

5.5	Les PREs sous différents angles comme méthode d'analyse.....	144
5.6	Limites.....	145
5.7	Conclusion.....	147
<b>Bibliographie .....</b>		<b>148</b>
<b>Annexe I.....</b>		<b>159</b>

# Liste des Figures

<i>Figure 2.1: Experimental design</i> .....	38
<i>Figure 2.2: ERPs for median split</i> .....	42
<i>Figure 3.1: Experimental design</i> .....	57
<i>Figure 3.2: Scalp distributions of the N2pc, SPCN, and RLpcN</i> .....	62
<i>Figure 3.3: Stimulus-locked ERPs by experimental condition</i> .....	66
<i>Figure 3.4: Response-locked ERPs by experimental condition</i> .....	67
<i>Figure 3.5: Stimulus-locked ERPs separated into tertiles by RT</i> .....	70
<i>Figure 3.6: Stimulus-locked ERPs separated into tertiles by RT (main effects)</i> .....	71
<i>Figure 3.7: Response-locked ERPs separated into tertiles by RT</i> .....	74
<i>Figure 3.8: Response-locked ERPs separated into tertiles by RT (main effects)</i> .....	74
<i>Figure 4.1: Experimental design</i> .....	98
<i>Figure 4.2: Experiment 1 : Mean accuracy and RTs</i> .....	105
<i>Figure 4.3: Experiment 1 : SLpcN and RLpcN for the number of response alternatives and set size</i> .....	107
<i>Figure 4.4: Experiment 1 : SLpcN and RLpcN for set size separated by the number of response alternatives</i>	110
<i>Figure 4.5: Experiment 2 : Mean accuracy and RTs</i> .....	116
<i>Figure 4.6: Experiment 2 : SLpcN and RLpcN for the number of response alternatives and set size</i> .....	120
<i>Figure 4.7: Experiment 2 : SLpcN and RLpcN for set size separated by the number of response alternatives</i>	122

# Liste des Tableaux

<i>Table 2.1: Means with SE for RT and N2pc split by median RT .....</i>	<i>41</i>
<i>Table 3.1: Means with SD and SE of accuracy for the experimental manipulations.....</i>	<i>64</i>
<i>Table 3.2: Means with SD and SE of RT for the experimental manipulations.....</i>	<i>65</i>
<i>Table 3.3: Means with SD and SE of RT for data sorted into tertiles by RT.....</i>	<i>68</i>
<i>Table 3.4: Mean and median RTs as well as latencies of the N2pc, SPCN and RLpcN when split into within-subjects RT tertiles .....</i>	<i>76</i>
<i>Table 3.5: Correlations and partial correlations for N2pc and SPCN with RLpcN.....</i>	<i>77</i>
<i>Table 4.1: Experiment 1 : Mean with 95% confidence intervals of accuracy and RT.....</i>	<i>105</i>
<i>Table 4.2: Experiment 1 : Mean onset latencies and mean amplitudes of SLpcN.....</i>	<i>107</i>
<i>Table 4.3: Experiment 1 : Mean onset latencies and latencies of peak amplitude of RLpcN .....</i>	<i>109</i>
<i>Table 4.4: Experiment 2 : Means (with 95% confidence intervals) of accuracy and RT.....</i>	<i>116</i>
<i>Table 4.5: Experiment 2 : Mean onset latencies and mean amplitudes of SLpcN.....</i>	<i>119</i>
<i>Table 4.6: Experiment 2 : Mean onset latencies and latencies of peak amplitude of RLpcN .....</i>	<i>123</i>



---

# Résumé

---

Le but principal de cette thèse était de mieux comprendre la relation entre le déploiement de l'attention visuo-spatiale et la réponse lors de la recherche visuelle. Nous avons combiné des mesures de chronométrie mentale (les temps de réponse; TR) et d'électrophysiologie, permettant le suivi du déroulement temporel des événements et la séparation des processus en sous-phases. Trois études ont été effectuées. Dans les deux premières études, la N2pc, un potentiel relié à un événement (PRE), a été utilisé comme indice électrophysiologique de l'attention visuelle vers un stimulus latéral lors d'une tâche de recherche visuelle ayant une cible facilement repérable (qui saute aux yeux) parmi des distracteurs. Cette composante est caractérisée, en électrophysiologie, par une plus grande négativité environ 200 ms suivant la présentation de la stimulation aux sites postérieurs et contralatéraux du champ visuel ciblé. Dans la première étude, la relation entre la composante N2pc et la réponse a été examinée. Pour ce faire, les données électrophysiologiques ont été scindées selon le TR médian. La N2pc était plus ample pour les essais et les participants plus rapides comparés à ceux qui étaient plus lents, suggérant qu'un déploiement attentionnel plus efficace (N2pc plus ample) avait accéléré les processus subséquents (TR plus court). Dans l'étude 2, le traitement depuis le moment du déploiement attentionnel jusqu'à la réponse a été élucidé en examinant le déclenchement de la N2pc par rapport à la réponse et non au stimulus (ce qui est plus utilisé dans les paradigmes classiques). Nous avons été les premiers à utiliser la RLpcN (*response-locked posterior contralateral negativity*), composée de la composante N2pc et la SPCN (une composante suivant la N2pc reflétant le traitement en mémoire visuelle à court terme). Les résultats ont démontré une augmentation du temps entre le début de la RLpcN et la réponse pour les TR plus lents, reflétant un traitement plus long suivant le déploiement de l'attention spatiale. Nous avons par la suite utilisé cette composante (la RLpcN) pour étudier la recherche visuelle difficile (Étude 3), où la cible n'était pas facilement identifiable parmi des distracteurs, à l'aide de manipulations expérimentales modulant la RLpcN, soit le nombre d'items et

de réponses possibles. Plus il y avait d'items dans le champ visuel ou de possibilités de réponses, plus longue était la durée entre le début de la RLpcN et la réponse, démontrant ainsi qu'il est possible d'observer l'activité associée avec les processus sous-jacents à ces manipulations lors d'une recherche difficile. En somme, nous avons montré (1) qu'un déploiement attentionnel plus efficace accélère les processus subséquents, (2) que le traitement déterminant les TR se produit, en majorité, suivant le déploiement de l'attention et, enfin, (3) qu'il est possible d'identifier des marqueurs électrophysiologiques de la sélection de la cible ainsi que de la réponse lors d'une recherche difficile. Dans l'ensemble, les résultats des études constituant la présente thèse vont au-delà des études électrophysiologiques de recherche visuelle typiques, qui utilisent généralement des cibles qui sautent aux yeux, et élucident le décours temporel du traitement lors de recherches plus complexes.

Mots-clés : Électrophysiologie, Attention visuo-spatiale, Potentiel relié à un évènement, Mémoire visuelle à court terme, N2pc, SPCN, RLpcN

---

---

# Abstract

---

The overarching thesis was to understand better the relationship between the deployment of visual spatial attention and the eventual response during visual search. We combined mental chronometry with electrophysiological measures, allowing us to track the temporal sequence of events and bisect processing into sub-phases. The two first studies used the N2pc, an event-related potential (ERP) component, as an electrophysiological marker of visual attention to laterally presented stimuli using a pop-out (i.e., the target stands out) visual search task. The N2pc is characterised by an enhanced negativity emerging around 200 ms after the display onset at posterior sites contralateral to the attended visual field. In Study 1, we first evaluated the relationship between the N2pc component and the moment of response. Electrophysiological data was split according to the response time (RT) median. The N2pc was larger for both fast compared with slow trials and participants, suggesting that a more efficient deployment of attention (larger N2pc) sped up downstream processing (shorter RTs). In Study 2, processing from the deployment of attention to the response was elucidated by examining N2pc onset relative to the response instead of to the display onset. We pioneered the use of the RLpcN (response-locked contralateral negativity), composed of the N2pc and the SPCN (a component following the N2pc and reflecting processing of task-relevant stimuli in visual short-term memory). Importantly, more time passed between RLpcN onset and the response for longer RTs, reflecting more processing time following the onset of visual spatial attention. We then used this component to study difficult search (Study 3), where the target was not easily located, using experimental manipulations designed to modulate the RLpcN. We showed that when there were more items present in the visual field or response selection was more difficult, there was a longer duration between RLpcN onset and the response, demonstrating that it is possible to observe activity associated with specific processes during difficult visual search. In summary, we provide evidence that (1) a more efficient deployment of attention speeds up downstream processing, (2) processing determining RTs occurs, in majority,

following the deployment of attention, and (3) it is possible to identify electrophysiological markers of target and response selection during difficult search. Together, the results of these experiments go beyond typical electrophysiological experiments of visual search, which use pop-out targets, and elucidate the time course of processing during more complex search.

Key words: Electrophysiology, Visual spatial attention, Event-related potential, Visual short-term memory, N2pc, SPCN, RLpcN.

---

# Abréviations

Acc. – Accuracy  
ANOVA – Analysis of variance  
BRAMS – International Laboratory for Brain Music and Sound Research  
CERNEC – Centre de recherche en neuropsychologie et cognition  
CI – Confidence interval  
CPP – Centro-parietal positivity  
CRE – Champs reliés à un évènement  
CRIUGM – Centre de recherche de l’institut universitaire de gériatrie de Montréal  
EEG – Electroencephalography  
ERP – Event-related potential  
HEOG – Horizontal electrooculogram  
Hz – Hertz  
ICA – Independent component analysis  
IRM – Imagerie par résonance magnétique  
LRP – Lateralized Readiness Potential  
M – Mean  
M2pc – M2 posterior contralateral  
MEG – Magnetoencephalography  
NSERC – Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada  
N2c – N2 controlateral  
N2i – N2 ipsilateral  
N2pc – N2 posterior contralateral  
P1pc – P1 posterior contralateral  
PCP – Positivité centro-pariétal  
PRE – Potentiel relié à un évènement  
RIDE – Residue iteration decomposition  
RLpcN – Response-locked posterior contralateral negativity  
RT – Response time  
SD – Standard deviation  
SE – Standard error  
SLpcN – Stimulus-locked posterior contralateral negativity  
SOA – Stimulus-onset asynchrony  
SPCN – Sustained posterior contralateral negativity  
TEP – Tomographie par émission de positrons  
TR – Temps de réponse  
V1 – Aire corticale visuelle primaire  
V2 – Aire 2 du cortex visuel  
V4 – Aire 4 du cortex visuel  
VEOG – Vertical electrooculogram  
VSTM – Visual short-term memory

*For Andrew and Olivia*

---

# Remerciements

---

This thesis would have never come to fruition without the support of many people.

First, I would like to thank my academic advisor, Pierre, for whom I cannot show enough gratitude. You have been a true mentor, and friend, throughout my studies. Your door is always open to your students and your genuine desire to help and teach is admirable. I am so grateful for all the advice and long discussions we have had and for the understanding and patience you have shown. Thank you for believing in me. I am inspired, and excited, to continue my journey as a researcher and teacher because of you. I would like to thank the colleagues I have had the pleasure of working with over the years. Many of you have become close friends, and I truly appreciate your support. Many thanks to Pia. I would have never accomplished as much, in a reasonable time, without your MATLAB savvy and your much-appreciated patience with us. Thanks to Sébrina and Isabelle, my co-conspirators, for always having my back. Special thanks to Mattia and Guillaume for their support throughout and to Amour for her help in the last legs of my thesis. I would also like to thank the CERNEC, in particular, Ping and Stef. Without you, my Linux computer would have been chucked out the window years ago. Very big thanks and lots of overly affectionate hugs to my best friend Céline, my emotional support human for the last 15 years. Finally, thank you to my family. Your unwavering support, love, and faith in me have helped me through any moments of doubt.

---

---

# Contributions des Auteurs

---

Le projet qui constitue le sujet de ma thèse fut réalisé en collaboration avec le Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition (CERNEC). La section suivante résume les contributions des auteurs (Pierre Jolicoeur, PJ; Gregory West, GW; Brandi Lee Drisdelle, BLD) qui ont collaboré aux articles formant la présente thèse.

## **Chapitre 2: The deployment of visual spatial attention during visual search predicts response time: electrophysiological evidence from the N2pc**

Le recrutement de participants et la collecte de données avaient été effectués par BLD, avec l'assistance de bénévoles et d'étudiants des laboratoires de PJ et de GW. Les analyses, l'interprétation des données, ainsi que l'écriture et la soumission (*Neuroreport*) du manuscrit furent réalisées par BLD. PJ, GW et BLD en ont fait la correction, la critique et les révisions demandées par les pairs du manuscrit.

## **Chapitre 3: Stimulus- and response-locked posterior contralateral negativity bisect cognitive operations in visual search**

Puisque les mêmes participants avaient été utilisé dans les articles 1 et 2, le recrutement de participants et la collecte des données sont identiques. L'analyse, l'interprétation des données ainsi que l'écriture et la soumission (*Journal of Cognitive Neuroscience*) furent complétées par BLD. PJ et BLD ont effectué la correction, la critique, et les révisions demandées par les pairs du manuscrit.

## **Chapitre 4: Dissecting cognitive operations in difficult visual search using response-locked posterior contralateral negativity event-related potentials**

Le recrutement de participants et la collecte de données avaient été effectués par BLD, avec l'assistance des bénévoles et d'étudiants du laboratoire de PJ. L'interprétation des données, de même que l'écriture et la préparation du manuscrit pour soumission (*Journal of Cognitive Neuroscience*) furent complétées par BLD. La révision et la correction de l'article furent complétées par PJ et BLD.



---

# Chapitre 1 - Introduction

---

## 1.1 Objectif de la thèse

L'objectif principal de cette thèse est d'étudier l'activité cérébrale reflétant les processus cognitifs reliés à l'attention visuo-spatiale. Plus précisément, le but de cette recherche est d'approfondir nos connaissances des mécanismes neuronaux associés avec le déploiement attentionnel et leurs liens avec les processus de la sélection d'une cible parmi des distracteurs jusqu'au moment où une réponse est effectuée. En utilisant l'électroencéphalographie (EEG), je vise d'abord à identifier les indices électrophysiologiques représentant les processus spécifiés alignés au moment de la réponse.

## 1.2 Approches théoriques liées à l'attention visuo-spatiale : études comportementales

*Everyone knows what attention is. It is the taking possession by the mind, in clear and vivid form, of one of what seem several simultaneously possible objects or trains of thought. Focalization, concentration, of consciousness are of its essence. It implies withdrawal from some things in order to deal effectively with others, and is a condition which has a real opposite in the confused, dazed, scatterbrained state which in French is called distraction, and Zerstretheit in German.*

*William James, The Principles of Psychology, 1890*

Bien que William James, un des philosophes et pionniers de la psychologie en Amérique du Nord, stipulait que tout le monde sait ce qu'est l'attention, nous n'avons toujours aucune définition entièrement satisfaisante. Le but ultime de la recherche examinant ce processus est de mieux

comprendre comment les personnes perçoivent, encodent et agissent sur l'environnement. Avant d'aborder les spécificités et les études examinant les mécanismes neuronaux sous-jacents de l'attention visuo-spatiale, il importe de définir l'attention visuelle et faire mention de quelques théories.

Les objets présents dans notre champ visuel peuvent capter l'attention de différentes manières. La sélection d'un objet peut se faire volontairement ou involontairement (Desimone & Duncan, 1995; Luck, Girelli, McDermott, & Ford, 1997; Pashler & Sutherland, 1998). Lorsque la sélection est volontaire, notre attention est dirigée sur la base de nos contrôles descendants, c'est-à-dire qu'elle est orientée selon nos buts (Posner, 1978). Par exemple, si vous êtes à la recherche d'une tasse verte parmi des tasses de couleurs variées, votre contrôle descendant va biaiser votre attention vers les tasses de couleur verte, vous permettant ainsi d'accomplir la tâche plus efficacement. Les contrôles descendants sont donc importants puisqu'ils nous permettent de diriger notre attention vers un stimulus pertinent et d'ignorer l'information qui n'est pas pertinente à la tâche. Parallèlement, la sélection peut aussi être involontaire (Jonides, 1981) : notre attention peut être biaisée vers la saillance d'un stimulus via les facteurs ascendants (par exemple, sa luminance, sa forme, ou sa couleur). Ces deux façons de porter attention sont toutes les deux importantes : tandis que le contrôle volontaire dirige notre attention vers l'information pertinente, l'attention involontaire nous permet d'avoir conscience d'informations saillantes dans notre environnement, telles que les signes indiquant un danger potentiel (par exemple, un serpent aux couleurs vives dans un arbre). Ensemble, l'attention volontaire et involontaire permettent l'orientation de nos capacités cognitives afin que l'on soit capable de traiter les stimuli contenus dans notre environnement visuel et de répondre à un besoin de sélection attentionnelle (Desimone & Duncan, 1995). Une meilleure compréhension des mécanismes neuronaux sous-jacents à ces processus est un but primordial des chercheurs en psychologie et neurosciences cognitives. Ce chapitre débute donc avec une révision des modèles théoriques de l'attention importants pour les travaux décrits dans cette thèse puis termine par une révision des recherches électrophysiologiques. La section suivante traite de la relation entre l'orientation de l'attention visuelle et le contrôle du regard.

### 1.2.1 La fovéation, l'attention manifeste et l'attention dissimulée

Pour qu'un objet de notre environnement visuel soit traité en détail, celui-ci doit être centré sur la fovéa, soit la région centrale de la rétine. Environ 50% des neurones de notre cortex visuel sont dédiés à cette petite région (environ 1 mm de diamètre, ce qui correspond à 2° d'angle visuel). Pour cette raison, l'alignement de la région d'intérêt du champ visuel sur la fovéa, normalement accompli par une saccade oculaire (Posner, 1980; Remington & Goodwin, 2011), est considéré comme un processus réflexif permettant une discrimination détaillée des stimuli dans cette région (Remington & Goodwin, 2011). Cependant, avant qu'une saccade soit exécutée vers un objet visuel d'intérêt, il est nécessaire de biaiser l'attention vers les endroits de notre environnement contenant potentiellement l'objet que l'on aimerait traiter de façon détaillée. Sans ce mécanisme, la fovéation des objets de notre environnement se ferait en ordre aléatoire. Il est donc important pour notre système visuel de porter attention à une information entrante sans que celle-ci soit traitée spécifiquement par la fovéa (Luck, 2009). Entre autres, notre vision périphérique permet de localiser les informations visuelles possiblement pertinentes à la tâche et permet aussi de traiter plusieurs items dans notre champ visuel simultanément. Tandis qu'il existe sans aucun doute une relation importante entre les mouvements oculaires et l'attention, comprendre le degré de cette relation est l'objectif de plusieurs travaux de recherches.

Ainsi, le processus de sélection et de traitement d'un objet visuel en détail, grâce à la fovéa et via une saccade, est connu sous le nom de l'attention manifeste (*overt attention*), tandis que le fait de porter attention à l'objet en périphérie sans bouger la tête, ni les yeux, est connu sous le nom d'attention dissimulée (*covert attention*). Cette présente thèse a pour but d'élucider les processus associés avec l'attention visuo-spatiale dissimulée.

Les chercheurs avaient, au début, supposé une relation binaire entre les mouvements oculaires et la vue périphérique. Il a tout d'abord été suggéré que le but de l'attention dissimulée était de faciliter les saccades : en portant attention à notre périphérie, nous pourrions avoir une idée de l'endroit où

regarder ensuite pour trouver une cible. La théorie d'efférence (Wurtz & Mohler, 1976), avait comme supposition qu'avant qu'elles soient exécutées, les saccades sont facilitées par un déploiement de l'attention à la même position. D'ailleurs, des études subséquentes, telles que celle de Klein (1980), ont démontré que les mouvements oculaires et l'orientation de notre attention ne sont pas toujours si strictement associés. Dans l'étude de Klein (1980), les participants devaient détecter un changement de luminance d'une cible présentée en périphérie. La moitié des participants avaient comme instruction de bouger leurs yeux vers la droite, et l'autre moitié vers la gauche, tandis que la cible (détection de changement de luminance) était présentée d'un côté ou l'autre avec une probabilité égale. L'hypothèse, selon la théorie d'efférence, est que la tâche sera facilitée lorsque la saccade et la détection sont du même côté (démontré par des temps de réponse, TR, plus courts). Cependant, la tâche de détection n'était pas affectée par la direction vers laquelle les participants effectuaient une saccade et la théorie d'efférence avait été suggérée comme étant trop restrictive (Klein, 1980). Des études pionnières comme celle de Klein (1980) ont prouvé la possibilité de séparation entre saccade et déploiement attentionnel (voir aussi Posner, 1980). Puisque cette présente thèse examine l'attention dissimulée, nous nous sommes intéressés au déploiement de l'attention indépendamment des mouvements oculaires. Cependant, il importe de noter que même s'ils ne sont pas strictement associés, il existe une relation importante entre l'attention et les mouvements oculaires (Luck, 2009).

### 1.2.2 L'efficacité d'une recherche visuelle

Si nous sommes à la recherche d'un objet dans notre champ visuel, la façon dont il se distingue des autres objets qui l'entourent aura une influence sur l'efficacité de cette recherche : plus la cible se distingue des non-cibles, plus elle est facile à trouver. Plusieurs études examinant l'efficacité de la recherche visuelle ont proposé une distinction dichotomique entre le traitement en parallèle et le traitement sériel (Townsend, 1969; Townsend, 1990; Townsend & Wenger, 2004; Treisman & Gelade, 1980). Pour mieux comprendre ces deux types de traitement de scènes visuelles, un paradigme de recherche visuelle est utilisé. Ce type de paradigme est l'un des outils les plus connus et enrichissants du domaine. Une tâche de recherche visuelle typique consiste à demander aux participants de chercher

une cible parmi des distracteurs. Comme dans l'environnement naturel, une scène ou un tableau de stimuli peut contenir une vaste quantité d'informations nécessitant d'être interprétées par le système visuel. Une mesure fréquemment utilisée est le temps nécessaire pour compléter la tâche en fonction du nombre d'items affichés. Le concept est simple; si la tâche peut être accomplie en cherchant la cible parmi les items en parallèle et sans limites de capacité, il n'y aura aucune variance dans les TR selon le nombre d'items dans la scène visuelle (traitement parallèle ; pente de 0 ou *flat slope*). Cependant, si les items doivent être traités séquentiellement, les TR augmenteront linéairement avec le nombre d'items (traitement sériel). Notamment, une recherche sérielle des stimuli est effectuée lorsque la cible ne se distingue pas facilement des distracteurs (*conjunction search*; Treisman & Gelade, 1980).

Si la recherche est sérielle et se termine lorsque la cible est localisée et sélectionnée (*self-terminating search*, voir Van Zandt & Townsend, 1993), le temps nécessaire pour localiser la cible correspond à la moitié du temps nécessaire pour porter attention à chaque stimulus lorsqu'aucune cible n'est présente. En effet, lorsque la cible est absente, tous les stimuli présentés doivent être examinés, tandis que si la cible est présente, il faut examiner en moyenne la moitié des stimuli. Cependant, plusieurs études ont critiqué cette prédiction en disant qu'elle est trop simple et rigide (voir Wolfe & Horowitz, 2004). En effet, la recherche visuelle ne semble pas entrer strictement dans ces deux catégories, et les TR se trouvent plutôt sur un continuum. Pour cette raison, Jeremy Wolfe (Wolfe, 1994; Wolfe, 1998; Wolfe, Cave, & Franzel, 1989; Wolfe & Horowitz, 2004) propose de caractériser les pentes de TR liés à la recherche visuelle comme étant plus ou moins efficaces.

Les études notent quand même une différence significative entre la recherche d'une cible qui saute aux yeux (*pop-out*) et la recherche difficile ou inefficace, qui augmente en difficulté avec l'ajout de distracteurs. Lorsque la cible possède des caractéristiques très différentes de celles des distracteurs, il est facile de la distinguer puisque son identification dépend principalement des caractéristiques physiquement saillantes (c'est-à-dire par du traitement ascendant; Eriksen & Yeh, 1985; Posner, 1980; Theeuwes, 1991; Theeuwes, 1992; Theeuwes, 1994). Dans cette situation, l'attention est saisie par les

items qui nous sautent aux yeux dans notre champ visuel (par exemple, une cible bleue parmi des distracteurs rouges).

Dans cette thèse, des recherches visuelles avec une cible qui saute aux yeux ainsi que des recherches visuelles plutôt difficiles sont utilisées pour mieux comprendre l'impact de l'efficacité de la recherche visuelle sur les processus subséquents au déploiement de l'attention.

### 1.2.3 L'orientation involontaire contingente

Selon l'hypothèse de l'orientation involontaire contingente (*Contingent Involuntary Orienting Hypothesis*) proposée par Folk, Remington, et Johnston (1992), les ressources attentionnelles sont déplacées de manière involontaire en fonction de la relation entre les caractéristiques des stimuli présentés et celles nécessaires à l'accomplissement de la tâche en cours. Lorsque la position de la cible est inconnue, un stimulus (ou des stimuli) composé de caractéristiques similaires à celles de la cible peut déclencher un déplacement de ressources attentionnelles involontairement vers ce stimulus. S'il y a plusieurs distracteurs qui partagent des caractéristiques avec la cible, la sélection de celle-ci peut prendre davantage de temps et la recherche visuelle devient moins inefficace que lorsque la cible possède une caractéristique qui la distingue (c'est-à-dire qu'elle nous saute aux yeux).

Pour la présente thèse, je me suis concentrée sur les composantes électrophysiologiques sous-jacentes à la recherche visuelle et, en particulier, sur la relation entre le déploiement de l'attention et les processus qui suivent. En jumelant les données comportementales (TR) avec les corrélats neuronaux associés à la recherche visuelle (les potentiels reliés aux événements ; PREs), nous avons comme but de mieux comprendre la relation entre le déploiement de l'attention et la difficulté d'une tâche, ainsi que le décours temporel des processus cognitifs du stimulus à la réponse.

## 1.3 Les mécanismes neuronaux sous-jacents à l'attention visuelle

Au-delà des études comportementales, plusieurs études examinant la physiologie et les mécanismes neuronaux sous-jacents à l'attention, chez le singe ainsi que chez l'humain, ont émergé avec l'avancement des techniques d'imagerie (EEG, MEG, IRMf, TEP...). Ces techniques ont permis de lier les études animales aux études sur le cortex visuel de l'humain.

Ce chapitre discute des études qui appuient le modèle de la compétition biaisée (Desimone & Duncan, 1995), un des modèles les plus influents du domaine. Les études décrites ci-dessous avaient comme but d'élucider les mécanismes neuronaux sous-jacents à la sélection d'une cible et à la suppression des distracteurs du système visuel, permettant de filtrer l'information du champ visuel. Les études présentées décrivent donc des mécanismes neuronaux d'intérêt de cette thèse.

### 1.3.1 Le modèle de la compétition biaisée

Les études comportementales ont démontré que toutes les informations dans notre champ visuel ne sont pas traitées également. De fait, notre système visuel possède des capacités limitées pour traiter l'information visuelle. Si nous portons attention à un objet, il y a moins de capacités disponibles pour un autre objet. Pour cette raison, nous traitons l'information sélectivement grâce à notre capacité à filtrer l'information qui n'est pas pertinente à nos buts. Le modèle de la compétition biaisée stipule que les items dans notre champ visuel sont en compétition pour être représentés, et cette compétition est biaisée vers l'information pertinente à la tâche en cours (Desimone & Duncan, 1995). Ces auteurs ont intégré des études neurophysiologiques sur l'attention visuo-spatiale afin de comprendre les mécanismes correspondants du cortex visuel humain.

### 1.3.2 Études appuyant le modèle de la compétition biaisée

Plusieurs études chez le singe (en particulier, le macaque) ont examiné le système visuel pour comprendre ses limites ainsi que l'impact de celles-ci sur les étapes de traitement. Les réseaux des aires visuelles corticales sont organisés en deux voies majeures débutant dans le cortex visuel primaire, soit la voie ventrale et la voie dorsale. La voie ventrale se dirige vers le cortex temporal inférieur et est importante pour la reconnaissance d'objets, tandis que la voie dorsale se dirige vers le cortex pariétal postérieur et est importante pour notre perception spatiale et notre performance visuomotrice (Goodale & Milner, 1992; Ungerleider & Haxby, 1994). Ce chapitre, ainsi que les études de cette thèse, se concentre plutôt sur la voie ventrale du système visuel, et donc, sur l'identification de la cible (la voie du 'quoi'). La voie ventrale comprend certaines parties de l'aire V2, l'aire V4, et les aires TEO et TE du cortex temporal inférieur (Desimone, 1990). Avec la progression de l'information visuelle dans cette voie, les propriétés neuronales changent de façon majeure, notamment la complexité du traitement visuel qui augmente, ainsi que la taille des champs récepteurs. Contrairement aux champs récepteurs des neurones de l'aire V1, les champs récepteurs des neurones de l'aire V4, impliquée dans les stades plus avancés du traitement de l'information visuelle, sont suffisamment grands pour contenir plusieurs items simultanément (Moran & Desimone, 1985). Chez le singe, la taille des champs récepteurs est de 0,2° pour V1, 3° pour V4, 6° pour TEO (Boussaoud, Desimone, & Ungerleider, 1991). Chez l'humain, les études en IRMf ont trouvé des champs récepteurs de taille semblable à ceux des singes : soit plus petits que 2° pour V1, entre 2° et 4° pour V2, 6° pour V4, et plus de 7° pour TEO (Kastner et al., 2001).

Pour le traitement neuronal dans les aires telles V4 ou TEO, il est donc possible que plusieurs objets visuels soient représentés dans le même champ récepteur, et ce n'est pas nécessairement que des objets d'intérêt puisque notre environnement visuel contient généralement une vaste quantité de stimulations non pertinentes à nos buts. La quantité d'information visuelle représentée par un neurone, déterminée par la taille de son champ récepteur, est donc considérée comme étant un goulot d'étranglement important lors du traitement de l'information visuelle (Desimone, 1992; Olshausen,



Anderson, & Van Essen, 1993; Tsotsos, 1990). Puisque la taille des champs récepteurs devient de plus en plus grande avec la progression du traitement visuel dans les aires visuelles, la compétition pour qu'un item soit représenté devient aussi de plus en plus importante (Boussaoud et al., 1991; Gattass, Gross, & Sandell, 1981; Gattass, Sousa, & Gross, 1988; Kastner et al., 2001). L'ambiguïté provoquée par la présence simultanée de plusieurs items dans un même champ récepteur peut être résolue avec la sélection attentionnelle (voir aussi la théorie de la résolution d'ambiguïté; Luck et al., 1997).

Dans une étude chez les primates, Moran et Desimone (1985) ont présenté une cible et un distracteur simultanément et suffisamment proche pour qu'ils soient représentés par le même champ récepteur. Les singes devaient porter attention à un stimulus présenté dans une position (cible) et ignorer un stimulus présenté dans une autre position (distracteur). Les stimuli étaient soit efficace (c'est-à-dire qu'ils suscitaient une réponse forte du neurone) ou inefficace. Lorsque le singe portait attention au stimulus efficace, la cellule produisait une réponse forte. Cependant, lorsque le singe portait attention au stimulus inefficace, la cellule répondait très peu, même si le stimulus efficace était présent dans le même champ récepteur (mais à la position du distracteur). Ils ont donc démontré que l'activité neuronale mesurée était principalement déterminée par les caractéristiques de la cible, tandis que la réponse associée au distracteur était atténuée (Moran & Desimone, 1985). Toutefois, puisqu'il y avait de la compétition entre l'activité neuronale provoquée par la cible et celle provoquée par le distracteur, l'activité était diminuée comparativement à l'activité neuronale suscitée par un item seul dans le champ récepteur. Cette atténuation disparaissait lorsque la cible et le distracteur étaient présentés dans des champs récepteurs différents car il n'y avait plus de compétition au niveau neuronal. Cette étude pionnière démontre que la compétition entre les objets visuels pour être représenté dans un même champ récepteur est influencée par l'objectif de la tâche.

Les études chez l'humain abordent dans le même sens que les études chez le singe. Tel que présenté dans l'étude chez les singes de Desimone, Schein, Moran, et Ungerleider (1985), l'activité neuronale était réduite chez l'humain pour des stimuli répétés (étude neurophysiologique: Begleiter, Porjesz, & Wang, 1993; étude TEP: Squire et al., 1992). D'ailleurs, en utilisant la technique des PREs,

les résultats de Mangun, Hillyard, et Luck (1993) suggèrent que la région V4 des humains est impliquée dans les processus de l'attention spatiale. En outre, les études de Kastner et ces collaborateurs (Kastner, De Weerd, Desimone, & Ungerleider, 1998; Kastner et al., 2001), utilisant la technique d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), ont démontré que, si la saillance de la cible est relativement faible comparée aux distracteurs, il est possible de biaiser la compétition sur la base des contrôles descendants en dirigeant l'attention du participant vers la localisation spatiale de la cible. Ils (Kastner et al., 1998; Kastner et al., 2001) ont donc examiné le traitement de l'information visuo-spatiale en comparant l'attention dirigée dans l'espace à l'attention non-dirigée (emplacement imprévisible de la cible) dans les aires visuelles V4 et TEO. Ils avaient comme hypothèse que le fait de porter attention à un endroit prédéterminé d'un champ visuel encombré faciliterait le traitement d'information à cet endroit et que les distracteurs seraient filtrés de manière efficace comparativement à lorsque l'on ne connaît pas l'emplacement spatiale de la cible. Leurs résultats ont démontré que lorsque l'emplacement de la cible était imprévisible et que les stimuli étaient présentés simultanément, il y avait suppression de l'activité neuronale comparativement à lorsqu'ils étaient présentés séquentiellement dans le même champ récepteur. Ces derniers résultats démontrent la suppression mutuelle observée par Moran et Desimone (1985). D'autre part, quand les participants avaient comme consigne de rapporter le nombre de cibles présentées à un endroit prédéterminé du champ visuel (c'est-à-dire que l'endroit de la cible était connu), les effets suppressifs observés dans les recherches mentionnées précédemment étaient atténués (Kastner et al., 1998).

Si l'emplacement spatial de la cible est inconnu, la sélection via le contrôle descendant peut aussi se faire selon les caractéristiques des stimuli visuels. Dans ce cas, l'objet recherché est maintenu en mémoire de travail pour résoudre la compétition entre les éléments de la scène (*attentional template*; voir Duncan & Humphreys, 1989). Chelazzi, Miller, Duncan, et Desimone (1993) ont démontré qu'un tel mécanisme de sélection, chez les singes, se trouve dans le cortex IT. Les singes devaient retenir en mémoire une image complexe qui leur était brièvement présentée au centre de l'affichage (cette image étant la cible). Il y avait deux possibilités : l'image suscitait soit une réponse forte (image préférentielle) ou une réponse faible (image non-préférentielle) pour un neurone. Après la présentation

de cette première image et suivant un délai, les deux images possibles (préférentielle et non-préférentielle) étaient présentées simultanément en périphérie (mais toujours dans le même champ récepteur du neurone). Les singes avaient comme tâche de sélectionner la cible correspondant à l'image présentée auparavant en exécutant une saccade et d'ignorer l'autre stimulus présenté (le distracteur). Quand la cible était l'image préférentielle, la réponse cellulaire demeurait élevée. Cependant, si la cible était l'image non-préférentielle, la réponse au distracteur (l'image préférentielle) était supprimée. Ces résultats suggèrent que la cible est sélectionnée dans le cortex IT et que cette activité résulte de l'information entrante au moment de la présentation de la première image indiquant quelle sera la cible. Les auteurs suggèrent que ces résultats démontrent un biais de la compétition en faveur de la cible selon ses caractéristiques. Des mécanismes similaires ont également été observés chez l'humain en utilisant la technique de la tomographie par émission de positons (TEP). Dans une étude de Corbetta, Miezin, Dobmeyer, Shulman, et Petersen (1991), les participants avaient comme tâche d'identifier si une caractéristique du stimulus (30 éléments identiques bougeant en synchronie sur le plan horizontal) était différente ou pareille entre le premier et le deuxième affichage, soit la couleur, la forme, ou la vitesse des éléments. Leurs résultats ont démontré que différentes parties du cortex extrastrié ont été activées préférentiellement en fonction de la caractéristique à discriminer.

Ce chapitre démontre que la compétition entre les stimuli visuels présentés dans le champ visuel mène à une interaction entre plusieurs facteurs (le contrôle descendant, les facteurs ascendants, la complexité de l'information, la taille des champs récepteurs, etc.). Cette thèse se base sur ces connaissances du système visuel pour étudier les processus cognitifs sous-jacents à l'attention visuo-spatiale chez l'humain. Les processus cognitifs sont très rapides (de l'ordre de la milliseconde), et pour cette raison l'électroencéphalographie est une technique idéale pour étudier le déroulement temporel de l'attention visuo-spatiale chez les humains puisqu'elle est non invasive et possède une excellente résolution temporelle. La section suivante discute des approches théoriques ainsi que des considérations méthodologiques de cette technique pour l'étude de l'attention et des processus associés.

## 1.4 Approches théoriques des études électrophysiologiques de l'attention visuo-spatiale

De plus en plus de chercheurs en neurosciences et en neuropsychologie s'intéressent à l'activité cérébrale reliée à l'attention visuo-spatiale, ce qui nous permet d'étudier non seulement la physiologie du cerveau lors du déploiement de l'attention chez l'humain, mais également le déroulement temporel de l'attention en relation avec d'autres processus cognitifs (par exemple, la perception et la mémoire à court terme). Les techniques neurophysiologiques couplées avec les expériences cognitives permettent donc d'apporter des preuves supplémentaires aux études comportementales en attention visuelle. L'électrophysiologie est particulièrement utile pour quantifier et étudier les processus cognitifs étant donné sa fine précision temporelle (de l'ordre de la milliseconde). À l'aide de l'électroencéphalographie, les changements temporels des potentiels électriques sont mesurés au niveau du cuir chevelu (technique non invasive) et reflètent des processus sensoriels, cognitifs et moteurs (Luck & Kappenman, 2011). L'activité extraite par cette méthode représente l'activité électrique, soit l'activité post-synaptique des neurones, provenant des échanges ioniques d'un neurone actif. Il est possible d'observer l'activité cérébrale reliée à ces processus cognitifs en utilisant la méthode des PREs. Étant donné que le signal EEG brut est faible et empreint de bruit extérieur (par exemple l'équipement électrique dans la pièce), il est important de faire la moyenne de plusieurs essais.

Ce chapitre débutera avec une revue sur la composante N2pc, un indice électrophysiologique de l'attention visuo-spatiale, suivie par une revue des indices associés, telle la composante SPCN (*sustained posterior contralateral negativity*), une composante reliée au traitement d'information subséquente au déploiement initial de l'attention (et donc, suivant la composante N2pc dans le déroulement temporel des processus). Finalement, nous allons terminer avec les limitations méthodologiques de la technique PRE et son application aux études de recherche visuelle difficile (la cible est difficile à différencier des distracteurs).

### 1.4.1 La N2pc : Un indice électrophysiologique de l'attention visuo-spatiale

Cette thèse porte sur les mécanismes électrophysiologiques sous-jacents de l'attention sélective, en particulier, la façon dont notre système visuel déploie l'attention vers un objet pertinent à l'achèvement de la tâche et les processus subséquents à ce déploiement. Un indice électrophysiologique important dans le domaine de l'attention visuo-spatiale est la composante PRE nommée la N2pc (voir Luck & Kappenman, 2011, Chapitre 12 pour une revue de la littérature). Il est suggéré que la N2pc représente le déploiement perceptif de l'attention afin de minimiser l'interférence entre les stimuli présents dans le champ visuel auxquels nous voulons porter attention et ceux que nous voulons ignorer (Luck et al., 1997; Luck & Hillyard, 1994a; Luck & Hillyard, 1994b). La N2pc est observée environ 200 – 300 ms (Luck, 2014) suivant la présentation des stimuli aux sites postérieurs du scalp (électrodes PO7/PO8). Cette composante est caractérisée par une plus grande négativité controlatérale, comparée à l'activité ipsilatérale, à l'hémichamp dans lequel la cible est présentée. Plus précisément, l'activité latéralisée de cette composante est isolée en soustrayant l'activité ipsilatérale (l'activité de l'hémisphère droit lorsqu'une cible est présentée à droite et l'activité de l'hémisphère gauche lorsqu'une cible est présentée à gauche) de l'activité controlatérale (l'activité de l'hémisphère droit lorsqu'une cible est présentée à gauche et l'activité de l'hémisphère gauche lorsqu'une cible est présentée à droite) à la cible. Ce calcul nous permet d'observer l'activité associée à la N2pc sans la distorsion causée par les composantes non latéralisées superposées.

Plusieurs recherches ont montré que cette composante est particulièrement impliquée dans la sélection de la cible ainsi que dans la suppression de distracteurs (Eimer, 1996; Girelli & Luck, 1997; Luck et al., 1997; Luck & Hillyard, 1994a; Luck & Hillyard, 1994b; Woodman & Luck, 1999). Une théorie est que la N2pc reflète un processus de filtrage utilisé pour supprimer le traitement de distracteurs positionnés autour de la cible, afin de réduire l'interférence lors de sa sélection. Cette hypothèse est inspirée du modèle de la compétition biaisée décrite dans la section 1.3 de cette thèse : lorsqu'il y a plusieurs items présentés dans le même champ récepteur d'un neurone, l'activité de ce neurone ne représente plus que les caractéristiques d'un seul objet, ce qui peut causer de l'ambiguïté

au niveau du codage. En support de cette théorie de suppression, Luck and Hillyard (1994b) ont démontré que cette composante est absente lorsque les stimuli non-cibles peuvent être rejetés avant que les processus attentionnels ne soient déployés, mais qu'elle est présente lorsque la tâche nécessite un traitement plus exigeant (par exemple, une tâche de discrimination nécessite un traitement plus exigeant qu'une tâche de détection simple). En d'autres termes, leurs résultats suggèrent que la composante était seulement suscitée lorsqu'il y avait de la compétition pour les ressources de sélection et d'attention entre les items. De plus, cette composante avait une plus grande amplitude dans le cas d'une plus grande compétition entre la cible et les distracteurs (Luck & Hillyard, 1994a; Luck & Hillyard, 1994b).

Suivant les articles influents de Luck et Hillyard (1994a; 1994b), plusieurs chercheurs ont utilisé cette composante comme marqueur d'activité neuronale associée à l'attention visuo-spatiale. En effet, les études subséquentes effectuées par le même groupe de chercheurs (dont Steven Luck), ainsi que plusieurs autres laboratoires, ont concrétisé la fonction de la composante à travers un nombre de publication impressionnant (au moment de la rédaction de cette thèse, une recherche *google scholar* a produit plus de 2000 articles pour la recherche « *N2pc ERP component* »). Il y a un consensus entre les chercheurs pour dire que la N2pc est associée avec l'attention. Cependant, l'attention est un terme très général et il s'agit donc d'un concept plutôt générique englobant plusieurs mécanismes différents. Pour cette raison, le but de plusieurs chercheurs experts en attention est de préciser les mécanismes attentionnels sous-jacents à la N2pc. À ce titre, d'autres théories concernant ces mécanismes, telles que la théorie de la sélection attentionnelle proposée par Eimer (1996) et la théorie d'individuation proposée par Mazza and Caramazza (2011), ont émergé.

En 1996, Martin Eimer a publié un article démontrant que la composante N2pc peut être évoquée par des tâches contenant une seule cible dans un hémichamp et un seul distracteur dans l'autre hémichamp. Selon la théorie de suppression proposée par Luck and Hillyard (1994b), la N2pc est seulement suscitée lorsqu'il y a de la compétition entre les stimuli présentés (distracteur(s) et cible) afin de sélectionner la cible. La tâche de Eimer (1996) suggère que ce n'est pas le cas, puisqu'une recherche

visuelle n'était pas nécessaire. En d'autres termes, il n'était pas nécessaire d'identifier la cible parmi des distracteurs. Cette découverte l'a amené à proposer que la N2pc reflète la sélection d'une cible, indépendamment du nombre de distracteurs ou de la distance entre les distracteurs et la cible, et non pas un processus de filtrage (voir pour des résultats corroborant : Brisson & Jolicoeur, 2007; Brisson, Robitaille, & Jolicoeur, 2007; Eimer, 1998b; Li, Liu, & Hu, 2018; Wascher & Wauschkuhn, 1996). Cela dit, dans un chapitre de revue sur l'attention et la N2pc (chapitre 12 de Luck & Kappenman, 2011), Luck a répondu à cette théorie en affirmant que ce n'est pas une preuve très convaincante puisque les champs récepteurs sont très grands pour les neurones des étapes avancées de la voie ventrale, ainsi que bilatéraux (Gross & Mishkin, 1977), tel que décrit dans la section 1.3 de cette thèse. Il est donc probable que les deux stimuli se retrouvent dans le champ récepteur d'un seul neurone, même s'ils sont présentés dans des hémichamps différents, menant à un besoin de filtrage et de suppression de distracteur.

La théorie de Luck et Hillyard (1994a; 1994b) a été de nouveau mise en question par Mazza et ses collaborateurs (Mazza & Caramazza, 2011; Mazza, Turatto, & Caramazza, 2009a; Mazza, Turatto, & Caramazza, 2009b). Leur première étude était un suivi de l'expérience 2 effectuée par Luck et Hillyard (1994b). Luck et Hillyard (1994b) n'ont trouvé, dans leur expérience, aucune N2pc pour une cible parmi des distracteurs ne nécessitant aucun filtrage (la cible était une barre verticale parmi des distracteurs qui étaient des barres horizontales ou vice versa). Dans l'étude de Mazza et al. (2009a), la cible était un stimulus saillant dû à une différence de couleur (par exemple, un diamant rouge parmi des diamants verts) et les participants devaient indiquer si le coin manquant de la cible était sur le côté gauche ou sur le côté droit. Selon la théorie de filtrage de Luck et Hillyard (1994b), puisque la cible est unique et très facile à distinguer des distracteurs, aucune compétition pour être représentée ne devrait se produire. Cependant, dans l'étude de Mazza et al. (2009a), une N2pc robuste a été observée. Il importe de noter que l'étude de Luck et Hillyard (1994b) nécessitait la détection d'une cible tandis que la tâche de Mazza et al. (2009a) nécessitait la discrimination pour déterminer la bonne réponse. Donc, il se peut que cette différence entre les tâches mène à un besoin de filtrage (Luck & Kappenman, 2011). Pour mettre cette possibilité à l'épreuve, une deuxième étude a été effectuée comparant une

tâche de détection avec une tâche de discrimination (les deux ayant les mêmes stimuli; Mazza et al., 2009b). Les auteurs ont observé une N2pc dans les deux variantes de la tâche. Une possibilité est que la couleur des items a suscité un déploiement de l'attention plus automatique en raison de la saillance, c'est-à-dire que même sans filtrage, une N2pc a été observée.

Il y a toujours un débat concernant les mécanismes spécifiques sous-jacents à cette composante, avec des preuves convaincantes supportant les différentes théories. Cela dit, puisque nous ne pouvons pas mesurer le filtrage ou la sélection d'une cible de manière indépendante aux PREs, il est difficile, et dangereux, de proposer une théorie concrète. Ce débat est une démonstration d'une des limites de la technique PRE : sans prédiction forte concernant nos tâches, il est difficile d'associer les résultats électrophysiologiques avec un processus cognitif en particulier et avec certitude. Néanmoins, la technique PRE reste un outil très utile pour la recherche en attention puisqu'elle nous permet de mieux comprendre son décours temporel même sans savoir de façon précise si elle reflète la suppression des distracteurs, la sélection d'une cible, ou un mélange de ces deux processus. Cette technique est idéale pour répondre aux questions posées par cette thèse, puisque notre but était d'établir les corrélats neuronaux de l'attention et leurs liens (ou impact) avec les processus subséquents et non les détails précis expliquant si, par exemple, cette composante représente la sélection de la cible ou la suppression de distracteurs.

#### **1.4.2 Les corrélats neuronaux de la N2pc**

Afin de définir les générateurs neuronaux de cette composante avec précision, la technique PRE avaient été combinés avec des techniques plus précises spatialement, tels que la technique CRE (champs reliés à un évènement) utilisant des données MEG (magnétoencéphalographie). À cette fin, une première étude par Hopf et al. (2000) a été effectuée. La tâche nécessitait une recherche visuelle simple : les participants devaient indiquer si la cible, définie par sa couleur unique (soit rouge ou verte) parmi des distracteurs bleus, était horizontale ou verticale. Ils ont examiné la composante N2pc et la composante M2pc, l'équivalent magnétique, afin d'obtenir une plus grande précision spatiale. Pour



estimer plus précisément la distribution spatiale de la source neuronale (localisation de sources), des données IRM structurelles ont été utilisées. Les résultats ont démontré que l'estimation de la distribution du courant était à son maximum au-dessus du cortex latéral occipito-temporal, cohérent avec les générateurs de haut niveau du traitement visuel ventral tels que décrit dans la section 1.3 de cette thèse.

Une deuxième étude a été effectuée afin d'obtenir une localisation plus précise de la composante N2pc à l'aide d'une combinaison des techniques PRE, CRE, IRM structurelle et IRM fonctionnelle (Hopf et al., 2006). Cette étude avait pour but d'examiner la compétition entre un item auquel on porte attention et un item que l'on ignore. Leur hypothèse est fondée sur les études chez les singes démontrant qu'un effet attentionnel plus ample est suscité lorsqu'une cible et un distracteur sont présentés à l'intérieur du même champ récepteur d'un neurone (Luck et al., 1997). Tel que décrit dans la section 1.3, les champs récepteurs augmentent en taille en avançant dans le traitement, ce qui peut mener à de l'ambiguïté entre les items lorsque ceux-ci se retrouvent représentés à l'intérieur du même champ récepteur. Hopf et al. (2006) ont démontré que les générateurs estimés de la composante N2pc varient selon l'échelle spatiale (c'est-à-dire la grandeur de l'espace spatial contenant l'information pertinente à la tâche). Précisément, la N2pc était principalement générée par les régions antérieures de la voie ventrale lorsque la compétition était entre des items ayant une grande échelle (l'écran au complet), tandis qu'une région plus postérieure et intermédiaire contribuait en plus lorsque cette compétition était entre des items ayant une petite échelle (un quadrant de l'écran). Ces estimations ont été confirmées à l'aide des données IRMf, qui ont démontré un patron similaire ainsi qu'une localisation spatiale plus précise : cette composante provient de l'aire V4 (postérieure) et le complexe latéral occipital (antérieure).

Les données présentées dans la présente section sont donc convergentes avec les études chez les singes et l'humain de la section 1.3 de cette thèse. De plus, les corrélats neuronaux ainsi que les hypothèses concernant la modulation de la N2pc suggèrent que celle-ci représente l'activité des étapes plus avancées du traitement attentionnelle.

### 1.4.3 Le lien entre la N2pc et d'autres composantes PREs lors de la recherche visuelle

Notre capacité à effectuer une recherche visuelle inclut plusieurs autres processus que l'attention. Par exemple, il est nécessaire de percevoir, de maintenir de l'information en mémoire à court terme, de prendre des décisions selon les objets dans notre environnement, et si nécessaire, de produire une réponse. Donc, pour comprendre l'importance des processus attentionnels, il importe de comprendre leurs liens avec les autres processus impliqués. Pour comprendre le rôle de l'attention lors d'une recherche visuelle de façon plus globale, les études de cette section ont examiné plusieurs composantes ensemble afin d'être capables de comparer les différents processus impliqués.

En examinant la composante LRP (*Lateralized readiness potential*), une composante PRE indexant la préparation (PRE aligné au stimulus) ou l'exécution (PRE aligné à la réponse) d'une réponse (voir Smulders & Miller, 2012), la composante N2pc et les TR, tous lors d'une même recherche visuelle, les chercheurs peuvent décortiquer l'interaction entre les processus sous-jacents aux indices électrophysiologiques. Ce genre d'analyse nous permet de mieux comprendre le déroulement du traitement du stimulus jusqu'à la réponse lors d'une recherche visuelle (par exemple, Cosman, Arita, Ianni, & Woodman, 2016; Hackley, Schankin, Wohlschlaeger, & Wascher, 2007; Töllner, Rangelov, & Müller, 2012). Tout d'abord, en regardant que des PREs moyennés à partir de la stimulation, Cosman et al. (2016) ont démontré que des instructions demandant de favoriser la vitesse d'exécution de la tâche (les essais), plutôt que la précision, mènent à un chevauchement des composantes N2pc et S-LRP, ce qui n'est pas le cas lorsque la vitesse et la précision ont une importance égale. Leurs résultats suggèrent donc que les instructions (contrôle descendant) peuvent altérer la relation temporelle entre les différentes étapes de traitement sous-jacentes à ces composantes, et plus précisément, le traitement perceptuel (N2pc) et la préparation d'une réponse (S-LRP). En outre, Hackley et al. (2007) et Töllner et al. (2012) ont utilisé une méthode sectionnant les processus cognitifs en trois parties selon les propriétés temporelles de composantes PREs : le traitement perceptuel pré-attentionnel (du stimulus jusqu'au début de la composante N2pc), l'analyse perceptuelle du stimulus/la sélection d'une réponse (du début de la composante N2pc jusqu'au début de la composante S-LRP) et l'exécution d'une

réponse (du début de la R-LRP jusqu'à ce que la réponse soit exécutée). En premier lieu, Hackley et al. (2007) ont observé des TR plus courts et une diminution du temps entre le début de la composante N2pc et le début de la composante S-LRP lorsque les participants avaient moins de temps pour interpréter un amorçage présenté en amont à la stimulation (600 ms vs. 3000 ms), ainsi qu'aucune différence de latence entre la présentation du stimulus et le début de la N2pc et entre le début de la R-LRP et la réponse. Dans l'étude de Töllner et al. (2012), quatre scénarios de réponse en recherche visuelle ont été examinés, tous ayant les mêmes stimuli (localisation de la cible, détection, discrimination ou une réponse combinée<sup>1</sup>). Comme Hackley et al. (2007), Töllner et al. (2012) n'ont observé aucune différence de latence entre la présentation du stimulus et le début de la N2pc pour toutes les tâches, tandis qu'une différence de latence entre le début de la N2pc et le début de la S-LRP a été observé : le patron des débuts de la S-LRP reflétait l'ordre des longueurs des TR (en ordre croissant : localisation, discrimination, détection, et les réponses composées). Les résultats de ces deux études suggèrent que les variations en TR dans leurs tâches reflétaient principalement les opérations ayant lieu suivant la N2pc (déploiement de l'attention).

Selon ces études, les TR sont principalement déterminés par les processus suivant le déploiement de l'attention et démontrent donc l'intérêt de mieux comprendre le lien entre l'attention et ces processus plus tardifs : quelle est l'influence de ce déploiement ? Comment mesurer, et moduler, les processus cognitifs qui suivent ?

#### 1.4.4 La SPCN : Un indice électrophysiologique de la mémoire visuelle à court terme

Une des composantes d'intérêt considérées comme reflétant les processus plus tardifs (suivant le déploiement de l'attention) est la composante SPCN (*sustained posterior contralateral negativity*). Cette composante suit généralement la composante N2pc et est considérée comme un indice de

---

<sup>1</sup> Une réponse (ou tâche) composée est définie comme nécessitant une réponse qui est déterminée au-delà des dimensions de la cible. Par exemple, si une cible est définie par sa couleur ou sa forme, la réponse pourrait être par rapport à son orientation.

traitement visuel, subséquent à l'attention, en mémoire visuelle à court terme (Dell'Acqua, Sessa, Jolicœur, & Robitaille, 2006; Vogel & Machizawa, 2004). La SPCN est une composante latéralisée qui survient approximativement 300 – 400 ms suivant la présentation d'un stimulus et possède une distribution similaire sur le cuir chevelu à la N2pc (aux électrodes postérieures contralatérales à la cible).

La N2pc et la SPCN sont dissociables par leurs fonctions cognitives et se distinguent par leurs décours temporels. Par exemple, Jolicœur, Brisson, et Robitaille (2008) ont observé que l'amplitude et la durée de la SPCN étaient dépendantes du nombre de stimuli encodés tandis que la N2pc n'était pas affectée par cette manipulation. Entre autres, Prime et Jolicoeur (2010) ont démontré que cette composante est aussi un marqueur de la durée de maintenance d'information en mémoire visuelle à court terme. Dans une tâche de rotation mentale, les participants devaient indiquer si une cible latéralisée était présentée dans le sens normal ou dans sa version inversée sur l'axe horizontal (sens miroir). Les items étaient soit dans leur position normale (droit; rotation de 0° ou aucune rotation), soit tournés à 120° ou soit tournés à 180° (Prime & Jolicoeur, 2010). Plus la cible était tournée en comparaison à la position droite, plus la durée de la SPCN était longue, suggérant que la rotation mentale était accomplie en transformant la représentation maintenue en mémoire visuelle à court terme. Leurs résultats démontrent donc que la SPCN reflète plus que la représentation de caractéristiques simples d'objets en mémoire (par exemple, la couleur ou la forme). Puisque cette composante est normalement alignée au stimulus, l'arrêt du traitement des stimuli est parfois déduit en observant le moment où l'activité retourne à son niveau de base (*baseline*).

Si nous voulons mieux comprendre le lien entre le déploiement de l'attention et les processus subséquents, cette composante est non seulement importante, mais cruciale. Dans la section prochaine, nous proposons qu'il soit possible d'éclaircir les processus suivant le premier déploiement attentionnel vers un stimulus à l'aide d'une nouvelle méthode : l'activité postérieure et contralatérale associée avec la N2pc alignée à la réponse motrice (*Response-locked posterior contralateral negativity* ; RLpcN) au lieu d'être alignée au moment de la présentation du stimulus. La SPCN reflète, en effet, une partie de ce

traitement, et sera donc importante à notre compréhension du traitement suivant le déploiement attentionnel (indexé par la N2pc) jusqu'à la réponse.

#### 1.4.5 L'effet de loupe dans les PREs

Dans les sections précédentes, des études solides et robustes, basées sur des hypothèses fondées dans la littérature, ont été présentées : la N2pc indexe un processus attentionnel menant à la sélection d'un objet visuel pertinent à nos buts. Ces études nous ont permis d'approfondir nos connaissances de plusieurs processus cognitifs à l'aide de la technique PRE et ont inspiré plusieurs études subséquentes. Néanmoins, comme toutes les techniques, il existe certaines limites méthodologiques. Une limite qui est particulièrement importante pour cette thèse est l'effet de la loupe (*magnifying glass effect*).

Tel que précisé au début de ce chapitre, les PREs sont obtenus en moyennant plusieurs essais. En général, les composantes associées aux processus sensoriels, perceptifs ou cognitifs sont observées en moyennant les essais selon le moment de la présentation du stimulus. Pour les premières composantes, le moment de la présentation du stimulus visuel est très important pour leurs décours temporels (par exemple, pour les composantes perceptuelles telles que la P1 et la N1 ; Berchicci, Spinelli, & Di Russo, 2016; Kutas & Hillyard, 1983). En effet, la succession rapide de ces composantes précoces démontre peu de variances entre les essais pour ce qui est du début des composantes. Cependant, puisque les études empiriques constituant cette thèse ont pour but de mieux comprendre l'association entre l'attention, telle qu'indexée par la N2pc, et les processus qui la suivent, les processus examinés sont considérés comme étant des processus plutôt tardifs lors d'une tâche de recherche visuelle. Ces composantes ont un plus grand risque d'être affectées par des facteurs endogènes (par exemple, les instructions ou la difficulté de la tâche), ce qui peut mener à une moyenne étalée par la variance entre les essais accumulée depuis la présentation du stimulus (Luck, 2014). Les composantes plus tardives peuvent aussi être associées à des événements autres que la présentation du stimulus, tels que la sélection d'une réponse.

En d'autres mots, les processus d'intérêts peuvent potentiellement souffrir d'un effet de loupe (*magnifying glass effect*) : une augmentation dans la résolution d'une composante PRE associée avec un certain évènement (par exemple, le moment de la stimulation) pourrait nuire à la résolution d'autres composantes (Poli, Cinel, Citi, & Sepulveda, 2010). Plus précisément, lorsque les essais sont alignés au stimulus, toutes les activités non reliées à cet évènement pourraient être déformées ou même disparaître comme résultat du moyennage (Luck, 2014). De plus, ce problème peut être d'une importance plus marquée lors d'une recherche difficile, puisqu'une augmentation de la difficulté d'une tâche mènera à une augmentation de variance dans les temps pour les composantes plus tardives ainsi que dans les TR.

Une possibilité est d'aligner le moyennage selon la latence d'une composante connue (The Woody Filter Technique ; Woody, 1967). Cette technique nécessite que les essais soient décalés selon une composante robuste, prédéfinie et anticipée. Cependant, cette méthode impose plusieurs limites comme l'exigence d'informations fiables (c'est-à-dire que la composante doit être établie et prévisible), ce qui veut dire que la méthode n'est pas utilisable si la composante d'intérêt est nouvelle ou instable. Les analyses statistiques complexes peuvent aussi potentiellement améliorer la résolution et la validité des données (*independent component analysis, principal component analysis, linear modeling*), mais ces méthodes ne sont pas toujours appropriées puisqu'elles nécessitent en général plusieurs hypothèses fermes (pour une revue consultez ; Poli et al., 2010).

Dû aux désavantages des méthodes alternatives proposées ci-dessus, nous proposons une façon de surmonter en partie cet effet de loupe : la comparaison des données selon des angles différents (c'est-à-dire les moyennes alignées au stimulus, ainsi que celles alignées à la réponse, par exemple). Nous proposons cette méthode comme un moyen efficace de mieux capter et comprendre l'activité neuronale d'intérêt.

### 1.4.6 Les composantes PREs sous plusieurs angles

Examiner les données électrophysiologiques sous plusieurs angles, afin de comprendre le déroulement temporel des processus cognitifs, n'est pas une nouvelle idée. En effet, cette méthode a été utilisée avec d'autres composantes, telles que la P3 (Luck & Hillyard, 1990; Verleger, Jaśkowski, & Wascher, 2005) et la LRP (Miller, Patterson, & Ulrich, 1998; Osman, Moore, & Ulrich, 1995; Ulrich & Miller, 2001).

La P3 est un indice électrophysiologique du traitement de l'information et de la classification (Polich & Kok, 1995; Verleger, 1997). Une étude par Luck et Hillyard (1990) avait pour but d'examiner le comportement de cette composante lors d'une recherche visuelle facile (avec cible qui saute aux yeux) et difficile (l'étude est décrite avec plus de détails dans la section 1.4.7). Pour ce faire, les auteurs ont comparé cette composante lorsqu'elle était alignée soit au stimulus, soit à la réponse. Lorsque la tâche nécessitait une recherche dite sérielle (c'est-à-dire une recherche difficile), la composante P3 alignée au stimulus était plus étendue comparé à lorsque la recherche était facile, cela étant dû à la variance dans le temps nécessaire pour localiser la cible (ou décider qu'elle n'était pas présente). Cependant, en liant les PREs au moment de la réponse, cette variance était diminuée, menant à une P3 plus franche pour la tâche difficile. Cette étude est donc informative par rapport à la possibilité et aux avantages potentiels de cette méthode. Examiner nos données sous plusieurs angles peut nous aider à mieux comprendre la variance en temps des processus plus tardifs, mais aussi les signatures électrophysiologiques de la recherche difficile (voir les études comportementales décrites dans la section 1.2.2).

Rolf Verleger et son équipe (Verleger et al., 2005; Verleger, Metzner, Ouyang, Śmigasiwicz, & Zhou, 2014) ont aussi comparé la composante P3 alignée au stimulus avec celle alignée à la réponse. Dans leur première étude, Verleger et al. (2005) ont démontré que l'amplitude n'était pas affectée par le fait que la moyenne soit alignée au stimulus ou à la réponse. Ils ont suggéré que ce résultat est à l'encontre d'une théorie courante de la composante P3 (*stimulus evaluation view*), qui suggère que cette

composante est suscitée par le traitement associé avec le stimulus et non avec les processus associés avec la réponse (Callaway, 1983; Ford, Mohs, Pfefferbaum, & Kopell, 1980; Kutas, McCarthy, & Donchin, 1977; McCarthy & Donchin, 1981). Dans un suivi de cette étude, au lieu de moyenner simplement, Verleger et al. (2014) ont décomposé les PREs à l'aide d'une technique qui regroupe des composantes selon si elles sont reliées au moment du stimulus, de la réponse, ou ni l'un ni l'autre (un regroupement intermédiaire; décomposition d'itération résiduelle ou RIDE; Ouyang, Herzmann, Zhou, & Sommer, 2011; Ouyang, Schacht, Zhou, & Sommer, 2013; Stürmer, Ouyang, Zhou, Boldt, & Sommer, 2013). Dans leur tâche une lettre fréquente ou non fréquente (X et U, contrebalancée entre les participants) était présentée au centre d'un affichage. Les participants répondaient avec la main gauche lorsqu'un X était présenté et la main droite lorsqu'un U était présenté. Les résultats ont démontré qu'un effet *oddball* (marqué par une P3 plus ample lors de la présentation de stimuli non fréquents) a été suscité. L'activité associée à la composante P3 était majoritairement représentée par le regroupement de composantes intermédiaires. Ils ont donc conclu que la P3 est non seulement déterminée par le traitement associé avec la présentation de la stimulation (tel que suggéré par la théorie *stimulus evaluation view*), mais aussi celui associé avec la réponse. Leurs résultats ainsi que les résultats de Luck and Hillyard (1990) suggèrent que les processus cognitifs, en particulier ceux qui sont plus tardifs, ne sont possiblement pas très clairement associés avec un seul évènement comme supposé par plusieurs études.

D'ailleurs, la composante LRP a été examinée afin de cloisonner les processus cognitifs se produisant pendant (ou avant) la sélection de la réponse (LRP alignée au stimulus, ou S-LRP) de celle ayant lieu après la sélection et l'exécution de la réponse (LRP alignée à la réponse, ou R-LRP). Par exemple, Osman et al. (1995) ont utilisé cette approche pour démontrer qu'un amorçage survenant avant la présentation du stimulus (pré-amorçage) affecte l'intervalle entre le début de la composante LRP et la réponse, suggérant une accélération dans l'exécution de la réponse.

Dans la présente thèse, nous avons utilisé cette méthode pour examiner l'activité latéralisée associée avec l'attention (N2pc) et le traitement subséquent en mémoire à court terme (SPCN),



lorsqu'elle est alignée au stimulus et à la réponse. Nous suggérons que l'ajout du moyennage aligné à la réponse va clarifier les processus suivant le déploiement attentionnel.

#### 1.4.7 Les corrélats électrophysiologiques d'une recherche difficile

En général, la composante N2pc est utilisée pour comprendre le déploiement de l'attention suivant la stimulation. En effet, la majorité des études qui utilisent la composante N2pc comme marqueur de l'attention visuo-spatiale lors d'une tâche de recherche visuelle se servant d'une cible ou d'un distracteur saillant (qui saute aux yeux) et sont donc limitées aux recherches visuelles faciles. L'avantage d'utiliser un stimulus qui saute aux yeux est qu'on leur porte attention rapidement, menant à peu de variance dans les TR d'un essai à l'autre. Une N2pc avec une latence synchronisée à l'apparition de la stimulation visuelle est donc suscitée. Cette méthode d'analyse permet aux chercheurs d'étudier le traitement pré-attentionnel des stimuli ainsi que le moment auquel le déploiement de l'attention vers le stimulus sélectionné est réalisé.

Luck et Hillyard (1990) ont examiné la N2pc selon le type de recherche visuelle à l'aide de deux tâches : une où la recherche était facile (ou parallèle) ainsi qu'une où la recherche était difficile (ou sérielle). Lors de la première tâche, les participants devaient détecter une cible en forme de flèche parmi des distracteurs en forme de triangle (des flèches sans queue). L'ajout d'une caractéristique à la cible (la queue de la flèche) rendait la cible facile à localiser. Lors de la tâche où la recherche était difficile (ou sérielle), les caractéristiques des stimuli étaient inversées : la cible était maintenant un triangle tandis que les distracteurs étaient des flèches (pour une discussion sur ces résultats dans un contexte comportemental, voir Treisman & Souther, 1985). Dans ce dernier cas, la cible ne possédait plus de trait très distinctif, et la recherche était plus ardue et plus inefficace. Les deux expériences avaient suscité une N2pc caractérisée par une activité électrique négative aux aires postérieures et controlatérale à l'hémichamp où la cible était présentée. Quand la cible était facile à localiser, c'est-à-dire suscitée par une cible qui saute aux yeux, la composante était visible entre 200 ms à 300 ms. D'ailleurs, lorsque la sélection d'une cible nécessitait une recherche inefficace (recherche difficile), la

N2pc débutait à 200 ms, tout comme la N2pc suscitée par une cible qui saute aux yeux, mais était soutenue jusqu'à la fin de la fenêtre de l'activité moyennée. Les auteurs ont suggéré que la N2pc était soutenue plus longtemps durant les recherches difficiles parce que le temps nécessaire pour la localisation de la cible était plus variable, et donc la latence de la composante variait beaucoup entre les essais (voir aussi Luck & Kappenman, 2011).

Lors d'une recherche difficile, il faut balayer la scène visuelle afin d'identifier la cible, puisque les distracteurs possèdent des caractéristiques communes à elle. C'est donc une question de variance : si les PREs sont alignés au stimulus lors d'une tâche de recherche visuelle difficile, il est impossible de savoir à quel moment la sélection de la cible a été réalisée, étant donné la grande variabilité inter-essai. En effet, cette variabilité en TR peut mener à l'atténuation ou même à l'élimination de la N2pc à la suite du moyennage du signal. Donc, lors d'une recherche difficile, le début de la composante N2pc alignée au stimulus nous indique le déploiement attentionnel vers le premier stimulus (ou l'hémichamp ciblé), peu importe qu'il soit une cible ou un distracteur, et non le déploiement vers la cible.

Cependant, si nous supposons que la recherche d'une cible se termine lorsqu'elle est localisée et sélectionnée (*self-terminating search*, voir Van Zandt & Townsend, 1993), l'utilisation de données alignées à la réponse motrice, telle qu'effectuée par les études décrites dans la section précédente (section 1.4.6), vont nous permettre d'observer l'activité durant et suivant le déploiement de l'attention vers le premier stimulus (c'est-à-dire le déploiement initial). En comparant la moyenne alignée au stimulus avec celle alignée à la réponse, nous pouvons donc observer le temps nécessaire pour effectuer les processus subséquents à ce premier déploiement (par exemple, la recherche visuelle, la sélection de la cible, l'encodage d'informations en mémoire à court terme ainsi que la sélection et l'exécution d'une réponse motrice).

Les études de Woodman et Luck (1999; 2003) ont démontré que l'attention peut être déployée d'un item à un autre de façon sérielle (ou inefficace). Les participants devaient indiquer si la cible était présente (la cible pouvait être une de deux couleurs et était un carré possédant un trou sur le haut de

son contour) parmi des distracteurs saillants (des carrés qui étaient l'une des couleurs possibles de la cible mais avec un trou soit sur la gauche, la droite ou le bas de son contour) et des distracteurs non-saillants (des carrés noirs avec un trou sur un des quatre côtés de son contour). Puisqu'il est normalement impossible de prédire l'hémichamp où l'attention est déployée en premier, Woodman et Luck (1999; 2003) ont utilisé la probabilité des couleurs possibles de la cible (couleur plus fréquente : 75% des essais ; couleur moins fréquente : 25% des essais) pour biaiser la recherche visuelle des participants. Leurs résultats ont démontré que lorsqu'un distracteur était de la couleur fréquente de la cible, une N2pc était d'abord suscitée par ce distracteur, suivi d'une deuxième N2pc plus tardive pour la cible lorsqu'elle était dans l'autre hémichamp. Ces résultats sont interprétés comme preuve que les mécanismes sous-jacents de l'attention visuo-spatiale, démontrés par la présence de la composante N2pc, peuvent être déployés en série lorsque nécessaire.

## 1.5 Sommaire et hypothèses

Ces premiers quatre chapitres ont présenté les concepts et les méthodes sur lesquels ma thèse est fondée. Le but général est de mieux comprendre l'attention, indexée par la composante N2pc, et son lien avec les processus subséquents jusqu'à la réponse, lors de recherches visuelles facile et difficile. Les concepts importants sont énumérés ci-dessous.

- L'attention nous permet de sélectionner l'information pertinente à la tâche et d'ignorer l'information distrayante. Elle peut être volontaire (contrôles descendants) ou involontaire (facteurs ascendants).
- Les tâches de recherches visuelles recrutent plusieurs processus cognitifs, tels que la perception, l'attention, la mémoire de travail, la sélection de l'exécution d'une réponse, etc.

- L'efficacité d'une recherche visuelle est déterminée par la facilité que l'on a à identifier une cible. Plus elle est difficile à identifier (par exemple, elle partage des caractéristiques avec les distracteurs et elle n'a pas de caractéristique qui saute aux yeux), plus notre recherche sera inefficace.
- L'activité neuronale sous-jacente à la sélection d'informations pertinentes de notre environnement visuel est observée aux aires postérieures du cerveau.
- En électrophysiologie, une composante PRE nommée la N2pc est observée aux aires postérieures. Celle-ci est un indice du déploiement attentionnel vers un stimulus latéralisé.
- Il y a plusieurs composantes associées avec des processus impliqués dans la recherche visuelle. Les liens entre ces processus et l'attention, à l'aide de ces composantes, nous permet de mieux comprendre la recherche visuelle sur le plan global.
- Plusieurs études ont élucidé les processus cognitifs sous-jacents à des PREs en moyennant les données de partir de différents moments. En regardant les données sous un angle différent, il est possible de mieux comprendre le déroulement temporel des processus cognitifs en question.
- La composante N2pc débute lorsque notre attention est déployée vers un stimulus latéralisé. Lors d'une recherche facile (cible qui saute aux yeux), le premier stimulus sélectionné est presque toujours la cible, dû aux facteurs ascendants qui attirent l'attention de façon automatisée vers un stimulus saillant. Lors d'une recherche difficile, le premier stimulus auquel nous portons attention n'est pas nécessairement la cible, et donc la N2pc alignée au stimulus nous donne peu d'informations quant à cette forme de recherche.

### 1.5.1 Questions de recherche

Considérant les études, méthodes, théories, et limitations décrites, nous avons soigneusement mis en place trois études empiriques utilisant la technique PRE, avec les TR, pour répondre aux questions suivantes :

**Étude 1 :** Quel est le lien entre les mécanismes neuronaux sous-jacents à l'attention et le temps nécessaire pour accomplir la tâche?

**Étude 2 :** Pouvons-nous mieux comprendre les variances en TR d'une tâche avec une cible saute aux yeux en regardant les données électrophysiologiques alignées à la réponse?

**Étude 3 :** En utilisant la même technique que l'Étude 2, est-ce qu'on peut observer les variances en TR associées avec une recherche difficile et une sélection de réponse plus ou moins difficile?

### 1.5.2 Hypothèses

Une brève description ainsi que les hypothèses de chacune des études sont présentées ci-dessous.

#### Étude 1 (Chapitre 2)

La première étude examine la relation entre l'attention visuo-spatiale (la composante N2pc alignée au stimulus) et la réponse (les TR). Nous avons comme hypothèse qu'un déploiement d'attention plus efficace, démarqué par une N2pc plus ample ou plus précoce, mènera à des TR plus courts, suggérant que les processus suivants ce déploiement ont été accélérés. Nous utilisons un paradigme de recherche visuelle facile : les participants ont à indiquer si le haut du contour d'un carré cible possède un trou ou non. La cible est définie par sa couleur (orange ou verte parmi des distracteurs bleus). Les données électrophysiologiques sont scindées en deux groupes selon la médiane des TR d'une

part pour les participants, et d'autre part pour les essais. Nous nous attendons à voir une différence de la N2pc en amplitude ainsi qu'en latence selon le groupe de participants ou d'essais : plus un participant ou un essai est rapide, plus ample ou plus tôt sera la composante N2pc. De plus, nous nous attendons aussi à une corrélation positive entre l'amplitude et la latence de la N2pc et les TR : plus les TR sont rapides, plus la N2pc sera ample et tôt.

## Étude 2 (Chapitre 3)

Le but de cette deuxième étude était d'examiner l'activité alignée à la réponse aux mêmes électrodes (aires cérébrales) que la N2pc et la SPCN afin d'observer le déroulement temporel des mécanismes qui suivent l'engagement de l'attention, soit la composante RLpcN (*response-locked posterior contralateral negativity*). Pour ce faire, les données des participants de l'étude 1 ont été réanalysées. Pour les données électrophysiologiques, une moyenne alignée au stimulus ainsi qu'une moyenne alignée à la réponse ont été comparées. Une séparation de données électrophysiologiques a été effectuée selon les TR des participants et des essais (tel que dans l'étude 1, mais cette fois-ci en trois groupes au lieu de deux), ainsi que selon les manipulations de l'étude (distance de la cible du point de fixation et fréquence de la réponse motrice). Nous nous attendions d'observer une composante postérieure et contralatérale, telle que les composantes N2pc et SPCN, mais alignée à la réponse (la RLpcN). Nous nous attendions également à ce que cette composante augmente en latence, c'est-à-dire que le temps entre le début de la RLpcN et la réponse motrice sera plus long lorsque les processus suivant le déploiement de l'attention prennent plus de temps à être effectués (démarqué par des TR plus lents). Cette hypothèse est basée sur des études en électrophysiologie (e.g., Hackley et al., 2007; Töllner et al., 2012), démontrant que les processus responsables pour les variances en TR sont celles suivant le déploiement de l'attention (c'est-à-dire le début de la N2pc; voir section 1.4.3). Plus spécifiquement, nous nous attendions à ce que le début de la RLpcN soit plus tôt pour les TR plus lents (pour les participants, les essais, et les manipulations), démontrant une évidence empirique du temps nécessaire pour compléter la recherche visuelle suivant le déploiement attentionnel.

### Étude 3 (Chapitre 4)

De manière semblable à l'étude 2, nous avons examiné dans cette troisième étude la SLpcN (*stimulus-locked posterior contralateral negativity*; soit l'activité combinée de la N2pc et la SPCN) et la RLpcN. Le but était d'identifier les étapes du traitement cognitif lors d'une recherche difficile, où la cible est moins facilement identifiable (comparé à la cible qui nous saute aux yeux tel que dans les études 1 et 2 de cette thèse). Nous avons, tel que dans l'étude 2, examiné l'activité alignée au stimulus (SLpcN) et aussi celle alignée à la réponse (RLpcN). Pour la tâche, les participants cherchaient une cible carrée ayant un trou présenté parmi des distracteurs carrés ayant deux trous. Tous les carrés étaient de la même couleur. À travers deux expériences, il y avait deux manipulations expérimentales principales : le nombre de distracteurs et le nombre de possibilités de réponses. Nous nous attendions à ce que les deux manipulations aient un effet sur les processus subséquents au déploiement de l'attention, soit la sélection de la cible et la sélection de la réponse. Pour cette raison, l'hypothèse est que les manipulations vont affecter la latence de la RLpcN et pas celle de la SLpcN: plus il y a de stimuli ou de réponses possibles, plus il y aura de temps entre le début de la RLpcN (reflétant le déploiement de l'attention vers le premier stimulus) et le moment de la réponse. Cette étude démontre qu'il est possible de mesurer les différences dans l'activité électrophysiologique selon le temps nécessaire (en moyenne) pour trouver une cible en fonction du nombre de distracteurs et de choix de réponse lors d'une recherche difficile.

---

# Chapitre 2 - The Deployment of Visual Spatial Attention During Visual Search Predicts Response Time: Electrophysiological Evidence from the N2pc

---

Brandi Lee Drisdelle<sup>1,2,3</sup>, Gregory L. West<sup>1,2,3</sup> & Pierre Jolicoeur<sup>1,2,3</sup>

1. Université de Montréal, Department of Psychology
2. BRAMS Laboratory, Montreal
3. CERNEC, Montreal

Published article :

Drisdelle, B. L., West, G. L., & Jolicoeur, P. (2016). The deployment of visual spatial attention during visual search predicts response time: electrophysiological evidence from the N2pc. *Neuroreport*, 27(16), 1237-1242.

Corresponding author: Pierre Jolicoeur  
Email: pierre.jolicoeur@umontreal.ca  
Département de Psychologie  
Université de Montréal  
Pavillon Marie-Victorin  
CP 6128, Succursale Centre-Ville  
Montréal, Québec  
Canada  
H3C 3J7



## 2.1 Abstract

We tracked the deployment of visual spatial attention as indexed by an electrophysiological event-related potential named the N-2-posterior-contralateral (N2pc). We expected that a stronger and/or earlier deployment of attention would predict faster responses in a visual search task. We tested this hypothesis by sorting the electrophysiological segments into two categories (slow vs. fast) by trial-by-trial response times (RTs), for each participant, on the basis of the median RT within each condition of the experiment. We also classified participants on the basis of overall mean RTs into those faster than the group median and those slower than the median. The N2pc was larger and earlier for fast responders compared with slow responders. Furthermore, within each of these groups, faster responses were associated with a larger and earlier N2pc. These results provide further evidence that N2pc is a valid index of the deployment of visual attention and suggest that a more effective deployment of visual spatial attention (larger and/or earlier N2pc) predicts a faster response, both within and between subjects.

## 2.2 Introduction

To organise the constant flow of information impinging on our visual system, visual spatial attention prioritises behaviourally relevant information while ignoring (or perhaps suppressing) irrelevant information. The mechanisms mediating these important functions can be traced using non-invasive electroencephalographic methods. The N-2-posterior-contralateral (N2pc) is an event-related potential (ERP) believed to reflect the deployment of visual spatial attention towards lateral stimuli. It has been suggested that the N2pc reflects the selection of a target (Luck & Hillyard, 1994b) and perhaps the suppression of distractors (Eimer, 1996). The N2pc has also been shown to be influenced by both top-down (Leblanc, Prime, & Jolicoeur, 2008) and bottom-up (Hickey, McDonald, & Theeuwes, 2006) mechanisms during target selection. Despite more than 20 years of research examining this component and the precise underlying mechanisms reflected by it, much about the N2pc still remains to be studied. Nevertheless, most researchers agree that the N2pc reflects processes involved in attentional selection. The aim of the present study was to examine how attentional selection, as reflected by N2pc, relates to subsequent behaviour. We examined the extent to which the N2pc component could predict the efficiency of downstream processing using response times (RTs) from a visual search task as our main measure.

Although some ERP results have been previously sorted by RT in relation to the N2pc component (Hickey, van Zoest, & Theeuwes, 2010; McDonald, Green, Jannati, & Di Lollo, 2013), to our knowledge, no one has addressed directly the possible impact of attentional deployment on eventual RTs. For example, Hickey and colleagues (2010) compared the latency and amplitude of a target-elicited N2pc (lateral target with an irrelevant salient distractor on the vertical meridian) and a distractor-elicited N2pc (lateral irrelevant salient distractor with a target on the vertical meridian) to test whether attention was automatically captured by item saliency (e.g., the irrelevant salient distractor) or directed toward the task-relevant target. They sorted their electroencephalographic data into quartiles on the basis of RTs and subsequently compared the fastest and slowest trials, which allowed them to observe N2pc latency for both target and distractor elicited ERPs by slowest and

fastest RTs. The N2pc latency results suggested that a faster deployment of attention was directed toward saliency (i.e., the more salient yet irrelevant distractor defined by its unique colour among grey stimuli) whereas a slower deployment of attention was directed toward the target (defined by its unique shape). Interestingly, for the target-elicited N2pc, dividing their data into the fastest RT and slowest RT trials suggested an enhanced N2pc amplitude in fast RT trials compared with slow RT trials, but this difference was not statistically significant. Considering the small sample size (15 participants) and the small number of trials in each ERP average (60 trials per participant per quartile for the target-elicited N2pc before artifact rejection), the lack of significance is perhaps not surprising. Using the same paradigm, McDonald and colleagues (2013) used a sample size of 40 participants and divided their data using a median split (fast trials vs. slow trials) and quartiles (to have comparable results to Hickey and colleagues (2010), who divided their data only by quartiles). They, however, failed to fully replicate the results of Hickey and colleagues (2010). Nonetheless, looking at Figures 2e and 2f of McDonald and colleagues (2010), it appears plausible that when a lateral target (and no salient distractor) was presented, there was perhaps an enhanced N2pc in the fast RT trials. However, this difference was not tested or discussed (although, it was mentioned that the target-elicited N2pc is larger than baseline noise peaks in fast RT trials but not in the slow RT trials).

In the present work we held search conditions constant and examined whether a clear relationship between N2pc and RT could be established, both within observers and across observers. Thus, we analysed results from a simple visual search experiment with a larger sample size (88 participants) to elucidate the relationship between N2pc and subsequent RTs. This was accomplished by separating trials into two subsets on the basis of RT: For each participant, RTs were classified as slow or fast on the basis of their within-condition median RT. In addition, participants were also classified as slow or fast responders on the basis of their overall average RT in relation to the group median. Parsing the data in this manner allowed us to examine whether a difference in N2pc is observed for slow and fast RTs, and if this pattern of activity is contingent on whether participants were slow or fast responders (e.g., individual differences). The results were clear-cut: Faster responders and within-subject faster trials were associated with a larger and slightly earlier N2pc. In turn, these

results suggest that an enhanced N2pc, all else being equal, indexes a more robust deployment of attention, which facilitates downstream processing.

## 2.3 Methods

### 2.3.1 Participants

Eighty-eight right-handed participants (56 female, age:  $M = 23.18$ ,  $SD = 3.4$ ) were compensated 20\$ for voluntarily participating in this experiment, which was vetted by the Ethics Committee of the Faculty of Arts and Science at Université de Montréal. Participants were excluded if they consumed high levels of alcohol (more than 14 alcoholic beverages per week) or high cigarette use (more than 10 per day). For inclusion in other research, habitual action visual game players were also excluded (West et al., 2015). Participants who did not move their eyes towards the target, who reported being neurologically normal, had normal or corrected-to-normal vision, and reported having normal colour vision were included in this study.

### 2.3.2 Visual stimuli

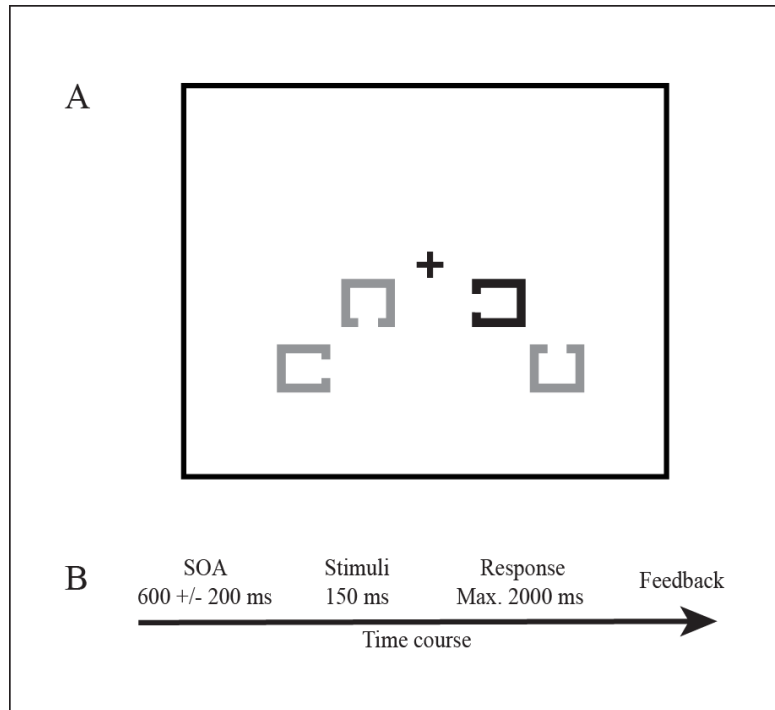
The visual search display consisted of four coloured squares (size:  $1.5^\circ$  by  $1.5^\circ$ ) each containing a gap on one of its sides (gap size:  $0.5^\circ$ , gap side possibilities: up, down, left, right). Two squares were presented in the left visual field and two in the right, in the lower hemifield, as illustrated in Figure 2.1A. The centre of the squares closer to fixation were  $2.25^\circ$  below and  $3.00^\circ$  lateral (left or right) from fixation. The centre of the squares farther from fixation were  $3.75^\circ$  below and  $5.25^\circ$  lateral (left or right) fixation. The target square was presented with equal probability in each position.

### 2.3.3 Visual search task

There were two types of trials: Target discrimination trials (83.3% of the experimental trials) and no-go trials (the remaining 16.7%). In no-go trials, all four boxes were orange and participants were instructed withhold their response. Given that our focus is on RTs, no-go trials were not used.

When a target was present (target discrimination trials), trials either had an infrequent response (gap on top,  $p = .25$ ) or a frequent response (gap not on top — gap on bottom, left, or right,  $p = .75$ ). The target was defined by colour: it was either orange (frequent colour;  $p = .80$ ) or green (infrequent colour,  $p = .20$ ) among blue distractors. To control for low-level sensory responses, the colours were adjusted to be equiluminant using a chromometre (Minolta CS100). The task was to indicate whether the gap was located on the top of the square (infrequent response) or not (frequent response). For the purpose of this experiment, frequency manipulations (both response and colour) were not examined during final analyses (this manipulation was designed to observe the P3 component). There was an equal probability ( $p = .25$ ) that the gap was presented on each side of the target square. Participants responded using the 'C' key for frequent response trials and 'M' key for infrequent response trials (keys were counterbalanced between participants).

Each trial was initiated by pressing the spacebar. Six-hundred milliseconds ( $\pm 200$  ms) after trial initiation, a 150 ms visual search display was presented. Participants had 2000 ms to respond for target discrimination trials and 1500 ms to respond for no-go trials. Once a response was executed, feedback was given and presented until the participant initiated the following trial. An example of a target discrimination trial sequence is presented in Figure 2.1B. Each participant completed a practice block (40 trials) and 8 experimental blocks (96 trials each; total experimental trials: 768). A fixation point at the centre of the screen was present for the entirety of the experiment and participants were instructed to maintain central fixation and not to blink during trials.



*Figure 2.1:* (A) Illustration of the stimuli and their placement during visual presentation. Four stimuli (squares with a gap on one side) were presented in the lower quadrants (two in each quadrant). The target stimulus was defined by its unique colour. Here, the target stimulus (which was orange or green during experimentation) is represented by the darker square, and the distractors (which were blue during experimentation) by lighter squares (B) Time course of each trial. Trials started with the onset of a fixation point, followed at a variable stimulus onset asynchrony by the onset of the search array (squares presented for 150 ms). See text for more details.

### 2.3.4 EEG recordings and analysis

The EEG was recorded from 64 active Ag/AgCl electrodes using a Biosemi Active Two system (Biosemi, Amsterdam, Netherlands) at a sampling frequency of 512 Hz. Electrodes were mounted on an elastic cap and placed in positions corresponding to the International 10-10 System (Sharbrough et al., 1991). The EEG recording was referenced to the average of left and right external mastoid electrodes after recording. To measure saccades, a horizontal electrooculogram (HEOG) was calculated as the voltage difference between electrodes placed lateral to the external canthi. To detect eye blinks, a vertical electrooculogram (VEOG) was calculated as the voltage difference between an electrode placed below the left eye and Fp1, located above the left eye. A high-pass filter of 0.01 Hz and a low-pass filter of 30 Hz were applied to the EEG data after recording. The HEOG and VEOG recordings

were filtered with a 0.1 high-pass filter and a 10 low-pass filter. The independent component analysis (ICA) technique was used to correct the signal for eye blinks. All epochs containing eye movements not corrected using ICA (epochs with a VEOG deflection greater than 50  $\mu\text{V}$  within a time window of 150 ms and/or an HEOG deflection greater than 35  $\mu\text{V}$  within a time window of 300 ms) and other artefacts (signal exceeding  $\pm 100 \mu\text{V}$ ) in the EEG signal were excluded from final analysis.

Trials were time-locked to stimulus onset, epoched from 200 ms pre-stimulus to 800 ms post-stimulus, and baseline corrected by subtracting the mean amplitude measured during the 200 ms pre-stimuli period. Following ICA correction and artefact-based epoch rejection, only trials that were correctly answered were included in averages. To analyse lateralised activity, trials containing a left visual field target and trials containing a right visual field target were averaged separately. Ipsilateral waveforms (activity from electrodes over the left hemisphere for trials with a target in the left visual field and over the right hemisphere for trials with a target in the right visual field) were subtracted from contralateral waveforms (activity from electrodes over the left hemisphere for trials with a target in the right visual field and over the right hemisphere for trials with a target in the left visual field), isolating activity pertaining to the N2pc from non-lateralized brain activity.

### 2.3.5 Data analysis

A comparison of between-subjects and within-subjects effects for RTs was performed. For within-subjects differences, RTs were separated into two cells (slow and fast responses) on a trial-by-trial basis by means of a median split within each cell of the design (target left vs. right  $\times$  target near vs. far from fixation  $\times$  frequency vs. infrequent response  $\times$  frequent vs. infrequent target color). Following this segmentation, conditions were recombined to yield an overall within-subjects slow-response condition and fast-response condition. This allowed us to compare the electrophysiological effect of slow and fast responses on a trial-by-trial basis. We also divided participants into those whose overall mean RT was below the median (fast responders) and those with a RT mean greater than the median (slow responders). RTs were screened for outliers using the Van Selst and Jolicoeur (1994)

method within each cell of the design prior to recombining into final conditions. Data were submitted to a 2 (Responders, slow vs. fast; between-subjects)  $\times$  2 (Response, slow vs. fast; within-subjects) mixed analysis of variance (ANOVA). Correlations between electrophysiological and behavioural data were also calculated.

## 2.4 Results

### 2.4.1 Behavioural

Overall mean accuracy was .96 ( $SE = 0.004$ ) and mean RT was 669.9 ms ( $SE = 12.11$  ms). A mixed 2  $\times$  2 ANOVA was performed on mean RTs to examine the effects of being a slow or fast responder overall (calculated using a median split; between-subjects factor) on the trial-by-trial separation of RTs for each participant (calculated using a median split; within-subjects factor). More specifically, is there a difference in trial-by-trial slow and fast RTs for participants who are slower or faster at responding overall? The ANOVA revealed an interaction for between-subjects response speed and within-subjects response speed: slower responders showed a larger difference between the slow RT and fast RT trials ( $\Delta RT = 241.2$  ms) in comparison to fast responders ( $\Delta RT = 135.6$  ms),  $F(1, 86) = 37.05$ ,  $p < .001$  (see Table 2.1). We also examined a possible mean accuracy difference between fast and slow responders using an independent-samples  $t$ -test. Fast responders ( $M = .97$ ,  $SE = 0.003$ ) were more accurate than slow responders ( $M = .95$ ,  $SE = 0.006$ ;  $t(86) = 2.13$ ,  $p < .05$ ).



	<i>Fast Responders (mean ± SE)</i>			<i>Slow Responders (mean ± SE)</i>		
	<i>RT (ms)</i>	<i>N2pc amp. (μV)</i>	<i>N2pc lat. (ms)</i>	<i>RT (ms)</i>	<i>N2pc amp. (μV)</i>	<i>N2pc lat. (ms)</i>
Fast responses	522.1 ± 4.1	-1.93 ± 0.26	205.6 ± 3.5	629.5 ± 9.5	-1.42 ± 0.20	215.0 ± 3.9
Slow responses	657.7 ± 6.5	-1.61 ± 0.22	208.8 ± 3.7	870.7 ± 24.3	-0.94 ± 0.14	222.2 ± 4.0
Fast-Slow difference	135.6	0.32	3.2	241.2	0.48	7.2

*Table 2.1:* Means and standard errors (*SE*) for response time, N2pc amplitude and N2pc latency, for fast and slow responses by fast and slow responders.

## 2.4.2 Electrophysiological

Event-related lateralised waveforms for each combination of fast versus slow responders and fast versus slow responses are shown in Figure 2.2 (for the electrode pair PO7/PO8, where the N2pc had the largest amplitude). The amplitude of the N2pc was estimated for each participant using the mean in a time window of 215–265 ms and subjected to the same mixed-model ANOVA used for the RT behavioural results. The latency of N2pc was estimated with the  $F\%$  fractional-area latency measured using jackknife waveform averages (Kiesel, Miller, Jolicœur, & Brisson, 2008). Fast responders showed an earlier and larger N2pc in comparison to slow responders (amplitude:  $F(1, 86) = 4.35, p < .04$ ; latency:  $F(1, 86) = 5.08, p < .003$ ). Moreover, fast responses (within-subjects) also showed a larger and earlier N2pc component in comparison to slow responses (amplitude:  $F(1, 86) = 21.34, p < .0001$ , Latency:  $F(1, 86) = 8.95, p < .004$ ). However, no significant interaction between the fast and slow responders and the trial-by-trial separation of RTs by fast and slow responses was observed either for amplitude ( $F(1, 86) = 0.80, p = .37$ ) or latency ( $F(1, 86) = 1.38, p = .24$ ). Pearson's correlations were calculated between RT with overall N2pc amplitude and latency: both N2pc amplitude and latency were positively correlated with RT ( $r = .33, p < .002, r = .23, p < .04$ , respectively).

The variances of N2pc latency and amplitude for fast and slow responders were calculated. Fast responders showed a higher mean variance in the N2pc amplitude than slow responders (fast responders  $SE = 0.24$ ; slow responders  $SE = 0.16$ ). Because fast responders had a larger N2pc amplitude, this pattern of activity was expected to the extent that variance tends to scale with the mean. For N2pc latency, slow responders had a higher mean variance than fast responders (fast responders  $SE = 3.44$ ; slow responders:  $SE = 3.72$ ), also scaling with the mean.

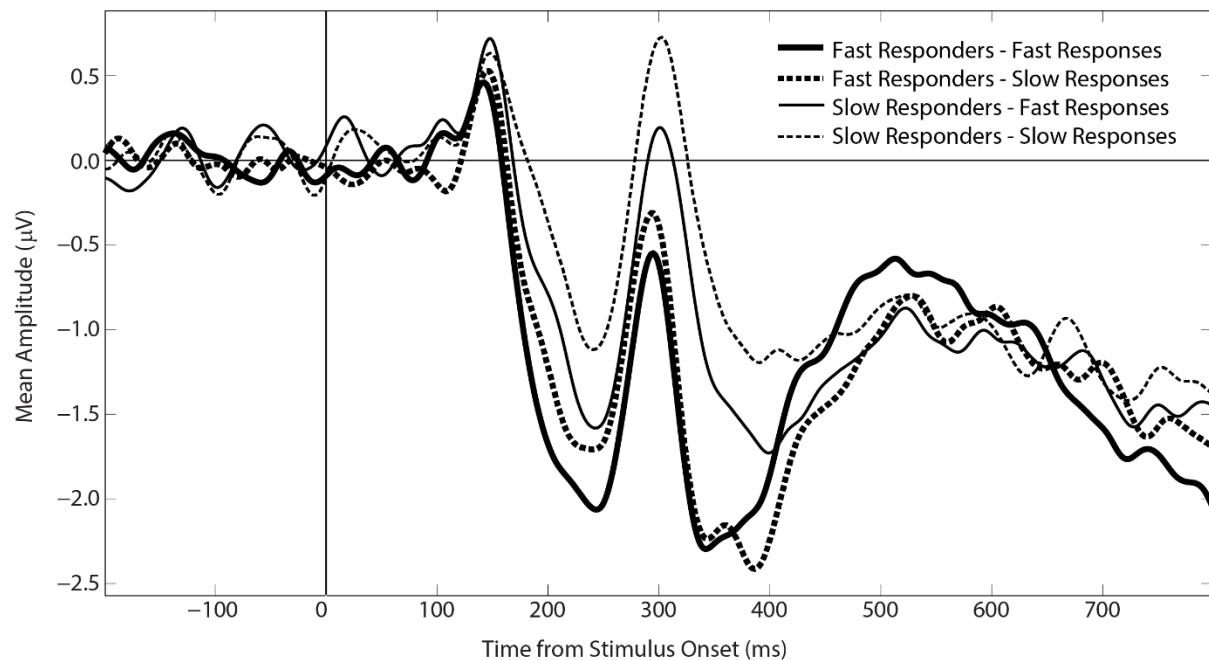


Figure 2.2: Lateralised event-related potential waveforms (at PO7/PO8) for fast and slow responses and whether participants were fast or slow responders. Fast responders are identified by a thicker line in comparison with slow responders. Fast responses are identified by a continuous line, whereas slow responses are identified by a dashed line. Each waveform was obtained by subtracting ipsilateral activity from contralateral activity. The N2pc can be observed in these difference waveforms as the first large negative deflection (peak between 200 and 300 ms).

## 2.5 Discussion

We were interested in how attentional selection, as indexed by the N2pc component, affects the downstream processing of a target. Previous research (Hickey et al., 2010; McDonald et al., 2013) revealed a possible link between N2pc and RT. However, to our knowledge, no one has assessed this

effect directly. Using a large sample size (88 participants), we divided the trials of each participant by slow and fast RT on the basis of within-condition medians. We also used a median split to divide participants into slow and fast responder groups. An earlier and enhanced N2pc was observed for fast RT trials in comparison with slow RT trials and also for fast responders in comparison to slow responders (Figure 2.2). These effects appear to be additive: no interaction was observed between within-subjects RT and between-subjects RT effects. Moreover, N2pc overall mean amplitude and latency were both positively correlated with RT. Results are discussed in terms of the effectiveness of attentional deployment and its subsequent impact on the downstream processing of a target.

We were interested in possible individual differences in the deployment of visual spatial attention and how this could impact subsequent cognitive processing. Indeed, we observed an enhanced N2pc for fast responders, who were quicker to make a motor response (shorter RTs) and more accurate in their response, when compared with slow responders. We suggest that this is because visual spatial attention was deployed to the lateral target in a more effective manner (perhaps with less leakage to the distractors in the other hemifield), leading to an increase in processing speed and, consequently, an earlier response. However, and importantly, according to our current findings, an enhanced N2pc is not only associated with faster participants, but also trials for which participants responded faster, irrespective of whether they are fast or slow responders. Indeed, we observed an enhanced N2pc for both fast and slow responders for fast RT trials compared with slow RT trials (no interaction between speed of responses within-subject and the faster vs. slower responders). Thus, the association between the deployment of visual attention, as indexed by the N2pc, and downstream processing speed cannot be entirely based on individual differences in attentional deployment but must also reflect a difference in the effectiveness of attentional deployment on a trial-by-trial basis.

Liu, Lin, Zhao and Roberson (2016) recently showed an increase in N2pc when the target was more difficult to discriminate in a blocked-conditions paradigm. Because trials were blocked by target discrimination difficulty, participants could deploy more attentional resources in a top-down manner when the target was more difficult to identify. However, although there was an increase in RT and

N2pc amplitude with increasing difficulty to discriminate the target, N2pc amplitude did not correlate with RT, which lead authors to suggest that RT does not reflect the top-down deployment of attention. Here, however, we showed that a more efficient allocation of attention (i.e. a larger N2pc) can speed up downstream processing. We suggest that by maintaining the task difficulty constant, we could analyse the effect of N2pc on RT independent of task difficulty. In the study by Liu et al. (2016), it is possible that trial-by-trial variance was influenced by differences in discrimination difficulty, which may have made it more difficult to observe a subtler association between trial-by-trial fluctuations in attention and RT. We note also that their smaller sample size (12 participants compared to our 88 participants) probably made it more difficult for them to observe associations between subject-by-subject differences in attentional deployment and RT.

One possibility is that when participants are slower to respond, it is sometimes because of an increase in attention deployed to the incorrect hemifield, which would reduce the amplitude of N2pc. In other words, when participants were less effective at ignoring distractors in the opposite hemifield and attention was therefore distributed more evenly between hemispheres, we would observe a smaller contralateral-ipsilateral difference and hence a smaller N2pc. Similarly, a visual short-term memory (VSTM) study Fukuda, Woodman, and Vogel (2015) suggested that the selection mechanisms of low-capacity individuals are overloaded by items on the to-be-ignored side of the screen in comparison with higher-capacity individuals, also leading to a smaller contralateral negativity (like the N2pc) observed at posterior sites (contralateral delay activity (CDA) or sustained posterior contralateral negativity (SPCN), an electrophysiological marker of VSTM; Vogel & Machizawa, 2004). The absence of evidence of component smear for the N2pc waves, evidence that could have explained amplitude differences, led us to suggest that our results reflect primarily the quality of attentional deployment (e.g. better focus on the target) rather than variance in the latency of N2pc *per se*.

On a behavioural level, participants who were quicker to respond showed a smaller difference between their fast-response and slow-response averages than participants who were slower to respond. This interaction is possibly driven by a larger variance in RT for slower participants in comparison

with faster participants, as evidenced by a standard error for slow responders that was nearly double that of fast responders (Table 2.1). Our electrophysiological results do not show this interaction with respect to N2pc latency, which is expected considering the small (although significant) latency differences (Table 2.1) compared with RT differences.

## 2.6 Conclusion

We observed an enhanced N2pc not only when participants were quicker responders, but also for faster responses, irrespective of whether participants were classified as fast or slow responders. We interpret the results as evidence that a more effective deployment of attention facilitates downward processing, which is ultimately reflected by shorter RTs. Thus, the N2pc appears to be a particularly useful measure of the deployment of visual spatial attention, indexing both individual differences in the efficiency of attention mechanisms and the moment-to-moment efficiency of attentional deployment contributing towards trial-by-trial variability.

## 2.7 Acknowledgements

The authors would like to thank Pia Amping for programming, Mercedes Aubin, Sébrina Aubin, Nicolas Breault, Benjamin Gaudet-Fex, Jonathan Jackson, Talia Losier, Manon Maheux, and Sandrine Mendizabal for their assistance in data acquisition.

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

Conflicts of interest: There are no conflicts of interest.

---

# Chapitre 3 - Stimulus- and Response-locked Posterior Contralateral Negativity Bisect Cognitive Operations in Visual Search

---

Brandi Lee Drisdelle<sup>1,2,3</sup> & Pierre Jolicoeur<sup>1,2,3</sup>

1. Université de Montréal, Department of Psychology
2. CRIUGM, Montreal
3. CERNEC, Montreal

Published article :

Drisdelle, B. L., & Jolicoeur, P. (2019). Stimulus-and response-locked posterior contralateral negativity bisect cognitive operations in visual search. *Journal of cognitive neuroscience*, 31(4), 574-591.

Corresponding author: Pierre Jolicoeur  
Email: pierre.jolicoeur@umontreal.ca  
Département de Psychologie  
Université de Montréal  
Pavillon Marie-Victorin  
CP 6128, Succursale Centre-Ville  
Montréal, Québec  
Canada  
H3C 3J7

### 3.1 Abstract

We explored the flow of information during visual search by examining activity indexing visual attention (N2pc) and the subsequent processing of the selected objects in visual-short term memory (SPCN) time-locked to stimulus presentation and to the motor response. We measured event-related activity at posterior sites (PO7/PO8) for 96 participants during a simple visual search task. A response-locked posterior contralateral negativity (RLpcN) was observed with a scalp distribution similar to that of the N2pc and SPCN. The RLpcN was compared with the stimulus-locked activity (N2pc and SPCN) across experimental manipulations (targets were either closer or farther from fixation in visual space and the response was either more frequent [75%] or less frequent [25%]) and across response speeds (EEG data were separated into tertiles by RT both within-subjects and between-subjects). The leading edge and early portion of the RLpcN appeared to reflect the initial deployment of attention (N2pc) whereas the later portion (up to maximal or peak amplitude) reflected subsequent processing of visual information (SPCN). SPCN and RLpcN also had similar modulations in amplitude for both analyses. Moreover, whereas very small N2pc and SPCN onset latency differences were observed when data was separated into tertiles by RT, there were large onset differences for the RLpcN, with earlier RLpcN onsets for longer RTs, suggesting that RT variance is in large determined by processing following the initial deployment of attention. The results show how we can bisect processing responsible for variations in RT relative to the onset of visual spatial attention.



## 3.2 Introduction

When using event-related potentials (ERPs) to study the visual system, researchers typically observe and assess sensory, perceptual, and cognitive processing by segmenting and averaging relative to the onset of a visual display. In particular, the moment of visual stimulus presentation is of paramount importance to study early visual components (for example, the P1, N1, and N2; Berchicci et al., 2016; Hillyard & Kutas, 1983), and their rapid succession after stimulus onset is thus observed with little variance in component onset between trials. However, more downstream (later in time) components, generally reflecting later and more cognitive stages of processing, are also influenced by endogenous factors (e.g., task instruction or difficulty in comparison with exogenous factors such as stimulation) and their average is smeared by the trial-by-trial variance accrued since stimulus presentation (Luck, 2014). Later components could also be associated to events other than the presentation of stimulation or stimulus evaluation, such as response selection (Lateralised Readiness Potential [LRP], see Eimer, 1998a). Earlier work has examined a variety of ERP components (e.g., the P3, N2, and P2, Berchicci et al., 2016; LRP, Osman et al., 1995) time-locked to both the stimulus and motor response to track the dynamics of processing (see also Verleger et al., 2005). Components time-locked to both the response and stimulus have also been used to partition the stream of cognitive processing into operations occurring before and after a particular operation. For example, stimulus- and response-locked LRP (S-LRP and R-LRP, respectively) have been used to examine processing taking place during response selection (or before) separately from those taking place after response selection (i.e. response execution). Osman et al. (1995) used this approach to show that pre-cuing could affect the interval between R-LRP onset and the response, suggesting a speeding up of response execution.

Researchers have also examined components indexing different processes and alongside behavioural measures together to understand better the flow of information from stimulus to response during visual search (e.g., Cosman et al., 2016; Hackley et al., 2007; Töllner et al., 2012). Indeed, Hackley et al. (2007) demonstrated that, when more time was given to interpret a cue (600 vs. 3000

ms before stimulus presentation), RTs and the time between N2pc onset and S-LRP onset were both longer, whereas no significant latency effects were observed between stimulus presentation and N2pc onset latency or between the onset of the R-LRP to the response. Moreover, Töllner et al. (2012) examined activity from four different search task conditions all having physically identical stimuli (target localisation, detection, discrimination, or compound responses<sup>2</sup>). Similar to Hackley et al. (2007), Töllner et al. (2012) observed no differences between tasks in N2pc onset latency, whereas the onset of the S-LRP mirrored behavioural RTs: localisation tasks were performed with the fastest RTs and produced the earliest S-LRP, followed by discrimination, detection, and compound response tasks, in that order. Thus, the results of Hackley et al. (2007) and Töllner et al. (2012) suggest that variations in RTs, in their particular tasks, reflected principally operations taking place after the onset of the N2pc and before the onset of the S-LRP (e.g., stimulus categorization and response selection).

In the present work, we examined lateralised posterior neural activity during visual search associated with visual spatial attention, indexed by the N2pc (Luck & Hillyard, 1994b), and the processing of selected visual objects in visual short-term memory (VSTM), indexed by the SPCN component (Jolicœur et al., 2008; Vogel & Machizawa, 2004), alongside mental chronometry (RTs). We compared the results of the usual stimulus-locked averaging method for N2pc and SPCN with their response-locked counterpart. We wished to demonstrate that combining stimulus- and response-locked analyses could provide a way to bisect the sequence of operations into those that influence processing before the engagement of attention versus those that influence processing after. Thus, we provide converging evidence with the aforementioned work considering relationships among multiple components (Cosman et al., 2016; Hackley et al., 2007; Töllner et al., 2012), and attribute lateralised activity associated with processing occurring before and after the deployment of attention.

---

<sup>2</sup> In the work of Töllner et al. (2012), a compound response (or task) was defined as requiring a motor response that was determined independently of the target defining dimensions (e.g., a target is defined by either colour or shape and a response based on target orientation).

The N2pc is a posterior, lateralised, ERP component characterised by a greater negativity contralateral to a potential target relative to the ipsilateral response and is typically observed approximately 200 – 300 ms after stimulus onset (Luck & Hillyard, 1994b). Whether this component reflects the selection of a target (Eimer, 1996) or the suppression of distractors (Luck & Hillyard, 1994a; Luck & Hillyard, 1994b) is still debated. The N2pc has been isolated by time-locking ERP averages relative to the onset of visual displays in which the typical stimulus of interest (i.e., the target) is a pop-out stimulus (very easy to locate) in the left or right visual field. In this preparation, the N2pc is strongly synchronised to stimulus onset with little variance in component onset across trials. As such, differences in N2pc (i.e., latency, amplitude, and/or scalp distribution) are attributed to task manipulations (Luck & Kappenman, 2012). We also examined the SPCN<sup>3</sup> (Vogel & Machizawa, 2004), a contralateral negativity often beginning roughly 300 – 400 ms after stimulus onset at posterior electrodes (similar to the N2pc). The SPCN is dissociable from the N2pc (Jolicœur et al., 2008) and is suggested to reflect the maintenance of information and/or subsequent processing of visual objects in VSTM (Dell'Acqua et al., 2006; Jolicœur et al., 2008; Vogel & Machizawa, 2004). The goal of the present work was to identify processing stages associated with variations in RT using a comparison of stimulus-locked indices of visual attention (N2pc) and passage into VSTM (SPCN) with analyses of a response-locked visual-spatial posterior contralateral negativity (RLpcN). We wished to observe directly in measured ERPs the influence of variations in processing time on processing that follows the engagement of visual spatial attention.

Examining ERPs calculated relative to different time-locking events can offer some general advantages. Averaging techniques can suffer from a so-called magnifying glass effect: An increase in resolution of specific ERPs can sometimes be at the cost of others. For example, in a stimulus-locked average, activity not time-locked to stimulus onset could be distorted or disappear in the average (Luck, 2014). Although several alternative methods have been proposed, for example, researchers will try and improve the resolution and validity of their results by performing more complex statistical analyses

---

<sup>3</sup> This component has also been referred to as contralateral delay activity (CDA; Vogel & Machizawa, 2004) and the contralateral negative slow wave (CNSW; Klaver, Talsma, Wijers, Heinze, & Mulder, 1999).

(i.e., independent component analysis [ICA], principal component analysis, linear modeling, residue iteration decomposition [RIDE], for the latter see Ouyang et al., 2011; Ouyang, Sommer, & Zhou, 2015), these methods generally make several strong assumptions regarding the data and are not always suitable (see Poli et al., 2010). We therefore suggest that comparing results from various angles, such as from the stimulus and response, is an alternative and effective way to capture better the underlying activity of interest, and that this approach has the potential to correct, in part, the magnifying glass effect.

We suggest that this exploratory approach will provide information regarding where processing associated with variations in RTs occurs. The task was a simple visual search task with a pop-out target: Participants located an orange or green target among blue distractors (all stimuli were squares with a gap on one side) and indicated whether the gap was on the top or not. Thus, we suppose that target processing included at least four phases: (a) locating the pop-out stimulus on the basis of colour and deploying attention to this item; (b) locating the key task-relevant attribute (i.e., the location of the gap); (c) classifying this location and selecting the appropriate response based on task instructions; followed by (d) response execution (leading to the button press). Two separate analyses were conducted: The first compared waveforms observed in different experimental conditions, and the second separated ERPs into tertiles by RTs on a between-subjects basis (fast participants, middle participants, slow participants) and a within-subjects basis (fast trials, middle trials, slow trials). In the response-locked average, we expected a larger negativity contralateral to the target side (relative to the ipsilateral response) with a scalp distribution similar to the N2pc and SPCN. We expected that the onset of the response-locked posterior contralateral negativity (RLpcN) would provide information concerning processes taking place during and after the initial engagement of attention on the pop-out stimulus. An increase in the duration of processing after the deployment of attention should result in an earlier RLpcN onset relative to the response, in other words, a longer interval between the leading edge of the RLpcN and response execution. We also expected that RLpcN peak amplitude would reflect response-locked SPCN activity, because the SPCN occurs later in the processing pipeline than the N2pc and is therefore temporally closer to the response. In particular, we expected that an increase

in need for subsequent processing of selected visual objects in VSTM would result in larger RLpcN and SPCN amplitudes.

The first analysis examined the data with a  $2 \times 2$  experimental design: (a) The target was either near or far from fixation and (b) the response was either less frequent (gap in the square is on the top side,  $p = .25$ ) or more frequent (gap in the square is on one of the other three sides,  $p = .75$ ). With regard to the distance from fixation, Schaffer, Schubö, and Meinecke (2011) found that N2pc was sensitive to target eccentricity. In their experiment, target stimuli were presented with a retinal eccentricity of  $0^\circ$ ,  $1.7^\circ$ ,  $3.5^\circ$ ,  $5.2^\circ$ , and  $7^\circ$  along the horizontal meridian. N2pc amplitude increased as distance to fixation decreased (from  $7^\circ$  to  $1.7^\circ$ ). Moreover, using the same paradigm and a portion of the participants (22 participants) as the present work, previous work from our laboratory also found a larger N2pc for targets nearer fixation compared with targets farther from fixation (West et al., 2015)e, and so we expected the same result. To our knowledge, no work has examined the effect of target eccentricity for the SPCN. We hypothesised that an increase in activity associated with perceptual attention (N2pc) for closer targets would likely lead to greater activity associated with the subsequent processing in VSTM (SPCN). Moreover, because we hypothesised that the RLpcN amplitude represents response-locked SPCN activity, the same effect should also be observed for the RLpcN. For the frequency of response manipulation, we had no *a priori* reasons to expect differences in N2pc, because this manipulation was expected to influence mainly processing after the engagement of attention on the target. However, we expected longer RTs for less frequent responses compared with more frequent responses, reflecting a difference in time required to, for example, select a response after the engagement of spatial attention on the target. Thus, this effect should be visible in the onset latency of the RLpcN, with an earlier onset for less frequent compared with more frequent responses, because more time should elapse between the onset of attentional engagement and the response. We also expected larger SPCN and RLpcN amplitudes for less frequent compared with more frequent responses. This expectation hinged on the hypothesis that more processing would be required for the less frequent response (the more novel condition) following the initial deployment of attention to alter

preparation for the more frequent response. This adjustment should require additional neural activity in subsequent processing, such as greater dependence on VSTM (e.g., Maheux & Jolicoeur, 2017).

The second analysis sorted epochs into tertiles by RT on a trial-by-trial basis for each participant (and within each condition; within-subjects analysis), as well as on a between-subjects basis, based on their overall mean RT. In a study based on a large subset of the current dataset (83 of 96 participants), Drisdelle, West, and Jolicoeur (2016) examined stimulus-locked ERPs split into fast and slow participants as well as fast and slow trials (for every participant) based on the median RT. A larger N2pc was observed for fast participants and trials, possibly suggesting relationship between N2pc amplitude and the eventual RT. Recent research has also found a larger N2pc component with practice (also marked by a decrease in RTs; Clark, Appelbaum, van den Berg, Mitroff, & Woldorff, 2015). Although an earlier N2pc component for shorter RTs was also observed, the difference in behavioural RTs between the fast and slow participants or trials (Drisdelle et al., 2016), and between first and last sessions (before and after practice, Clark et al., 2015) was much larger than the corresponding N2pc latency onset difference, suggesting that most of the processing speed improvement likely occurred downstream (see also Wolber & Wascher, 2005). Given that we are using a large portion of the data analysed in Drisdelle et al. (2016), we expected that N2pc amplitude will be larger and onset latency will be slightly earlier for shorter RTs. We therefore expected that activity reflecting most of the RT variance would occur mainly during processing downstream of N2pc onset. Where the current work goes beyond Drisdelle et al. (2016) is in the examination of the RLpcN. We expected the leading edge (onset) of the RLpcN would start earlier relative to the response for longer RTs. This pattern would reflect processing taking place after the initial engagement of attention, leading up to the response. For SPCN and RLpcN amplitudes, we had no strong *a priori* hypothesis for RT tertile split effects. We considered two possible outcomes: (1) no difference in amplitude, indicating that the information entering and sustained in VSTM does not vary with RT, and (2) an increase in amplitude with decreasing RT, similar to the N2pc, suggesting a larger activity associated with visual attention produced a more detailed representation in VSTM or that, when target identification was more difficult (for any number of reasons; reflected by longer RTs), they are carried forward (i.e., beyond

the initial perceptual processing, reflected by the N2pc) for further processing. Regardless of outcome, and importantly, we expected that both SPCN and RLpcN behave in the same manner, demonstrating that RLpcN amplitude is response-locked SPCN activity.

### 3.3 Methods

#### 3.3.1 Participants

One hundred and fifty-four (154) participants were compensated 20\$CAD for voluntarily participating in the experiment, which was vetted by the Ethics Committee of the Faculty of Arts and Science at Université de Montréal. Data from some participants used in the present work were also included in previous work (22 participants from West et al. (2015); 83 participants from Drisdelle et al. (2016), some of which overlap). Only data from participants who reported being non-action video game players from the (West et al., 2015) study were included in the present analyses. All participants kept for final analysis, a total of 96 participants (age:  $M = 23.4$ ,  $SD = 3.4$ , 61 women; all right handed), reported no neurological or psychiatric problems, were not taking psychoactive medication, and reported having normal or corrected-to-normal vision and normal colour vision. Before beginning the task, participants filled out a questionnaire regarding personal information and provided written informed consent.

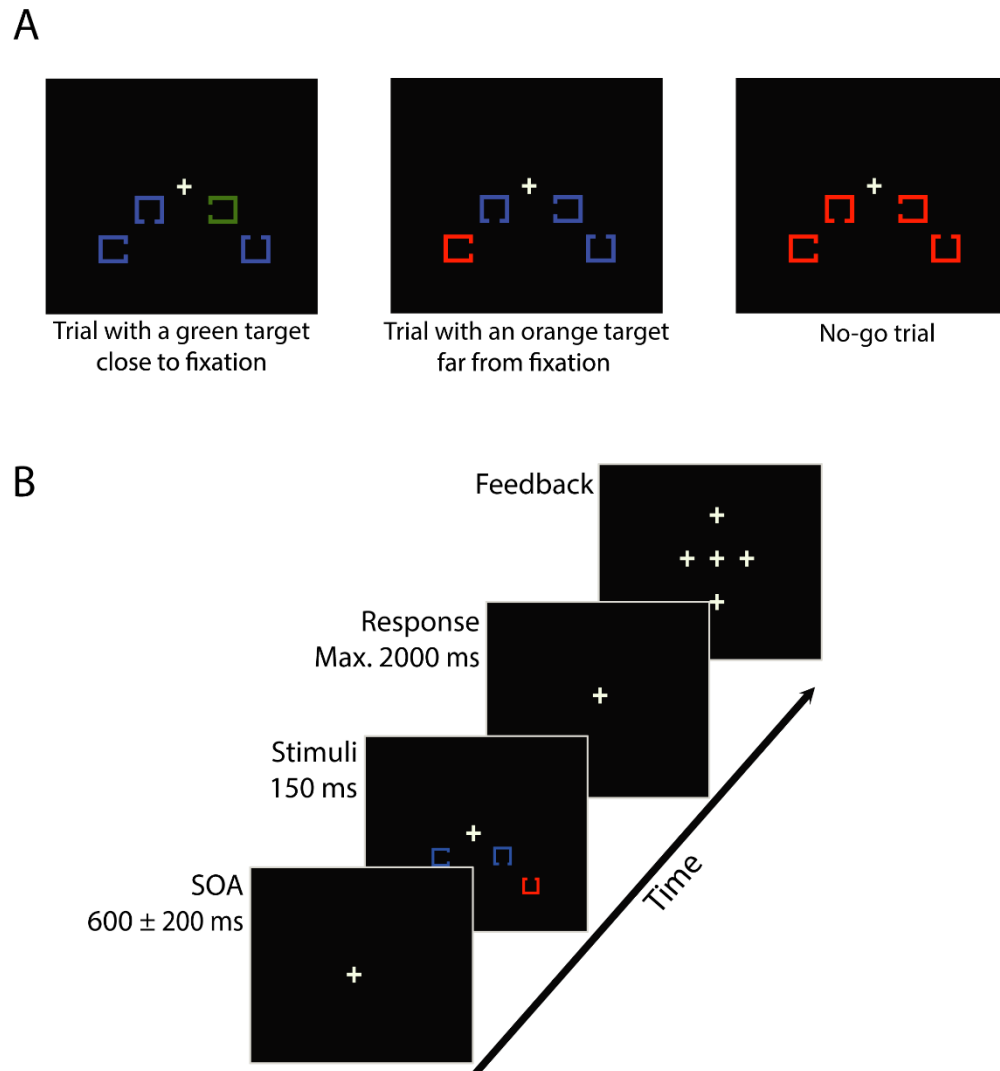
#### 3.3.2 Procedure

Participants were seated in a dimly lit room at a viewing distance of 57 cm from a computer screen. They completed the visual search task described below. The experimental procedure and stimuli were programmed and run using E-Prime (E-Prime 1.2, Version 1.2.1.844).

### 3.3.3 Visual stimuli

As illustrated in Figure 3.1, a visual search display consisted of coloured squares (size:  $1.5^\circ \times 1.5^\circ$ ) each containing a gap on one side (gap size:  $0.5^\circ$ ). The gap could be presented on the top, left, right, or bottom side of the square with equal probability ( $p = .25$ ). In each visual display, two squares were presented in the left visual field and two were presented in the right visual field. The target could be in any of these four positions with equal probability ( $p = .25$ ). A plus (+) sign at the centre of the screen served as a fixation cross. The centre of the squares closer to fixation were  $2.25^\circ$  below and  $3.00^\circ$  lateral (left or right) from fixation. The centre of the squares farther from fixation were  $3.75^\circ$  below and  $5.25^\circ$  lateral (left or right) from fixation. The target was defined by colour. In target discrimination trials, there were two target colours whose probability of presentation was manipulated: The target was either orange (more frequent colour:  $p = .80$ ) or green (less frequent colour:  $p = .20$ ). The three remaining squares (distractors) were blue. To control for low-level sensory responses, the colours were adjusted to have a similar luminance using a chromometer (Minolta CS100, Konica Minolta, Tokyo, Japan; Orange [ $9 \text{ cd/m}^2$  (.545 .384)], Green [ $9.1 \text{ cd/m}^2$  (.311 .569)], Blue [ $8.4 \text{ cd/m}^2$  (.159 .113)]). The relative frequency of the target colour had no impact on the results (no effects on N2pc, SPCN, RLpcN), and thus was not useful in the present investigation so the data were collapsed. The two manipulations of interest were response frequency and distance of the target from fixation.





*Figure 3.1:* Example stimuli and time course in a trial. The task was to respond based on the gap location in the unique coloured square (participant indicated whether the gap was on the top side or not) by pressing a key or to make no response if all the squares were of the same colour. (A) Examples of stimulus displays (green near target on the left, orange far target in the middle, and no-go trials on the right). (B) Illustration of the time course of a trial.

### 3.3.4 Visual search task

Two types of trials were presented: Target discrimination trials (83.3% of experimental trials) and no-go trials (16.7% of experimental trials). For no-go trials, all four squares were orange and participants were instructed not to respond (See Figure 3.1A). Because we were interested in response-locked averages, no-go trials were not analysed.

***Target discrimination task***

When a target was present, participants indicated the location of the gap (gap on the top side of the square or not). The gap was presented with equal probability on each side of the target square ( $p = .25$ ). Therefore, the response was either more frequent (gap on bottom side, left side, or right side,  $p = .75$ ) or less frequent (gap on the top side,  $p = .25$ ). Participants responded by pressing either the 'C' key with the left index finger or the 'M' key with the right index finger for either more frequent or less frequent response trials (keys were counterbalanced between participants). A fixation cross was presented at the centre of the screen for the entire experiment, and participants were instructed to maintain fixation and refrain from blinking during trials. Trials were initiated when the participant pressed the spacebar. After an average of 600 ms ( $\pm 200$  ms jitter) after trial initiation, the visual search display was presented for 150 ms. Following the visual search display, participants had 2000 ms to respond. Once a response was executed, feedback was given: Participants were presented with a cross made of 5 plus symbols (+) for correct responses, 5 minus symbols (-) for incorrect responses, or 5 vertical bars (|) if they did not respond in the allotted 2000 ms (see Figure 3.1B). Feedback was presented until the participant initiated the following trial. An example of a target discrimination trial sequence is illustrated in Figure 3.1B. Participants first completed a practice block (40 trials) and then eight experiment blocks (96 trials each; total experimental trials: 768).

**3.3.5 EEG recordings**

The electroencephalogram (EEG) was recorded at a sampling rate of 512 Hz (online low-pass antialiasing filter: 104 Hz) with 64 Ag-AgCl electrodes using the international 10 – 10 system (at the following sites : Fp1, Fpz, Fp2, AF7, AF3, AFz, AF4, AF8, F7, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, F8, FT7, FC5, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, CP6, TP8, P9, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, P10, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, O2, et Iz; Sharbrough, 1991) placed on an elastic cap. Data were recorded using a Biosemi active two system and Actiview acquisition software (BioSemi B. V., Netherlands,

Amsterdam). Two external electrodes placed on the left and right mastoids were averaged and used for offline referencing. To measure horizontal eye movements (such as saccades), a horizontal electrooculogram (HEOG) was recorded and the difference in voltage between two external electrodes placed lateral to the external canthi was calculated. To measure eye blinks and vertical eye movements, a vertical electrooculogram (VEOG) was recorded and the difference in voltage between an external electrode placed below the left eye and Fp1 (located above the left eye) was calculated. EEG analyses were done with MATLAB with functions from the EEGLAB (Delorme & Makeig, 2004) and ERPLAB (Lopez-Calderon & Luck, 2014) toolboxes, called by custom MATLAB code from our laboratory. EEG data were high-pass filtered at 0.01 Hz and low-pass filtered at 30 Hz. EOG data were high-pass filtered at 0.1 Hz and low-pass filtered at 10 Hz. To remove blink-related ocular activity from the signal, an ICA (Makeig, Bell, Jung, & Sejnowski, 1996) was performed for each participant, and one or more components reflecting blink artefacts were removed from the continuous data (for details of the procedure used, see Drisdelle, Aubin, & Jolicoeur, 2017). An additional verification was performed on all epochs, following the ICA correction, to remove any remaining artefacts (VEOG deflection  $> 50 \mu\text{V}$  within a time window of 150 ms) as well as all epochs containing horizontal eye movements (HEOG deflection  $> 35 \mu\text{V}$  within a time window of 300 ms). Visual inspection of the averaged lateralised HEOG activity of each participant was then performed, and only participants with a deviation less than a  $5 \mu\text{V}$  toward the target (contralateral – ipsilateral activity) were kept for final analysis. Moreover, for trials with seven or fewer channels containing artifacts (activity exceeding  $\pm 100 \mu\text{V}$  in amplitude during the trial), those channels containing artifacts were interpolated, only for that trial, using the EEGLAB spherical spline interpolation function. When there were more than seven channels containing artifacts, the trial was excluded. Only trials with a correct response were included for final analysis. Finally, epochs with RT outliers (determined using the Van Selst & Jolicoeur, 1994 method) were also rejected. Three participants were not included in the final analysis because of technical difficulties during recording. For the remaining 151 participants, 55 participants were excluded because they had less than 50% of the total epochs (following epoch binning, and so half of the total trials in each average) remaining in at least one condition (near target – more frequent response, near target – less frequent response, far target – more frequent response, far target – less

frequent response) or within-subjects RT tertiles (fast, middle, slow trials) in either stimulus- or response-locked averages: 35 participants were removed because too many trials were lost during the automatic detection of horizontal eye movements, 18 participants after inspection of the lateralised HEOG deflection (average saccade toward the target  $> 5 \mu\text{V}$ ), and two for too many trials rejected due to noise artefacts. Ninety-six participants were kept for final analysis.

### **3.3.6 EEG segmentation**

Each trial produced two epochs, one segmented relative to stimulus onset and the other relative to the response. Epoch lengths for both stimulus- and response-locked averages were selected to include activity based on the group mean RT ( $M = 657.4 \text{ ms}$ ,  $SD = 108.1 \text{ ms}$ ): Stimulus-locked averaging used a time window from 200 ms pre-stimulus to 800 ms post-stimulus, and response-locked averages used a time window from 1000 ms pre-response to 200 ms post-response. Both stimulus- and response-locked segmentations were baseline corrected using the mean voltage during the 200-ms period immediately prior to stimulus presentation.

### **3.3.7 EEG experimental factors**

Two analyses were conducted. In the first analysis, epochs were organised using a  $2 \times 2$  repeated-measures experimental design consisting of the following factors: Frequency of response (more frequent or less frequent) and Distance of target from fixation (near or far). In the second analysis, EEG data were split into tertiles based on RT for each condition in the first analysis and then subsequently averaged to avoid any issues related to factor effects (factors: Frequency of response and Distance of target from fixation) for each participant on a trial-by-trial basis (within-subjects tertile split; i.e., trials were ranked by RT within each condition for each participant, split into tertiles, and aggregated by tertile) and also between participants, based on overall mean RT (between-subjects tertile split; i.e., participants ranked on overall mean RT).

### 3.3.8 Measurements and statistics

The SPCN, N2pc, and RLpcN components are lateralised components calculated by subtracting ipsilateral activity (activity from electrodes over the left hemisphere for left targets and activity from electrodes over the right hemisphere for right targets) from contralateral activity (activity from electrodes over the left hemisphere for right targets and activity from electrodes over the right hemisphere for left targets). In the stimulus-locked average, the N2pc was quantified between 150 and 290 ms, and the SPCN between 315 and 500 ms (see Figure 3.3). In the response-locked average, the RLpcN was observed from 700 ms before the response and up until the response was executed (0 ms; see Figure 3.4). Amplitude measurement windows were selected based on the individual peak of each condition or tertile ( $\pm 30$  ms centered at peak). Component latencies were calculated using a measure of fractional area latency on jackknife curves. Jackknife latencies were back-transformed to the individual participant estimates (Brisson & Jolicœur, 2008; Kiesel et al., 2008; Smulders, 2010). The onset of all components was calculated as the latency at which 20% of the area above the curve (and below 0  $\mu$ V) was reached in their respective measurement window (from 150 to 290 ms for the N2pc, from 315 to 500 ms for the SPCN, and from -700 to 0 ms for the RLpcN). For all components, the maximum amplitude was observed at electrode pair PO7/PO8 (N2pc: -1.60  $\mu$ V, SPCN: -1.75  $\mu$ V, RLpcN: -1.37  $\mu$ V), and so this electrode was used for analysis. The scalp distributions (collapsed across conditions) of the N2pc, the SPCN, and the RLpcN are depicted in Figure 3.2.

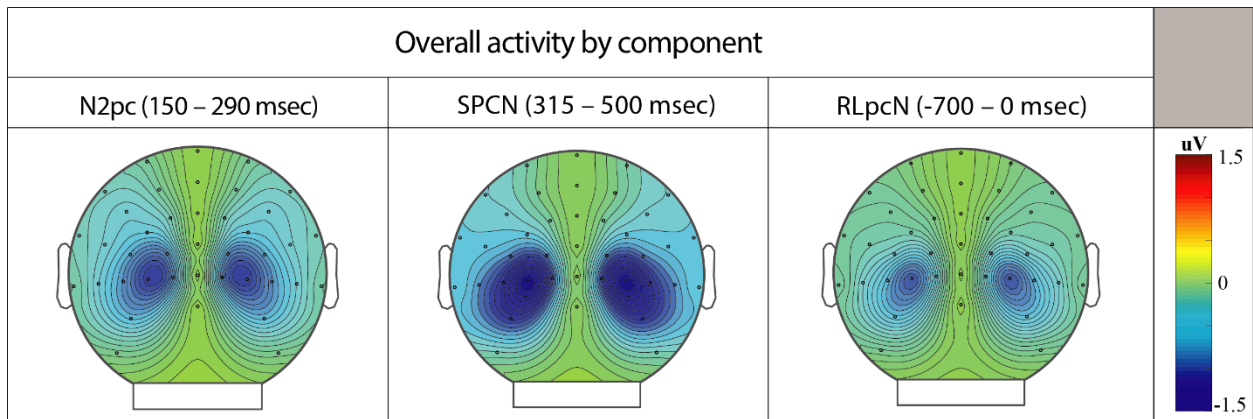


Figure 3.2: Lateralised (contralateral minus ipsilateral activity) grand-averaged rear view of scalp distributions for the N2pc (left; 150–290 ms after stimulus onset), SPCN (centre; 315–500 ms after stimulus onset), and RLpcN (right; –700 to 0 ms before the response). Note that the left and right sides for all distributions are the same activity.

Statistical tests were performed with IBM SPSS (version 24.0, 2016) and R (R Core Team, 2016) through the integrated development environment R-Studio (version 1.0.136; R-Studio, 2016) using the following packages: ez (Lawrence, 2016), psych (Revelle, 2018), Hmisc (Harrell Jr, 2018), tidyr (Wickham & Henry, 2018), and ppcor (Kim, 2015). Correlations and partial correlations (Pearson product-moment correlation coefficients) were calculated to evaluate the unique relationship between the N2pc and the RLpcN while controlling for the SPCN as well as between the SPCN and the RLpcN while controlling for the N2pc. The significance level of these correlations was adjusted for multiple comparisons using the false discovery rate method (Benjamini & Hochberg, 1995). ANOVAs (with Greenhouse-Geisser correction when sphericity was violated in repeated-measures analyses) were used to evaluate the patterns of activity in stimulus- and response-locked epoch averages separately for each analysis and component, as well as for behavioural analyses. Reported effect sizes for significant ANOVA results were determined using the generalised eta squared ( $\eta_G^2$ ; Bakeman, 2005; Olejnik and Algina, 2003). RT outliers were removed using the Van Selst and Jolicoeur (1994) method for each condition prior to splitting the EEG data based on RT tertiles. For the experimental manipulation analysis, Bonferroni corrected pairwise comparisons were used to decompose significant interactions when appropriate. When N2pc was split into tertiles by RT, differences between tertiles were assessed using two-tailed *t*-tests with no corrections for multiple comparisons because we had an

*a priori* hypothesis regarding the direction of the effect (an increase in amplitude or a decrease in latency with a decrease in RT; Clark et al., 2015; Loughnane et al., 2016; Wolber & Wascher, 2005). For the SPCN and RLpcN, Bonferroni-corrected pairwise comparisons were made, as in the decomposition of significant interactions in the experimental manipulation analysis. Statistical analyses were conducted using a significance level of  $p < .05$ , with the exception of *post hoc* Bonferroni pairwise *t*-tests comparisons, where a significance of  $p < .025$  was used for all components in the experimental manipulation analysis (two comparisons), and a significance of  $p < .017$  was used for the SPCN and RLpcN in the analysis where components were split into tertiles by RT (three comparisons).

## 3.4 Results

### 3.4.1 Analysis 1: Comparison of Stimulus- and Response-locked Lateralised ERPs by Experimental Manipulations

Accuracy, RT, and ERP components were examined using a 2 (Response frequency: more frequent response, less frequent response)  $\times$  2 (Distance of target from fixation: near, far) repeated-measures ANOVA.

#### 3.4.1.1 Behavioural results

Mean accuracy was higher for more frequent than for less frequent responses ( $F(1, 95) = 162.07, p < .0001, \eta_G^2 = .37$ ) as well as for targets near fixation than targets farther from fixation ( $F(1, 95) = 77.57, p < .0001, \eta_G^2 = .07$ ; see Table 3.1).

	<i>More Frequent Response</i>			<i>Less Frequent Response</i>		
	<i>Acc.</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>	<i>Acc.</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>
Near target	.98	.02	.002	.93	.05	.005
Far target	.98	.02	.002	.88	.07	.008

Table 3.1: Mean accuracy (mean proportion correct in the target discrimination task; *Acc.*), standard deviation (*SD*), and standard error (*SE*) for each combination of Response frequency (more frequent or less frequent) and Distance from fixation (near or far).

An interaction between Response frequency and Target distance from fixation conditions was observed ( $F(1, 95) = 93.42, p < .0001, \eta_G^2 = .07$ ): Participants were more accurate for targets near fixation compared with targets farther from fixation when the task required the less frequent response ( $t(95) = 9.59, p < .0001$ ), but not when it required the more frequent response ( $t(95) = 0.45, p = .65$ ). Participants also responded faster when the task required the more frequent response compared with the less frequent response ( $F(1, 95) = 85.13, p < .0001, \eta_G^2 = .04$ ) and for targets near fixation compared with targets farther from fixation ( $F(1, 95) = 273.82, p < .0001, \eta_G^2 = .05$ ; see Table 3.2). An interaction between Response frequency and Distance from fixation conditions was observed ( $F(1, 95) = 66.47, p < .0001, \eta_G^2 = .005$ ): RTs were shorter for targets near fixation compared with targets farther from fixation for both more frequent ( $t(95) = 12.92, p < .0001$ ) and less frequent ( $t(95) = 15.21, p < .0001$ ) responses, but there was a larger RT difference between targets presented near fixation and targets presented farther from fixation for the less frequent responses (68 ms) compared with more frequent responses (35 ms).



	<i>More Frequent Response</i>			<i>Less Frequent Response</i>		
	<i>RT</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>	<i>RT</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>
Near target	629	105	11	656	104	11
Far target	664	118	12	724	115	12

Table 3.2: Mean RT (ms), standard deviation (*SD*), and standard error (*SE*) for each combination of Response frequency (more frequent or less frequent) and Distance from fixation (near or far).

### 3.4.1.2 *Electrophysiological Results*

#### *N2pc*

The N2pc separated by Frequency of response and Distance from fixation is shown in Figure 3.3. More frequent responses produced an earlier N2pc component by approximately 14 ms compared with less frequent responses ( $F(1, 95) = 11.92, p = .0008, \eta_G^2 = .02$ ), but did not modulate N2pc amplitude ( $F(1, 95) = 0.01, p = .91$ ). Targets nearer to fixation produced a significantly larger N2pc compared with targets farther from fixation ( $F(1, 95) = 95.08, p < .0001, \eta_G^2 = .17$ ), but did not affect N2pc onset latency ( $F(1, 95) = 0.82, p = .37$ ). An interaction between Frequency of response and Target distance from fixation was observed for N2pc amplitude ( $F(1, 95) = 4.93, p = .03, \eta_G^2 = .003$ ), but not N2pc onset latency ( $F(1, 95) = 0.03, p = .85$ ). The amplitude interaction was driven by a crossover effect: More frequent responses produced a slightly smaller N2pc than less frequent responses when the target was near fixation, whereas the opposite was found for targets farther from fixation (see Figure 3.3).

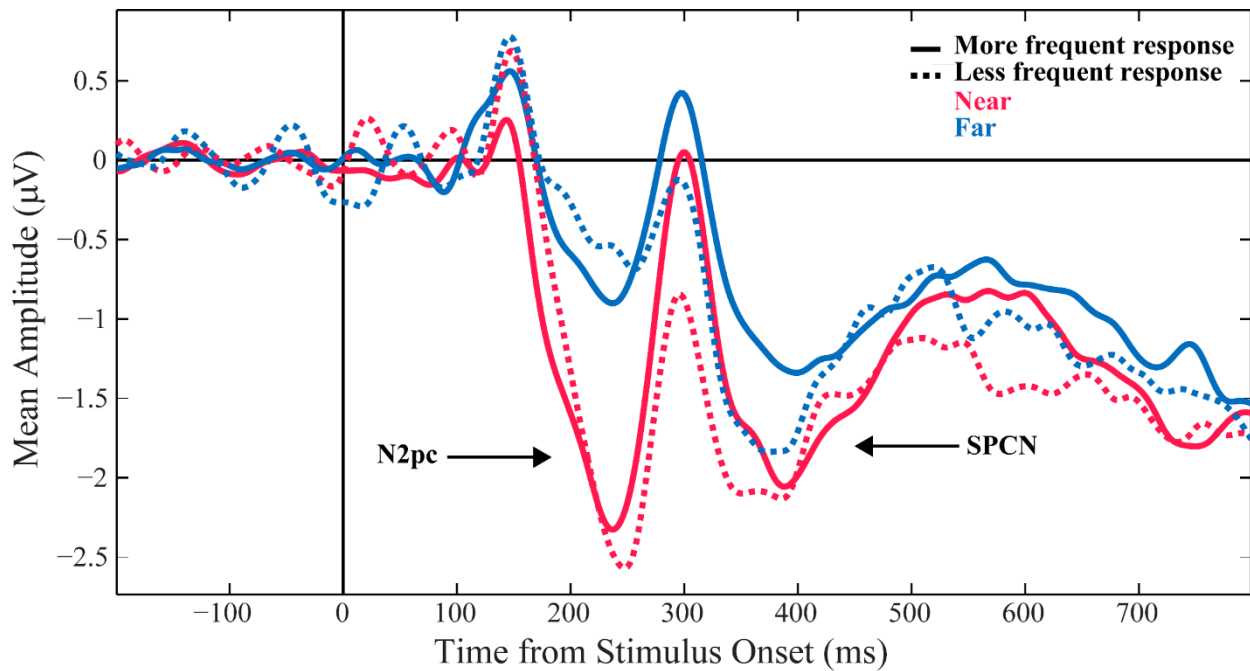


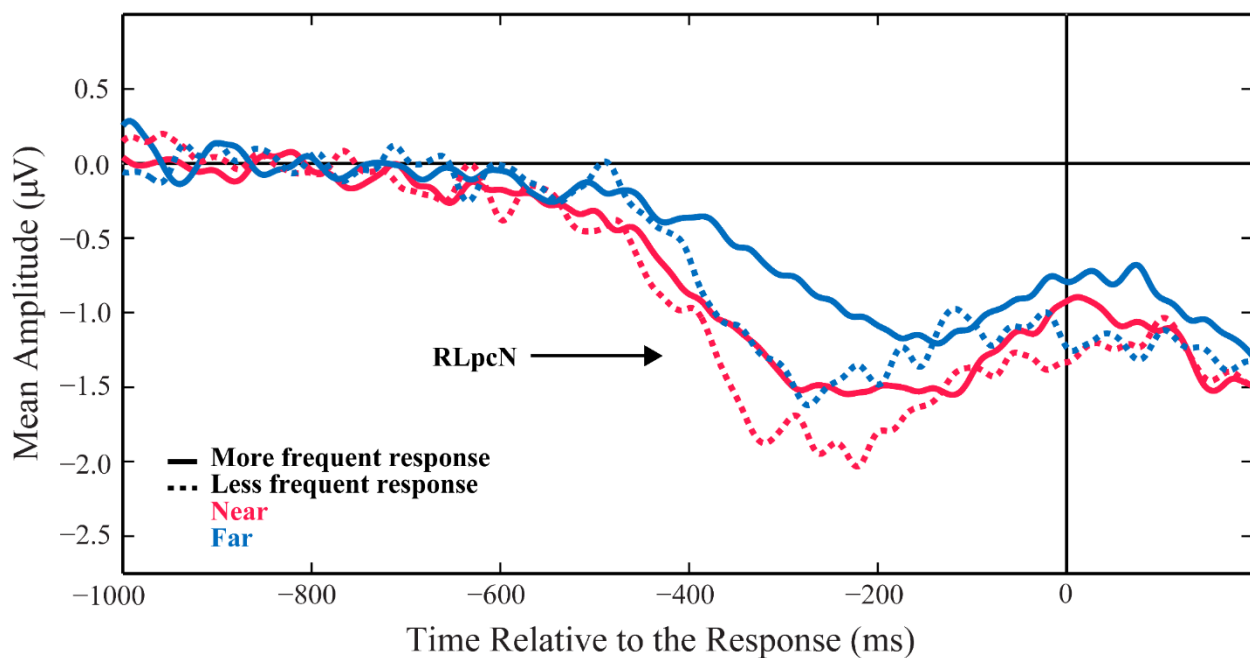
Figure 3.3: Lateralised (contralateral minus ipsilateral activity) grand-averaged waveforms time-locked to stimulus onset at electrodes PO7/PO8. The N2pc is observed from approximately 150 to 290 ms; and the SPCN, from approximately 315 to 500 ms poststimulus for each combination of response frequency (more frequent response [continuous traces] or less frequent response [dashed traces]) and distance from fixation (near fixation [red] or far from fixation [blue]). Amplitude measurement windows were selected based on the individual peak of each condition ( $\pm 30$  ms).

### SPCN

The SPCN waveforms for each combination of Frequency of response and Distance of target from fixation are shown in Figure 3.3. Less frequent responses produced a larger and earlier SPCN compared with more frequent responses (amplitude:  $F(1, 95) = 5.38, p = .02, \eta_G^2 = .008$ ; latency:  $F(1, 95) = 22.3, p < .0001, \eta_G^2 = .04$ ). Targets near fixation produced a significantly larger SPCN compared with targets farther from fixation ( $F(1, 95) = 10.22, p = .002, \eta_G^2 = .02$ ). SPCN onset latency was not significantly different for near versus far targets ( $F(1, 95) = 3.61, p = .06$ ). No interaction between Response frequency and Target distance from fixation was observed for SPCN amplitude ( $F(1, 95) = 1.84, p = .18$ ) or onset latency ( $F(1, 95) = 1.14, p = .29$ ).

### RLpcN

The lateralised waveforms time-locked to the response for each combination of Response frequency and Target distance from fixation can be seen in Figure 3.4. A larger RLpcN was found for trials with targets near fixation compared with trials with targets farther from fixation ( $F(1, 95) = 7.86$ ,  $p = .006$ ,  $\eta_G^2 = .01$ ), with a marginal difference in component onset latency ( $F(1, 95) = 3.33$ ,  $p = .07$ ). Less frequent responses produced a larger RLpcN compared with more frequent responses ( $F(1, 95) = 6.45$ ,  $p = 0.01$ ,  $\eta_G^2 = .01$ ), and response frequency did not modulate onset latency ( $F(1, 95) = 0.001$ ,  $p = .97$ ). No interaction was observed between the Distance from fixation and the Response frequency manipulations for RLpcN amplitude ( $F(1, 95) = .09$ ,  $p = .76$ ) or latency ( $F(1, 95) = 0.03$ ,  $p = .85$ ).



*Figure 3.4:* Lateralised (contralateral minus ipsilateral activity) grand-averaged waveforms time-locked to the response at electrodes PO7/PO8. The RLpcN is observed approximately 700 to 0 ms before the execution of a response for each combination of response frequency (more frequent response [continuous waveforms] or less frequent response [dashed waveforms]) and distance from fixation (near [red] or far [blue]). Amplitude measurement windows were selected based on the individual peak of each condition ( $\pm 30$  ms).

### 3.4.2 Analysis 2: Comparison of Stimulus- and Response-locked Lateralised ERPs by Tertile Split on RT (Within-subjects and Between-subjects)

ERP components were examined using a 3 (Within-subjects tertile-split by RT: fast trials, middle trials, slow trials)  $\times$  3 (Between-subject tertile-split by RT: fast participants, middle participants, slow participants) mixed-design ANOVA. Participant accuracy was analysed using a one-way ANOVA (fast participants, middle participants, slow participants).

#### 3.4.2.1 Behavioural results

Slow participants were 2% less accurate than middle or fast participants ( $F(2, 93) = 8.92, p < .0003, \eta_G^2 = .16$ ). Mean RTs with standard errors and standard deviations split into tertiles on a trial-by-trial (within-subjects) and subject-by-subject basis (between-subject) are given in Table 3.3.

<i>RTs</i>	<i>Fast participants</i>			<i>Middle participants</i>			<i>Slow participants</i>		
	<i>RT</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>	<i>RT</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>	<i>RT</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>
Fast trials (ms)	474	23	4	528	19	3	611	51	9
Middle trials (ms)	547	25	4	617	20	3	737	79	14
Slow trials (ms)	654	36	6	763	32	6	984	166	29
<i>Accuracy</i>	<i>Acc.</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>	<i>Acc.</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>	<i>Acc.</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>
Proportion correct	.97	.02	.003	.97	.02	.003	.95	.02	.004

Table 3.3: Mean RT (ms) and accuracy (mean proportion correct in the target discrimination task; *Acc.*) with standard deviation (*SD*) and standard error (*SE*) for each combination of between-subjects (Fast participants, Middle participants, and Slow participants) and within-subjects (Fast trials, Middle trials, and slow Trials) tertiles.

### 3.4.2.2 Electrophysiological Results

#### *N2pc*

The stimulus-locked contralateral minus ipsilateral difference wave showing the N2pc split into tertiles by RT for each combination of between-subjects and within-subjects tertiles is shown in Figure 3.5. When epochs were sorted into tertiles by trial RT (within-subjects), a difference in N2pc amplitude was observed ( $F(2, 186) = 9.77, p = .0002, \eta_G^2 = .02$ ), with no difference in N2pc onset latency ( $F(2, 186) = 0.67, p = .51$ ). Planned comparisons demonstrated a significantly larger N2pc amplitude for shorter RTs between all three tertiles (fast-middle:  $t(95) = 2.23, p = .03$ ; fast-slow:  $t(95) = 4.03, p = .0001$ ; middle-slow:  $t(95) = 2.47, p = .02$ ; see Figure 3.6). When participants were sorted into tertiles by RT (between-subjects), a difference in N2pc latency was observed ( $F(2, 93) = 3.78, p = .03, \eta_G^2 = .06$ ), whereas the N2pc amplitudes were not significantly different ( $F(2, 93) = 2.22, p = .11$ ). Planned comparisons showed an earlier N2pc onset with shorter overall mean RTs between fast and slow participants ( $t(62) = 3.29, p = .002$ ), but not between fast and middle participants ( $t(62) = 0.37, p = .71$ ) or middle and slow participants ( $t(62) = 1.92, p = 0.06$ ). We did not find a Between tertile  $\times$  Within tertile interaction either for the onset latency of the N2pc ( $F(4, 186) = 0.81, p = .52$ ) or for the amplitude of the N2pc ( $F(4, 186) = 1.26, p = .29$ ).

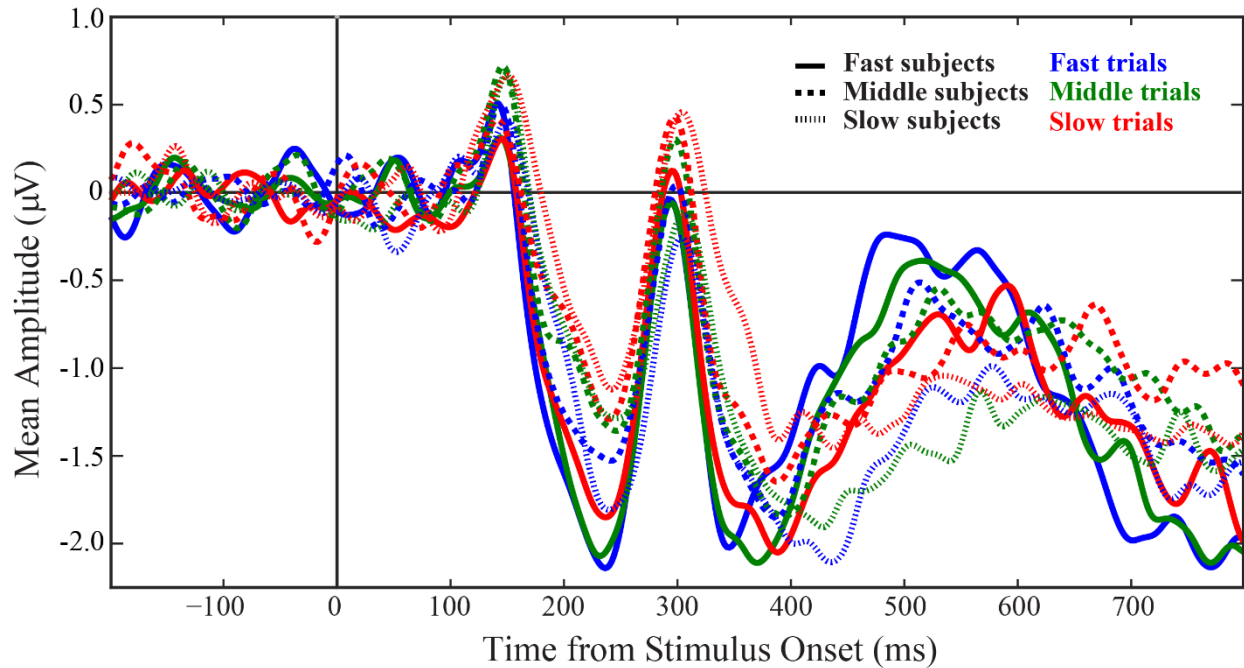


Figure 3.5: Lateralised (contralateral minus ipsilateral activity) grand-averaged waveforms time-locked to stimulus onset at electrodes PO7/PO8. The N2pc is the first large negative deflection (with a peak between 150 and 290 ms), and the SPCN is the following large negativity (with peaks between 315 and 500 ms). Activity was separated into RT tertiles by participant average response speed (between-subjects; fast participants [solid curves], middle participants [larger dashed curves], and slow participants [smaller dashed curves]) and on a within-subjects, trial-by-trial basis (fast trials [blue curves], middle trials [green curves], and slow trials [red curves]). Amplitude measurement windows were selected based on the individual peak of each condition ( $\pm 30$  ms).

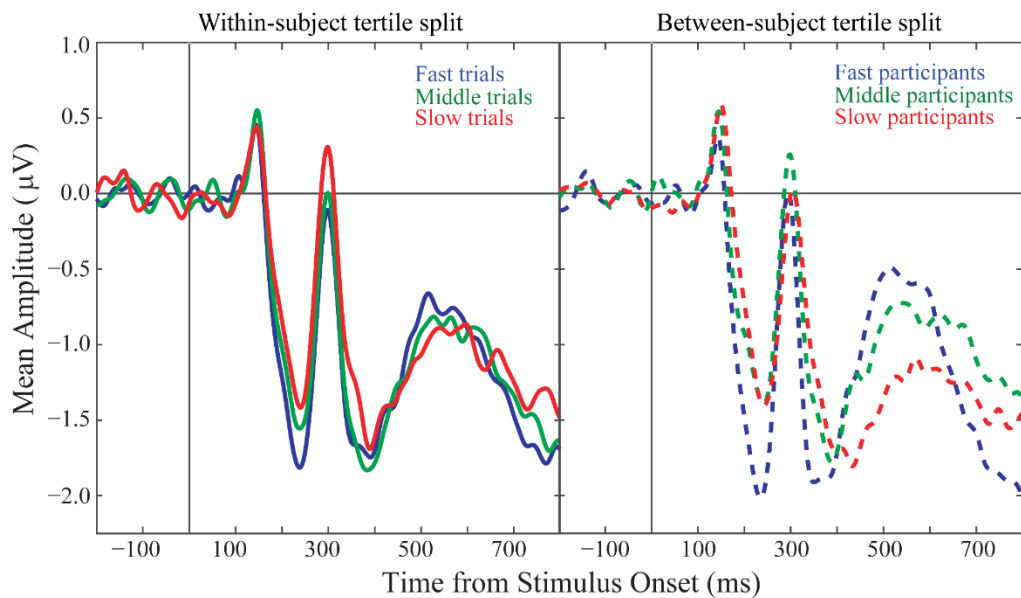


Figure 3.6: Lateralised (contralateral minus ipsilateral activity) grand-averaged waveforms time-locked to stimulus onset at electrodes PO7/PO8 showing the within-subjects (left, solid lines) and between-subjects (right, dashed lines) tertile split by RT effects separately for the stimulus-locked average. The N2pc is observed from approximately 150 to 290 ms poststimulus, and the SPCN, from approximately 315 to 500 ms. Activity is shown separately for fast (blue), middle (green), and slow (red) RT tertiles.

### SPCN

The stimulus-locked contralateral minus ipsilateral difference wave showing the SPCN split by RT into tertiles for each combination of between-subjects and within-subjects tertiles is shown in Figure 3.5. A significant difference in SPCN onset latency was observed for both the subject-by-subject and the trial-by-trial RT tertile split (between:  $F(2, 93) = 12.81, p < .0001, \eta_G^2 = .18$ ; within:  $F(2, 186) = 22.01, p < .0001, \eta_G^2 = .04$ ; see Figure 3.6 for main effects). An interaction between Within-subjects and Between-subjects tertile splits by RT for SPCN onset latency was observed ( $F(4, 186) = 2.63, p = .04, \eta_G^2 = .01$ ). The interaction was decomposed by performing three 1-way ANOVAs on the Within-subjects (trial-by-trial) tertile split by RT separately for each Between-subjects RT tertile. No significant difference in SPCN onset latency between fast, middle, and slow trial tertiles was observed for middle participants ( $F(2, 62) = 1.23, p = .30$ ), whereas significant differences between trial RT tertiles were observed for both fast and slow participants (fast participants:  $F(2, 62) = 17.93, p < .0001$ ,

$\eta_G^2 = .11$ ; slow participants:  $F(2,62) = 11.20, p = .0004, \eta_G^2 = .06$ ). For both groups, paired  $t$ -tests with corrections for multiple comparisons (Bonferroni-adjusted level of significance:  $p < .016$ ) showed an earlier SPCN onset for fast trials compared with slow trials (fast participants:  $t(31) = 5.93, p < .0001$ ; slow participants:  $t(31) = 3.57, p = .001$ ), as well as for middle trials compared with slow trials (fast participants:  $t(31) = 3.48, p = .002$ ; slow participants:  $t(31) = 4.16, p = .0002$ ). No difference in SPCN latency between fast trials and middle trials was observed (fast participants:  $t(31) = 2.50, p = .02$ ; slow participants:  $t(31) = 1.06, p = .30$ ). No significant difference was observed in SPCN amplitude when data were sorted by RTs into tertiles for the Between-subject split ( $F(2,93) = 0.23, p = .80$ ). A significant difference in SPCN amplitude was observed, however, when trials (within-subjects) were sorted into RT tertiles ( $F(2, 186) = 3.60, p = 0.03, \eta_G^2 = .006$ ). Paired  $t$ -tests with corrections for multiple comparisons (Bonferroni-adjusted level of significance:  $p < .016$ ) showed a significant difference between middle trials and slow trials ( $t(95) = 2.94, p = .004$ ), but not between fast trials and middle trials ( $t(95) = .50, p = .62$ ) or between fast trials and slow trials ( $t(95) = 1.83, p = .07$ ). An interaction between Within-subjects and Between-subjects RT tertiles was also observed for SPCN amplitude ( $F(4,186) = 2.67, p = .04, \eta_G^2 = .009$ ). The interaction was decomposed by performing three 1-way ANOVAs on the within-subjects (trial-by-trial) tertile split by RT separately for each of the Between-subject RT tertiles. No significant difference between fast, middle, and slow trials was observed for fast or middle participants (fast:  $F(2, 62) = 1.31, p = .28$ ); middle :  $F(2,62) = 1.12, p = .33$ ). For slow participants, however, a significant difference in SPCN amplitude was observed across Within-subjects tertiles split by RT ( $F(2, 62) = 7.24, p = .002, \eta_G^2 = .04$ ). Paired  $t$ -tests with corrections for multiple comparisons (Bonferroni-adjusted level of significance:  $p < .016$ ) showed a larger amplitude for fast compared with slow trials ( $t(31) = 3.62, p = .001$ ) as well as for middle compared with slow trials ( $t(31) = 2.83, p = .008$ ), with no difference between fast and middle trials ( $t(31) = 1.03, p = .31$ ).



*RLpcN*

The RLpcN by RT tertile for each combination of between-subjects and within-subjects splits is shown in Figure 3.7 and the main effect waves are shown in Figure 3.8. As can be seen in these figures, the grand averaged waveforms appeared to have clear latency differences and little or no amplitude differences. This was confirmed in the ANOVAs: RLpcN onset was earlier relative to the response (i.e., there was a longer period between component onset and the response) for longer RTs,  $F(2, 186) = 75.1, p < .0001$ , and  $\eta_G^2 = .24$  for the within-subjects main effect and  $F(2, 93) = 12.15, p < .0001$ , and  $\eta_G^2 = .14$  for the between-subjects main effect (Figure 3.8). For RLpcN amplitude across within-subjects RT tertiles, multiple comparisons (using the significance level  $p < .016$ ) showed a longer period between the onset of the RLpcN and the motor response for slower RTs across all levels (fast – middle:  $t(95) = 4.9, p < .0001$ ; fast – slow:  $t(95) = 11.81, p < .0001$ ; middle – slow:  $t(95) = 7.27, p < .0001$ ). For the RLpcN split into subject-by-subject RT tertiles, multiple comparisons ( $p < .016$ ) showed an earlier RLpcN onset for slow compared with fast participants ( $t(62) = 4.77, p < .0001$ ) and slow compared with middle participants ( $t(62) = 3.00, p = .004$ ), but no difference between middle and fast participants ( $t(62) = 1.68, p = .10$ ; Figure 3.8). There was no between-subjects  $\times$  within-subjects interaction for latency ( $F(4, 186) = 0.67, p = .61$ ). Finally, for the analysis of mean amplitudes, there were no significant effects ( $F_s < 1$ ).

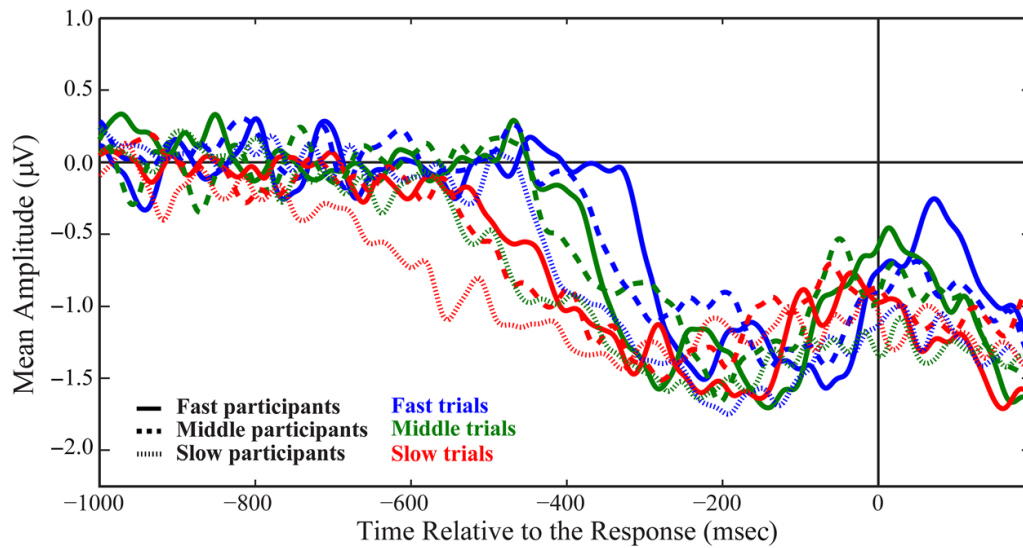


Figure 3.7: Lateralised (contralateral minus ipsilateral activity) grand-averaged waveforms time-locked to the response at electrodes PO7/PO8. The RLpcN (response-locked contralateral negativity) reached a maximum negativity about 300 to 100 ms before the response. The waveforms show each combination of between-subjects RT tertiles (fast participants [continuous curves], middle participants [larger dashed curves], and slow participants [smaller dashed curves]) and within-subjects (trial-by-trial) RT tertiles (fast trials [blue], middle trials [green], and slow trials [red]). Amplitude measurement windows were selected based on the individual peak of each condition ( $\pm 30$  ms).

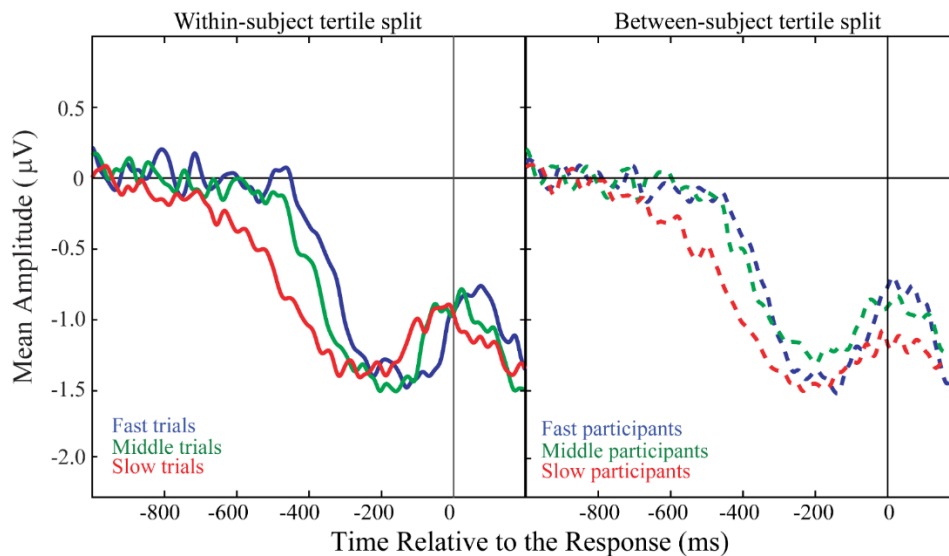


Figure 3.8: Lateralised (contralateral minus ipsilateral activity) grand-averaged waveforms time-locked to the response at electrodes PO7/PO8 showing the between-subjects (left, solid lines) and within-subjects (right, dashed lines) RT tertile split effects separately. The RLpcN is observed from approximately 700 to 0 ms before response execution. Activity is shown separately for fast (blue), middle (green), and slow (red) RT tertiles.

### 3.4.2.3 *Difference between RT and RLpcN latency measures*

Although the onset latency effects for the RLpcN appear to represent a larger portion of the RT variance than for the N2pc or the SPCN, the latency differences between tertiles split by RT only appear to account for approximately half of the behavioural RT differences (see Table 3.4). The apparent discrepancies among these measures are likely attributable to several factors. First, RT distributions were positively skewed, and so the mean was influenced by the positive tail of the distribution (i.e., slower trials), which could create a larger estimated difference between groups, in particular the difference between middle and slow trials and participants. The smaller differences between tertiles split by RT when using median RTs as a measure of central tendency instead of mean RTs (see Table 3.4) suggest this was a contributing factor. Moreover, the fractional-area latency component onset-latency measure used, that is, the latency at which 20% of the area from -700 to 0 ms prior to the response was accumulated (from left-to-right in the graphs), is a robust and sensitive way to compare the onset of each curve relative to one another. Although this measurement algorithm possesses many advantages (Kiesel et al., 2008; Luck, 2014), for comparison purposes, we also measured the onset of the RLpcN by using the latency of each curve at a fixed amplitude value of  $-0.75 \mu\text{V}$ . This method replicated the patterns of ANOVA statistical results based on the fractional area latency reported above (within-subjects main effect:  $F(2, 186) = 19.93, p < .0001, \eta_G^2 = .11$ ; between-subject main effect:  $F(2, 93) = 11.14, p < .0001, \eta_G^2 = .09$ ; interaction:  $F < 1$ ) but yielded slightly larger onset differences in RLpcN latency between tertiles (See Table 3.4).

	<i>Within-subjects Tertile Split</i>					
	<i>Mean RT</i>	<i>Median RT</i>	<i>N2pc (FAL)</i>	<i>SPCN (FAL)</i>	<i>RLpcN (FAL)</i>	<i>RLpcN (fixed)</i>
Fast trials	538	528	202	357	-289	-350
Middle trials	634	618	204	360	-339	-405
Slow trials	801	757	205	367	-427	-497
Fast – Middle	96	90	2	3	50	55
Middle – Slow	167	139	1	7	88	92

	<i>Between-subjects Tertile Split</i>					
	<i>Mean RT</i>	<i>Median RT</i>	<i>N2pc (FAL)</i>	<i>SPCN (FAL)</i>	<i>RLpcN (FAL)</i>	<i>RLpcN (fixed)</i>
Fast participants	559	548	198	349	-310	-360
Middle participants	636	618	200	360	-339	-399
Slow participants	777	713	214	374	-406	-492
Fast – Middle	77	70	2	11	29	39
Middle – Slow	141	95	14	14	67	93

Table 3.4: N2pc, SPCN, and RLpcN onset latency estimates (fractional area latency [FAL] and fixed threshold latency at  $-0.75 \mu\text{V}$  [Fixed]) and RT (ms) measures (mean and median) for within-subjects and between-subjects tertile splits by RT. Differences between fast and middle as well as middle and slow trials and participants are reported in the last two rows of each table section.

#### 3.4.2.4 Correlations between overall stimulus-locked activity and response-locked activity

Correlations were calculated to understand better the extent to which the RLpcN reflected activity leading to the N2pc and SPCN components. The relationship between stimulus-locked and response-locked averages was assessed by calculating partial correlations between the N2pc and RLpcN while controlling for SPCN and between the SPCN and RLpcN while controlling for N2pc for each within-subjects tertile split by RT (fast trials, middle trials, slow trials) separately (See Table 3.5). We correlated the mean activity in 60-ms time windows for the N2pc (205 – 265 ms for fast and middle trial tertiles and 210 – 270 ms for the slow trial tertile) and SPCN (360 – 420 ms for fast and slow trial tertiles and 350 – 410 ms for the middle trial tertile) with different 60-ms time windows from the beginning to the end of the RLpcN (in steps of 60 ms, that is, from -360 ms for fast trials, from -480 ms for middle trials, and from -660 ms for slow trials, until the response) to assess which portions of the RLpcN associated with the N2pc and the SPCN.

	<i>RLpcN Measurement Window (ms)</i>										
	-630±30	-570±30	-510±30	-450±30	-390±30	-330±30	-270±30	-210±30	-150±30	-90±30	-30±30
Fast Trials											
N2pc (r)						.57*	.73*	.71*	.62*	.54*	.43*
SPCN (r)						.49*	.74*	.73*	.86*	.82*	.73*
N2pc (pr SPCN) <sup>a</sup>						.39*	.53*	.50*	.26*	.10	-.02
SPCN (pr N2pc) <sup>a</sup>						.22*	.55*	.54*	.77*	.74*	.66*
Middle Trials											
N2pc (r)				.24*	.47*	.64*	.62*	.38*	.40*	.30*	.13
SPCN (r)				.13	.36*	.65*	.73*	.78*	.78*	.70*	.52*
N2pc (pr SPCN)				.20	.35*	.43*	.35*	-.16	-.1	-.18	-.26*
SPCN (pr N2pc)				-.01	.12	.45*	.58*	.75*	.74*	.67*	.56*
Slow Trials											
N2pc (r)	.25*	.25*	.33*	.43*	.49*	.55*	.48*	.48*	.40*	.26*	.21*
SPCN (r)	.32*	.36*	.45*	.63*	.75*	.80*	.79*	.79*	.70*	.55*	.49*
N2pc (pr SPCN)	.05	.03	.06	.04	-.01	.07	-.06	-.06	-.1	-.15	-.17
SPCN (pr N2pc)	.22	.26*	.32*	.51*	.66*	.69*	.71*	.71*	.63*	.52*	.48*

Partial correlations are of the N2pc with the RLpcN controlling for the SPCN and the SPCN with the RLpcN controlling for the N2pc. Calculations are based on 60-ms time windows at the peak of the stimulus-locked components (N2pc: Fast [205 – 265 ms], Middle [205 – 265 ms], Slow [210 – 270 ms]; SPCN: Fast [360 – 420 ms], Middle [350 – 410 ms], Slow [360 – 420 ms]) and 60-ms time windows of the RLpcN component. Because RLpcN onset latency was highly sensitive to RT variability, there are a variable number of correlations for each tertile (for example, the component has a longer duration in slower trials; see Figure 3.8).

<sup>a</sup>pr SPCN means partial correlation controlling for SPCN; pr N2pc means partial correlation controlling for N2pc.

\*Significant at  $p < .05$  using the Benjamini–Hochberg false discovery rate (FDR) method to control for Type 1 errors because of multiple comparisons.

Table 3.5: Correlations and partial correlations for N2pc and SPCN components separated into fast, middle, and slow trials

The patterns of correlations when looking at fast, middle, and slow trials separately suggest that the variance in RLpcN onset is an important factor to consider when examining the relationship between the stimulus- and response-locked activity (See Table 3.5). A larger partial correlation for N2pc compared with SPCN was observed near the onset of the RLpcN for fast and middle trials, demonstrating that the N2pc explains more unique variance than the SPCN in the earlier portion of the RLpcN. For all tertiles, the SPCN explained more unique variance than the N2pc in the later portion of the RLpcN<sup>4</sup>. Slow trials, which are more variable in RT (see Table 3.3) show no significant partial correlations for N2pc, possibly suggesting that it does not contribute to the variance independently of the SPCN variance (see Table 3.5). However, given that, for fast and middle trials, we do observe a portion of the RLpcN curve associated with the N2pc and the slow trials demonstrate a stimulus-locked N2pc (see Figure 3.6), the lack of partial correlations was likely because of a large amount of variance between trials, jittering out the N2pc activity contributing to the RLpcN. Taken together, these results suggest that the RLpcN is a combination of both the N2pc and the SPCN, and that they are more or less identifiable within the curve depending on the variability of RT.

### 3.5 Discussion

The goal of the present study was to examine how stimulus- and response-locked lateralised averages of posterior attentional ERPs, namely the N2pc, SPCN, and RLpcN components, can be used to understand sources of RT variability within the flow of information processing from stimulus to response. We compared the conventional stimulus-locked components (N2pc and SPCN) with

---

<sup>4</sup> For middle trials, from 60 ms to the response, a negative and significant partial correlation was observed between the N2pc and the RLpcN ( $r = -.26, p = .02$ ), whereas this relationship was positive, but not significant, in the original correlations ( $r = .13, p = .22$ ). Given the redundancy between N2pc and SPCN ( $r = .58, p < .0001$ ) and the small numerical increase in correlation (controlling for N2pc) between the SPCN and this time-window of the RLpcN (from .52 for the correlation to .56 for the partial correlation), the N2pc may be acting as a suppressor variable. We put forward a possible scenario: When the variance associated with the SPCN is controlled for, processes terminate earlier (returning to baseline, marked by a decrease in contralateral activity) following a more efficient allocation of attention (increase in N2pc amplitude). However, given that the main focus of this analysis was to demonstrate that the RLpcN reflects a combination of both the N2pc and SPCN and that this was only significant for middle trials, we do not further elaborate on this result.

response-locked (RLpcN) averages using electrodes where activity was maximal, which was the same for all components (PO7/PO8). The stimulus-locked N2pc component was observed from approximately 150 to 290 ms, followed by the stimulus-locked SPCN component from approximately 315 to 500 ms. Response-locked averages consistently produced a posterior contralateral negative deflection, which we call the response-locked posterior contralateral negativity (RLpcN), characterised by an onset from approximately 700 ms before the response, followed by a partial offset (not completely returning to baseline) at the moment of response. There were significant partial correlations for the N2pc and SPCN components with the RLpcN, where the N2pc had a stronger relationship with the early portion of the component (compared with the SPCN) and the SPCN with the peak amplitude (compared with the N2pc), closer to the response. Moreover, the scalp distribution of the overall RLpcN was very similar to that of the N2pc and SPCN (see Figure 3.2).

A first set of analyses examined data sorted by experimental manipulations: The target was either nearer or farther from fixation and the response was either more frequent (75% of target-present trials) or less frequent (25% of target-present trials). The second set of analyses sorted EEG data into tertiles by RT (fast, middle, or slow) on a within-subjects (trial-by-trial) and on a between-subjects basis. We hypothesized for both types of analyses that the engagement of spatial attention would be indexed by the onset of a posterior contralateral negativity (N2pc for stimulus-locked segmentations or RLpcN for response-locked segmentations). Consequently, whereas the onset of the N2pc reflected the time at which perceptual attention engaged on the target, the time between the onset of the RLpcN and the response reflected the duration of processing during and following the engagement of attention. Results from the tertile split on RT analyses showed that the time between RLpcN onset and when the response was made increased with increasing RT. Furthermore, our hypothesis is supported by the relatively small latency effects in N2pc and SPCN onsets when data was split into tertiles by RT, which suggests that a large portion of processing determining RT occurred following the onset of spatial attention. Importantly, the RLpcN was sustained and correlated with the SPCN amplitude until the response, and their amplitudes behaved in the same way in almost all cases. Our results therefore suggest that the subsequent processing of visual information or representations are

maintained up until (and partially after) response execution. In particular, results from both analyses (separated by experimental condition or into tertiles sorted by RT) also showed that RLpcN amplitude was larger when the task was more likely to require the sustained maintenance of visual information, similar to the stimulus-locked SPCN. On the basis of our results, we conclude that, in the present work, the RLpcN reflects the N2pc and SPCN from a different perspective, that is, from the onset of the N2pc to the response.

### **3.5.1 Analysis 1: Experimental Manipulations**

The visual search task consisted of a 2 (target near fixation vs. target far from fixation)  $\times$  2 (target required a more frequent or less frequent response) experimental design.

As found in previous work, N2pc amplitude was larger when targets were closer to fixation (Schaffer et al., 2011; West et al., 2015). The same pattern (an increase in amplitude with a decrease in target eccentricity) was observed for the SPCN and RLpcN, suggesting a similar neural support to that of the N2pc and that the underlying mechanisms are not strongly time-jittered relative to stimulus presentation (because it was observed in both averages), but rather a more general increase in activity when visual items are closer to fixation.

Frequency of response modulated the N2pc and SPCN components' onset latency: Although more frequent response trials produced an earlier N2pc, they produced a delayed SPCN. For the N2pc, this result appears at first puzzling because the frequency of the response was expected to affect processing following the engagement of attention (i.e., you would have to attend to and select the object of interest before deciding on a response). One possibility was that this difference in onset latency of the N2pc may be a by-product of averaging differing numbers of trials (there are three times more trials in the more frequent response condition than in the less frequent response condition) and that averages based on more trials are more likely to include more fast N2pc onsets (based on the statistics of extremes; see Logan, 1988). However, we ruled out this possibility by computing three



separate averages for the more frequent response condition, each based on one third of trials. The mean onset latency difference for the N2pc between the more frequent response averages and the less frequent response average was about 12 ms (down from 14 ms when all of the more frequent response trials were included in the same average). Hence, most of the latency difference could not be accounted for by appeal to averaging different numbers of trials. We thus speculate that engagement on the target was influenced both by colour and shape cues, rather than only colour, as originally predicted, although we believe that the most important target selection cue was colour. We speculate that a gap at the top of a square (associated with the less frequent response) delayed full attentional engagement, whereas a gap at one of the other sides (associated with the more frequent response) accelerated attentional engagement based on the statistical association of gap location with the response. Indeed, the difference in the latency of N2pc between both conditions (more frequent and less frequent responses) accounted for approximately 30% of RT ( $12 - 14 \text{ ms} / 44 \text{ ms}$ ). For the SPCN, the opposite result was found: Less frequent response trials produced an earlier component onset compared with more frequent response trials. We suggest that this earlier SPCN onset could reflect an earlier need for visual representation processing in VSTM for less frequent response trials. Previous research has suggested that the SPCN is modulated by a need for support from VSTM for downstream processing of visual inputs, and perhaps displays leading to a less frequent response engaged VSTM sooner (see Prime & Jolicoeur, 2010).

Finally, trials requiring a less frequent response produced a significantly larger RLpcN and SPCN in comparison with trials requiring a more frequent response. We suggest that activity associated with the less frequent response was larger because executing this response was a less prepared process, and more neural activity, possibly reflecting an increase in the need for subsequent processing following object selection in VSTM, was recruited. We had, however, also expected that more time would pass between the onset of the RLpcN and the response for trials requiring a less frequent response, demonstrating an increase in processing time required following the deployment of attention. However, no significant difference in RLpcN latency was observed between both frequency of response conditions. Given the small (albeit significant) difference in the behavioural RT measure

(approximately 44 ms) between more frequent and less frequent response trials, it is possible that although a more detailed representation was maintained for less frequent response trials, producing a larger RLpcN and SPCN, the task was not sufficiently difficult, or these trials sufficiently rare, to observe a difference in RLpcN onset. Importantly, this effect does not appear to be because of differences in RT variance between both conditions, which would affect onset (more or less variable in time) and thus the averaging of trials, as the standard deviations and standard errors for behavioural RTs are nearly identical for both response frequency options (see Table 3.2). More research would be required on the subject to understand the association between stimulus- and response-locked averaging for this experimental manipulation.

### **3.5.2 Analysis 2: ERPs by Tertile Split on RT (Within-subjects and Between-subjects)**

The second analysis sorted epochs into tertiles by RT: data were sorted within-subjects, based on individual trial RT, and between-subjects, based on the overall mean RT of each participant.

A significantly earlier N2pc for fast participants compared with slow participants was observed, with no difference in component onset across within-subjects RT tertiles, suggesting little or no trial-to-trial variation, but a difference between faster and slower individuals. Moreover, N2pc amplitude increased with decreasing within-subjects tertile response speeds (Figures 3.5 and 3.6), as observed in a previous study using a large portion of the same data (Drisdelle et al., 2016), suggesting that differences in electrophysiological activity associated with the eventual RT occurred as early as the N2pc. This, in turn, possibly suggests that a more efficient deployment of attention (indexed by a larger N2pc amplitude) sped up subsequent processing. It is also possible, however, that RT and N2pc were modulated by a third factor, and that N2pc is not on the neural pathway responsible for variations in RT. Although we cannot rule out alternative accounts, shorter RTs were also associated with an earlier SPCN component in the present work, suggesting that visual information began subsequent processing in VSTM earlier, and previous research also showed correlations between RT with N2pc amplitude (Loughnane et al., 2016) and N2pc latency (Wolber & Wascher, 2005). An explanation in

terms of more efficient processing, as suggested by the increase in N2pc amplitude, is therefore at least consistent with the results. More research will be needed to test this hypothesis.

In a previous report with the same task and many of the same participants (Drisdelle et al., 2016), we found significant between-subjects and within-subjects amplitude effects for the N2pc when EEG data were split based on median RT (i.e., shorter RTs produced a larger N2pc compared with longer RTs), whereas the present work only replicated the within-subjects effect just described. One possible explanation is that the between-subjects effect was not as robust the within-subjects effect because of interindividual variance. Boy and Sumner (2014) suggested that between-subjects variability can arise from an entirely different source than that which is driving the within-subjects effects (see also Borsboom, Kievit, Cervone, & Hood, 2009). Across several visual priming tasks, the authors observed a strong and systematic relationship for their within-subjects priming manipulations and no between-subjects effects. They concluded that this is because between-subjects variance depends on both study parameters and participant idiosyncrasies. Although the waveforms in Figure 3.6 suggest a similar pattern for both splits (larger N2pc for faster trials and participants), the between-subjects test fell short of significance, probably because of lower statistical power to detect an effect in comparison with the within-subjects test.

When considering both the within-subjects and between-subjects RT tertile analyses, we found a significant difference in SPCN amplitude by tertile split on RT between fast and slow trials as well as middle and slow trials, but only for slow participants, where SPCN was smaller for slower trials. We speculate that this difference was because of a special circumstance for the slow participants. We tentatively suggest that the slow trials for slow participants were particularly slow because of a difficulty in extracting relevant information during object selection (producing a smaller N2pc), which in turn lead to a smaller SPCN due to less information available for any necessary subsequent processing. This, however, does not appear to be the case for the other levels of the tertile splits by RT. This result could also suggest that, although the amplitudes of the SPCN and RLpcN are reflecting the same underlying neural mechanisms involved in visual information processing, the amplitude of SPCN may be a more

sensitive measure of post-N2pc processing difficulty. Finally, SPCN onset latency was generally earlier for faster RTs compared to slower RTs, which we suggest was due to a speeding up of processing, leading to an earlier passage of objects into VSTM (see Figure 3.6). It is important to note, however, that these SPCN onset differences were small (see Table 3.4).

Because of the large differences in RT between tertiles (see Tables 3.4 and 3.5) and the corresponding small (between-subjects) or not-significant (within-subjects) shifts in N2pc onset, the results suggest that most of the processing speed variations in the present paradigm occurred downstream of the initial deployment of visual spatial attention, in line with previous work (Clark et al., 2015; Cosman et al., 2016; Drisdelle et al., 2016; Hackley et al., 2007; Töllner et al., 2012; Wolber & Wascher, 2005). In addition, the relatively small, yet significant, differences observed in SPCN onset also cannot explain the large RT differences observed between tertiles, suggesting that most of the processing accounting for variations in RT occurred following the onset of subsequent target processing in VSTM as well. For this reason, we would expect a large portion of the RT difference to be reflected in RLpcN onset latency (i.e., processing following the initial deployment of attention). This is what was observed: A much larger latency effect was observed for the onset of the response-locked component (RLpcN; see Figures 3.7 and 3.8) in comparison with the onset of the stimulus-locked components (N2pc and SPCN; see Figures 3.5 and 3.6). A comparison of behavioural RT medians instead of means (attenuating the effect of positively skewed RT distributions) and jackknifed latencies measured at  $-0.75 \mu\text{V}$  showed that much of the difference in RT between tertiles can be accounted for by the corresponding latency differences in the RLpcN (see Table 3.4).

Both SPCN and RLpcN amplitudes did not generally differ across RT tertiles (with some exceptions in the SPCN, described above) and were modulated in the same way for the experimental manipulations, corroborating the idea that the amplitude of both components represents the same activity from different perspectives. This claim is further corroborated by the strong partial correlations (unique variance when the N2pc variance was controlled for) between the amplitude of the later portion of the RLpcN and the amplitude of the SPCN (see Table 3.5). In other words, the amplitudes

of these components appear to both reflect the representation of information in VSTM, whereas the leading edge of the RLpcN is reflecting the initial deployment of attention (N2pc onset). A prediction of this hypothesis is that the amplitude of the RLpcN should be affected by the number of items stored in VSTM, similar to the SPCN (Vogel & Machizawa, 2004). We could not verify this with the present experiment but plan to test in future work. The results from the tertile-split by RT analysis, on the other hand, with large delays between RLpcN onset and the response and very small differences in N2pc and SPCN onset latencies, suggest that much of the RT variance reflects processes that follow the onset of visual spatial attention and the subsequent processing in VSTM, highlighting the usefulness of the present methods.

To summarize, the three most important findings regarding the relationship between ERP and RT latencies in the present work were the following. First, the N2pc had a larger amplitude for shorter RT trials and an earlier onset for faster participants, demonstrating that differences in electrophysiological activity associated with eventual RTs occur as early as the engagement of attention. Second, SPCN latency was also slightly earlier for shorter RTs, suggesting that following attentional deployment, subsequent processing of visual information was sped up. Third, although small latency effects were observed for both the N2pc and SPCN, the tertile split analysis demonstrated much larger differences in latency across RT tertiles for the RLpcN, suggesting that the resulting RT was likely in majority modulated by cognitive processes taking place after the initial engagement of attention, likely while task-relevant representations were held in VSTM.

### 3.6 Conclusion

The RLpcN onset results of the tertile-split by RT analysis strongly suggests that the moment of an eventual response was determined by processing occurring after the deployment of attention, in line with previous research (Cosman et al., 2016; Hackley et al., 2007; Töllner et al., 2012). However, that is not to say that the N2pc and SPCN do not potentially play a role: Faster trials were associated with a larger N2pc and an earlier SPCN. Moreover, in nearly all analyses, the amplitude of the RLpcN

was modulated similarly to the SPCN, suggesting that for the present task, visual representation in VSTM did not fade during later stages of processing but was maintained (RLpcN was sustained until the response). Future research should consider a task with longer and more variable RTs to confirm the involvement of the RLpcN in VSTM, and possibly response selection, and whether this component is exclusively a representation of SPCN and N2pc or contains other activities not modulated in the present task. Nevertheless, the RLpcN appears to reflect both the initiation (N2pc) and subsequent processing of selected objects in VSTM (SPCN) as well as the duration of processing after the deployment of visual spatial attention. The combined examination of N2pc, SPCN, and RLpcN provides a powerful method to determine the locus of RT variability within the stream of information processing, relative to the onset of visual-spatial attention.

### 3.7 Acknowledgements

We would like to thank Pia Amping for programming, Mercedes Aubin, Sébrina Aubin, Nicolas Breault, Benjamin Gaudet-Fex, Jonathan Jackson, Talia Losier, Manon Maheux, and Sandrine Mendizabal for their assistance in data acquisition.

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

---

# Chapitre 4 - Dissecting Cognitive Operations in Difficult Visual Search Using Response- locked Posterior Contralateral Negativity Event-related Potentials

---

Brandi Lee Drisdelle<sup>1,2,3</sup> & Pierre Jolicoeur<sup>1,2,3</sup>

1. Université de Montréal, Department of Psychology
2. CRIUGM, Montreal
3. BRAMS, Montreal

Article to be submitted to *Journal of Cognitive Neuroscience*

Corresponding author: Pierre Jolicoeur  
Email: pierre.jolicoeur@umontreal.ca  
Département de Psychologie  
Université de Montréal  
Pavillon Marie-Victorin  
CP 6128, Succursale Centre-Ville  
Montréal, Québec  
Canada  
H3C 3J7



## 4.1 Abstract

We bisected the sequence of processing into operations taking place before or after the engagement of visual-spatial attention during a difficult search task using event-related potentials. We were able to assign variance in response times associated with experimental factor effects to phases of processing by examining stimulus-locked (SLpcN) and response-locked (RLpcN) posterior contralateral negativity. Participants searched for a grey square with one gap among grey squares with two gaps. The number of displayed items (set size) and the number of response alternatives were varied. Both experimental manipulations affected the onset latency of the RLpcN, whereas the SLpcN showed small or no latency effects, suggesting they had effects after the initial deployment of attention. Moreover, amplitude effects in the RLpcN and SLpcN behaved similarly. Most importantly, different aspects of the RLpcN dissociated the experimental manipulations: set size primarily affected processing between RLpcN onset and peak amplitude of the RLpcN, whereas the number of response alternatives affected the onset latency and the latency of peak amplitude of RLpcN. These results show how RLpcN can dissociate factor effects that are not separable with SLpcN activity during difficult search.

Keywords: cognition; visual-spatial attention; electrophysiology; RLpcN; SLpcN

## 4.2 Introduction

Visual search has been a powerful experimental tool for the study of perception and cognition, as well as the role of attention, in processing from stimulus presentation to the response. Two general search modes have been proposed: parallel search and serial search (Treisman & Gelade, 1980). Parallel search (or feature search) was defined as the processing of all presented information simultaneously when the target item is sufficiently salient or unique in some way that it “pops-out”. Serial search, on the other hand, was postulated when the target item is difficult to discriminate from the distractors (i.e., when the target is not sufficiently unique compared with the distractors) and requires item-by-item processing to tease them apart. Much of the work following the proposed parallel/serial search dichotomy has demonstrated that visual search operates more on a continuum, and that search tasks are not always easily placed in one of two categories (Duncan & Humphreys, 1989; Humphreys & Muller, 1993; Wolfe, 1994; Wolfe, 1998; Wolfe et al., 1989). For this reason, visual search can instead be described in terms of efficiency, where pop-out search is *very efficient*, and strict serial search is *very inefficient* (Wolfe, 1994; Wolfe, 1998; Wolfe & Gray, 2007).

The purpose of the present work was to isolate processes engaged during difficult (or inefficient) search by combining mental chronometry and electrophysiological measures, which allowed us to track the temporal sequence of events and bisect them into major sub-phases. Difficult search has been studied extensively using behavioural measures (e.g., Duncan & Humphreys, 1989; Treisman & Gelade, 1980; Wolfe, 1998), but research examining difficult search using electroencephalography (EEG) has been more limited. In most of the work using EEG in visual search the targets and distractors were chosen to reduce the variance in the time taken to find the target, which is particularly useful when using the event-related potential (ERP) technique. When a target is easy to find, for example because of a clear difference in colour or shape relative to distractors, attention is consistently deployed to the target quickly. Event-related averaging relative to the onset of the search display containing a lateral (i.e., either in the left or right visual field) generally produces a clear N2pc component. The N2pc has been shown to be a useful index of the deployment of visual spatial

attention to lateral stimuli (see Luck & Kappenman, 2011, for a review). The N2pc component is a greater negativity at posterior sites contralateral to the attended visual field (relative to ipsilateral sites), with an onset latency of approximately 200 ms and a return to baseline approximately 300 ms following stimulus onset (Eimer, 1996; Luck & Hillyard, 1994a; Luck & Hillyard, 1994b).

Luck and Hillyard (1990) measured the N2pc during pop-out and difficult search conditions. In the pop-out search task, the target was a triangle with a horizontal dash, and the distractors were triangles without a dash. Because the target possessed an additional, unique, feature compared with distractors, it was easily located. For the difficult search task, the target and distractor definitions were inverted: the target was a triangle with no dash, and the distractors were triangles with a dash. Now the target was defined by the absence of a feature, and it was significantly more difficult to find (see Treisman & Souther, 1985). For pop-out search, a discrete N2pc component was observed from approximately 200 to 300 ms. For the difficult search task, the N2pc onset was still at approximately 200 ms, however, the component was sustained and did not return to baseline. The authors suggested attention was engaged on candidate stimuli, one after the other, until the target was found, varying component offset latency from trial-to-trial and producing a sustained wave in the aggregate. In contrast to pop-out search, the first stimulus selected during a difficult search task is often a distractor, rather than the target<sup>5</sup>. Thus, the time at which the target was found is more variable during difficult search and the components underlying visual search, including the N2pc, were smeared, resulting in the observed sustained activity. Therefore, examining this component via stimulus-locked averaging provides little information regarding the underlying mechanisms of difficult search because the onset of N2pc will reflect engagement on the first attended stimulus, whether it is a target, or a distractor. Moreover, the resulting sustained component (the stimulus-locked posterior contralateral negativity; SLpcN) is likely a combination of multiple N2pc responses mixed with SPCN activity, where the latter is an index of visual short-term memory (VSTM) or visual information maintained for subsequent

---

<sup>5</sup> The goal of the present work was not to address any questions regarding the serial or parallel nature of the difficult search induced by our task. For ease of exposition, we describe possible serial-processing scenarios, though we do not wish to claim that our work excludes other possibilities.

processing following the N2pc but with similar ERP characteristics (Dell'Acqua et al., 2006; Jolicœur et al., 2008; Vogel & Machizawa, 2004). Although pop-out stimuli are useful to ensure a component associated with visual spatial attention tightly time-locked to stimulation, the associated search tasks are generally very easy and not representative of a large class of search conditions leading to difficult search. In the present work we sought to extend the usefulness of N2pc/SPCN (or stimulus-locked posterior contralateral negativity; SLpcN) to a broader class of search conditions.

A response-locked counterpart to the SLpcN with a similar scalp distribution and magnitude was recently reported and named the RLpcN (response-locked posterior contralateral negativity; Drisdelle & Jolicœur, 2019). Results from a pop-out search paradigm showed two stimulus-locked components (the N2pc and SPCN), and a response-locked counterpart, marked by what appears to be a single contralateral negative activity. Drisdelle and Jolicœur (2019) argued, and presented evidence, that the initial portion of the RLpcN waveform represents mainly N2pc activity (i.e., the initial deployment of attention), whereas later portions of the RLpcN represent mainly SPCN activity (subsequent processing of visual information in visual short-term memory, VSTM). The search task was to locate a square unique in colour (either orange or green) and to indicate whether a gap in this square was on the top face or not, among three distractors (blue squares with gaps as well). In our second analysis, electrophysiological data were separated into tertiles according to RT both between trials (within-subjects) and between participants (between-subjects). The onset of the RLpcN was later (i.e., closer to the response) when RTs were shorter, because less time passed between the onset of the initial engagement of attention (RLpcN onset) and response execution. Importantly, very little differences in component onset latencies were observed for the N2pc and SPCN, suggesting that RT variation was primarily determined following the onset of engagement of attention on the target. Overall, Drisdelle and Jolicœur (2019) demonstrated the usefulness of examining both stimulus-locked and response-locked data to pinpoint the locus of RT variability within the stream of information processing relative to the engagement of visual-spatial attention.

Here, we extended the approach described in Drisdelle and Jolicœur (2019) in two ways. First, we included explicit experimental manipulations expected to affect processing following the deployment of visual-spatial attention. Second, we examined difficult search, where variability in the time to find the target was expected to smear factor effects in the SLpcN, but not in the RLpcN. Moreover, the stimulus-locked posterior contralateral negativity should not show a clear demarcation in the EEG signal between the N2pc and SPCN (as observed in pop-out visual search tasks), similar to the results of Luck and Hillyard (1990). We aimed to understand better the sequence of operations using experimental manipulations that were expected to affect different stages of processing and modulate the latency of RLpcN. We show that by performing both stimulus-locked and response-locked averaging, we were able to elucidate cognitive processes occurring following the initial deployment of attention (see also Cosman et al., 2016; Hackley et al., 2007; Töllner et al., 2012).

Our visual search paradigm consisted of a bilateral display of grey visual items, containing a target square that had a side with one gap among distractors squares that had a gap in each of two sides. A cue presented before the onset of the search display indicated the visual hemifield containing the target. We manipulated the time required to find and identify the visual target via a manipulation of the number of items in the display (set size). Because the target was similar to the distractors, we expected discrimination between the target and distractors would require focal attention and produce a posterior contralateral negativity. Adding more distractors would lengthen search time, likely because attention would be engaged on some distractors before finding the target. This sequence was expected to generate a set of rapidly-overlapping N2pc-SPCN sequences, which would be observed as a single sustained component for both stimulus-locked and response-locked averages. No differences in onset of the SLpcN across different set sizes was expected because the time to deploy attention to the first item(s) in the attended hemifield was not expected to depend on the number of items in the display. We also manipulated the time required to select a response by varying the number of response alternatives associated with the gap location in the target square. We expected that response selection would begin after the target had been found, and so there should be no differences between the levels of this manipulation in the stimulus-locked average (SLpcN). For the RLpcN, we expected a longer

duration between component onset (initial deployment of attention) and the response when more processing was required following the initial attentional deployment, that is, when the response-selection process would take more time, as well as when more items were in the search display.

Two experiments were conducted. In Experiment 1, there were two, four, or six items in each hemifield and there were either two or four response alternatives. A second experiment was conducted to generalise and replicate the results obtained on Experiment 1. In this second experiment, there were either one, two, three, or four items in each hemifield and the response-selection difficulty manipulation was similar to that in Experiment 1.

### 4.3 Experiment 1

The goal of the first experiment was to identify markers of the duration of the inspection of displayed items during difficult visual search from the process of response selection once the target was found. The number of items (set size) and difficulty of response selection (number of response alternatives) were manipulated. Both stimulus-locked (SLpcN) and response-locked (RLpcN) activity were examined in order to observe processing associated with the initial deployment of visual spatial attention (onset of the SLpcN and RLpcN) and subsequent cognitive processing up until the response. The task induced a relatively slow search process because all stimuli were the same colour (grey) and did not possess unique features, which made the target difficult to discriminate from distractors. Thus, stimuli were likely selected and processed individually (or in small groups) to find the target. For this reason, we anticipated to observe a sustained lateralised stimulus-locked component similar to that obtained by Luck and Hillyard (1990) as well as a response-locked counterpart (RLpcN; Drisdelle & Jolicœur, 2019).

For the manipulation affecting response selection, participants had either two or four response alternatives following the selection of the target (two: the gap was on top of the square or not; four: which side of the square had a gap). We expected that the number of response alternatives would have

different effects on the onset latency of the SLpcN and the RLpcN. Because the onset of the SLpcN represents the engagement of attention to the first selected item (which, in difficult search could be the target or a distractor), we did not expect any modulations of SLpcN onset latency, given that response selection should logically take place after the onset of attention. We did, however, expect an earlier RLpcN onset when response selection required more processing time (i.e., there were more response alternatives), reflecting time elapsed following the initial engagement of attention.

We also manipulated the number of items in each hemifield (either 2, 4, or 6). As with the response selection manipulation, set size was not expected to affect the onset of the stimulus-locked SLpcN. We did expect the set size manipulation to affect the onset of the RLpcN relative to the response, given that a larger set size would be associated with a longer mean search time, thereby lengthening the period of time between the initial deployment of visual spatial attention and response execution.

In addition to latency, we examined the amplitude of the components for each manipulation. We expect that the stimulus-locked and response-locked components reflect a combination of continued visual search (when the first item selected and identified is not the target) as well as subsequent processing/maintenance of selected stimuli in VSTM (SPCN activity). The SPCN has been shown to reflect maintenance of information in VSTM and is characterised by a greater negativity for more items held in memory, until a plateau is attained at approximately 3 items (Vogel & Machizawa, 2004). Researchers have also observed an SPCN in tasks other than those designed specifically to examine VSTM and have suggested that this component reflects an intermediate processing buffer between the initial encoding of the stimulus (reflected by the N2pc) and processing involved in identification and response selection (e.g., Maheux & Jolicœur, 2017). For example, when a certain attribute of the target presented in the visual field must be reported (e.g., a forced-choice response task where participants reported the identity of digits; Jolicœur et al., 2008), information regarding the attributes of the target must be extracted, and it is suggested that this process requires passage through VSTM. Following this logic, when a task is relatively simple, there is less of a need for

further processing of the target following the initial deployment of attention. However, when target identification is more difficult, such as in the present work, more time and processing will be required to determine the identity of the selected item. A smaller SPCN would therefore be observed for a simple task, whereas when the task is more difficult, SPCN amplitude would be larger (reflecting a higher probability of information passage into VSTM for further processing). In the present task, distinguishing the target from distractors was relatively difficult, and items were likely selected, submitted for further processing, and identified, one after another (though, not necessarily in discrete stages). We therefore hypothesise that the probability of passage into VSTM for further processing of every selected item would very likely be at ceiling. For this reason, we did not expect any amplitude effects in the SLpcN or RLpcN (reflecting sustained processing during visual search) between set sizes. Finally, because the number of response alternatives was not anticipated to affect activity until after a target was located and selected (i.e., following SPCN-related activity within the SLpcN), we did not anticipate a difference in amplitude in either stimulus-locked or response-locked activity.

### 4.3.1 Methods

#### 4.3.1.1 Participants

Thirty-two (32) adults (age:  $M = 22.52$  years,  $SD = 4.14$  years, 27 women, 2 left-handed) volunteered and were compensated 20\$ for participating in a procedure vetted by the Ethics Committee of the Faculty of Arts and Science at Université de Montréal. They reported having no neurological or psychiatric problems, were not taking psychoactive medication, and had normal (or corrected-to-normal) visual acuity as well as normal colour vision. Participants completed a questionnaire regarding personal information and a signed consent form before beginning the experiment.



### 4.3.1.2 Procedure

Participants were seated in a dimly lit room at 57 cm from a computer screen on which the stimuli were displayed. The experiment was programmed under MATLAB (Mathworks, 2009) and the Psychophysics Toolbox (Brainard & Vision, 1997; Kleiner et al., 2007; Pelli & Vision, 1997).

### 4.3.1.3 Visual stimuli

An illustration of the stimulus display can be seen in Figure 4.1. The display consisted of two hemifields (on the left and on the right of fixation) each containing grey squares (size:  $1^\circ \times 1^\circ$ ) placed in a  $4 \times 4$  grid (i.e., 16 possible locations). One square had a gap on one side (the target), and the remaining squares (the distractors) had two gaps on different sides (gap size:  $0.33^\circ$ ). Prior to the presentation of the squares, a cue (a pair of arrows, one above and one below fixation) indicated the relevant hemifield. A square never occurred in the corners of the  $4 \times 4$  grid, resulting in 14 possible stimulus locations on each side of fixation or hemifield (28 positions in total). Each grid cell was  $2^\circ \times 2^\circ$  in size. The centre of the box, within each grid cell, was jittered ( $0.3^\circ$ ) so that it could be between  $0.7^\circ$  to  $1.3^\circ$  from the centre of the grid vertically and horizontally. Boxes could not be within 10% of their grid cell outer limit, so that, if there was a box in the neighbouring grid cell, they were not too close and could not overlap. More specifically, there was a boundary of  $0.2^\circ$  ( $0.7^\circ - 0.5^\circ = 0.2^\circ$  and  $1.3^\circ + 0.5^\circ = 1.8^\circ$ , where  $0.5^\circ$  is the distance from the centre to the edge of the stimuli [ $1^\circ / 2 = 0.5^\circ$ ]). Stimuli were dispersed among the grid positions randomly. For each trial, the display had either 2, 4, or 6, stimuli on each side of fixation consisting of a stimulus with one gap (the target, stimulus on the cued side), and either 1, 3, or 5 stimuli with two gaps (the distractors). The number of items presented in each hemifield was always equal. There were four possibilities for stimuli with one gap (target: gap on top, right, left, or bottom) and six possibilities for stimuli with two gaps (distractors: gaps on top-bottom, top-right, top-left, right-left, right-bottom, left-bottom). The target stimuli possibilities were presented with equal probability ( $p = .25$ ) and the distractors were selected among the six possibilities

at random. For the square with one gap on the un-cued side, the gap location was selected among the three other possibilities than that of the target on the cued side.

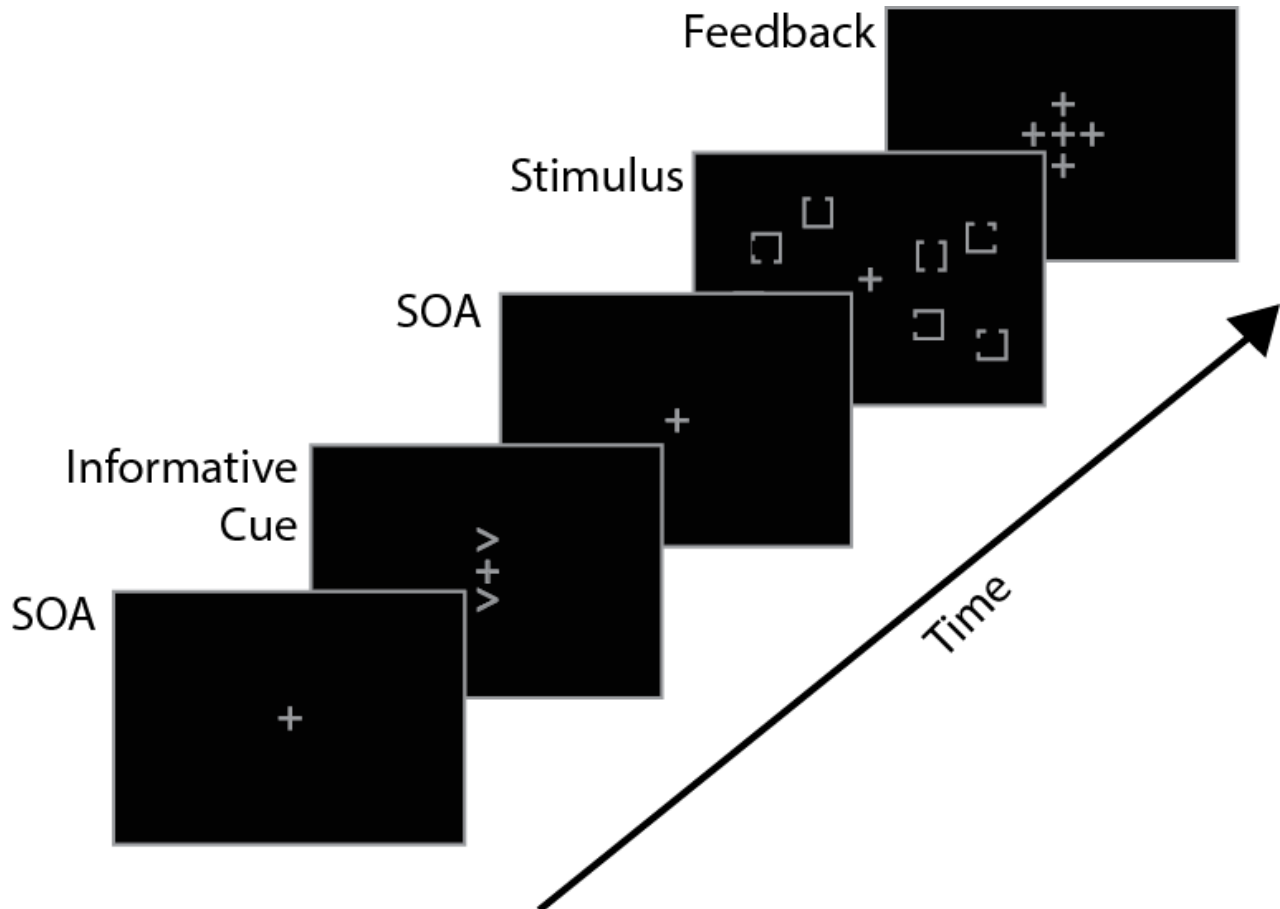


Figure 4.1: Stimulus events in Experiments 1 and 2. All stimuli were grey and the hemifield containing the target was indicated by an informative cue near fixation. Distractors had two gaps whereas the target only had one. The task required finding the square with one gap and performing a speeded button-press response either in a 2-alternative discrimination response (2AD) or a 4-alternative discrimination response (4AD) task. Accuracy feedback was presented after the response (see text for further details).

#### 4.3.1.4 Visual search task

The experiment was split into two parts for all participants: Half of the experiment required a 2-alternative discrimination response (2AD), whereas the other half required a 4-alternative discrimination response (4AD). The order of these two halves (2AD-4AD vs. 4AD-2AD) was

counterbalanced across participants. For each response alternative task, there were two possible response mappings. For the 2AD condition, half the participants ( $N = 16$ ) pressed the “v” key for a gap on top and the “b” key for a gap on any of the other three sides (mapping 2AD-1), and this assignment was reversed for the other half ( $N = 16$ ; mapping 2AD-2). For the 4AD condition, half of the participants ( $N = 16$ ) pressed “c” for up, “v” for right, “b” for down, and “n” for left (mapping 4AD-1), whereas the other half ( $N = 16$ ) pressed “n” for up, “b” for right, “v” for down, and “c” for left (mapping 4AD-2)<sup>6</sup>.

There was a delay of 2000 ms prior to the first trial at the start of each block. A fixation cross (+) was then presented at the centre of the screen and participants were instructed to maintain fixation and refrain from blinking during the trial. Trials were initiated by pressing the spacebar. Following an average of five-hundred milliseconds ( $500 \text{ ms} \pm 200 \text{ ms}$  jitter) after trial initiation, the fixation cross was presented with two arrows (two lesser than [ $<$ ] or greater than [ $>$ ] signs placed vertically, above and below the fixation cross;  $600 \text{ ms} \pm 200 \text{ ms}$  jitter), signaling which hemifield (left or right of fixation) to search. Between the arrows and the onset of the visual search display, there was a brief delay ( $500 \text{ ms} \pm 200 \text{ ms}$  jitter). The visual search display was presented for a maximum of 5000 ms, during which participants located the target stimuli on the cued side (the square with one gap) and made their response. For the 2AD block, participants indicated whether the gap was on the top of the square or not. For the 4AD block, participants indicated the location of gap (top, right, down, or left). Feedback (500 ms) was a cross (+) for a correct response, a dash (-) for an incorrect response, and a vertical line (|) if a response was not made within 5000 ms (timeout). For each number of response alternatives (2AD or 4AD), there was a practice block of 16 trials followed by four experimental blocks of 96 trials (384 experimental trials per response alternative block, or 768 trials overall).

---

<sup>6</sup> We verified that the different mappings within the 2AD or 4AD conditions did not produce RT effects. Two-sample  $t$ -tests revealed no effect on RT for the different key mapping within the 2AD condition ( $t(30) = .11, p = .91$ ; Mapping 2AD-1:  $M = 1285 \text{ ms}$ , 95%  $CI = 161 \text{ ms}$ ; Mapping 2AD-2:  $M = 1275 \text{ ms}$ , 95%  $CI = 103 \text{ ms}$ ) or within the 4AD condition ( $t(30) = .03, p = .98$ ; Mapping 4AD-1:  $M = 1800 \text{ ms}$ , 95%  $CI = 137 \text{ ms}$ ; Mapping 4AD-2:  $M = 1797 \text{ ms}$ , 95%  $CI = 185 \text{ ms}$ ). Therefore, this factor was not considered in subsequent analyses.

The order of response alternative blocks (2 levels: 2AD first or second), 2AD response key mapping (2 levels: 2AD-1, 2AD-2), 4AD response key mapping (2 levels: 4AD-1, 4AD-2), and response hand (2 levels: left or right) were counterbalanced between participants. For each participant and each response alternative block (2AD or 4AD), the number of items (3 levels: 2, 4, or 6 in each hemifield), gap position on the target (4 levels: up, right, down, or left), cued side (2 levels: left or right) gave a  $3 \times 4 \times 2$  within-subjects design. Each of the 24 possible combinations in the within-subjects design was presented four times in each block of 96 trials.

#### *4.3.1.5 EEG recordings*

The electroencephalogram (EEG) were recorded using 64 Ag-AgCl electrodes using the international 10–10 system (at sites Fp1, Fpz, Fp2, AF7, AF3, AFz, AF4, AF8, F7, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, F8, FT7, FC5, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, CP6, TP8, P9, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, P10, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, O2, and Iz; Sharbrough, 1991) placed on an elastic cap. Data were recorded using the BioSemi active two system and ActiView (BioSemi B. V., Netherlands, Amsterdam). Signals at two external electrodes placed on the left and right mastoids were averaged after recording and used for offline referencing. A horizontal electrooculogram (HEOG), used to measure horizontal eye movements, was defined as the voltage difference (calculated offline) between two external electrodes placed on the external canthi. A vertical electrooculogram (VEOG), used to measure eye blinks and vertical eye movements, was defined as the voltage difference (calculated offline) between an external electrode placed below the left eye and Fp1 (located above the left eye). EEG analyses were done with MATLAB with toolboxes EEGLAB (Delorme & Makeig, 2004) and ERPLAB (Lopez-Calderon & Luck, 2014), using a custom GUI designed by our lab. EEG data were high-pass filtered at 0.01 Hz and low-pass filtered at 30 Hz and EOG data were high-pass filtered at 0.1 and low-pass filtered at 10 Hz. To correct blink related ocular activity, an independent component analysis (ICA; Makeig et al., 1996) was applied to the continuous data (for the procedure details see Drisdelle et al., 2017). Following segmentation (described in the following section), artefacts not corrected with ICA

were identified using the VEOG (deflection  $< 50 \mu\text{V}$  within a time window of 150 ms) for vertical eye movements and the HEOG (deflection  $< 35 \mu\text{V}$  within a time window of 300 ms) for horizontal eye movements. A visual inspection of the averaged lateralised HEOG activity for each participant was then performed, and only participants with less than a  $5 \mu\text{V}$  deviation toward the target (contralateral minus ipsilateral activity) were kept. For trials with 7 or fewer channels containing artifacts (activity exceeding  $\pm 100 \mu\text{V}$  in amplitude during the trial), those channels containing artifacts were interpolated, only for that trial, using the EEGLAB spherical spline interpolation function. When there were more than 7 channels containing artifacts, the trial was rejected. Only trials with a correct response were included for final analysis.

#### *4.3.1.6 EEG segmentation*

Each trial kept for final analysis produced two epochs, one segmented relative to the stimulus onset and the other relative to the response. Stimulus-locked epochs used a time-window from -200 ms pre-stimulus to 1000 ms post-stimulus and response-locked epochs used a time-window from -2000 ms pre-response to 200 ms post-response. The time-window of response-locked epochs was selected to include activity based on the group mean RT ( $M = 1539 \text{ ms}$ ,  $SD = 240 \text{ ms}$ ) so the average moment of the initial deployment of attention (onset of the SLpcN) was included in the epoch. Both stimulus-locked and response-locked segmentation were baseline corrected using the mean voltage during a 200 ms period immediately prior to stimulus presentation.

#### *4.3.1.7 Measurements and statistics*

The SLpcN and RLpcN components are lateralised components that were obtained by subtracting ipsilateral activity (activity from electrodes over the left hemisphere for left targets and activity from electrodes over the right hemisphere for right targets) from contralateral activity (activity from electrodes over the left hemisphere for right targets and activity from electrodes over the right

hemisphere for left targets). Time windows for the amplitude in activity of interest were selected based on a time window centered at peak of the grand average waveform (see Figure 4.3) <sup>7</sup>.

For amplitude, the SLpcN component was measured from 500 – 900 ms, and the RLpcN from -650 – -100 ms. For latency, estimates were based on the fractional area latency of jackknife curves, for each type of average (SLpcN and RLpcN). The fractional area latency is the time at which the cumulative area between a curve and a fixed amplitude (often 0  $\mu$ V) is at a certain percentage of the area in a given window (for a more detailed description and validation of the jackknife approach with fractional area measurements, see Kiesel et al., 2008). In our application, we computed the area over the specified window (for component onsets: from 200 ms to 650 ms for the SLpcN and from -1800 ms to the response for the RLpcN) and then found the latency at which the specified percentage of a total area was accumulated when sweeping from left-to-right (30% for the SLpcN and 40% for the RLpcN). The area used for the SLpcN and RLpcN was between the curve and 0  $\mu$ V.

Visual inspection of the curves suggests a difference in latency patterns between experimental manipulations in the peak amplitude of the RLpcN. To measure possible differences, the same jackknife method previously described to measure latency onset was used. We calculated 50% of the area under the curve from 900 ms to 200 ms for the 4AD condition (centered at peak) and 50% of the area under the curve from 700 ms to the response (centered at peak) for the 2AD condition<sup>8</sup>. The rationale for selecting different windows for the 2AD and 4AD conditions was that the curves do not have the same shape and likely represent a combination of processes with separable latencies. Set size (see Figure 4.3, right panels) appears to affect the onset of attention (RLpcN onset; as expected) to a greater extent than the latency of the RLpcN peak amplitude, where the curves for each set size appear

---

<sup>7</sup> Large onset latency effects, reflecting the probability that attention was deployed, contribute to the earlier amplitude differences in the RLpcN. We capture these earlier amplitude differences in latency measures and focus on amplitudes when each waveform reached a minimum, which provides a basis for comparison that is less likely to be influenced by latency effects.

<sup>8</sup> We use the fractional area latency method described to measure the latency of the peak amplitude. In addition to certain general advantages (see Kiesel et al. 2008), this method produces more stable results than selecting the separate peak amplitudes of each curve for each participant and condition. We will refer to this analysis as a measure of the latency of the peak amplitude for the remainder of the paper.

to converge to a peak approximately 400 ms before the response. This does not seem to be the case for the number of response alternatives: the onset latency effect seems to persist beyond the latency of the peak amplitude. Because the RLpcN likely represents overlapping activity from both experimental manipulations (set size and number of response alternatives), different parts of the curve could represent different processes that are possibly separable. The pattern of means (see Table 4.3) support our measurement window selections and correspond nicely with the latency of the peak amplitude of the RLpcN shown in Figure 4.4.

Analyses of variance (ANOVA) were used to evaluate the patterns of activity in stimulus-locked and response-locked epoch averages separately as well as for behavioural analyses. Reported effect sizes for significant ANOVA results were determined using the generalised eta squared ( $\eta_G^2$ ; Bakeman 2005; Olejnik and Algina 2003). For behavioural analysis, RT outliers were removed using the recursive method described in Van Selst and Jolicoeur (1994). For the analysis examining experimental conditions, Bonferroni corrected pairwise comparisons were used to decompose interactions. Behavioural and electrophysiological data were subjected (separately for accuracy and RT and for all components) to 2 (Number of response alternatives: 2AD or 4AD)  $\times$  2 (Block order of response alternatives: 2AD first or 4AD first)  $\times$  3 (Set size: 2, 4, or 6 hemifield visual items) mixed ANOVAs. Confidence intervals were reported with means. For within-subjects confidence intervals with a 95% confidence level, the Cousineau-Morey method was used (Baguley, 2012; Cousineau, 2005; Morey, 2008).

To assess trial by trial variance in RT of our within-subjects experimental manipulations (number of response alternatives and set size), an estimate of the within-subjects standard deviation was calculated. First, the variance of each condition, separately for each participant, was obtained and then averaged across participants. The square root of these average variances was then taken, giving an estimate of standard deviation.

## 4.3.2 Results

### 4.3.2.1 Behavioural results

#### *Accuracy*

Mean accuracy and 95% within-subjects confidence intervals for each condition in Experiment 1 can be seen in Table 4.1 and in Figure 4.2. Accuracy was higher when there were two response alternatives in comparison with when there were four ( $F(1, 30) = 20.30$ ,  $p < .0001$ ,  $\eta_G^2 = .15$ ). Accuracy decreased as set size increased ( $F(2, 60) = 127.2$ ,  $p < .0001$ ,  $\eta_G^2 = .33$ ; all pairwise differences were significant,  $ts(31) > 7.52$ ,  $ps < .0001$ ). A significant interaction between set size and the number of response alternatives was observed ( $F(2, 60) = 8.84$ ,  $p = .001$ ,  $\eta_G^2 = .01$ ), which appears to be caused by a larger decrease in accuracy with an increase in set size for the 4AD condition compared with the 2AD condition (see Figure 4.2). An interaction was also observed between the order of the response alternative blocks (i.e., whether the 2AD or 4AD were presented first) and the number of response alternatives ( $F(1, 30) = 4.78$ ,  $p = .04$ ,  $\eta_G^2 = .04$ ), which was driven by a larger difference in accuracy between response alternative conditions when the 4AD block was performed first (2AD:  $acc = .88$  vs. 4AD:  $acc = .77$ ;  $\Delta = .11$ ) compared with when the 2AD block was performed first (2AD:  $acc = .84$  vs. 4AD:  $acc = .80$ ;  $\Delta = .04$ ) and likely a practice effect, where participants tend to be more accurate in the second half of the experiment. All other effects and interactions were not significant (all  $F_s < 1$ ).



Response alternatives	Set size	Accuracy		RT (ms)		
		<i>M</i>	95% CI	<i>M</i>	95% CI	Est. of SD
2AD	2	.92	± .020	1025	± 60	± 329
	4	.85	± .023	1302	± 60	± 486
	6	.80	± .021	1513	± 86	± 603
4AD	2	.87	± .023	1498	± 60	± 549
	4	.79	± .019	1824	± 63	± 695
	6	.71	± .029	2073	± 67	± 826

Table 4.1: Mean accuracy (mean proportion correct) and mean RT (ms) with within-subjects confidence intervals (95% CI) for each combination of the number of response alternatives (2AD or 4AD) and set size (2, 4, or 6 items) experimental manipulations for Experiment 1. Estimations of within-subjects standard deviation (Est. of SD) are also provided for RT (ms).

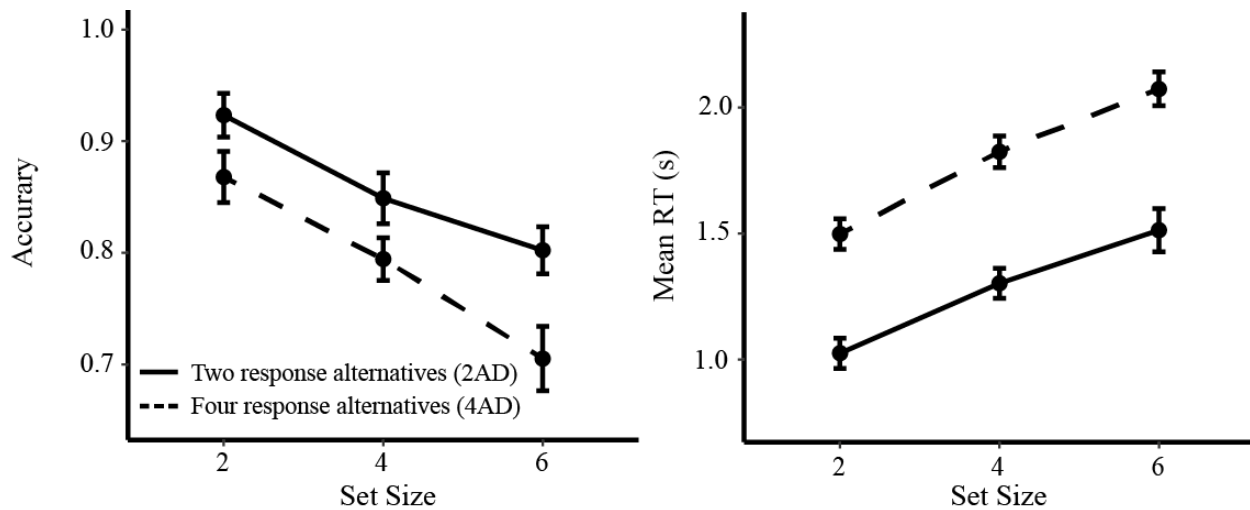


Figure 4.2: Mean accuracy (mean proportion correct; left panel) and RT (s; right panel) in Experiment 1 as a function of the number of response alternatives and set size (2, 4, or 6 items in each hemifield). Error bars show 95% within-subjects confidence intervals.

### *Response time (RT)*

Mean RTs with 95% within-subjects confidence intervals for Experiment 1 can be seen in Table 4.1 (which also shows estimates of within-subjects *SD*) and Figure 4.2. Participants were quicker when there were two response alternatives compared with when there were four ( $F(1, 30) = 150.76$ ,  $p < .0001$ ,  $\eta_G^2 = .47$ ). There was also a significant increase in mean RT as we increased the number of items presented ( $F(2, 60) = 223.84$ ,  $p < .0001$ ,  $\eta_G^2 = .39$ ; see Table 4.1). This effect is supported by *t*-tests, which show that participants were slower when there were more items (all pairwise differences were significant: all  $t_s(31) > 10.42$ ,  $p_s < .0001$ ). The number of response alternatives interacted with set size ( $F(2, 60) = 3.50$ ,  $p < .05$ ,  $\eta_G^2 = .004$ ), which was driven by a slightly larger set size effect in the 4AD condition compared with the 2AD condition, as can be seen in Figure 4.2. The number of response alternatives also interacted with the order with which the response alternative blocks were presented ( $F(1, 30) = 10.07$ ,  $p = .003$ ,  $\eta_G^2 = .06$ ). The interaction reflects a larger RT difference between the 2AD and 4AD conditions when the 4AD block was presented first (2AD: 1269 ms vs. 4AD: 1921 ms;  $\Delta = 652$  ms) compared with when the 2AD block was presented first (2AD: 1291 ms vs. 4AD: 1676 ms;  $\Delta = 385$  ms), likely due to a practice effect, similar to accuracy (i.e., participants were faster in the second half of the experiment). All remaining effects and interactions were not significant (all  $F_s < 2.02$ , all  $p_s > .15$ ).

#### **4.3.2.2 Electrophysiological results**

##### *Stimulus-locked (SLpcN component)*

The stimulus-locked average was marked by a sustained posterior contralateral negativity (SLpcN) beginning roughly 200 ms following stimulus-onset (see Figure 4.3). For the mixed-ANOVA (2 [Number of response alternatives: 2AD or 4AD]  $\times$  2 [order of response alternative blocks: 2AD first or 4AD first]  $\times$  3 [Set Size: 2, 4, or 6 items in each hemifield]), there were no significant differences or

interactions for all conditions (Amplitude: all  $F_s < 1$ ; Latency: all  $F_s < 3.06$ , all  $p_s > .06$ ; See Table 4.2). Thus, as predicted, there were no differences between conditions for the SLpcN.

Response alternatives	Number of items	SLpcN onset latency (ms)		SLpcN amplitude ( $\mu V$ )	
		$M$	95% CI	$M$	95% CI
2AD	2	416	$\pm 12$	-3.10	$\pm 0.60$
	4	413	$\pm 16$	-2.90	$\pm 0.52$
	6	399	$\pm 13$	-2.61	$\pm 0.46$
4AD	2	427	$\pm 14$	-2.88	$\pm 0.50$
	4	408	$\pm 14$	-3.13	$\pm 0.51$
	6	414	$\pm 17$	-3.03	$\pm 0.46$

Table 4.2: Results for the SLpcN in Experiment 1. Mean ( $M$ ) measurements of onset latency (ms) and mean amplitude ( $\mu V$ ) with 95% within-subjects confidence intervals (95% CI), for each combination of the number of response alternatives (2AD or 4AD) and set size (2, 4, or 6 in each hemifield).

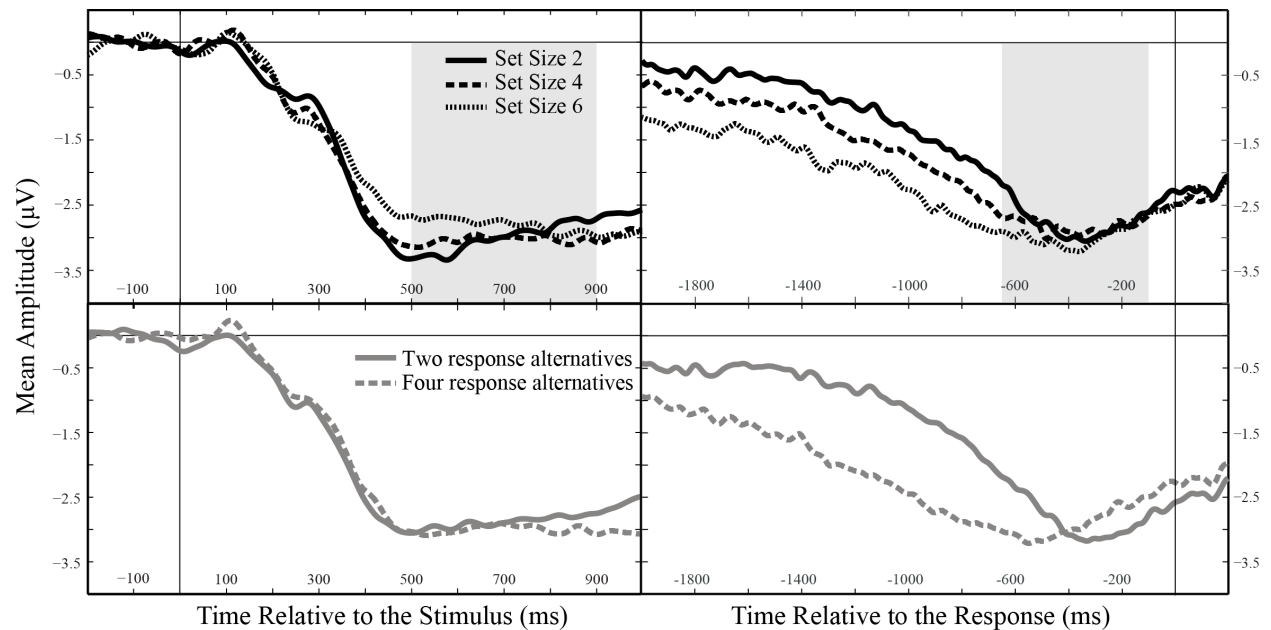


Figure 4.3: Results from Experiment 1. Grand average SLpcN (left panels) and RLpcN (right panels) contralateral minus ipsilateral activity time-locked relative to the stimulus or the response, at electrodes PO7/PO8. Amplitude measurement windows used for statistical analyses are indicated in grey in the top panels (SLpcN: 500 ms to 900 ms; RLpcN: -650 ms to -100 ms). The top row of figures shows waveforms for each display set size (2 items: filled lines, 4 items: large dashed lines, 6 items: small dashed lines). The bottom row of figures shows waveforms for either 2 (filled grey lines) or 4 (dashed grey lines) response alternatives. Waveforms were low-pass filtered at 10 Hz for visualisation purposes only.

*Response-locked (RLpcN component)*

The response-locked average was marked by a sustained contralateral negativity (RLpcN) beginning roughly 1800 ms before the response (see Figure 4.3 and Figure 4.4). RLpcN onset and latency of the peak amplitude means with corresponding 95% within-subjects confidence intervals, separated by set size and number of response alternatives, are given in Table 4.3.

For onset latency, the RLpcN had an earlier onset relative to the response (i.e., the component had a longer duration), when participants had four response alternatives compared with two response alternatives ( $F(1, 30) = 48.92, p < .0001, \eta_G^2 = .21$ ) and with an increase in set size ( $F(2, 60) = 13.85, p < .0001, \eta_G^2 = .09$ ). To decompose the set size effect, paired  $t$ -tests were conducted, and significance was corrected for multiple comparisons (Bonferroni correction significance threshold:  $p = .016$ ). Results show a significant difference between set sizes 2 and 6 ( $t(31) = 5.36, p = .0001$ ), between set sizes 2 and 4 ( $t(31) = 3.41, p = .002$ ), and a marginally significant difference set sizes 4 and 6 ( $t(31) = 2.02, p = .05$ ). All other onset latency effects and interactions were not significant (all  $F$ s  $< 2.36$ , all  $p$ s  $> .12$ ).

We also examined the latency of the RLpcN peak amplitude using the same mixed-ANOVA design described above. The RLpcN had an earlier latency of the peak amplitude when there were four response alternatives by approximately 215 ms ( $F(1, 30) = 402.33, p < .0001, \eta_G^2 = .75$ ; see the bottom-right panel of Figure 4.3) and when there were more distractors by approximately 20 ms ( $F(2, 60) = 3.74, p = .03, \eta_G^2 = .02$ ; see the top-right panel of Figure 4.3), similar to the onset latency. To decompose the set size effect, paired  $t$ -tests were conducted, and significance was corrected for multiple comparisons (Bonferroni correction significance threshold:  $p = .016$ ). Unlike RLpcN onset latency, which showed differences between all set sizes (save one marginal effect), there was only a significant difference in latency of the peak amplitude between set sizes 2 and 6 ( $\Delta = 22$  ms;  $t(31) = 3.13, p = .004$ ). No difference was observed between set sizes 2 and 4 ( $\Delta = 16$  ms;  $t(31) = 1.91, p = .07$ ) or

between set sizes 4 and 6 ( $\Delta = 6$  ms;  $t(31) = 0.74$ ,  $p = .46$ ). All other effects and interactions were not significant (all  $F$ s  $< 3.28$ , all  $p$ s  $> .05$ ).

Results from the mixed-ANOVA show no significant effects or interactions between conditions for RLpcN amplitude (all  $F$ s  $< 2.56$ , all  $p$ s  $> .09$ ).

<i>Response alternatives</i>	<i>Number of items</i>	<i>RLpcN onset latency (ms)</i>		<i>RLpcN latency of peak amplitude (ms)</i>	
		<i>M</i>	<i>95% CI</i>	<i>M</i>	<i>95% CI</i>
2AD	2	-489	$\pm 80$	-314	$\pm 19$
	4	-621	$\pm 74$	-333	$\pm 19$
	6	-761	$\pm 111$	-347	$\pm 20$
4AD	2	-812	$\pm 64$	-540	$\pm 17$
	4	-906	$\pm 65$	-552	$\pm 19$
	6	-935	$\pm 63$	-551	$\pm 23$

*Table 4.3:* Results for the RLpcN in Experiment 1. Mean ( $M$ ) measurements of onset latency (ms) and mean latency of peak amplitude (ms) with 95% within-subjects confidence intervals ( $95\%$   $CI$ ), for each combination of the number of response alternatives (2AD or 4AD) and set size (2, 4, or 6 in each hemifield).

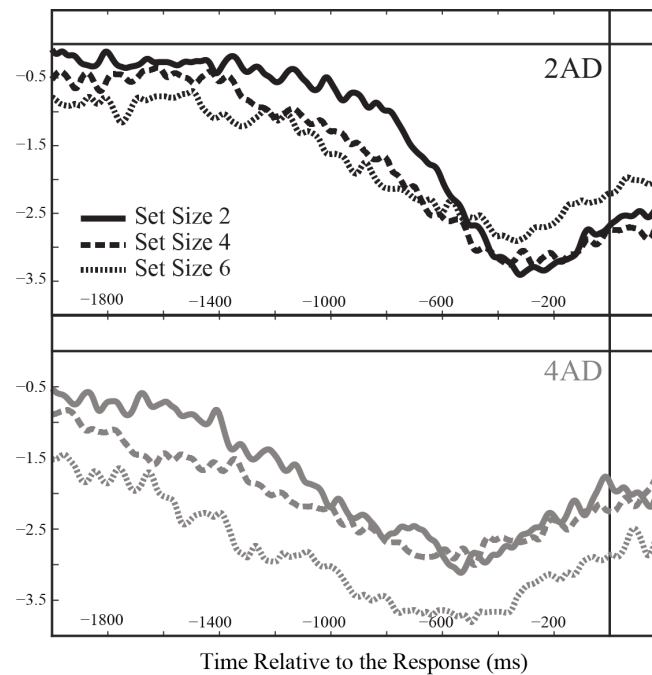


Figure 4.4: Results from Experiment 1. Grand average RLpcN (contralateral minus ipsilateral activity) waveforms time-locked relative to the response at electrodes PO7/PO8. The top panel (black lines) shows waveforms for different set sizes when there were two response alternatives (2AD; 2 items: filled lines; 4 items: large dashed lines; 6 items: small dashed lines) whereas the bottom panel (grey lines) shows the same comparison but for four response alternatives (4AD). Waveforms were low-pass filtered at 10 Hz for visualisation purposes.

### 4.3.3 Discussion

No difference in SLpcN latency was observed for the number of items presented (2, 4, or 6 items in each hemifield) or for the number of response alternatives (either 2AD or 4AD; see Table 4.2 and Figure 4.3). The onset of the SLpcN likely reflected the time at which attention was engaged on the first item(s) selected during visual search, which was not necessarily the target, giving a component similar in latency for all set sizes. It is likely that the sustained component observed in the stimulus-locked average (SLpcN) was a combination of activity associated with deploying attention from item-to-item (or small groups of items) as well as to subsequent processing for the selected items. In other words, the SLpcN was likely a combination of overlapping N2pc and SPCN activity. Furthermore, because the onset of the SLpcN was not affected by set size or by the number of response alternatives, but a difference in RT was observed for these manipulations, the affected processes were

likely downstream of the initial deployment of attention (see also Cosman et al., 2016; Drisdelle & Jolicoeur, 2019; Hackley et al., 2007; Töllner et al., 2012).

We were able to observe effects on downstream processing in the response-locked averages: more time elapsed from the onset of the RLpcN to the response when a condition required more search time (more items) or a more complex response selection (more response alternatives). Our results therefore suggest that examining ERPs time-locked to the response can reveal effects and separate processing into sub-stages that were otherwise unobservable in the stimulus-locked averages. Interestingly, the results shown in Figure 4.3 and Figure 4.4 suggest that the latency effects observed for set size and response alternative manipulations occurred primarily during different phases of the RLpcN. For the number of response alternatives, the magnitude of the difference (quantified by effect sizes) was larger at the latency of the peak RLpcN amplitude ( $\eta_G^2 = .75$ ) compared with the onset ( $\eta_G^2 = .21$ ). For the set size manipulation, the opposite pattern was observed (onset:  $\eta_G^2 = .09$ ; peak:  $\eta_G^2 = .02$ ). Although there was a small significant difference between set size conditions at the latency of the RLpcN peak amplitude, the curves for all three set sizes appear to peak at approximately the same latency (within about 22 ms, on average), while the curves for different number of response alternatives peak at different latencies ( $\Delta = 215$  ms; see Table 4.3 and Figure 4.3).

We suggest that, visual search/item processing primarily affected the time-course of processing from RLpcN onset to the peak amplitude and response selection complexity generally occurred later in the processing stream (see Figure 4.3 and Figure 4.4). In other words, the number of response alternative manipulation affected curve latency closer to the response, demonstrated by the separation between the two conditions at the latency of the peak amplitude. This in turn suggests that some of the RT variation is occurring between the latency of the peak amplitude and response. For the significant difference in latency of RLpcN peak amplitude for the set size condition, one possibility is that the distractors surrounding the target were causing a small amount of interference with response selection. Thus, when there were more items, there was a higher chance for interference from distractors nearby, shifting the latency of the peak amplitude slightly with an increase in set size.

The RLpcN curves for the 2AD and 4AD response alternatives also differed in overall shape, where the 4AD condition has a shallower slope during onset compared with the 2AD condition (see Figure 4.3). To avoid distorted measurements, we used a separate time-window in our measurement of the latency of peak RLpcN amplitude for each of the response alternative conditions. This difference in shape was likely due to a more variable peak amplitude for the 4AD condition compared with the 2AD condition, reflecting increased variance in the time required to select a response. The estimates of within-subjects RT standard deviations (Table 4.1) corroborate this suggestion: RTs were more variable for the 4AD condition compared with the 2AD condition.

There were also no differences between conditions (all manipulations) for SLpcN and RLpcN amplitude, suggesting that the memory trace, or information passed on for further processing, did not differ according to the number of items presented or the number of response alternatives.

## 4.4 Experiment 2

Experiment 2 replicated and generalised the most important new results observed in the RLpcN in Experiment 1. In Experiment 1, the number of response alternatives (2AD or 4AD) produced a large latency effect at the point of peak amplitude in the RLpcN ( $\eta_G^2 = .75$ ), where the set size effect was much smaller ( $\eta_G^2 = .02$ ). In other words, more time passed between the time of peak amplitude of the RLpcN and the response when there were more response alternatives, whereas the RLpcN waves for different set sizes peaked at approximately the same latency. These results suggest that the peak amplitude of the RLpcN component could correspond with the time at which attention was engaged on the target (likely with some presently-unknown lag). Once the target was found, we would expect little further influence of variations the number of displayed items. However, variations in the response-selection portion of the task would now become relevant and cause variations in the interval between peak RLpcN amplitude and the response.



These new findings suggest that analyses of the RLpcN waveforms can provide useful indices of fundamental underlying mechanisms mediating performance in difficult search. As such, it is important to verify and extend these results. In Experiment 2, we simplified the response alternative manipulation by removing the different response key mapping alternatives used in Experiment 1, which had no consequence on RTs. We retained the 2AD versus 4AD manipulation, which produced clear (and interesting) results in Experiment 1.

Moreover, in Experiment 1, no difference in SLpcN or RLpcN amplitude was observed between set sizes. As previously mentioned, we had anticipated that SLpcN amplitude would not vary with display set size because distinguishing the target from distractors was relatively difficult, and so it is possible each item had to be attended and submitted for further processing in order to be classified as a target or a distractor. Nonetheless, we wondered if a smaller SLpcN and/or RLpcN amplitude might be observed if the display contained a single item in each visual hemifield, for a variety of reasons outlined in the General Discussion. As such, and to explore the set size factor further, we changed the possible set sizes in Experiment 2 to one, two, three, or four items. The reduction in set sizes will also reduce the probability of distractor interference on the target, and so we expect the RLpcN latency of the peak amplitude set size effect to decrease in magnitude. The experiment was otherwise similar to Experiment 1.

#### 4.4.1 Methods

##### 4.4.1.1 Participants

Twenty-four (24) adults (age:  $M = 23.21$ ,  $SD = 3.46$ , 12 women; 6 left-handed) were compensated 20\$ for participating in the experiment, which had been vetted by the Ethics Committee of the Faculty of Arts and Science at Université de Montréal. Inclusion and exclusion criteria were the same as in Experiment 1.

#### *4.4.1.2 Procedure, stimuli and task*

The procedure was the same as Experiment 1 except for the following modifications. The display set sizes were 1, 2, 3, or 4 (rather than 2, 4, or 6) stimuli in each hemifield. When the task had two possible responses (top or not), participants responded by pressing the 'v' key for a gap on the top line segment of the square or 'b' for all other gap locations. When the task had four possible response options ("on what side is the gap located"), participants responded with 'c' for left, 'v' for top, 'b' for down, or 'n' for right. These were the only response key mappings in Experiment 2. Finally, to maximise the number of trials, the cue duration was shortened from 600 ms to 200 ms, and all jitters were reduced to 100 ms (instead of 200 ms). For each response alternative block (2AD or 4AD), participants completed a practice block (16 trials) and five experimental blocks (96 trials each; total 480 experimental trials per response alternative condition), giving a total of 960 experimental trials.

#### *4.4.1.3 Data collection and analysis*

EEG recordings and analysis pipelines were the same as Experiment 1. Statistical analyses were also the same as Experiment 1 with the exception that, for significant effects, when the pattern of means suggested a linear relationship, polynomial contrasts were calculated instead of paired *t*-tests. For amplitude measurements, the SLpcN component was measured from 450 – 850 ms and the RLpcN from -650 – -150 ms. For component latency, the same jackknife method described in Experiment 1 was used. For the SLpcN, the same measurement window (200 to 650 ms) and area percentage (30% between the curve and 0  $\mu$ V) were used. For RLpcN onset latency, a measurement window from -1700 ms to the response was used, and the area calculated for each waveform was 40% between the curve and 0  $\mu$ V. To measure differences in the latency of the RLpcN peak amplitude, as in Experiment 1, we calculated latency of the peak amplitude measurements using two time windows, one for the 2AD condition (50% of the area under the curve from -600 ms to 100 ms) and one for the 4AD condition (50% of the area under the curve from -700 ms to the response). Behavioural data (separately for accuracy and RT) and electrophysiological data (for both components, amplitude

measures, or latency measures) were subjected to 4 (Set size: 1, 2, 3, or 4 items in each hemifield)  $\times$  2 (Number of response alternatives: 2AD or 4AD)  $\times$  2 (Block order: 2AD first or 4AD first) mixed ANOVAs.

## 4.4.2 Results

### 4.4.2.1 Behavioural results.

#### *Accuracy*

Mean accuracy (proportion correct) and 95% within-subjects confidence intervals for each condition in Experiment 2 can be found in Table 4.4 and Figure 4.5. Accuracy was higher for the 2AD condition than for the 4AD condition ( $F(1, 22) = 11.82, p = .002, \eta_G^2 = .04$ ). Accuracy decreased as the number of displayed items increased ( $F(3, 66) = 45.51, p < .0001, \eta_G^2 = .19$ ). Polynomial contrasts corroborated what can be seen in the pattern of means (Table 4.4), namely a monotonic relationship in which accuracy decreased as set size increased (linear:  $F(1, 22) = 64.09, p < .0001$ ). The quadratic and cubic contrasts were not significant (quadratic:  $F(1, 22) = 1.48, p = .24$ ; cubic:  $F < 1$ ). The number of response alternatives and set size manipulations did not interact ( $F(3, 66) = 0.27, p = .76$ ). All other effects and interactions were not significant (all  $F$ s  $< 1$ ).

Response alternatives	Number of items	Accuracy		RT (ms)		
		M	95% CI	M	95% CI	Est. of SD
2AD	1	.95	± .021	768	± 52	± 233
	2	.93	± .012	965	± 38	± 322
	3	.89	± .014	1147	± 49	± 427
	4	.86	± .015	1283	± 72	± 506
4AD	1	.92	± .017	923	± 40	± 301
	2	.89	± .016	1171	± 42	± 420
	3	.86	± .019	1362	± 48	± 530
	4	.82	± .026	1538	± 65	± 642

Table 4.4: Mean accuracy (mean proportion correct) and mean reaction time (ms) with 95% within-subjects confidence intervals for each combination of the number of response alternatives (2AD or 4AD) and number of items (1, 2, 3, or 4) experimental manipulations for Experiment 2. Estimations of within-subjects standard deviation (Est. of SD) are also provided for RT (ms).

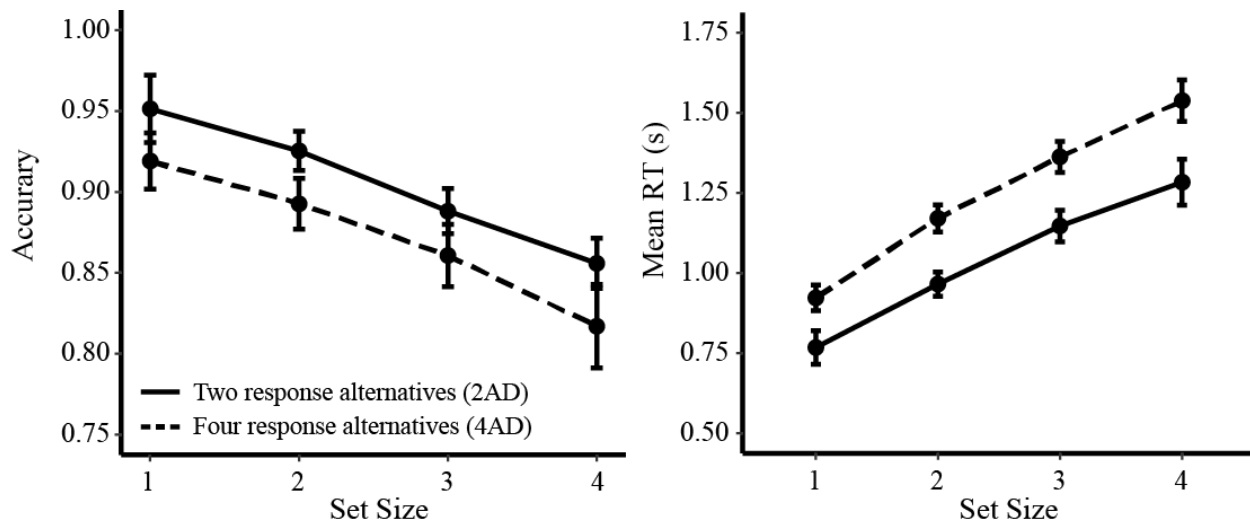


Figure 4.5: Mean accuracy (mean proportion correct; left panel) and mean RT (s; right panel) with 95% within-subjects confidence intervals for each combination of the number of response alternatives (2AD or 4AD) and number of items (1, 2, 3, or 4 items in each hemifield) for Experiment 2.

*Response time (RT)*

Mean RTs with 95% within-subjects confidence intervals for Experiment 2 can be seen in Table 4.4 (which also shows estimates of within-subjects *SD*) and Figure 4.5. For the number of response alternatives, mean RT was shorter for the 2AD condition compared with the 4AD condition ( $F(1, 22) = 47.41, p < .0001, \eta_G^2 = .21$ ). RT increased with an increase in set size ( $F(3, 66) = 235.27, p < .0001, \eta_G^2 = .52$ ), with significant linear ( $F(1, 22) = 292.49, p < .0001$ ) and quadratic relationships ( $F(1, 22) = 10.71, p = .003$ ). The cubic contrast was not significant ( $F < 1$ ). An interaction was observed between the number of response alternatives and set size ( $F(3, 66) = 4.4, p = .02, \eta_G^2 = .008$ ). The interaction reflected a larger effect of set size when participants had four response alternatives compared with when they only had two, as can be seen in Figure 4.5. An interaction was also observed between the number of response alternatives and which response alternative block was performed first ( $F(1, 22) = 7.69, p = .01, \eta_G^2 = .04$ ). The difference in RT between 2AD and 4AD blocks was larger when the 4AD block was performed first (2AD: 1002 ms; 4AD: 1293 ms;  $\Delta = 291$  ms) compared with when the 2AD block was presented first (2AD: 1080 ms; 4AD: 1204 ms;  $\Delta = 124$  ms). All other effects and interactions were not significant (all  $F_s < 2.78$ , all  $p_s > .07$ ).

**4.4.2.2 Electrophysiological results***Stimulus-locked: (SLpcN component):*

Waveforms showing the main effects for the SLpcN (by number of response alternatives and by set size) are shown in Figure 4.6, left panels, and latency and amplitude measurements are given in Table 4.5.

An effect of set size was observed for the SLpcN amplitude ( $F(3, 66) = 6.95, p = .0006, \eta_G^2 = .05$ ) but not latency ( $F(3, 66) = 2.91, p = .06$ )<sup>9</sup>. The amplitude effect appears to be driven by a smaller SLpcN amplitude for the 1-item condition (see Figure 4.6, top-left panel and Table 4.5). To decompose this effect, a repeated-measures ANOVA comparing the 1-item condition to the mean of the 2, 3, and 4 item conditions, as well as a repeated-measures ANOVA comparing the 2, 3, and 4 item conditions (without the 1-item condition) were conducted. Results show that the amplitude of the SLpcN was smaller for the 1-item condition compared with the mean of the 2, 3, and 4 item conditions ( $F(1, 23) = 19.62, p = .0002, \eta_G^2 = .12$ ), and that there was no significant difference between the 2, 3, and 4-item conditions ( $F < 1$ ). All other effects and interactions for amplitude were not significant ( $F_s < 1.11$ , all  $p_s > .30$ ). For latency, a marginally significant interaction between which response alternative block was first and the number of response alternatives was observed ( $F(1, 22) = 4.28, p = .05, \eta_G^2 = .02$ ). Regardless of which block (2AD or 4AD) was presented first, no significant difference between the 2AD and the 4AD condition was observed (2AD:  $t(11) < 1$ ; 4AD:  $t(11) = 2.1, p = .06$ ), but there appears to be a small (marginal) interaction due to a larger difference in latency between both response alternative conditions when the 4AD block was presented first (2AD: 400 ms; 4AD: 420 ms;  $\Delta = 20$  ms) compared with when the 2AD block was presented first (2AD: 415 ms; 4AD: 408;  $\Delta = -7$  ms). All other effects and interactions for latency (from the mixed-ANOVA) were not significant (all  $F_s < 1$ ), including the interaction between set size and the number of response alternatives ( $F(3, 66) = 0.41, p = .60$ ).

---

<sup>9</sup> This marginally significant effect was due to the 1-item condition, see Figure 4.6 (top-left panel).

<i>Response alternatives</i>	<i>Number of items</i>	<i>SLpcN onset latency (ms)</i>		<i>SLpcN amplitude (<math>\mu V</math>)</i>	
		<i>M</i>	<i>95% CI</i>	<i>M</i>	<i>95% CI</i>
2AD	1	416	$\pm 28$	-1.47	$\pm 0.50$
	2	408	$\pm 11$	-2.35	$\pm 0.53$
	3	400	$\pm 16$	-2.50	$\pm 0.40$
	4	405	$\pm 14$	-2.52	$\pm 0.72$
4AD	1	432	$\pm 28$	-1.47	$\pm 0.48$
	2	406	$\pm 11$	-2.43	$\pm 0.49$
	3	400	$\pm 14$	-2.51	$\pm 0.50$
	4	418	$\pm 18$	-2.39	$\pm 0.63$

*Table 4.5:* Mean ( $M$ ) measurements of onset latency (ms) and mean amplitude ( $\mu V$ ), with 95% within-subjects confidence intervals (*95% CI*), for each combination of the number of response alternatives (2AD vs 4AD) and set size (number of displayed items: 1, 2, 3, or 4 in each hemifield).

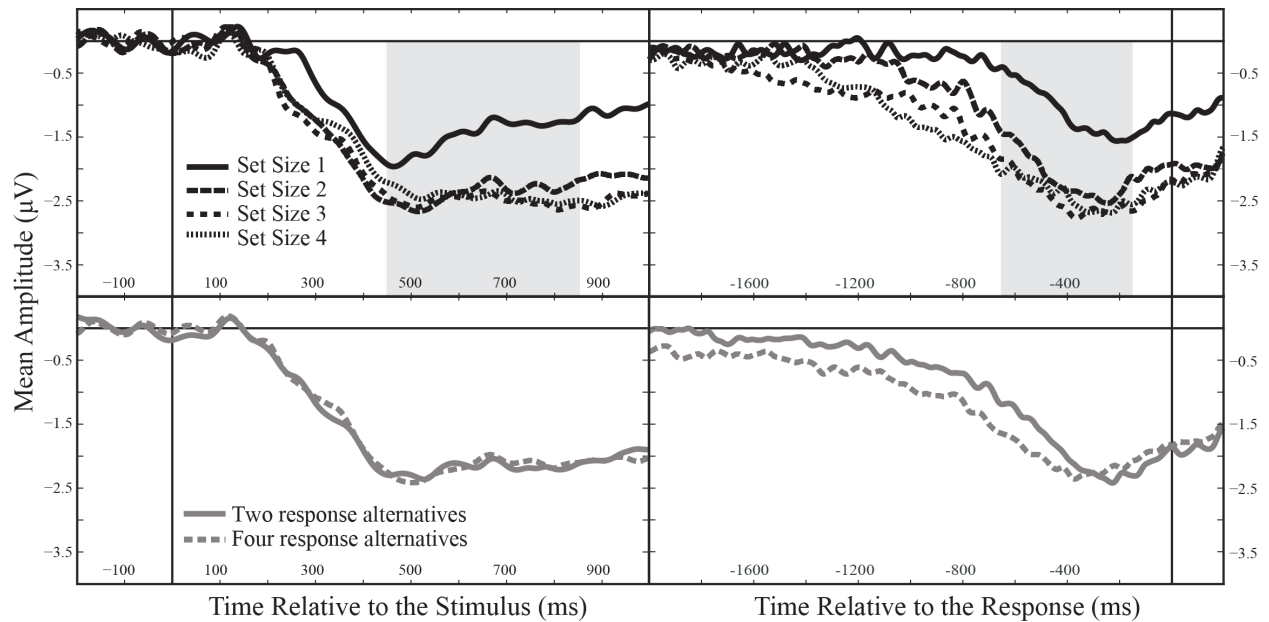


Figure 4.6: Results from Experiment 2. Grand average SLpcN (left panels) and RLpcN (right panels) contralateral minus ipsilateral activity time-locked relative to the stimulus or response at electrodes PO7/PO8. Measurement windows used for statistical analyses are indicated in grey (SLpcN: 450 ms – 850 ms; RLpcN: -650 ms – -150 ms). The top row of panels shows waveforms for each display set sizes, either 1 (filled black lines), 2 (largest dashed lines), 3 (middle dashed lines), or 4 items (smallest dashed lines). The bottom row of panels shows waveforms for either two (filled grey lines) or four (dashed grey lines) response alternatives. Waveforms were low-pass filtered at 10 Hz for visualisation purposes.

*Response-locked: (RLpcN component):*

Waveforms showing the main effects for the RLpcN (by number of response alternatives and by set size) are shown in Figure 4.6, right panels, and by set size separately for the 2AD and the 4AD conditions in Figure 4.7. Means for RLpcN onset latency and the latency of the peak amplitude of the RLpcN are shown in Table 4.6.

For the number of response alternatives, the onset of the RLpcN was earlier (relative to the response) when there were four response alternatives compared with when there were two ( $F(1, 22) = 15.84, p = .0006, \eta_G^2 = .08$ ), with no difference in amplitude for this experimental manipulation ( $F(1, 22) = 1.06, p = .32$ ). There was a significant difference in onset latency and amplitude across set sizes (amplitude:  $F(3, 66) = 11.03, p < .0001, \eta_G^2 = .10$ ; onset latency:  $F(3, 66) = 7.59, p = .0004, \eta_G^2 = .10$ ).



Polynomial contrasts showed a significant linear trend for RLpcN onset latency, with an earlier onset when more items were presented ( $F(1, 22) = 17.11, p < .001$ ; see Figure 4.6 and Table 4.6), and no significant quadratic or cubic relationships ( $F_s < 1$ ). To decompose the set size effect observed for RLpcN amplitude, a repeated-measures ANOVA was comparing the 1-item condition to the mean of the 2, 3, and 4 item conditions as well as a repeated-measures ANOVA comparing the 2, 3, and 4 item conditions were conducted. A significant difference between the 1-item condition and the mean of all three other set sizes (2, 3, and 4 items) confirmed that the RLpcN was significantly smaller when only one item was presented ( $F(1, 23) = 31.2, p < .0001, \eta_G^2 = .2$ ; 1-item:  $M = -1.09 \mu\text{V}$ , 95%  $CI = \pm 0.33 \mu\text{V}$ ; Mean of 2, 3, and 4 items:  $M = -2.34 \mu\text{V}$ , 95%  $CI = \pm 0.33 \mu\text{V}$ ), whereas no difference in amplitude was observed between the 2, 3, and 4-item conditions ( $F < 1$ ). Returning to the mixed ANOVA, no other effects or interactions were significant for either amplitude (all  $F_s < 2.1, p_s > .16$ ) or onset latency (all  $F_s < 1$ ).

Similar to Experiment 1, the latency of the RLpcN peak amplitude was examined. An earlier latency of the peak RLpcN amplitude was observed for the 4AD condition compared with the 2AD condition ( $F(1, 22) = 50.72, p < .0001, \eta_G^2 = .26$ ), similar to the onset latency results and replicating the results in Experiment 1. However, the difference in latency of the peak amplitude by set size was only marginally significant ( $F(3, 66) = 3.04, p = .06, \eta_G^2 = .04$ ), which, according to the pattern of means (Table 4.6), was likely driven by set size 1 (See also Figure 4.6). No other effects or interactions were significant for the latency of the peak RLpcN amplitude (all  $F_s < 1.01, all p_s > .36$ ).

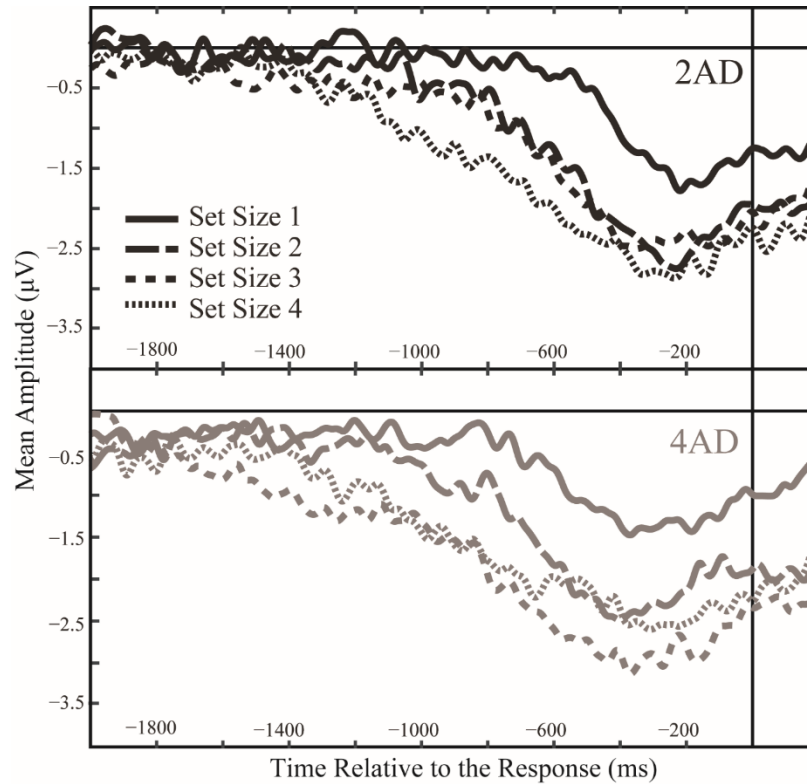


Figure 4.7: Results from Experiment 2. Grand average RLpcN (contralateral minus ipsilateral activity) waveforms time-locked relative to response at electrodes PO7/PO8. The top panel (filled lines) shows waveforms for different set sizes when there were two response alternatives (set size 1: filled lines; set size 2: largest dashed lines; set size 3: middle dashed lines; set size 4: smallest dashed lines) whereas the bottom panel (grey lines) shows the same comparison but for four response alternatives. Waveforms were low-pass filtered at 10 Hz for visualisation purposes.

<i>Response alternatives</i>	<i>Number of items</i>	<i>RLpcN onset latency (ms)</i>		<i>RLpcN latency of peak amplitude (ms)</i>	
		<i>M</i>	<i>95% CI</i>	<i>M</i>	<i>95% CI</i>
2AD	1	-331	± 115	-189	± 55
	2	-442	± 86	-240	± 26
	3	-510	± 92	-242	± 29
	4	-577	± 73	-246	± 29
4AD	1	-508	± 140	-316	± 44
	2	-550	± 101	-347	± 26
	3	-690	± 90	-347	± 18
	4	-681	± 110	-330	± 37

*Table 4.6:* Results for the RLpcN in Experiment 2. Mean (*M*) measurements of onset latency (ms) and mean latency of peak amplitude (ms), with 95% within-subjects confidence intervals (*95% CI*), for each combination of the number of response alternatives (2AD vs 4AD) and set size (number of displayed items: 1, 2, 3, or 4 in each hemifield).

#### 4.4.3 Discussion

The results from Experiment 2 suggest the same loci of factor effects for both manipulations (number of response alternatives and set size) as in Experiment 1. First, no SLpcN latency effects were observed for the number of response alternatives or set size conditions, suggesting that both manipulations affected processes occurring after the initial deployment of spatial attention. When examining results relative to the response (RLpcN), the 4AD condition began earlier than the 2AD condition. The ANOVA results from both latency measures (onset and peak) and corresponding waveforms (Figure 4.6 and Figure 4.7) suggest that, for the number of response alternatives, both of these moments in the waveform were varying, on some level, together. As can be seen in Figure 4.6, the peak amplitude of the RLpcN was closer to the response for the 2AD condition than for the 4AD condition. Similar to experiment 1, this effect was larger in magnitude at the latency of the peak amplitude ( $\eta_G^2 = .26$ ) compared with at onset ( $\eta_G^2 = .08$ ) of the RLpcN. These findings dovetail nicely with those from Experiment 1 and confirm that the latency of the peak RLpcN provides an index of

the processing time taken following the engagement of attention on the target (presumably the last attended item, assuming self-terminating visual search).

We again found a monotonic increase in RLpcN onset latency as set size was increased, in line with variations in behavioural RT results (see Tables 4.4 and 4.6 as well as Figures 4.5 and 4.6). Importantly, as in Experiment 1, the RLpcN waves obtained in Experiment 2 generally converged at about the same time (relative to the response) for all set-size conditions and the difference in latency of the peak amplitude between set sizes failed to reach significance ( $p = .06$ ). This pattern of results is consistent with the hypothesis that the time of peak latency is related to the end of the search process, and the beginning of response selection.

Interestingly, there was a smaller amplitude for the 1 item-condition compared to displays with 2, 3, or 4 items (see Figure 4.6, top panels). Based on our results, and those of Experiment 1, we suggest that participants could be processing about two items at a time (unless there was only one item). Our results could be described by serial and limited-capacity parallel processing visual search theories. If search were serial, we tentatively suggest the following scenario: While an item was being processed in VSTM, mechanisms of attention were already deployed to preview and select the next item for further processing, which would give a constant load of two items (see the ‘car wash’ model of guided search proposed by Wolfe & Horowitz, 2004). Our work converges nicely with previous work using different paradigms, such as the behavioural work conducted by Pashler (1994), who used a serial performance with preview task. He showed that a preview of one item increased the rate of processing compared with no preview, and that additional preview items had little effect. This model may be appropriate for some aspects of our results given the equivalence of SLpcN amplitudes for set sizes of two and greater, but smaller amplitude for set size one. An alternate hypothesis is that a small batch of items, here two, were selected and processed in parallel (see Hulleman & Olivers, 2017). The present results do not allow us to distinguish between these alternatives, and so more research is required.

## 4.5 General Discussion

We showed it is possible to identify and dissociate processing stages affected by factor manipulations that cause RT variations during difficult visual search using electrophysiological measures. In two experiments we found sustained stimulus-locked and response-locked lateralised ERPs related to visual attention (response-locked: Drisdelle & Jolicœur, 2019; stimulus-locked: Luck & Hillyard, 1990). We suggest these sustained components reflected attentional engagement to selected items (the onset of both components reflecting the deployment of attention to the first selected item) with subsequent processing up until the response and likely reflecting overlapping ERPs associated with selective attention and visual working memory operations in both cases. This is unlike pop-out search, where there is generally a clear demarcation between these processes (N2pc vs. SPCN).

For pop-out search, Drisdelle and Jolicœur (2019) sorted EEG data into tertiles according to both the participant mean RTs and trial-by-trial RTs (within each participant and condition). In this earlier work we showed the leading edge of the RLpcN was earlier, relative to the response, when participants were slower, and/or trials had a longer RT. Importantly, very small or no latency effects were observed in the corresponding stimulus-locked components (N2pc and SPCN). The results therefore suggested that, during the pop-out search task, processes contributing most strongly to RT variance occurred downstream of attentional engagement (N2pc) and the engagement of subsequent processing in VSTM (SPCN). The present work goes beyond our previous work by introducing factor manipulations designed to modulate RT during a difficult search task, following the deployment of attention to a first item, allowing us to understand better the stream of processes recruited. We showed that by examining lateralised posterior ERPs time-locked to the response, we can separate processing into sub-stages using electrophysiological signatures that were otherwise indistinguishable from one another when activity was time-locked to the stimulus.

In the present experiments, the latency of the SLpcN, a component we suggest reflects a combination of attentional engagement and subsequent processing in VSTM (i.e., a combination of N2pc and SPCN observed during easy search tasks), was not modulated by either the number of displayed items or the number of response alternatives. Importantly, however, clear RT effects were observed, with an increase in RT as we increased the number of items or the number of response alternatives, suggesting that both factors affected processing following the initial deployment of attention. Clear latency effects were observed in the response-locked counterpart (RLpcN): the onset of the RLpcN was earlier when there were either more items or more response alternatives. We interpret this earlier latency, relative to the response, as an increase in processing time following the engagement of spatial attention in the search display.

Our results also suggest that it may be possible to separate processing taking place before target selection (i.e., visual search until the target is located) from processing taking place after (e.g., response selection) using the time course of the RLpcN. First, in both experiments, the target was difficult to discriminate from the distractors, making search difficult and increasing search time when there were more distractors. We showed an electrophysiological marker of this increase in search time: RLpcN was earlier, relative to the response, with increasing set size, in both experiments.

Second, in both experiments, RLpcN onset was also earlier, and RTs longer, with an increase in the number response alternatives (4AD vs 2AD). The curves for both Experiments (Figure 4.3 and Figure 4.4 for Experiment 1 and Figure 4.6 and Figure 4.7 for Experiment 2) show a divergence in latency of the peak amplitude of the RLpcN for the number of response alternatives and a general convergence between set size levels. The convergence of the different set size waveforms to a single point suggests that this moment (i.e., the peak amplitude of the RLpcN) is possibly related to target selection. Thus, if we suppose that response selection can only begin after the target is selected, then the time after the peak amplitude of the RLpcN would reflect any additional time needed to perform either a two alternative or a four alternative response. Corroborating evidence comes from the magnitude of the effects, as measured by generalised eta squared: the set size effect was larger earlier in

the curve (at onset) compared with later in the curve (at peak), whereas the number of response alternatives showed the opposite pattern. In short, we are suggesting that visual search and target selection occurred between RLpcN onset and peak amplitude, whereas response selection occurred later, producing a similar shift of RLpcN onset and peak amplitude.

Given our results, we propose the following stream of processing. First, activity from the stimulus to the onset of the SLpcN (the N2pc in pop-out visual search) would reflect the processing time required for any initial sensory and perceptual processing up until when attention is deployed to the first item, which, in the case of difficult search, could be a target or a distractor. Second, a sustained SLpcN component in the stimulus-locked average reflects visual search for the target, likely including more shifts in attention as well as item encoding, selection, and any subsequent processing of the selected items (i.e., the SPCN in pop-out visual search), until the target is identified. Due to the large variance in search times (because the target will generally be found after inspecting different numbers of distractors, across trials), it is not possible to see the termination of visual search from the SLpcN (which would be reflected by the offset of the SLpcN if we assume self-terminating search and that the memory trace fades at this moment). From the response, we can observe activity following the deployment of attention to the first item (RLpcN onset) up until the response. The processing time between RLpcN onset and peak amplitude appears to reflect visual search and target selection (reflected by the difference in onset latency between set size conditions up until the convergence at RLpcN peak amplitude). Finally, response selection ensues later in the curve, causing a latency shift in both the onset and the peak amplitude of the RLpcN depending on the number of response alternatives.

We will now consider the search process itself in a more-fine grained fashion. In Experiment 1, the amplitudes of the RLpcN and SLpcN were not modulated by the number of displayed items (either two, four, or six), whereas in Experiment 2, there was a smaller SLpcN and RLpcN for the one item condition compared with the two, three, and four item conditions. As described in the interim discussions of Experiment 2, we suggest that participants were able to process two items at once, producing a larger amplitude for the SLpcN and RLpcN components when two items (or more)

compared with one item were presented. Our results also suggest that participants could not process more than two items simultaneously, producing equivalent amplitudes for both components when participants were presented with two or more items. Our results therefore suggest that mental operations can be overlapping but at different stages of processing (Pashler, 1994; and Guided Search 4.0 of Wolfe & Gray, 2007), or occurring in parallel (Hulleman & Olivers, 2017), with a limited capacity of two items in the current task. If mental operations are overlapping, but processing of both items is at different stages, our results suggest that attention can be deployed to the next item selected to be further processed, while another is still being processed (see also Salthouse, 1985, for an example of preview during typing). Thus, each item must be selected, submitted for further processing before moving onto the next, until the target was identified, and while one item was being identified as either a distractor or a target (a capacity-demanding stage of visual search), attention could be deployed to a second item so as to begin preview. As previously mentioned, our current results are not sufficient to support or reject either models, and so more research is required.

## 4.6 Conclusion

Using both SLpcN and RLpcN components, we were able to fractionate RT into sub-processes and understand better the temporal organisation of the underlying cognitive processes determining RT in difficult search. Our results suggest that, by examining posterior lateralised activity from both the stimulus and the response, we can identify the timing of processes associated with attending to the first processed item (stimulus to SLpcN onset), visual search up to target selection (RLpcN onset to RLpcN latency of peak amplitude) and response selection (occurring following visual search and affecting both RLpcN onset latency and latency of the peak amplitude).



## 4.7 Acknowledgments

We would like to thank Pia Amping for programming, Mathieu Charbonneau, Martine Desjardins, Pascale Forget, Maude Laflamme, Christine Lefebvre, Wanseo Kim, Anne Monnier, Amélie Renaud-Lavallée, Amour Simal, Antoine Slegers and Leslie Wu for their assistance in data acquisition.

This study was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) Discovery Grant (title: Cognitive neuroscience of selective and central attentional control) and the Canada Research Chairs program.

---

# Chapitre 5 - Discussion Générale

---

Les études de cette thèse ont permis d'examiner les mécanismes neuronaux de l'attention ainsi que les processus cognitifs impliqués dans le traitement subséquent à ce processus, et ce, jusqu'à la réponse. Les trois études empiriques, utilisant l'électroencéphalographie (EEG), ont été un succès, offrant de nouvelles perspectives sur le déploiement de l'attention lors de la recherche visuelle facile (avec cible qui saute aux yeux; les études 1 et 2) et difficile (nécessite une recherche plutôt sérielle des stimuli; étude 3).

Les études de cette thèse démontrent qu'il est possible de mesurer, à l'aide des potentiels électriques évoqués par les processus cognitifs impliqués dans une recherche visuelle, les processus sous-jacents aux variations de TR. L'EEG était idéal comme technique d'imagerie pour répondre aux questions posées puisqu'elle permet d'étudier les processus cognitifs à la milliseconde près.

## 5.1 L'Efficacité du déploiement attentionnel et les TR

La première conclusion importante amenée par les études empiriques de cette présente thèse est sur la relation entre le déploiement attentionnel et le temps nécessaire pour accomplir une recherche visuelle simple; les deux premières études ont montré que, lorsque la tâche possède une cible qui saute aux yeux, les TR étaient plus rapides lorsque le déploiement attentionnel était plus efficace (démonstré par une composante N2pc plus grande), suggérant que les processus subséquents se sont déroulés plus rapidement.

Les deux premières études (les Chapitres 2 et 3) appuient surtout cette notion. En premier lieu, dans le Chapitre 2 (étude 1), une composante N2pc plus ample avec une latence plus courte a été observée pour les essais et les participants plus rapides en comparaison aux essais et participants plus lents. De plus, l'amplitude et la latence globale (*overall*) de la N2pc étaient corrélées positivement avec les TR. Nous avons donc confirmé les premières hypothèses décrites dans le Chapitre 1 : un engagement attentionnel plus efficace (démonstré par la N2pc plus ample) menait à une accélération du traitement subséquent (démonstré par des TR plus rapides). Ces études démontrent que les TR sont influencés, ou déterminés, par des processus se produisant dès que le déploiement attentionnel initial vers la cible se produit. L'étude 2 (Chapitre 3) est en accord avec l'étude 1, ce qui était anticipé puisque, en grande partie, les analyses comprenaient les mêmes participants. Cela dit, quelques différences ont été observées. En premier lieu, nous avons observé, dans la première étude, une différence d'amplitude de la N2pc pour les effets inter- et intra-sujets (à partir des données de 88 participants scindés sur le TR médian), tandis que dans la deuxième étude, seulement l'effet intra-sujet avait été reproduit (96 participants regroupés selon les TR en tertiles). Une possibilité est que l'effet inter-sujet n'était pas suffisamment robuste dû à des différences inter-individuelles (ajout de source d'erreur et de variance). De plus, les critères d'inclusion spécifiques à chacune des études ont influencé la sélection des participants pour l'analyse finale. Cela dit, si nous comparons les participants rapides et les participants lents de l'étude 2 (c'est-à-dire, en enlevant le tertile du milieu), les participants rapides produisent une N2pc marginalement significativement plus ample en comparaison avec les participants lents ( $F(1, 62) = 3.09, p = .08$ ), donc l'effet était dans la même direction que l'étude 1.

Nous pouvons discuter de ces résultats en termes d'efficacité : plus un participant était efficace dans son engagement attentionnel (correspondant à une N2pc plus ample), plus les processus subséquents de recherche visuelle étaient accélérés. Au niveau comportemental, dans les deux études, les participants plus rapides avaient un plus haut taux de bonnes réponses lorsque comparé aux participants plus lents. Nous suggérons que ce résultat supporte l'hypothèse que l'attention visuo-spatiale a été déployée vers la cible latéralisée plus efficacement, ce qui a augmenté la performance des participants plus rapides en comparaison aux participants plus lents.

Des études précédentes sont en accord avec nos résultats ainsi que nos interprétations. En premier lieu, Clark et al. (2015) avaient pour but d'identifier les composantes facilitant le changement comportemental observé avec la pratique d'une tâche, c'est-à-dire, la diminution des TR avec la pratique. Dans leur tâche, les participants devaient indiquer l'orientation d'une ellipse qui saute aux yeux (soit rouge ou verte), parmi des ellipses de couleur différente (bleu). Pour l'aspect pratique, les participants complétaient cinq blocs, à raison d'une heure par jour pour cinq jours. Ils ont observé une augmentation dans l'amplitude de composantes impliquées dans le traitement des informations visuelles, notamment, les composantes N1 et N2pc. Pour ce qui est de la N2pc, sa latence diminuait avec la pratique, un effet semblable à celui des études 1 et 2 discutées précédemment. Leurs résultats sont donc en accord avec les nôtres, démontrant qu'avec un déploiement attentionnel vers la cible plus efficace (dans le cas de Clark et al., 2015, suscité par la pratique), les essais prennent un peu moins de temps à être effectués. Autrement dit, l'étude de Clark et al. (2015) suggère que la pratique peut améliorer l'efficacité de l'engagement attentionnel, suggérant que les résultats des études de cette thèse peuvent être modifiés. De plus, ils ont aussi démontré, qu'avec la pratique, il y a une plus grande amplitude pour la composante N1. Cette composante est plus précoce que la N2pc (la N1 a une latence d'environ 150 ms), mais est aussi modulée par l'attention (pour une revue de littérature de la N1 voir Hillyard & Anllo-Vento, 1998; et le chapitre 11 de Luck & Kappenman, 2011). Les auteurs ont proposé que cette augmentation d'amplitude reflétait une augmentation globale de l'activité associée aux processus neuronaux avec la pratique. Cependant, aucun changement de latence de la N1 n'est observé avec la pratique, suggérant que la N2pc est la première composante à être accélérée par la pratique.

Une autre étude récente corrobore nos résultats en décrivant comment la sélection d'une cible est liée aux processus impliqués dans la prise de décision lorsque les stimuli sont imprévisibles (Loughnane et al., 2016). Les auteurs se sont intéressés à la sélection d'une cible en examinant l'activité postérieure controlatérale et ipsilatérale séparément (au lieu de prendre la différence, c'est-à-dire la N2pc) ainsi que l'accumulation d'activité sensorielle, marquée par une positivité centro-pariétal (PCP;

*centro-parietal positivity; CPP*), jusqu'au moment où le seuil de décision est atteint. Lors de leurs expériences 1 et 2, il y avait deux kinétogrammes (des points en mouvement) présentés en périphérie (dans les hémichamps). Pendant la tâche, les points se synchronisaient pour que les mouvements soient cohérents de manière intermittente et imprévisible. Dès qu'il y avait de la cohérence dans le mouvement des points, les participants devaient indiquer, le plus vite possible, la direction du mouvement des points (vers le haut ou vers le bas). Les participants ne pouvaient donc pas se fier au moment de la présentation puisque la stimulation était continue (seulement le mouvement des points changeait). Au site occipito-temporal, des négativités ont été observées dans chacun des hémisphères (N2i; N2 ipsilatérale et N2c; N2 controlatérale). D'abord, l'amplitude des composantes N2 (N2i et N2c<sup>10</sup>) avait augmenté et leurs latences étaient plus courtes lorsqu'il y avait plus de cohérence entre les points. De plus, les composantes N2 étaient plus alignées temporellement avec la cohérence entre les points tandis que la PCP était plus alignée temporellement avec l'exécution de la réponse. Une deuxième expérience a été effectuée afin de déterminer si les signaux N2 représentaient la sélection d'information pertinente à l'accomplissement de la tâche. Pour ce faire, les participants cherchaient des changements subtils de couleur. Il y avait toujours des mouvements cohérents, mais ils n'étaient pas pertinents à la tâche. Dans cette tâche, les composantes N2c, N2i et PCP étaient induites par le changement de couleur et non par le changement de mouvement des points. De plus, les données ont été organisées en quatre segments égaux selon les TR. Les auteurs ont observé une amplitude de la N2c plus grande pour les TR rapide tandis que l'amplitude de la N2i n'était pas affectée. Les auteurs ont suggéré que ce résultat est en accord avec les études démontrant une dominance de l'activité controlatérale à la cible sous des conditions d'orientation visuo-spatiale (telle la N2pc). Cette deuxième expérience avait aussi pour but d'examiner l'influence de la composante N2c sur l'accumulation d'informations sensorielles. Pour ce faire, ils ont regardé si le moment du déploiement attentionnel, c'est-à-dire la latence de la composante N2c, prédit la latence de la PCP, et par conséquent, les TR. Les données PCP et les TR ont été triés selon la latence du pic de la N2c et par la suite divisés en deux groupes de taille égale. Les résultats ont démontré qu'une N2c plus précoce prédisait une PCP avec

---

<sup>10</sup> Il est important de noter que les composante N2i et N2c partagent beaucoup de caractéristiques avec la composante N2pc.

une plus courte latence ainsi que des TR plus rapides. Leurs résultats suggèrent donc que les signaux de la sélection d'une cible influencent le temps nécessaire pour accomplir nos buts en modulant le moment du déclenchement ainsi que la vitesse de l'accumulation d'informations sensorielles.

Nous avons observé un résultat similaire (N2pc plus tôt et plus ample avec des TR plus rapides) à Loughnane et al. (2016), suggérant que l'activité des composantes N2c et N2i est possiblement la même que la composante N2pc. Une différence importante entre les deux études est que Loughnane et al. (2016) avaient utilisé des stimuli continus, c'est-à-dire que leurs stimuli n'avaient pas un début de stimulation abrupt, tel que dans la plupart des études utilisant la N2pc comme mesure d'attention spatiale. Leurs résultats suggèrent donc qu'une meilleure efficacité au niveau du déploiement attentionnel, menant à des processus subséquents accélérés, n'est pas due à la présentation des stimuli, mais à l'engagement de notre attention sur ces stimuli. Ces résultats appuient donc nos résultats et nos conclusions.

Nous avons affirmé plusieurs fois que c'est l'efficacité du déploiement de l'attention qui module le temps pris par les processus qui le suivent. Une possibilité est que les participants plus lents déploient leur attention de manière plus diffuse à travers les deux hémichamps, menant à une activation moins latéralisée. Plus précisément, le mécanisme attentionnel sera déployé vers l'hémichamps contenant la cible saillante ainsi que vers l'hémichamps ne contenant que des distracteurs, menant à une activité latéralisée, telle que la N2pc, moins importante. Un tel phénomène peut être interprété comme étant un déploiement vers la cible moins efficace, puisque l'attention des participants est, en partie, dirigée vers les distracteurs dans l'hémichamp opposé. Des études examinant l'activité latéralisée associée avec la mémoire visuelle à court terme (indexée par la composante SPCN) suggèrent que les mécanismes de sélection des participants ayant une capacité mnésique plus basse sont surchargés en raison des items présentés dans l'hémichamp à ignorer comparé aux participants ayant une plus grande capacité, menant à une négativité (SPCN) moins ample (Fukuda et al., 2015). Nous proposons donc que la N2pc soit modulée de façon similaire à la SPCN pour ce qui est de l'efficacité. Si tel est le cas, dans nos études, la SPCN devrait être affectée par les TR, tout comme la N2pc. Les

résultats de la SPCN dans l'étude 2 supportent cette proposition : pour les essais lents des participants lents, il y avait une plus petite SPCN comparée aux essais moyens et rapides. Nous suggérons que ce résultat est dû à un déploiement attentionnel moins efficace, menant à une diminution d'information traitable durant les processus subséquents au niveau de la mémoire de travail. Nous suggérons que cet effet n'a pas été observé dans la SPCN chez les participants rapides et moyens parce que les participants lents sont un cas spécial et ont eu de la difficulté à extraire les informations pertinentes lors de la sélection des objets. Selon Fukuda et al. (2015), cette difficulté peut être due au déploiement attentionnel vers les distracteurs présentés dans l'autre hémichamp.

Une autre possibilité, n'impliquant ni la qualité du déploiement de l'attention ni son efficacité, est que les TR et la composante N2pc sont modulés par un troisième facteur, et que la N2pc ne se trouve pas dans la même voie que les processus responsables pour les variances en TR. Même si nous n'avons pas de manière d'éliminer cette explication alternative, les TR rapides étaient aussi associés avec une SPCN plus tôt, suggérant que l'information visuelle ait été traitée plus tôt aussi. De plus, nous ne sommes pas les seuls à avoir démontré une relation entre la N2pc et les TR; l'étude de Loughnane et al. (2016) a démontré une plus grande amplitude avec des TR plus rapides et l'étude de Wolber et Wascher (2005), une N2pc plus tôt pour les TR plus rapides. Une explication en termes d'efficacité est donc au moins en accord avec les résultats obtenus.

Ensemble, les deux premières études de cette thèse suggèrent d'abord que (1) le moment de l'entrée visuelle d'informations pertinentes, c'est-à-dire le déploiement attentionnel, a un impact sur le temps nécessaire pour réussir nos buts : la latence de la composante N2pc était (légèrement) plus tôt pour les TR plus rapides; (2) un déploiement attentionnel plus efficace vers l'hémichamp ciblé, marqué par une N2pc plus ample, est suivi par des TR plus rapides; (3) l'analyse subséquente d'informations en mémoire à court terme est affectée par l'efficacité du déploiement attentionnel (pour les participants plus lents de l'étude 2, la SPCN était moins ample).

## 5.2 Les variances en TR suivent le déploiement initial de l'attention

Dans les deux premières études, il y a de très petites différences (ou même des différences non-significatives) en latence entre les participants et/ou essais plus rapides et plus lents lorsque les composantes sont alignées au stimulus comparé aux différences en TR. D'abord, ceci nous mène à la deuxième conclusion importante de cette thèse : la majorité de la variance en TR est déterminée par les processus suivant l'engagement attentionnel. En effet, même s'il y avait des différences d'amplitudes en N2pc selon les TR, les deux études ont démontré très peu ou aucune différence dans la latence de la N2pc. Par exemple, dans la première étude, nous avons observé une très petite différence en latence de la composante N2pc entre les essais et entre les participants lents et rapides, suggérant que le déclenchement de cette composante était similaire à travers les différents TR. En effet, la différence en latence de la composante N2pc, selon les groupes de TR (scindés selon la médiane), comprend environ seulement 3% de la différence en TR pour la séparation des données intra-sujets et 8% pour la séparation des données inter-sujets (pour le calcul voir Annexe 1). Des études précédentes sont en accord avec les nôtres (Clark et al., 2015; Hackley et al., 2007; Töllner et al., 2012; Wolber & Wascher, 2005), suggérant aussi que ce sont les processus suivant notre déploiement attentionnel qui sont fortement impliqués dans la détermination du temps nécessaire pour effectuer les essais.

Néanmoins, de petites différences (significatives) en latence de la N2pc ont tout de même été observées, suggérant que même si la contribution n'est pas grande, elle existe. D'autres études supporte cette dernière notion, telle que l'étude de Clark et al. (2015) décrite dans la section précédente. Les auteurs ont observé une différence d'environ 80 ms entre la première et la cinquième session pour les TR, et seulement une différence d'environ 15 ms (19 ms pour la latence selon le pic et 9 ms selon le début de la composante) pour la composante N2pc. Donc, en prenant en considération la petite contribution de l'accélération de la composante N2pc aux TR, la plupart des processus responsables pour les variances en TR semble suivre le déploiement attentionnel initial (début de la N2pc).



### 5.3 Comprendre les variances en TR selon le déploiement de l'attention : les moyennes alignées au stimulus vs à la réponse

Nous avons maintenant conclu que les processus responsables pour les variances des TR se produisent, en grande partie, après le déploiement initial de l'attention. Tout d'abord, l'étude 2 avait pour but de mieux comprendre le déroulement temporel des processus cognitifs en lien avec le déploiement attentionnel en examinant les moyennes des données EEG non seulement alignées au stimulus mais aussi alignées à la réponse. En regardant les données d'une tâche de recherche facile (cible qui saute aux yeux) à partir de ces deux angles, nous avons pu observer (1) le déploiement attentionnel vers la cible et le traitement subséquent de ce stimulus (moyenne alignée au stimulus, soit la N2pc et la SPCN) et (2) la durée des processus suivant ce déploiement attentionnel jusqu'à l'exécution de la réponse (moyenne alignée à la réponse, la composante RLpcN; *response-locked posterior contralateral negativity*). À l'aide de la composante RLpcN, il est donc possible d'élucider les sources de variance dans les TR lors d'une recherche visuelle.

Nous ne sommes pas les premiers à examiner la relation entre l'attention et les processus subséquents lors d'une recherche visuelle à l'aide de mesures électrophysiologiques. Par exemple, plusieurs études précédentes (Clark et al., 2015; Cosman et al., 2016; Hackley et al., 2007; Töllner et al., 2012) ont examiné plusieurs composantes PREs en parallèle et dans une même expérience. Les auteurs de ces articles ont examiné le déroulement temporel des composantes (N2pc, LRP et P3) afin d'élucider la relation entre les processus cognitifs sous-jacents. Dans notre cas, nous avons examiné la même activité (activité postérieure latéralisée) selon deux points de vue. L'avantage de notre méthode, comparé à l'étude de plusieurs composantes, revient aux bases théoriques de la technique PRE. En premier lieu, les composantes PREs représentent la sommation de plusieurs activités électriques superposées. L'activité de la courbe PRE peut être générée par des processus différents, et l'origine, ainsi que les mécanismes responsables, ne sont pas complètement dissociables. La déconstruction de la courbe en composantes n'est donc pas triviale, même en examinant les modulations d'une seule composante. Ce faisant, la comparaison de plusieurs activités provenant de plusieurs endroits sur le

scalp (ainsi que des calculs différents pour isoler les composantes) peut mener à des fausses conclusions concernant la variance des TR, puisque nous avons augmenté le nombre de sources de variance. Dans notre cas, nous avons évité en partie ce problème puisque nous avons regardé (a) des ondes différentielles permettant d'isoler l'activité d'intérêt et (b) nous avons comparé la même activité de deux angles différents au lieu de plusieurs composantes. Cela dit, une avenue intéressante et informative serait de combiner les deux méthodes de comparaison.

Nous avons de forts indices pour conclure que les moyennes alignées au stimulus et à la réponse représentent les mêmes processus cognitifs mais de différents points de vue. Pour toutes les composantes d'intérêts de la deuxième étude (N2pc, SPCN, RLpcN), l'activité différentielle maximale était aux aires postérieures, et plus précisément, aux électrodes PO7/PO8. De plus, nous avons obtenu des corrélations partielles significatives pour la composante N2pc (en contrôlant pour la variance associée avec la composante SPCN) et la composante SPCN (en contrôlant pour la variance associée avec la composante N2pc) avec la composante RLpcN : La N2pc était plus corrélée avec la partie précoce (comparé à la SPCN) de la RLpcN tandis que la SPCN était davantage corrélée avec la partie tardive (comparé à la N2pc; c'est-à-dire plus proche de la réponse).

La première analyse de l'étude 2 avait examiné les données par manipulations expérimentales : la cible était soit plus proche ou plus loin de la croix de fixation et la réponse était soit plus fréquente (75% des essais ayant une cible) ou moins fréquente (25% des essais ayant une cible). Dans la deuxième analyse, les données étaient triées selon leurs TR, telles que dans l'étude 1 : elles étaient séparées en tertiles (réponse rapide, réponse moyenne ou réponse lente) selon les essais (intra-sujets) et les participants (inter-sujets). L'engagement de l'attention spatiale était observable, dans les deux moyennes, par des potentiels évoqués postérieurs plus négatifs aux électrodes situées par-dessus l'hémisphère controlatéral (comparé aux électrodes de l'hémichamp ipsilatérale) à la cible. Par conséquent, le temps entre le stimulus et le début de la N2pc reflétait le temps nécessaire pour déclencher l'attention perceptuelle vers la cible, tandis que le temps entre le début de la RLpcN et la réponse reflète les processus durant et suivant l'engagement attentionnel.

Pour l'analyse séparée en tertiles selon les TR, le temps entre le début de la RLpcN et la réponse était plus long pour les TR plus lents (intra-sujets et inter-sujets). Par ailleurs, l'entièreté de la composante RLpcN était corrélée avec l'amplitude de la composante SPCN (même si, selon les corrélations partielles, la N2pc était plus corrélée que la SPCN au début de la courbe). De plus, l'amplitude de la RLpcN et l'amplitude de la SPCN se comportaient similairement dans presque tous les cas. Plus précisément, les résultats des deux analyses de l'étude 2 (à partir des données séparées selon les manipulations expérimentales ou en tertiles de TR) ont démontré que l'amplitude de la RLpcN était plus grande lorsqu'il était plus probable que la tâche nécessite un traitement plus détaillé de l'information visuelle suivant le déploiement attentionnel initial (la N2pc), tel que démontré par la SPCN. Puisque la RLpcN ne retourne pas à la ligne de base et semble refléter l'activité de la SPCN alignée à la réponse, nos résultats suggèrent d'abord que les processus sous-jacents à cette composante (dans ce cas, un traitement plus détaillé de la cible) sont soutenus jusqu'à (et possiblement partiellement suivant) l'exécution d'une réponse. Basé sur nos résultats, nous concluons que la RLpcN reflète une combinaison de la N2pc et de la SPCN selon une autre perspective et qu'elle reflète l'activité du déploiement attentionnel (début de la RLpcN) jusqu'à la réponse.

## 5.4 L'étude de la recherche difficile à l'aide de l'électrophysiologie

Jusqu'à maintenant, la discussion se portait sur des études ayant des paradigmes de recherche visuelle dits faciles. Tel que décrit dans l'introduction de ma thèse, lorsqu'un stimulus nous saute aux yeux, le premier stimulus sélectionné par le participant est la cible, menant à une composante N2pc associée avec celle-ci. Il y a très peu de recherche en EEG examinant les processus sous-jacents à la recherche visuelle difficile dû au fait qu'observer la sélection de la cible avec des données électrophysiologiques n'est pas aussi évidente. Pourtant, dans notre vie quotidienne, des recherches faciles sont plutôt rares, et donc les études avec des stimuli qui sautent aux yeux ne sont pas nécessairement représentatives. Tout d'abord, le but principal de l'étude 3 de cette thèse était d'utiliser la RLpcN pour mieux comprendre les processus impliqués dans une recherche visuelle difficile.

Lorsqu'une recherche difficile est effectuée, tel que dans l'étude de Luck et Hillyard (1990), l'activité associée avec le déploiement attentionnel et le traitement subséquent n'ont pas de démarcation claire entre eux (voir aussi Luck & Kappenman, 2011). En d'autres termes, étant donné que la recherche se fait de manière inefficace (par exemple, en sélectionnant les stimuli l'un après l'autre jusqu'à ce que la cible soit identifiée), il est fort probable que l'activité sous-jacente soit une combinaison de plusieurs composantes impliquées, produisant une courbe alignée au stimulus très étalée.

Nous avons déjà démontré que la RLpcN est une mesure électrophysiologique utile pour quantifier les processus cognitifs suivant le déploiement attentionnel vers un stimulus visuel latéral, soit la cible lors d'une recherche facile, dans l'étude 2 de cette thèse. La composante nous a donc permis d'observer l'activité suivant le déploiement attentionnel vers le premier stimulus (soit une cible soit un distracteur), ou vers l'hémichamp ciblé, lors d'une recherche difficile. Nous avons conçu deux expériences ayant deux manipulations principales : (1) la durée de la recherche visuelle (le nombre d'items) et (2) la difficulté de la sélection de la réponse (le nombre de choix de réponse). Ces manipulations ont été élaborées basées sur le fait que leur niveau de difficulté faisait varier les TR. Il importe de noter que les manipulations ont affecté les processus suivant le déploiement attentionnel vers le premier stimulus, nous permettant d'anticiper des différences au niveau de la RLpcN.

Nous avons, dans deux expériences, aligné les données à la stimulation, ainsi qu'à la réponse, et observé une composante PRE (SLpcN ou RLpcN) soutenue dans ces deux moyennes. La SLpcN avait la même forme que l'étude électrophysiologique examinant la N2pc lors d'une recherche difficile de Luck et Hillyard (1990) et la RLpcN avait la même forme que celle de la deuxième étude de cette présente thèse (Drisdelle & Jolicœur, 2019). Nous suggérons que ces composantes reflètent l'engagement des processus attentionnels vers un premier stimulus (soit une cible ou un distracteur) ou vers l'hémichamp ciblé (représenté par le début de ces composantes), ainsi que les processus subséquents (l'activité soutenue qui le suit).

En premier lieu, la recherche difficile menait à très peu, voire aucune, différence dans la latence de la composante SLpcN. Il y avait, tout de même, des effets dans les TR et dans la composante RLpcN très clairs : plus il y avait d'items et de choix de réponse, plus les essais étaient longs et plus la RLpcN était tôt. Ce résultat était anticipé puisque nous avons comme hypothèse que ces manipulations influencent les processus subséquents au déploiement attentionnel vers le premier stimulus. Ce fut le premier résultat important de l'étude 3 puisque (1) nous avons reproduit les résultats de l'étude 2 et (2) nous avons démontré qu'il est possible de moduler la composante RLpcN.

Pour ce qui est du nombre d'items, plus il y en avait, plus longs étaient les essais et plus précoce était la RLpcN. Plus précisément, une différence en latence était observée au début de la courbe avec une convergence en latence aux pics des courbes. Une différence en latence était également observée selon le nombre de choix de réponse. Pour cette deuxième manipulation, il y avait deux possibilités : les participants avaient soit deux choix de réponse ou quatre choix de réponse. Les résultats montrent que plus de choix menait à une RLpcN plus tôt (et des TR plus longs). En regardant les courbes correspondantes (Les Figures 4.3 et 4.6), nous pouvons voir que la différence ne se trouve pas seulement au début de la courbe (déclenchement plus tôt de la RLpcN), mais qu'il y a une divergence en latence entre les deux conditions (deux choix de réponse et quatre choix de réponse) au pic (c'est-à-dire le moment de l'amplitude maximale de la composante) de son amplitude.

D'abord, les courbes, selon ces deux manipulations, ne se comportaient pas de la même manière. Nous suggérons que le patron de courbes diffère parce que les manipulations avaient un impact sur des étapes de traitement différentes. En premier lieu, la convergence de la latence des pics de la RLpcN lorsqu'elle était séparée selon le nombre d'items suggère que, selon nos mesures électrophysiologiques, le nombre d'items n'avait pas d'impact sur le traitement après ce moment (entre le pic de la courbe et la réponse). En d'autres termes, une augmentation du nombre d'items mène à une initiation plus précoce de la courbe (c'est-à-dire un premier déploiement attentionnel par rapport à la réponse), mais rendu au pic de la composante, l'activité devient constante et le nombre d'items n'affecte plus la latence de la courbe. De plus, selon les résultats de la manipulation de choix de réponse,

nous suggérons que la sélection d'une réponse se produit plus tard dans le décours temporel, puisque qu'il y avait une divergence entre les latences du pic selon le nombre de choix de réponse : le pic était plus précoce lorsqu'il y avait plus de choix de réponse. D'ailleurs, la taille d'effet du nombre d'items était plus grande au début de la courbe RLpcN comparé au pic, tandis que le patron opposé a été obtenu pour le nombre de choix de réponse (c'est-à-dire que la taille d'effet était plus grande au pic comparé au début de la RLpcN). Ainsi, le nombre d'items semble avoir un impact plus important sur les processus précoces, tel que la recherche visuelle (entre le début de la RLpcN et son pic), tandis que le nombre de choix de réponse aura un impact plus important quant aux processus plus tardifs (plus proche de la réponse). Basé sur ces résultats, nous suggérons que la recherche visuelle et la sélection de la cible se produisent entre le début de la RLpcN et son amplitude maximale et que la sélection d'une réponse se produit après, suggéré par la divergence de la latence du pic de la RLpcN selon le nombre de choix de réponse. D'autres recherches sont nécessaires pour confirmer l'ordre des événements proposé.

Nous avons aussi examiné l'amplitude des composantes SLpcN et RLpcN. En premier lieu, lorsqu'il y avait plus d'un item, aucune différence en amplitude n'était observée pour les deux composantes. Lorsqu'il n'y avait qu'un item, la RLpcN et la SLpcN étaient moins amples. Tel que décrit dans la discussion de l'étude 3, nous suggérons que les participants étaient capables de traiter deux items simultanément, menant à une amplitude de la SLpcN et RLpcN plus ample lorsqu'il y avait deux items (ou plus) comparé à seulement un item. D'ailleurs, l'amplitude de la SLpcN et de la RLpcN étaient équivalentes lorsqu'il y avait deux items ou plus, suggérant que les participants ne pouvaient pas traiter plus de deux items simultanément. Une possibilité, supporté par des études comportementales précédentes (Pashler, 1994), suggèrent que, lors d'un traitement plutôt séquentiel, où un item doit être sélectionné et doit subir un traitement plus détaillé que l'encodage simple avant de passer à l'item suivant, certaines opérations peuvent se chevaucher, et que l'attention peut être dirigée vers un item pendant qu'un autre est encore en train d'être traité (voir aussi Salthouse, 1985, pour un exemple en dactylographie). Une autre possibilité est que les items sont traités en parallèle avec une capacité limitée à deux items (Hulleman & Olivers, 2017). Cela dit, la présente étude n'est

pas en mesure de supporter ni de rejeter une de ces possibilités et d'autres recherches sont nécessaires.

Comme apport général, nous proposons qu'il soit possible d'observer les processus associés avec nos manipulations expérimentales à l'aide de la SLpcN, de la RLpcN, et des TR correspondants. Compte tenu de nos résultats, nous proposons le flux de traitement suivant. En premier lieu, l'activité de la présentation du stimulus jusqu'au début de la SLpcN reflèterait le traitement sensoriel et perceptuel initial (vers le premier stimulus sélectionné), jusqu'au moment auquel le premier stimulus (soit une cible ou un distracteur) est sélectionné ou que l'attention soit dirigée vers l'hémichamp ciblé. Par la suite, la SLpcN reflèterait la recherche visuelle pour identifier la cible, qui inclurait l'encodage des items, la sélection, ainsi que tout traitement subséquent (par exemple l'activité associée avec la composante SPCN), jusqu'à ce que la cible soit identifiée. Dû à la grande quantité de variances en temps de recherche, il n'est pas possible d'observer la terminaison de la recherche visuelle à partir de la SLpcN. Si c'était le cas, la terminaison serait marquée par une courbe qui retourne vers la ligne de base (la trace de mémoire s'estomperait). Cependant, depuis la réponse, nous pouvons observer la séquence d'événements du début de la RLpcN, reflétant le déploiement de l'attention visuo-spatiale, jusqu'à l'exécution de la réponse. Nos résultats suggèrent que le temps entre le début de la RLpcN jusqu'à son pic reflète la recherche visuelle (tel que la SLpcN) jusqu'à la sélection de la cible. Finalement, la sélection de la réponse se produit plus tard que la recherche visuelle : le nombre de choix de réponse avait modulé la latence du début de la RLpcN et la latence de son pic.

En conclusion, nous avons donc démontré que la composante RLpcN est informative quant aux processus cognitifs sous-jacents à la recherche visuelle facile et difficile. Ensemble, la moyenne alignée au stimulus et celle alignée à la réponse nous permettent d'élucider les processus cognitifs à la milliseconde près.

## 5.5 Les PREs sous différents angles comme méthode d'analyse

La présente thèse utilise une méthode d'analyse potentiellement très puissante : l'analyse de données à partir de plusieurs moments. À nos connaissances, les articles constituant cette thèse (les études 2 et 3) sont les premiers à examiner l'attention dissimulée vers la périphérie et la mémoire visuelle à court terme selon la stimulation et la réponse. Ce genre de comparaison peut mener à une meilleure compréhension globale des processus cognitifs suscités par la tâche en question et peut mettre en évidence des effets sous-jacents aux composantes non observées lorsque la moyenne n'est que calculée à partir de la stimulation. D'ailleurs, l'implémentation de ces analyses est très peu coûteuse en temps (il faut, en général, simplement changer le moment d'intérêt dans nos analyses) et en fonds (ajouter un marqueur à un autre moment d'un essai est gratuit).

En effet, des études précédentes ont démontré qu'en regardant certaines composantes, non seulement de la stimulation mais aussi de la réponse, nous pouvons avoir de nouvelles informations concernant la latence, la forme, et l'association de ces composantes aux processus cognitifs sous-jacents. En premier lieu, l'étude de Berchicci et al. (2016) avait comparé des PREs alignés au stimulus ainsi qu'à la réponse. Les auteurs ont sélectionné les participants ayant très peu de variances en TR afin d'avoir une échelle de temps similaire pour les deux moyennes. Les participants avaient complété deux tâches : (1) une tâche de réponse simple où les participants répondaient le plus vite possible et (2) une tâche de discrimination où les participants répondaient pour les cibles (*go*) et retenaient leur réponse pour les stimuli non-cible (*no-go*). Leurs résultats ont démontré que la moyenne alignée au stimulus était plus informative pour les PREs précoces, telles la P1 et la N2 : ces activations étaient presque non existantes lorsque la moyenne était alignée à la réponse. Cependant, pour les composantes plus tardives, telles que la N2 antérieure (un index du contrôle cognitif, voir Folstein & Van Petten, 2008 pour une revue de la littérature), aucune différence entre les deux moyennes n'a été observée. Puisque la composante N2 est considérée comme étant associée à une inadéquation au niveau du stimulus (et non associée à la réponse), les auteurs suggèrent que, selon leurs résultats, l'interprétation est possiblement incomplète.



Dans la même optique que le paragraphe précédent, Verleger et al. (2005) ont démontré que l'amplitude de la composante P3 était similaire lorsque la moyenne est alignée au stimulus et à la réponse. Ces résultats, ainsi que ceux d'autres études (voir Verleger, 1997, pour une revue de la littérature), contestent une théorie courante suggérant que la P3 est uniquement sensible aux processus associés avec la présentation de la stimulation et non ceux associés à l'exécution de la réponse, soit la théorie de l'évaluation (Callaway, 1983; Ford et al., 1980; Kutas et al., 1977; McCarthy & Donchin, 1981). Une étude de suivi par Verleger et ses collègues (2014) suggère que la composante P3 reflète un lien entre le stimulus et la réponse. Verleger et al. (2014) a décomposé les PREs utilisant la technique de la décomposition d'itération résiduelle (*residue iteration decomposition* ou RIDE; Ouyang et al., 2011; Ouyang et al., 2013; Stürmer et al., 2013). En calculant les corrélations itérativement entre les estimations de composantes au moment de la stimulation et au moment de la réponse, RIDE définit des groupes de composantes qui sont soit reliés à la stimulation, à la réponse, ou ni l'un ni l'autre (groupe intermédiaire). Pour ce qui est de leur tâche, une lettre soit fréquente ou non fréquente (X ou U, contrebalancée entre les participants) a été présentée au centre de l'écran. Leurs résultats ont démontré que l'effet *oddball* suscité par la tâche pour la composante P3b était majoritairement représenté par le groupe intermédiaire, suggérant que la composante P3b est associée avec le lien entre la présentation de la stimulation et la réponse.

Ensemble, les résultats obtenus dans la présente thèse, dans l'étude de Verleger et al. (2014) et dans l'étude de Berchicci et al. (2016) suggèrent donc que les processus cognitifs, et en particulier les processus plus tardifs, ne sont pas clairement associés à un événement en particulier tel que supposé par plusieurs recherches.

## 5.6 Limites

Il faut tout d'abord souligner quelques limites concernant les études de cette thèse. Puisque nous avons utilisé l'électrophysiologie comme technique d'imagerie cérébrale, nous avons une

résolution temporelle forte, mais une résolution spatiale plutôt faible. Nous sommes donc limités dans nos capacités à identifier les régions corticales sous-jacentes à l'activité d'intérêt. Même si nous avons de fortes indications que les moyennes alignées au stimulus et à la réponse reflètent les mêmes activités sous différents angles (corrélations fortes, les mêmes effets, etc.), une étude qui combine l'EEG et la MEG, par exemple, renforcerait ces conclusions en donnant des sources d'activité plus précises.

Il y a aussi quelques limites concernant les paradigmes utilisés. Dans les deux premières études, les couleurs des stimuli de la tâche ne sont pas balancés dans les deux hémichamps (il y avait un item de couleur différente dans un hémichamp). Des études précédentes démontrent que ce genre de déséquilibre peut mener à une activité latéralisée plus positive du côté controlatéral avant la composante N2pc, soit la P1pc (Corriveau, 2017). Ces auteurs ont proposé que le processus initial du déploiement attentionnel est influencé par une discontinuité dans le champ visuel lorsqu'un hémichamp contient des stimuli saillants et l'autre des stimuli non-saillants (Corriveau et al., 2012; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013; Pomerleau, Fortier-Gauthier, Corriveau, Dell'Acqua, & Jolicoeur, 2014). Si nous regardons la Figure 2.2 (étude 1) et la Figure 3.3 (étude 2), nous pouvons effectivement voir une positivité précédant la N2pc.

D'autres limites potentielles de cette expérience sont que les couleurs n'étaient pas contrebalancées entre les participants (les cibles et les distracteurs étaient toujours de la même couleur) et que la réponse moins fréquente était toujours pareille (le trou vers le haut). Cela dit, des expériences précédentes, qui ont contrôlé pour ces deux conditions et avaient utilisé presque le même paradigme, n'ont trouvé aucun effet sur la N2pc pour ces contre-balancements (De Beaumont, Brisson, Lassonde, & Jolicoeur, 2007).

## 5.7 Conclusion

Dans l'ensemble, nous avons avancé les connaissances scientifiques sur les processus cognitifs impliqués dans la recherche visuelle facile et difficile avec l'activité électrophysiologique et les TR. Plus précisément, nos études ont permis de mieux comprendre la relation entre le déploiement attentionnel vers un stimulus et la réponse motrice, ainsi que les processus se produisant entre ces deux moments, avec des moyennes alignées au stimulus et à la réponse. Nos résultats sont en accord avec les études précédentes et suggèrent qu'un déploiement attentionnel plus efficace mène à une accélération des processus qui le suivent. D'ailleurs, lorsque la cible est facilement repérable dans le champ visuel, le temps nécessaire pour compléter l'essai semble être, en majorité, déterminé par les processus cognitifs subséquents à l'engagement de l'attention vers la cible. D'abord, la troisième étude a démontré que les analyses à partir de moyennes alignées au stimulus et à la réponse peuvent élucider les processus sous-jacents à une recherche difficile, qui ont été très peu étudiés en électrophysiologie auparavant. D'autres recherches sont nécessaires pour confirmer nos hypothèses concernant la sélection de la cible et de la réponse lors d'une recherche difficile, et comment ces processus peuvent être observés avec la composante RLpcN. Puisque les PREs représentent la superposition de plusieurs activités, il serait important de continuer cette voie de recherche afin de mieux comprendre les mécanismes exacts qui induisent cette composante. Une possibilité serait de moduler la sélection de la réponse et de la cible avec des manipulations différentes.

La manière dont le système visuel permet la localisation des objets recherchés est complexe et flexible, et les tâches de recherche visuelle effectuées dans un laboratoire, en particulier en électrophysiologie, sont rarement généralisables au quotidien de l'humain. Les études de cette thèse font un pas en avant pour combler cet écart, en examinant le lien entre les processus cognitifs impliqués et en élucidant la recherche visuelle plus complexe.

# Bibliographie

- Baguley, T. (2012). Calculating and graphing within-subject confidence intervals for ANOVA. *Behavior research methods*, 44(1), 158-175.
- Bakeman, R. (2005). Recommended effect size statistics for repeated measures designs. *Behavior research methods*, 37(3), 379-384.
- Begleiter, H., Porjesz, B., & Wang, W. (1993). A neurophysiologic correlate of visual short-term memory in humans. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 87(1), 46-53.
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the royal statistical society. Series B (Methodological)*, 289-300.
- Berchicci, M., Spinelli, D., & Di Russo, F. (2016). New insights into old waves. Matching stimulus- and response-locked ERPs on the same time-window. *Biological psychology*, 117, 202-215.
- Borsboom, D., Kievit, R. A., Cervone, D., & Hood, S. B. (2009). The two disciplines of scientific psychology, or: The disunity of psychology as a working hypothesis. In *Dynamic process methodology in the social and developmental sciences* (pp. 67-97): Springer.
- Boussaoud, D., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1991). Visual topography of area TEO in the macaque. *Journal of Comparative Neurology*, 306(4), 554-575.
- Boy, F., & Sumner, P. (2014). Visibility predicts priming within but not between people: a cautionary tale for studies of cognitive individual differences. *Journal of Experimental Psychology: General*, 143(3), 1011.
- Brainard, D. H., & Vision, S. (1997). The psychophysics toolbox. *Spatial vision*, 10, 433-436.
- Brisson, B., & Jolicoeur, P. (2008). Express attentional re-engagement but delayed entry into consciousness following invalid spatial cues in visual search. *PLoS One*, 3(12), e3967.
- Brisson, B., & Jolicoeur, P. (2007). The N2pc component and stimulus duration. *Neuroreport*, 18(11), 1163-1166.
- Brisson, B., Robitaille, N., & Jolicoeur, P. (2007). Stimulus intensity affects the latency but not the amplitude of the N2pc. *Neuroreport*, 18(15), 1627-1630.
- Callaway, E. (1983). The pharmacology of human information processing. *Psychophysiology*, 20(4), 359-370.

- Chelazzi, L., Miller, E. K., Duncan, J., & Desimone, R. (1993). A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature*, *363*(6427), 345.
- Clark, K., Appelbaum, L. G., van den Berg, B., Mitroff, S. R., & Woldorff, M. G. (2015). Improvement in visual search with practice: mapping learning-related changes in neurocognitive stages of processing. *Journal of Neuroscience*, *35*(13), 5351-5359.
- Corbetta, M., Miezin, F. M., Dobmeyer, S., Shulman, G. L., & Petersen, S. E. (1991). Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: functional anatomy by positron emission tomography. *Journal of Neuroscience*, *11*(8), 2383-2402.
- Corriveau, I. (2017). Étude des mécanismes du déploiement de l'attention visuo-spatiale spécifiques au traitement d'une cible ou d'un distracteur: preuves à partir de l'électrophysiologie humaine.
- Corriveau, I., Fortier-Gauthier, U., Pomerleau, V. J., McDonald, J., Dell'Acqua, R., & Jolicoeur, P. (2012). Electrophysiological evidence of multitasking impairment of attentional deployment reflects target-specific processing, not distractor inhibition. *International Journal of Psychophysiology*, *86*(2), 152-159.
- Cosman, J. D., Arita, J. T., Ianni, J. D., & Woodman, G. F. (2016). Electrophysiological measurement of information flow during visual search. *Psychophysiology*, *53*(4), 535-543.
- Cousineau, D. (2005). Confidence intervals in within-subject designs: A simpler solution to Loftus and Masson's method. *Tutorials in quantitative methods for psychology*, *1*(1), 42-45.
- De Beaumont, L., Brisson, B., Lassonde, M., & Jolicoeur, P. (2007). Long-term electrophysiological changes in athletes with a history of multiple concussions. *Brain Injury*, *21*(6), 631-644.
- Dell'Acqua, R., Sessa, P., Jolicoeur, P., & Robitaille, N. (2006). Spatial attention freezes during the attention blink. *Psychophysiology*, *43*(4), 394-400.
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of neuroscience methods*, *134*(1), 9-21.
- Desimone, R. (1990). Neural mechanisms of visual processing in monkeys. *Handbook of neuropsychology*.
- Desimone, R. (1992). Neural circuits for visual attention in the primate brain.
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual review of neuroscience*, *18*(1), 193-222.
- Desimone, R., Schein, S. J., Moran, J., & Ungerleider, L. G. (1985). Contour, color and shape analysis beyond the striate cortex. *Vision research*, *25*(3), 441-452.

- Drisdelle, B. L., Aubin, S., & Jolicoeur, P. (2017). Dealing with ocular artifacts on lateralized ERPs in studies of visual-spatial attention and memory: ICA correction versus epoch rejection. *Psychophysiology*, *54*(1), 83-99.
- Drisdelle, B. L., & Jolicoeur, P. (2019). Stimulus-and Response-locked Posterior Contralateral Negativity Bisect Cognitive Operations in Visual Search. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *31*(4), 574-591.
- Drisdelle, B. L., West, G. L., & Jolicoeur, P. (2016). The deployment of visual spatial attention during visual search predicts response time: electrophysiological evidence from the N2pc. *Neuroreport*, *27*(16), 1237-1242.
- Duncan, J., & Humphreys, G. W. (1989). Visual search and stimulus similarity. *Psychological review*, *96*(3), 433.
- E-prime. (Version 1.2 (1.2.1.844)) [Computer software]. Pittsburgh, PA: Psychology Software Tools.
- Eimer, M. (1996). The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, *99*(3), 225-234.
- Eimer, M. (1998a). The lateralized readiness potential as an on-line measure of central response activation processes. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, *30*(1), 146-156.
- Eimer, M. (1998b). Mechanisms of visuospatial attention: Evidence from event-related brain potentials. *Visual Cognition*, *5*(1-2), 257-286.
- Eriksen, C. W., & Yeh, Y.-y. (1985). Allocation of attention in the visual field. *Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance*, *11*(5), 583.
- Folk, C. L., Remington, R. W., & Johnston, J. C. (1992). Involuntary covert orienting is contingent on attentional control settings. *Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance*, *18*(4), 1030.
- Folstein, J. R., & Van Petten, C. (2008). Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: a review. *Psychophysiology*, *45*(1), 152-170.
- Ford, J. M., Mohs, R. C., Pfefferbaum, A., & Kopell, B. S. (1980). On the utility of P3 latency and RT for studying cognitive processes. *Progress in Brain Research*, *54*, 661-667.
- Fukuda, K., Woodman, G. F., & Vogel, E. K. (2015). Individual difference in visual working memory capacity: Contributions of attentional control to storage. *Mechanisms of sensory working memory: Attention and performance XXV*, 105-119.
- Gattass, R., Gross, C., & Sandell, J. (1981). Visual topography of V2 in the macaque. *Journal of Comparative Neurology*, *201*(4), 519-539.

- Gattass, R., Sousa, A., & Gross, C. (1988). Visuotopic organization and extent of V3 and V4 of the macaque. *Journal of Neuroscience*, 8(6), 1831-1845.
- Girelli, M., & Luck, S. J. (1997). Are the same attentional mechanisms used to detect visual search targets defined by color, orientation, and motion? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(2), 238-253.
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in neurosciences*, 15(1), 20-25.
- Gross, C. G., & Mishkin, M. (1977). The neural basis of stimulus equivalence across retinal translation. *Lateralization in the nervous system*, 109-122.
- Hackley, S. A., Schankin, A., Wohlschlaeger, A., & Wascher, E. (2007). Localization of temporal preparation effects via trisected reaction time. *Psychophysiology*, 44(2), 334-338.
- Harrell Jr, F. E. (2018). Harrell Miscellaneous (Version 4.1-1). Vanderbilt University, Nashville TN.
- Hickey, C., McDonald, J. J., & Theeuwes, J. (2006). Electrophysiological evidence of the capture of visual attention. *J Cogn Neurosci*, 18(4), 604-613.
- Hickey, C., van Zoest, W., & Theeuwes, J. (2010). The time course of exogenous and endogenous control of covert attention. *Exp Brain Res*, 201(4), 789-796.
- Hillyard, S. A., & Anllo-Vento, L. (1998). Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 781-787.
- Hillyard, S. A., & Kutas, M. (1983). Electrophysiology of cognitive processing. *Annual review of psychology*, 34(1), 33-61.
- Hopf, J.-M., Luck, S. J., Boelmans, K., Schoenfeld, M. A., Boehler, C. N., Rieger, J., & Heinze, H.-J. (2006). The neural site of attention matches the spatial scale of perception. *Journal of Neuroscience*, 26(13), 3532-3540.
- Hopf, J.-M., Luck, S. J., Girelli, M., Hagner, T., Mangun, G. R., Scheich, H., & Heinze, H.-J. (2000). Neural sources of focused attention in visual search. *Cerebral cortex*, 10(12), 1233-1241.
- Hulleman, J., & Olivers, C. N. (2017). The impending demise of the item in visual search. *Behavioral and brain sciences*, 40.
- Humphreys, G. W., & Muller, H. J. (1993). SEArch via Recursive Rejection (SERR): A connectionist model of visual search. *Cognitive psychology*, 25(1), 43-110.
- James, W. (1890). The Principles of. *Psychology*, 2, 94.

- Jannati, A., Gaspar, J. M., & McDonald, J. J. (2013). Tracking target and distractor processing in fixed-feature visual search: Evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance*, 39(6), 1713.
- Jolicœur, P., Brisson, B., & Robitaille, N. (2008). Dissociation of the N2pc and sustained posterior contralateral negativity in a choice response task. *Brain research*, 1215, 160-172.
- Jonides, J. (1981). Voluntary versus automatic control over the mind's eye's movement. *Attention and performance*, 187-203.
- Kastner, S., De Weerd, P., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1998). Mechanisms of directed attention in the human extrastriate cortex as revealed by functional MRI. *Science*, 282(5386), 108-111.
- Kastner, S., De Weerd, P., Pinsk, M. A., Elizondo, M. I., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (2001). Modulation of sensory suppression: implications for receptive field sizes in the human visual cortex. *Journal of neurophysiology*, 86(3), 1398-1411.
- Kiesel, A., Miller, J., Jolicœur, P., & Brisson, B. (2008). Measurement of ERP latency differences: A comparison of single-participant and jackknife-based scoring methods. *Psychophysiology*, 45(2), 250-274.
- Kim, S. (2015). ppcor: Partial and Semi-Partial (Part) Correlation (Version 1.1).
- Klaver, P., Talsma, D., Wijers, A. A., Heinze, H.-J., & Mulder, G. (1999). An event-related brain potential correlate of visual short-term memory. *Neuroreport*, 10(10), 2001-2005.
- Klein, R. (1980). Does oculomotor readiness mediate cognitive control of visual attention? *Attention and performance*, 8, 259-276.
- Kleiner, M., Brainard, D., Pelli, D., Ingling, A., Murray, R., & Broussard, C. (2007). What's new in Psychtoolbox-3. *Perception*, 36(14), 1.
- Kutas, M., & Hillyard, S. A. (1983). Event-related brain potentials to grammatical errors and semantic anomalies. *Memory & cognition*, 11(5), 539-550.
- Kutas, M., McCarthy, G., & Donchin, E. (1977). Augmenting mental chronometry: the P300 as a measure of stimulus evaluation time *Science* 197: 792-795. *Find this article online.*
- Lawrence, M. A. (2016). ez: Easy Analysis and Visualization of Factorial Experiments. (Version 4.4-0).
- Leblanc, É., Prime, D. J., & Jolicoeur, P. (2008). Tracking the location of visuospatial attention in a contingent capture paradigm. *J Cogn Neurosci*, 20(4), 657-671.



- Li, C., Liu, Q., & Hu, Z. (2018). Further evidence that N2pc reflects target enhancement rather than distracter suppression. *Frontiers in psychology*, 8, 2275.
- Liu, Q., Lin, S., Zhao, G., & Roberson, D. (2016). The effect of modulating top-down attention deployment on the N2pc/PCN. *Biological psychology*, 117, 187-193.
- Logan, G. D. (1988). Toward an instance theory of automatization. *Psychological review*, 95(4), 492.
- Lopez-Calderon, J., & Luck, S. J. (2014). ERPLAB: an open-source toolbox for the analysis of event-related potentials. *Frontiers in human neuroscience*, 8, 213.
- Loughnane, G. M., Newman, D. P., Bellgrove, M. A., Lalor, E. C., Kelly, S. P., & O'Connell, R. G. (2016). Target selection signals influence perceptual decisions by modulating the onset and rate of evidence accumulation. *Current Biology*, 26(4), 496-502.
- Luck, S. (2009). The spatiotemporal dynamics of visual-spatial attention. In *From attention to goal-directed behavior* (pp. 51-66): Springer.
- Luck, S. J. (2014). *An introduction to the event-related potential technique*: MIT press.
- Luck, S. J., Girelli, M., McDermott, M. T., & Ford, M. A. (1997). Bridging the gap between monkey neurophysiology and human perception: An ambiguity resolution theory of visual selective attention. *Cognitive psychology*, 33(1), 64-87.
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1990). Electrophysiological evidence for parallel and serial processing during visual search. *Perception & Psychophysics*, 48(6), 603-617.
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994a). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, 31(3), 291-308.
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994b). Spatial filtering during visual search: evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance*, 20(5), 1000.
- Luck, S. J., & Kappenman, E. S. (2011). *The Oxford handbook of event-related potential components*: Oxford university press.
- Luck, S. J., & Kappenman, E. S. (2012). ERP components and selective attention. *The Oxford handbook of event-related potential components*, 295-328.
- Maheux, M., & Jolicœur, P. (2017). Differential engagement of attention and visual working memory in the representation and evaluation of the number of relevant targets and their spatial relations: Evidence from the N2pc and SPCN. *Biological psychology*, 125, 28-35.

- Makeig, S., Bell, A. J., Jung, T.-P., & Sejnowski, T. J. (1996). Independent component analysis of electroencephalographic data. *Advances in neural information processing systems*, 145-151.
- Mangun, G. R., Hillyard, S. A., & Luck, S. J. (1993). IQ electrocortical substrates of visual selective attention. *Attention and performance XIV: Synergies in experimental psychology, artificial intelligence, and cognitive neuroscience*, 14, 219.
- Mathworks. (2009). MATLAB (Version R2009b-7.9.1.705). Natick, Massachusetts, United States.
- Mazza, V., & Caramazza, A. (2011). Temporal brain dynamics of multiple object processing: the flexibility of individuation. *PloS one*, 6(2), e17453.
- Mazza, V., Turatto, M., & Caramazza, A. (2009a). Attention selection, distractor suppression and N2pc. *cortex*, 45(7), 879-890.
- Mazza, V., Turatto, M., & Caramazza, A. (2009b). An electrophysiological assessment of distractor suppression in visual search tasks. *Psychophysiology*, 46(4), 771-775.
- McCarthy, G., & Donchin, E. (1981). A Metric for Thought: A Comparison of P300 Latency and Reaction Time. *Science*, 211(4477), 77-80.
- McDonald, J. J., Green, J. J., Jannati, A., & Di Lollo, V. (2013). On the electrophysiological evidence for the capture of visual attention. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 39(3), 849.
- Miller, J., Patterson, T., & Ulrich, R. (1998). Jackknife-based method for measuring LRP onset latency differences. *Psychophysiology*, 35(1), 99-115.
- Moran, J., & Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, 229(4715), 782-784.
- Morey, R. D. (2008). Confidence intervals from normalized data: A correction to Cousineau (2005). *reason*, 4(2), 61-64.
- Olejnik, S., & Algina, J. (2003). Generalized eta and omega squared statistics: measures of effect size for some common research designs. *Psychological methods*, 8(4), 434.
- Olshausen, B. A., Anderson, C. H., & Van Essen, D. C. (1993). A neurobiological model of visual attention and invariant pattern recognition based on dynamic routing of information. *Journal of Neuroscience*, 13(11), 4700-4719.
- Osman, A., Moore, C. M., & Ulrich, R. (1995). Bisecting RT with lateralized readiness potentials: Precue effects after LRP onset. *Acta psychologica*, 90(1-3), 111-127.

- Ouyang, G., Herzmann, G., Zhou, C., & Sommer, W. (2011). Residue iteration decomposition (ride): a new method to separate erp components on the basis of latency variability in single trials. *Psychophysiology*, *48*(12), 1631-1647.
- Ouyang, G., Schacht, A., Zhou, C., & Sommer, W. (2013). Overcoming limitations of the ERP method with Residue Iteration Decomposition (RIDE): A demonstration in go/no-go experiments. *Psychophysiology*, *50*(3), 253-265.
- Ouyang, G., Sommer, W., & Zhou, C. (2015). A toolbox for residue iteration decomposition (RIDE)—a method for the decomposition, reconstruction, and single trial analysis of event related potentials. *Journal of neuroscience methods*, *250*, 7-21.
- Pashler, H. (1994). Overlapping mental operations in serial performance with preview. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *47*(1), 161-191.
- Pashler, H. E., & Sutherland, S. (1998). *The psychology of attention* (Vol. 15): MIT press Cambridge, MA.
- Pelli, D. G., & Vision, S. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial vision*, *10*, 437-442.
- Poli, R., Cinel, C., Citi, L., & Sepulveda, F. (2010). Reaction-time binning: A simple method for increasing the resolving power of ERP averages. *Psychophysiology*, *47*(3), 467-485.
- Polich, J., & Kok, A. (1995). Cognitive and biological determinants of P300: an integrative review. *Biological psychology*, *41*(2), 103-146.
- Pomerleau, V. J., Fortier-Gauthier, U., Corriveau, I., Dell'Acqua, R., & Jolicœur, P. (2014). Colour-specific differences in attentional deployment for equiluminant pop-out colours: evidence from lateralised potentials. *International Journal of Psychophysiology*, *91*(3), 194-205.
- Posner, M. I. (1978). *Chronometric explorations of mind*: Lawrence Erlbaum.
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly journal of experimental psychology*, *32*(1), 3-25.
- Prime, D. J., & Jolicoeur, P. (2010). Mental rotation requires visual short-term memory: Evidence from human electric cortical activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*(11), 2437-2446.
- R-Studio, T. (2016). R-Studio: integrated development for R. R-Studio, Inc. (Version 1.0.136) [Computer Softwre]. Boston, MA, USA.
- Remington, L. A., & Goodwin, D. (2011). *Clinical anatomy and physiology of the visual system*: Elsevier Health Sciences.

- Revelle, W. (2018). psych: Procedures for Personality and Psychological Research (Version 1.8.4). Northwestern University, Evanston, Illinois, USA.
- Salthouse, T. A. (1985). Anticipatory processing in transcription typing. *Journal of Applied Psychology*, 70(2), 264.
- Schaffer, S., Schubö, A., & Meinecke, C. (2011). Electrophysiological correlates of target eccentricity in texture segmentation. *International Journal of Psychophysiology*, 80(3), 198-209.
- Sharbrough, F., Chatrian, G.-E., Lesser, R. P., Lüders, H., Nuwer, M., & Picton, T. W. (1991). American Electroencephalographic Society Guidelines for Standard Electrode Position Nomenclature. *Journal of clinical Neurophysiology*, 8(2), 200-202.
- Smulders, F. T. (2010). Simplifying jackknifing of ERPs and getting more out of it: retrieving estimates of participants' latencies. *Psychophysiology*, 47(2), 387-392.
- Smulders, F. T., & Miller, J. O. (2012). The lateralized readiness potential. *The Oxford handbook of event-related potential components*, 209-229.
- SPSS, I. (2016). SPSS Statistics for Windows (Version 24.0). Chicago: SPSS Inc.
- Squire, L. R., Ojemann, J. G., Miezin, F. M., Petersen, S. E., Videen, T. O., & Raichle, M. E. (1992). Activation of the hippocampus in normal humans: a functional anatomical study of memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89(5), 1837-1841.
- Stürmer, B., Ouyang, G., Zhou, C., Boldt, A., & Sommer, W. (2013). Separating stimulus-driven and response-related LRP components with Residue Iteration Decomposition (RIDE). *Psychophysiology*, 50(1), 70-73.
- Team, R. C. (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Theeuwes, J. (1991). Cross-dimensional perceptual selectivity. *Perception & Psychophysics*, 50(2), 184-193.
- Theeuwes, J. (1992). Perceptual selectivity for color and form. *Perception & Psychophysics*, 51(6), 599-606.
- Theeuwes, J. (1994). Stimulus-driven capture and attentional set: selective search for color and visual abrupt onsets. *Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance*, 20(4), 799.

- Töllner, T., Rangelov, D., & Müller, H. J. (2012). How the speed of motor-response decisions, but not focal-attentional selection, differs as a function of task set and target prevalence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(28), E1990-E1999.
- Townsend, J. T. (1969). *Mock parallel and serial models and experimental detection of these*. Paper presented at the Purdue Centennial Symposium on Information Processing.
- Townsend, J. T. (1990). Serial vs. parallel processing: Sometimes they look like Tweedledum and Tweedledee but they can (and should) be distinguished. *Psychological Science*, *1*(1), 46-54.
- Townsend, J. T., & Wenger, M. J. (2004). A theory of interactive parallel processing: new capacity measures and predictions for a response time inequality series. *Psychological review*, *111*(4), 1003.
- Treisman, A., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive psychology*, *12*(1), 97-136.
- Treisman, A., & Souther, J. (1985). Search asymmetry: A diagnostic for preattentive processing of separable features. *Journal of Experimental Psychology: General*, *114*(3), 285.
- Tsotsos, J. K. (1990). Analyzing vision at the complexity level. *Behavioral and brain sciences*, *13*(3), 423-445.
- Ulrich, R., & Miller, J. (2001). Using the jackknife-based scoring method for measuring LRP onset effects in factorial designs. *Psychophysiology*, *38*(5), 816-827.
- Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (1994). 'What' and 'where' in the human brain. *Current opinion in neurobiology*, *4*(2), 157-165.
- Van Selst, M., & Jolicoeur, P. (1994). A solution to the effect of sample size on outlier elimination. *The quarterly journal of experimental psychology*, *47*(3), 631-650.
- Van Zandt, T., & Townsend, J. T. (1993). Self-terminating versus exhaustive processes in rapid visual and memory search: An evaluative review. *Perception & Psychophysics*, *53*(5), 563-580.
- Verleger, R. (1997). On the utility of P3 latency as an index of mental chronometry. *Psychophysiology*, *34*(2), 131-156.
- Verleger, R., Jaśkowski, P., & Wascher, E. (2005). Evidence for an integrative role of P3b in linking reaction to perception. *Journal of Psychophysiology*, *19*(3), 165-181.
- Verleger, R., Metzner, M. F., Ouyang, G., Śmigajewicz, K., & Zhou, C. (2014). Testing the stimulus-to-response bridging function of the oddball-P3 by delayed response signals and residue iteration decomposition (RIDE). *NeuroImage*, *100*, 271-280.

- Vogel, E. K., & Machizawa, M. G. (2004). Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*, 428(6984), 748.
- Wascher, E., & Wauschkuhn, B. (1996). The interaction of stimulus-and response-related processes measured by event-related lateralizations of the EEG. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 99(2), 149-162.
- West, G. L., Drisdelle, B. L., Konishi, K., Jackson, J., Jolicoeur, P., & Bohbot, V. D. (2015). Habitual action video game playing is associated with caudate nucleus-dependent navigational strategies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1808), 20142952.
- Wickham, H., & Henry, L. (2018). tidy: Easily Tidy Data with 'spread()' and 'gather()' Functions (Version 0.8.1).
- Wolber, M., & Wascher, E. (2005). The Posterior Contralateral Negativity as a Temporal Indicator of Visuo-Spatial Processing. *Journal of Psychophysiology*, 19(3), 182-194. doi:10.1027/0269-8803.19.3.182
- Wolfe, J. M. (1994). Guided search 2.0 a revised model of visual search. *Psychonomic bulletin & review*, 1(2), 202-238.
- Wolfe, J. M. (1998). Visual search. *Attention*, 1, 13-73.
- Wolfe, J. M., Cave, K. R., & Franzel, S. L. (1989). Guided search: an alternative to the feature integration model for visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance*, 15(3), 419.
- Wolfe, J. M., & Gray, W. (2007). Guided search 4.0. *Integrated models of cognitive systems*, 99-119.
- Wolfe, J. M., & Horowitz, T. S. (2004). What attributes guide the deployment of visual attention and how do they do it? *Nature reviews neuroscience*, 5(6), 495.
- Woodman, G. F., & Luck, S. J. (1999). Electrophysiological measurement of rapid shifts of attention during visual search. *Nature*, 400(6747), 867.
- Woodman, G. F., & Luck, S. J. (2003). Serial deployment of attention during visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance*, 29(1), 121.
- Woody, C. D. (1967). Characterization of an adaptive filter for the analysis of variable latency neuroelectric signals. *Medical and biological engineering*, 5(6), 539-554.
- Wurtz, R. H., & Mohler, C. W. (1976). Organization of monkey superior colliculus: enhanced visual response of superficial layer cells. *Journal of neurophysiology*, 39(4), 745-765.

# Annexe I

Calcul du ratio des TR représenté par la latence de la composante N2pc. Nous avons utilisé les TR moyens et les latences de la N2pc, mesurés en ms, pour chacun des groupes ci-dessous (essais et participants lents ou rapides). En premier lieu, la différence entre les participants et les essais rapides et lents a été calculé pour les latences de la composante N2pc et les TR. Ce calcul nous a donné quatre valeurs (la dernière rangée du tableau ci-dessus). Par la suite, nous avons divisé la différence pour la N2pc par la différence pour les TR, ce qui nous donne une idée de la représentation des TR par la latence de la N2pc.

	Inter-sujets		Intra-sujets	
	TR	Latence	TR	Latence
Rapide	590	207	576	210
Lent	750	219	764	216
Différence	160	12	188	6

## Calcul des ratios:

Inter-sujets:  $12 / 160 = 0.08$

Intra-sujet:  $6 / 188 = 0.03$