

Université de Montréal

**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**

par

Isabelle Corriveau

Département de psychologie

Faculté des Arts et des Sciences

Thèse présentée à la Faculté des Études Supérieures et Postdoctorales

en vue de l'obtention du grade de Philosophiae doctor

en Psychologie- Recherche et Intervention

option Neuropsychologie Clinique

Décembre, 2016

© Isabelle Corriveau, 2016

Résumé

L'objectif général de cette thèse a pour but de clarifier, à l'aide de l'électrophysiologie, les mécanismes fondamentaux sous-jacents au déploiement de l'attention visuo-spatiale et spécifiques au traitement d'une cible et d'un distracteur. Elle permet ainsi une meilleure compréhension de l'interaction entre une cible et des distracteurs (saillants et non-saillants) en compétition pour l'activation d'une représentation dans le cortex visuel. La première étude a pour but de comprendre l'effet de deux conditions sur le déploiement de l'attention, soit la distance spatiale entre une cible et un distracteur saillant ainsi que la présence de distracteurs non-saillants sur le déploiement de l'attention visuo-spatiale. L'amplitude de la N2pc est plus grande lorsque les deux items saillants sont situés loin l'un de l'autre. Parallèlement, son amplitude est également plus grande lorsqu'un plus grand nombre de distracteurs non-saillants sont présents dans le champ visuel. L'absence d'interaction entre ces deux conditions montre un effet additif dans le traitement de cibles et de distracteurs et non pas le fruit d'un seul mécanisme. La deuxième étude approfondit cet effet additif en plaçant un des deux items saillants sur la ligne médiane alors que l'autre est situé sur un des deux côtés du champ visuel, séparant ainsi les processus reliés à la cible et au distracteur. On note la présence claire d'une positivité (P2pc) entre la N2pc et la SPCN lorsqu'un distracteur saillant est latéralisé. Ensuite, les processus attentionnels et post-attentionnels (reflétés par P1pc, N2pc, P2pc, SPCN) se voient tous retardés par la présence de distracteurs peu saillants. Les résultats montrent aussi qu'une plus grande distance spatiale entre deux items saillants affecte les processus reliés à la cible (reflétés par une N2pc retardée et ayant une plus grande amplitude) et les processus liés au distracteur (retarde le début de la P2pc). Cet effet additif influence donc différemment les processus responsables du traitement de la cible et du distracteur saillant. Nous proposons qu'un processus d'individuation puisse être utilisé par le système visuel pour parvenir à sélectionner seulement les informations importantes. Également, deux possibles hypothèses sont présentées pour comprendre la P2pc : elle pourrait refléter des mécanismes de suppression du distracteur ou encore résulter de la terminaison des processus attentionnels.

Mots-clés : psychologie, attention visuo-spatiale, compétition entre items saillants, électrophysiologie, PRE, distracteurs non-saillants, distance, P1pc, N2pc, P2pc, SPCN.

Abstract

The general objective of this thesis was to use electrophysiological measures to better understand the fundamental mechanisms underlying visual spatial attention deployment, and more specifically, target and distractor processing. The primary goal was to better understand the competition for active representation in the visual cortex between a target and distractors (salient and non-salient). In the first study, the experiment was designed to observe the effects of two main manipulations on attentional deployment: spatial distance between a target and a salient distractor and presence/absence of non-salient distractors. Results showed that N2pc amplitude is larger when two salient items are situated farther from each other in comparison to when they were close. Furthermore, the amplitude of the N2pc was larger with an increase in non-salient distractors in the display. No interaction was found between these two conditions, suggesting that these two conditions represent independent mechanisms (e.g. they are additive effects) involved in target and distractor processing. In the second study, these manipulations, and more specifically the additive effect between them, is studied in more detail, by putting one salient item on the midline while the other is on either lateral side. First, we identified a clear positivity between the N2pc and the SPCN components elicited when a salient distractor is lateral which we called the P2pc (P-2-posterior-contralateral). Second, the attentional and post-attentional components measured (the P1pc, N2pc, P2pc, SPCN) are delayed by the addition of non-salient distractors in the display. Third, a greater spatial distance between two salient items has a significant effect on lateral target processing (reflected by a delayed N2pc and a larger amplitude) and a partial effect on lateral distractor processing (delayed P2pc onset). This additive effect influenced processing related to lateral target differently than processing related to a lateral salient distractor. We propose that these effects suggest an individuation process taking place in the visual system selecting important information and ignoring irrelevant information. Two possible hypothesis are suggested for the P2pc: This positivity could either reflect active suppression mechanisms or some attentional termination process.

Keywords: psychology, visual spatial attention, salients items competition, electrophysiology, ERPs, non-salient distractors, distance, P1pc, N2pc, P2pc, SPCN.

Table des matières

RÉSUMÉ.....	II
ABSTRACT.....	III
LISTE DES TABLEAUX.....	VI
LISTE DES FIGURES.....	VII
LISTE DES ABRÉVIATIONS	IX
REMERCIEMENTS.....	XI
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	13
PRÉAMBULE	13
ATTENTION VISUELLE- MÉCANISMES NEURONAUX CHEZ LE SINGE ET L’HUMAIN.....	15
<i>Le modèle de la compétition biaisée : Sommaire des études sur les singes et l’humain</i>	<i>15</i>
<i>Retour sur les mécanismes neuronaux chez le singe et l’humain : quelle est la prochaine étape?</i>	<i>21</i>
ÉTUDES EN ÉLECTROENCÉPHALOGRAPHIE HUMAINE.....	22
<i>La composante N2pc : son rôle, ses débats et ses positivités associées</i>	<i>23</i>
<i>Suivant la composante N2pc : la composante SPCN.....</i>	<i>29</i>
OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES	31
<i>Étude 1.....</i>	<i>31</i>
<i>Étude 2.....</i>	<i>32</i>
CHAPITRE 2 : SALIENT-TARGET-DISTRACTOR DISTANCE AND NON-SALIENT DISTRACTOR INTERFERENCE HAVE ADDITIVE EFFECTS ON ATTENTIONAL SELECTION: EVIDENCE FROM N2PC	33
ABSTRACT	34
INTRODUCTION	35
METHOD	40
RESULTS	45
DISCUSSION.....	54
REFERENCES	63
CHAPITRE 3 : THE N2PC–P2PC YIN–YANG: IMPLICATIONS FOR TARGET AND DISTRACTOR PROCESSING	69

ABSTRACT	70
INTRODUCTION	71
METHOD	79
RESULTS	85
DISCUSSION.....	98
REFERENCES	109
CHAPITRE 4 : DISCUSSION GÉNÉRALE	116
BIBLIOGRAPHIE	130

Liste des tableaux

Chapitre 2

Tableau 1. *a) Moyenne du niveau de précision (pourcentage) et des temps de réponse (TR, en ms) pour chaque distance spatiale (courte, intermédiaire, longue), avec les écarts-types entre parenthèses. b) Moyenne du niveau de précision (pourcentage) et des temps de réponse (TR, en ms) pour chaque condition de distracteurs non-saillants (présence/absence) avec les écarts-types entre parenthèses. c) Moyenne du niveau de précision (pourcentage) et des temps de réponse (TR, en ms) pour évaluer les interactions entre les deux conditions principales (distance spatiale et distracteurs non-saillants), avec les écarts-types entre parenthèses.*

Tableau 2. *Moyennes d'amplitudes (en μV) pour chaque composante PRE, pour chaque distance spatiale (courte, intermédiaire ou longue) et pour chaque condition de distracteurs non-saillants (présence ou absence), avec les écarts-types entre parenthèses.*

Chapitre 3

Tableau 1. *Moyenne des temps de réponse (TR, en ms) et moyenne des proportions de bonnes réponses pour chaque distance spatiale entre les items saillants (proche ou éloignée), pour chaque configuration (cible latérale ou distracteur latéral), avec les écarts-types entre parenthèses.*

Tableau 2. *Moyenne des temps de réponse (TR, en ms) et moyenne des proportions de bonnes réponses pour chaque condition de distracteurs non-saillants (présence ou absence), pour chaque configuration (cible latérale ou distracteur latéral), avec les écarts-types entre parenthèses.*

Tableau 3. *Moyennes d'amplitudes (en μV) pour chaque composante PRE, pour chaque distance spatiale entre les items saillants (proche ou éloignée), pour chaque condition de distracteurs non-saillants (présence ou absence), dépendamment de la configuration (cible latérale ou distracteur latéral), avec les écarts-types entre parenthèses.*

Liste des figures

Chapitre 2

Figure 1. a) Séquence d'un essai et exemple d'un stimulus de l'expérience (c.-à.-d. distance spatiale intermédiaire et présence de distracteurs non-saillants). Chaque essai commençait avec la présentation de stimuli, suivis d'un feedback. Les participants devaient rapporter l'orientation du T (droit ou inversé). b) Exemple d'un stimulus de l'expérience pour la condition courte distance spatiale et présence/absence de distracteurs non-saillants adjacents à la cible.

Figure 2. Grande moyenne des composantes latéralisées aux électrodes PO7/PO8. Axe des X: Temps depuis le début du stimulus (ms). Axe des Y: amplitude moyenne (microvolts). a) Chaque onde colorée représente l'interaction entre deux conditions principales (distance spatiale et distracteurs non-saillants). b) Chaque onde représente l'effet principal des distances spatiales. c) Chaque onde représente l'effet principal des distracteurs non-saillants.

Figure 3. Distribution sur le cuir chevelu pour la composante N2pc (fenêtre de 230 à 265 ms) pour a) chaque distance spatiale: courte, intermédiaire et longue. b) chaque condition de distracteurs non-saillants (présence ou absence)

Chapitre 3

Figure 1. Exemple de stimulus pour illustrer chaque possible condition : 1) Courte distance, cible latérale, bleue, inversée située sur le côté droit du champ visuel, absence de distracteurs non-saillants; 2) Longue distance, cible grise, inversée et située sur la ligne médiane, distracteur saillant sur le côté droit du champ visuel, absence de distracteurs non-saillants; 3) Courte distance, cible latérale, bleue, droite et située du côté gauche du champ visuel, présence de distracteurs non-saillants; 4) Longue distance, cible bleue, inversée située sur la ligne médiane, distracteur saillant sur le côté droit du champ visuel, présence de distracteurs non-saillants.

Figure 2. Grande moyenne des composantes latéralisées aux électrodes PO7/PO8 pour la configuration cible latérale ainsi que pour chaque combinaison de distance spatiale et de distracteurs non-saillants.

Figure 3. Grande moyenne des composantes latéralisées aux électrodes PO7/PO8 pour la configuration distracteur latéral ainsi que pour chaque combinaison de distance spatiale et de distracteurs non-saillants.

Figure 4. Grande moyenne des composantes latéralisées aux électrodes PO7/PO8, pour chaque combinaison de distance spatiale et de distracteurs non-saillants (toutes autres conditions confondues).

Figure 5. Grande moyenne de la distribution du voltage sur le cuir chevelu pour les composantes N2pc et P2pc (toutes conditions confondues).

Liste des Abréviations

ANOVA : Analyse de la variance (*Analysis of Variance*)

EEG : Électroencéphalographie

HEOG : *Horizontal Electrooculogram*

Hz : Hertz

PRE (*ERPs*) : Potentiels reliés aux événements (*Event-Related Potentials*)

MEG : Magnétoencéphalographie

IRMf (*fMRI*) : Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (*Functional Magnetic Resonance Imaging*)

MCTV (*VSTM*) : Mémoire à court-terme visuelle (*Visual Short Term Memory*)

ms : milliseconde (*millisecond*)

N2pc : *Negative 2 Posterior Contralateral*

N_T : *Target Negativity*

Ppc : *Positivity Posterior Contralateral*

Ptc : *Posterior Temporal Contralateral*

P_D : *Distractor Positivity*

SPCN : *Sustained Posterior Contralateral Negativity*

μV : Microvolt

VEOG : *Vertical Electrooculogram*

À papa Nan,

Remerciements

La thèse de doctorat est un travail qui s'échelonne sur plusieurs années, ce qui signifie qu'elle finit par faire partie intégrante de la personne que nous sommes. C'est un long parcours qui comporte des réussites, mais également plusieurs obstacles à surmonter. Les défis sont plus faciles à affronter lorsque nous sommes bien entourés. Je veux donc prendre ce moment pour remercier les gens qui ont cru en moi et qui ont fait de mon parcours doctoral une épreuve franchissable.

Je veux d'abord remercier Pierre Jolicoeur, mon directeur de recherche qui m'a transmis sa passion pour la science. D'une grande vivacité d'esprit, Pierre est quelqu'un avec qui les discussions sont enrichissantes et se terminent la plupart du temps avec des questions plutôt que des réponses. Je retiendrai toujours ce que tu m'as transmis au travers de ces années : « Si tu veux construire une bonne théorie, la meilleure façon est d'aller à l'encontre de celle-ci. Si ta théorie est bonne, elle n'en ressortira que plus forte. ». Merci également à mes collègues de laboratoire, présents et passés, pour votre support technique et moral ainsi que pour nos discussions informelles sur des sujets aussi différents les uns que les autres. J'ai appris beaucoup à vos côtés! Certaines d'entre elles sont même devenues des amies proches (et des colocs!) avec qui j'aime me retrouver peu importe le type d'activités. Merci également à la généreuse disponibilité de certains membres du CERNEC, soit Ping et Stéphane, qui ont su veiller sur la santé de mes appareils électroniques ainsi que des logiciels Matlab et Brain Vision Analyzer.

Merci à toutes les personnes influentes que j'ai rencontrées durant mon doctorat : des chercheurs jusqu'aux superviseurs cliniques. Je n'oublierai jamais vos enseignements qui teignent quotidiennement la professionnelle que je suis devenue. Isabelle, merci tout spécialement à toi : tu trouves toujours les bons mots! Je suis contente de t'avoir trouvée.

Merci à ma charmante cohorte de R/I en neuropsychologie (Bianca, Natacha, Joanie, Véronique, Jenny, Geneviève, Johnathan) avec qui une belle amitié s'est développée et qui j'espère continuera encore longtemps peu importe le chemin pris par chacun! On se sent

mieux lorsqu'on sait qu'on vit les mêmes hauts, les mêmes bas et lorsque l'encouragement mutuel est au rendez-vous tout au long de ce programme exigeant.

Merci à François d'avoir été d'une grande patience, d'un énorme support moral et qui a fait preuve d'empathie dans les moments où je me sentais glisser et plus particulièrement lors de la dernière ligne droite! Je veux également remercier amis(es) de longue date ainsi que ceux et celles que j'ai rencontrés durant mon doctorat : vous m'avez suivie et encouragée au cours de mon développement de neuropsychologue et chercheure. Vous avez été pour moi une source de réconfort, permettant de décompresser dans les moments les plus anxiogènes.

Finalement, un merci distinctif à mes très chers parents pour votre support, votre confiance par rapport à mes choix ainsi que pour vos encouragements constants depuis le début de ma scolarité. Vos enseignements m'ont permis d'intégrer quotidiennement de la persévérance dans les défis, du professionnalisme, de l'initiative et de l'adaptation rapide aux nouvelles situations. David, Catherine et Jean-François, je n'aurais pas pu y arriver sans vos encouragements et les moments où vous me changiez les idées. Ma force, c'est vous qui me la transmettez! Vous êtes à vous cinq, un trésor précieux.

Chapitre 1 : Introduction générale

Préambule

Notre système visuel est constamment bombardé d'information provenant de notre environnement. Avez-vous déjà joué à « Où est Charlie »? Avez-vous déjà essayé de trouver un ami dans une foule? Vous avez probablement fait usage de vos capacités attentionnelles pour effectuer ces tâches! Par contre, notre système cognitif visuel ne peut pas traiter toutes les informations présentes dans l'environnement. Possédant des capacités limitées, il peut seulement sélectionner une partie des informations sur notre rétine qui va être traitée ultérieurement (Desimone & Duncan, 1995; Luck, Girelli, McDermott, & Ford, 1997; Pashler, 1998). L'efficacité de l'attention visuo-spatiale est donc importante pour filtrer et sélectionner les informations importantes (ex : une cible) et de faire abstraction des informations superflues (ex : des distracteurs).

En plus d'avoir des ressources attentionnelles visuelles sélectives et limitées, une personne peut sélectionner un stimulus volontairement ou involontairement (Desimone & Duncan, 1995; Luck, Girelli, McDermott, & Ford, 1997; Pashler, 1998). Dans le premier cas, il est possible de sélectionner un stimulus sur la base de contrôles descendants. En effet, notre attention est dirigée volontairement vers un stimulus pertinent selon des objectifs (ex : volonté de la personne, instructions d'une tâche). Les contrôles descendants sont importants dans plusieurs contextes, car ils nous permettent de porter attention aux stimuli saillants (ex : chercher son ami qui porte un manteau bleu dans une foule) et d'ignorer les autres stimuli non-saillants ou non-essentiels. Dans d'autres situations, le déploiement de l'attention peut se faire davantage via des facteurs ascendants, c'est-à-dire des caractéristiques saillantes du stimulus (forme, couleur, grosseur). Un stimulus pourrait être par exemple très saillant par rapport à d'autres stimuli dans le même environnement (ex : voir un symbole d'arrêt de couleur rouge lorsqu'on est au volant de notre voiture dans une forêt verte). Les facteurs ascendants sont très utiles, comme dans le cas où il y a une urgence (ex : détecter les gyrophares d'une ambulance). Cependant, lorsqu'on déploie notre attention sur un aspect saillant mais non-

important pour compléter une tâche, ce genre d'attention involontaire peut être désavantageux. Il y a donc un risque de traiter des informations non pertinentes.

Ainsi, si notre système cognitif est sélectif, possède des capacités limitées et peut être influencé par un déploiement attentionnel volontaire ou involontaire, il existe probablement une compétition entre les items du champ visuel pour être représentés dans le cortex visuel. Il arrive même que notre système traite des informations qui auraient dues être ignorées, ce qui montre que des distracteurs ne sont pas toujours filtrés efficacement (Eriksen & Eriksen, 1974). Cette compétition entre les informations visuelles importantes et non-importantes reste encore un vif débat dans la littérature. En utilisant diverses méthodologies (études animales, techniques d'imagerie, électroencéphalographie), les chercheurs travaillent de concert afin de répondre à la question suivante : « Où, quand et de quelle manière peut-on ignorer efficacement ces distracteurs dans le traitement des informations visuelles? ». Dans le cadre de cette thèse, des réponses à cette question de recherche colossale sont apportées afin d'expliquer davantage la compétition entre une cible et des distracteurs dans le cortex visuel, tout en utilisant l'électroencéphalographie.

Plus précisément, l'objectif général de cette thèse est donc de clarifier les mécanismes fondamentaux sous-jacents au déploiement de l'attention visuo-spatiale et spécifiques au traitement d'une cible ou d'un distracteur. Dans la section de l'introduction, un survol des études sur les singes et ses parallèles avec celles sur le cortex humain décrivent les caractéristiques de l'attention visuo-spatiale. Une autre section traite des études en électrophysiologie ainsi que des composantes PREs utilisées dans la présente thèse. La section de l'introduction se termine avec les objectifs et les hypothèses des deux études. Ensuite, les deux articles sont présentés afin d'apporter de nouvelles réponses à cette compétition entre cibles et distracteurs. Finalement, dans la dernière section sont présentés : la synthèse des résultats des articles, les forces et les limitations de la thèse ainsi qu'une ouverture vers les prochaines recherches dans le domaine de l'attention visuo-spatiale et de la mémoire à court-terme visuelle.

Attention visuelle- Mécanismes neuronaux chez le singe et l'humain

Dans les années '50-'60, plusieurs études ont tenté d'expliquer comment le système visuel traite des informations importantes et non-importantes. Des théories du filtrage de l'information ont émergé (Broadbent, 1958; Deutsch & Deutsch, 1963; Treisman, 1960, 1969) afin de déterminer le niveau de traitement auquel la cible est sélectionnée (précocement, tardivement, etc.). Puis, dans le but de cumuler des données relatives à la physiologie de l'attention, les études utilisant le modèle animal se sont multipliées pour préciser les mécanismes neuronaux de l'attention visuo-spatiale chez le singe. Parallèlement, le nombre grandissant d'études utilisant diverses techniques (EEG, MEG, PREs, IRMf...) ont permis de lier les recherches animales avec celles reliées au cortex visuel chez l'humain.

Plusieurs modèles théoriques basés sur les études animales et d'imagerie ont été proposés pour expliquer les mécanismes neuronaux sous-tendant l'interaction compétitive entre plusieurs items (importants et non-importants) dans le champ visuel en vue d'une représentation dans les étapes subséquentes du traitement. Un des plus influents (et encore aujourd'hui!) est le modèle de la compétition biaisée de Desimone et Duncan (1995). Ce modèle sera présenté, dans la prochaine section, avec les études qui ont mené vers sa conceptualisation et qui représentent la base théorique des mécanismes neuronaux de cette thèse.

Le modèle de la compétition biaisée : Sommaire des études sur les singes et l'humain

Au milieu des années '60, les auteurs se sont intéressés au modèle animal (surtout les singes) afin de mieux comprendre les aspects de l'attention visuelle. Ces études ont apporté des réponses fondatrices sur les corrélats neuronaux de la compétition entre plusieurs items dans le champ visuel. Desimone et Duncan (1995) ont subséquemment établi un modèle de la compétition biaisée en intégrant les études cellulaires sur l'attention visuo-spatiale tout en expliquant les mécanismes de l'attention sélective dans le cortex visuel humain. Le modèle

repose sur le principe général suivant : étant donné que le système visuel ne peut traiter qu'un nombre limité de stimuli en même temps, il y aurait donc une compétition entre plusieurs items du champ visuel pour une représentation consciente ultérieure. Les postulats fondamentaux de ce modèle sont présentés dans les paragraphes suivants.

Les capacités de traitement limitées du cortex visuel

D'abord, un des premiers postulats repose sur le fait que les items situés dans notre champ visuel compétitionnent pour une réponse neuronale, puisque le cortex visuel a des capacités de traitement limitées. En effet, dans les études physiologiques utilisant l'enregistrement d'électrodes unitaires, la réponse d'un champ récepteur d'un neurone est plus importante lorsqu'un stimulus est présenté seul que lorsque deux stimuli sont présentés dans ce même champ (Britten & Heuer, 1999; Moran & Desimone, 1985; Reynolds, Chelazzi, & Desimone, 1999; Luck, Chelazzi, Hillyard, & Desimone, 1997; Miller, Gochin, & Gross, 1993). Ceci a démontré que ces deux stimuli interagissent entre eux en se supprimant mutuellement (et ne sont donc pas traités indépendamment), ce qui a été interprété comme une compétition pour une représentation neuronale en vue des futures étapes du traitement des informations visuelles. Cette suppression entre plusieurs items dans le champ visuel a été localisée dans plusieurs régions du cortex visuel, dont V2, V4, MT (temporal médian; *middle temporal*), MST (temporal supérieur médian; *medial superior temporal*) et IT (temporal inférieur; *inferior temporal*; Moran & Desimone, 1985; Reynolds, Chelazzi, & Desimone, 1999; Recanzone, Wurtz, & Schwartz, 1997; Sato, 1989). Des résultats sur le cortex humain et utilisant l'IRMf suggèrent que, dans des régions similaires, une compétition inter-items dans les champs récepteurs était présente lorsque ceux-ci étaient présentés de manière simultanée et non séquentiellement (Beck & Kastner, 2005, 2007; Kastner, De Weerd, Desimone, & Ungerleider, 1998; Kastner et al., 2001).

De plus, il a été démontré que les aires V1 et V2 ont des neurones dont les champs récepteurs sont plus petits (e.g. Motter, 1993). Donc, comme très peu d'information peut être contenue dans ces champs récepteurs, il y a moins de suppression possible. Les champs

récepteurs des neurones dans les autres régions (ex : V4, TEO, V3A et MT) sont d'une dimension plus large et peuvent contenir plus d'informations (et donc davantage de suppression mutuelle). En effet, la taille des champs récepteurs du cortex visuel augmente au fur et à mesure de leur progression dans les régions du cortex visuel, ce qui signifie que la suppression mutuelle des stimuli est moins importante dans les régions primaires, mais devient de plus en plus importante dans les régions extratriées ventrales et dorsales (Boussaoud, Desimone, & Ungerleider, 1991; Gattass, Gross, & Sandell, 1981; Gattass, Sousa, & Gross, 1988; Kastner & Ungerleider, 2001). D'abord, il a été mesuré chez le singe que V1 aurait une taille d'environ 0.2° , V4 serait de 3° , TEO de 6° , TE de 25° (Boussaoud et al., 1991; Ungerleider & Desimone, 1989) et IT se situerait entre 20 et 30 degrés et même davantage. Chez l'humain, des résultats très similaires ont été observés : les études en IRMf ont trouvé des champs de récepteurs semblables au plan de la grosseur (Boussaoud, Desimone, & Ungerleider, 1991; Gattass, Gross, & Sandell, 1981; Gattass, Sousa, & Gross, 1988). Les champs récepteurs dans V1 seraient plus petits que 2° , ceux dans V2 seraient entre 2° et 4° et ceux dans V4 seraient de 6° (Kastner, De Weerd, Pinsk, Elizondo, Desimone, & Ungerleider, 2000; Kastner et al., 2001). Dans la région TEO, les champs récepteurs seraient plus étendus que ceux dans V4. Cela signifie que, lorsque le nombre d'items présents dans le champ visuel est augmenté, ces items ont plus de risques de se retrouver à une très courte distance les uns des autres. Ainsi, ils risquent de se situer dans un même champ récepteur et de subir davantage de suppression.

Les résultats présentés dans les paragraphes précédents suggèrent que la compétition inter-items augmente au fur et à mesure de leur progression dans les régions du cortex visuel : peu ou pas de compétition dans les régions primaires et beaucoup de compétition dans les régions (ex : V4). Des études en IRMf ont également découvert que, plus la distance entre les items était importante, moins de suppression était observée dans les champs récepteurs (Kastner, De Weerd, Pinsk, Elizondo, Desimone, & Ungerleider, 2000). Un problème a donc été identifié : comme chaque neurone code pour un type de stimulus, les caractéristiques des stimuli situés dans le même champ récepteur pourraient accidentellement être combinés (surtout lorsque les items sont proches l'un de l'autre). Ainsi, sans processus attentionnel, on

ne saurait pas lesquelles appartiennent au même stimulus, ce qui résulterait en une conjonction illusoire (Robertson, 2003; Treisman, 1960, 1969; Treisman & Gelade, 1989). Un processus attentionnel servirait donc à organiser les caractéristiques et à les attribuer au stimulus approprié afin que l'on puisse choisir l'item voulu. Cette analyse des caractéristiques des stimuli permettrait donc de réduire cette ambiguïté dans le champ récepteur afin de choisir l'item pertinent (Théorie de la résolution de l'ambiguïté; Luck et al., 1997). D'autres résultats ont permis d'approfondir la manière dont les champs récepteurs gèrent l'information qu'ils contiennent. Ainsi, le champ récepteur se rapetisse pour n'inclure que l'item d'intérêt, laissant les autres items non désirés à l'extérieur du champ récepteur (Moran & Desimone, 1985; Reynolds & Desimone, 1999), ce qui résout la compétition inter-items. Ceci représente une façon de filtrer l'information pertinente en éliminant les distracteurs situés autour de la cible.

Les facteurs ascendants (*bottom-up*) et les contrôles descendants (*top-down*)

Également, un autre postulat très important du modèle de Desimone et Duncan (1995) est qu'il n'y a pas un seul et simple système général contrôlant l'attention. En effet, la compétition inter-items peut être biaisée en faveur d'un ou de plusieurs items du champ visuel, selon des facteurs ascendants (*bottom-up*) ou des contrôles descendants (*top-down*). Ce postulat est d'autant plus important, car il décrit l'interaction entre une cible et ses distracteurs (saillants ou non) dans le champ visuel. Les facteurs ascendants sont souvent des processus perceptuels et automatiques, hors de notre contrôle conscient. Prenons par exemple un champ visuel non-homogène (c.à.d. un item bleu parmi des items oranges). L'item bleu sauterait à nos yeux (*pop-out*), puisqu'il est très facile à discriminer parmi les autres objets (par exemple, voir Duncan, 1989). Ainsi, on peut observer l'influence des facteurs ascendants dans des situations où il y a un biais vis-à-vis des items qui détonent de par leurs caractéristiques différentes en comparaison aux autres objets (ex : taille, luminance, mouvement; Treisman & Gormican, 1988). Également, dans certaines circonstances, les distracteurs ne sont pas entièrement filtrés, surtout s'ils comportent une certaine saillance (par exemple, un distracteur bleu parmi des items rouges qui incluent une cible). Treisman et Gelade (1980) ont remarqué dans leur étude, une augmentation d'environ 50 ms dans le temps de réponse pour trouver la cible à chaque fois qu'un distracteur est ajouté dans le champ visuel. Nous savons aujourd'hui

que cette augmentation dépend de la nature de la relation entre la cible et les distracteurs. Par exemple, une augmentation des temps de réponse est possible si les distracteurs partagent partiellement des caractéristiques communes avec la cible (c'est-à-dire des cibles conjonctives) et que ces distracteurs sont eux-mêmes hétérogènes par rapport à leurs caractéristiques (Duncan & Humphreys, 1989).

Cependant, si notre système visuo-attentionnel n'était influencé que par des facteurs ascendants, il y aurait plusieurs situations où trouver les informations importantes à la tâche réalisée serait difficile (ex : localiser un ami dans une foule). Donc, le modèle souligne que la compétition est biaisée, puisque des mécanismes descendants (*top-down*, par exemple des objectifs) nous poussent à porter attention à un certain type de stimuli plutôt qu'à un autre (Beck & Katsner, 2009; Desimone & Duncan, 1995). Donc, les items à rechercher dans le champ visuel sont souvent reliés à une représentation mentale située dans notre mémoire de travail (cortex visuel); cette description a été nommée le gabarit attentionnel (*attentional template*; Duncan & Humphreys, 1989). Donc, la recherche visuelle d'un item dans le champ visuel rempli d'items est facilitée par ce gabarit qui contient n'importe quelle caractéristique nécessaire (ex : couleur, forme, localisation) pour retrouver cet item efficacement (ex : la lettre T, à l'endroit, de couleur bleue, localiser à droite). Suivant la règle de ce gabarit attentionnel, le poids donné aux distracteurs pour compétitionner avec la cible serait bas, en autant que ceux-ci ne partagent pas de caractéristiques avec celles du gabarit attentionnel.

Dans le même ordre d'idées, l'étude de Moran et Desimone (1985) a montré que les neurones dans la région V4 avaient des préférences dans le type de stimulus traité. En effet, la réponse neuronale est plus grande lorsque le champ récepteur contient seulement un stimulus préféré (ex : cible) en comparaison à lorsque ce stimulus privilégié est présenté avec un stimulus qui susciterait peu ou pas de réponse (ex : un distracteur) lorsque présenté seul dans ce même champ récepteur. Également, les neurones qui codent pour les caractéristiques d'un stimulus préférentiel (ex : cible) s'activent parallèlement et progressivement à travers les régions du cortex. De plus, les champs récepteurs avoisinant à un champ récepteur contenant

des stimuli préférentiels créeront une suppression, ce qui aura une influence sur le champ récepteur contenant la cible. Subséquemment, il y aura une diminution simultanée de l'activité suppressive des items situés autour de la cible (Beck & Kastner, 2009), ce qui pourrait représenter une manière dont les distracteurs sont filtrés par le système visuel. Également, des études chez le singe et le cortex humain ont montré que la discrimination cible-distracteur semble survenir dans les aires V4 et TEO et très peu dans l'aire TE (Buffalo, Bertini, Ungerleider, & Desimone, 2005; De Weerd, Peralta, Desimone, & Ungerleider, 1999; Gallant, Shoup, & Mazer, 2000), mais que lorsque la distance augmente entre ces items, le filtrage des informations semblent survenir dans des régions plus tardives et ayant de plus grands champs récepteurs (comme TE). Ensuite, suivant l'étude de Moran et Desimone (1985), d'autres données précisent que la réponse des neurones du cortex IT contenant une cible est soutenue à travers le temps (200 ms après que la cible soit présentée), alors que la réponse des neurones qui contiennent le distracteur diminue rapidement jusqu'à l'absence de réponse (Chelazzi, Miller, Duncan, & Desimone, 1993a). Les études sur le cortex humain (Kastner et al., 1998; Kastner, Pinsk, De Weerd, & Desimone, 1999; Kastner & Ungerleider, 2001) ont plutôt suggéré qu'au fur et à mesure des étapes du traitement des informations visuelles, cette augmentation progressive dans la réponse attentionnelle des champs récepteurs, lorsqu'une cible est présentée, représenterait un biais des contrôles descendants (*top-down*; ex : s'attendre à un type de stimulus ou à une certaine localisation de ce stimulus).

La recherche visuelle d'une cible est donc dépendante de l'interaction entre les facteurs ascendants et les contrôles descendants. Ainsi, les facteurs ascendants nous montrent que la cible peut être plus facilement discriminée par rapport à ses distracteurs lorsque ses caractéristiques sont différentes de celles des distracteurs. De plus, des biais descendants influencent l'endroit et/ou les stimuli qui vont mériter un déplacement attentionnel. Il en résultera donc d'une compétition entre des cibles et des distracteurs, surtout si les items sont très proches l'un des autres ou qu'ils partagent des caractéristiques similaires et saillantes.

Sommaire des études sur les lésions chez les humains et les primates

Via leur modèle, Desimone et Duncan (1995) ont également expliqué la compétition biaisée inter-items à l'aide d'un manque de compétition suivant une lésion corticale. Une lésion au cortex pariétal postérieur mène à une négligence des objets (ou des actions) situés dans le champ controlatéral. Ainsi, la négligence de ces items du côté controlatéral crée une extinction de ce côté au profit d'un biais de compétition pour l'autre hémichamp. Alors que Desimone et Duncan (1995) considère ce phénomène comme un débalancement dans la compétition d'un item à un autre, d'autres auteurs (e.g. Posner et al., 1984) l'ont décrit comme un déficit dans le désengagement attentionnel (c.à.d. une difficulté à se désengager du côté ou de l'objet auquel il porte attention). Chez le singe, il faut également souligner que cette lésion unilatérale du cortex pariétal postérieur apporte également des temps de réponse plus lents pour des items situés dans le champ visuel controlatéral (Lynch & McLaren, 1989). De plus, des études animales ont montré qu'une lésion bilatérale ne crée pas un débalancement de la compétition entre les deux champs visuels comme le ferait une lésion unilatérale (Lynch & McLaren, 1989; Wallace, Rosenquist, & Sprague, 1990). Dans le modèle animal tout comme dans les études chez l'humain, les hypothèses d'un déficit de désengagement ou de perte de compétition pour le côté affecté sont toutes deux possibles. Il est de ce fait important de retenir que les régions pariétales semblent jouer un rôle important dans la localisation spatiale d'un item, dans la compétition inter-items, mais pourrait également jouer un rôle dans la génération et le contrôle des signaux biaisés attentionnels de type descendants (*top-down*). Les régions pariétales sont donc une partie cruciale du réseau neuronal de la sélection des informations visuelles.

Retour sur les mécanismes neuronaux chez le singe et l'humain : quelle est la prochaine étape?

En conclusion, en synthétisant les études utilisant les électrodes unitaires chez l'animal ainsi que les techniques d'imagerie chez l'humain, nous savons maintenant que le niveau de compétition entre plusieurs stimuli dans le champ visuel relève de l'interaction de plusieurs

facteurs (taille des champs récepteurs, biais descendants, facteurs ascendants, etc.). Le système visuel est donc plutôt flexible dans la sélection des informations ou leur filtrage selon le contexte. Bien que les études en imagerie cérébrale fonctionnelle (études animales, IRMf) montrent une excellente résolution spatiale permettant de localiser des réseaux de régions corticales responsables de certains états attentionnels chez l'humain, leur résolution temporelle est plutôt pauvre. Les processus cognitifs étant rapidement changeants, une autre méthode doit être utilisée afin de dissocier des mécanismes attentionnels qui opèrent de manière interactive à la milliseconde près. Une solution serait d'utiliser l'électroencéphalographie, pour étudier les changements de ces états attentionnels et les mécanismes sous-jacents au déploiement de l'attention, puisque sa résolution temporelle est excellente. Les études en électrophysiologie sont donc de plus en plus populaires afin d'étudier la compétition entre les items importants et non-pertinents dans le champ visuel. La section suivante rapporte les avancées dans le domaine de l'attention visuo-spatiale via l'utilisation des potentiels évoqués reliés aux événements (PREs), mais également les questions qui seront investiguées dans les études de cette présente thèse.

Études en électroencéphalographie humaine

L'électroencéphalographie (EEG) est une technique qui est utilisée chez l'humain depuis les années '20 et qui permet l'étude du décours temporel (*time course*) de l'activité électrique simultanée de centaines de neurones (Eimer, 2014). Cette technique est non-invasive (électrodes placées sur le cuir chevelu), moins coûteuse comparée aux autres techniques et sa résolution temporelle est très précise (milliseconde). Depuis les années '60, la technique des potentiels évoqués reliés aux événements (PREs; *event-related potentials*) est davantage utilisée dans les études en perception et en attention, en isolant les portions intéressantes du signal EEG (Eimer, 2014; Luck, 2005). Cette technique permet plus précisément, d'étudier les processus cognitifs en enregistrant la somme des potentiels locaux (en microvolts) générés par l'activation simultanée d'un grand nombre de neurones reliées à des événements (ex : stimuli spécifiques). Plusieurs fluctuations stéréotypées, nommées « composantes », suscitées par la présentation de stimuli sensoriels, sont enregistrées. Ces

composantes sont caractérisées par une fenêtre temporelle (en millisecondes), une polarité (voltage positif ou négatif), une distribution sur le cuir chevelu (selon les électrodes) ainsi qu'une sensibilité à certains facteurs expérimentaux. Elles sont généralement nommées selon leurs caractéristiques électrophysiologiques (ex : N2pc, SPCN) et/ou les processus cognitifs qu'elles représentent (ex : MMN). Leur analyse est réalisée sur la base de plusieurs essais mesurant des facteurs expérimentaux similaires. Une moyenne de ces composantes d'un phénomène étudié est calculée afin d'éviter les différences aléatoires d'un essai à l'autre et qui ne sont pas reliés à la tâche demandée. Ces moyennes sont ensuite comparées entre elles selon les conditions expérimentales afin de comprendre davantage les processus cognitifs perceptuels, attentionnels et mnésiques. Dans les études sur les mécanismes du déploiement de l'attention visuo-spatiale, plusieurs composantes représentent des mécanismes sous-jacents successifs reliés au traitement des informations visuelles, soit d'un niveau perceptuel jusqu'à leur traitement en mémoire visuelle (Luck, 2005; Woodman, 2010). Dans la présente thèse, les composantes PREs associées, depuis plusieurs années, à l'attention visuo-spatiale et à la mémoire à court-terme visuelle (c.à.d. respectivement la composante N2pc et la composante SPCN) sont utilisées afin d'étudier la manière dont certains facteurs peuvent moduler l'efficacité du traitement visuel d'une cible et de ses distracteurs. Ces composantes sont décrites dans les paragraphes suivants.

La composante N2pc : son rôle, ses débats et ses positivités associées

Dans le champ d'étude de l'attention visuo-spatiale, un indice électrophysiologique important est la composante N2pc (N2-postérieure-controlatérale). Cette composante a d'abord été identifiée par Luck et Hillyard (1994) et est depuis utilisée comme un indice du déploiement de l'attention visuo-spatiale vers un stimulus ou un endroit (par exemple, voir Luck & Kappenman, 2012, pour une récente revue de la littérature). Composante latéralisée, il est possible d'observer cette négativité aux électrodes postérieures et controlatérales à l'hémichamp où une cible est présentée (en comparaison à aux électrodes ipsilatérales à l'hémichamp attendu). Généralement, cette composante apparaît entre 175 ms et 280 ms suivant la présentation du stimulus et atteint un sommet entre 220 ms et 250 ms (e.g. Dell'Acqua, Sessa, Jolicoeur, & Robitaille, 2006; Brisson & Jolicoeur, 2007a, 2007b). La

composante N2pc représente donc la différence entre les voltages controlatéral et ipsilatéral mesurés aux électrodes postérieures symétriques (O1/O2, PO7/PO8, P7/P8), celles-ci étant posées sur le cuir chevelu au-dessus du cortex occipito-temporal. Des études antérieures (Hopf, Luck, Girelli, Hagner, Mangun, Scheich, et al., 2000; Hopf, Boelmans, Schoenfeld, Heinze & Luck, 2002) ont également lié cette composante à ses générateurs neuronaux, soit les portions latérales des aires inféro-temporales et extrastriées visuelles ainsi qu'une implication des aires pariétales postérieures.

Le plus grand débat entourant la composante N2pc réside dans son lien avec les mécanismes d'attention visuo-spatiale. Certains auteurs croient que cette composante serait liée à des mécanismes de suppression du distracteur (e.g. Luck & Hillyard, 1994a, 1994b; Luck, Girelli, McDermott, & Ford, 1997). Par exemple, Luck et Hillyard ont proposé que la N2pc représenterait un processus de filtrage (*filtering hypothesis*, Luck & Hillyard, 1994a, 1994b), car son amplitude augmente lorsque le nombre de distracteurs à filtrer augmente. Cependant, d'autres penchent plutôt vers des mécanismes de sélection ou d'amplification de la cible (e.g. Eimer, 1996; Mazza, Turatto, & Caramazza, 2009a, 2009b). Par exemple, l'étude d'Eimer (1996) montre que la N2pc est suscitée lorsqu'une cible est présentée seule d'un côté du champ visuel alors qu'un distracteur est présenté de l'autre côté, sans aucun distracteur situé proche de la cible. Une autre étude qui abonde dans le sens des processus liés à l'amplification de la cible (Mazza et al., 2009) a montré que l'amplitude de la N2pc n'est pas modulée par la distance spatiale entre des cibles et des distracteurs, tout en gardant le nombre de distracteurs constant. Cependant, nous pourrions interpréter ces études autrement : l'hypothèse de suppression du distracteur suggérerait qu'il y a suppression dès qu'un distracteur est présent dans le champ visuel. Selon les données d'Eimer (1996), nous pourrions suggérer que la suppression du distracteur ne surviendrait que lorsqu'il y a une compétition avec la cible. Il se donc pourrait que, dans l'étude d'Eimer (1996), la compétition n'ait pas eu lieu, puisque les deux items n'étaient pas situés dans le même champ récepteur. Dans l'étude de Mazza et al. (2009), la modulation de la distance spatiale était très petite (c.-à-d. 1.25° de différence entre la condition *proche* de 1° et la condition *éloignée* de 2.5°) pour voir des variations de suppression du distracteur dans les champs récepteurs de V4 qui ont des champs

récepteurs d'au moins 2.5° de diamètre. Il faudrait donc avoir des variations de distance spatiale plus importante afin de voir des changements au niveau de la N2pc.

Donc, afin d'expliquer les mécanismes de la compétition entre une cible et un distracteur à l'aide de l'électrophysiologie, des théories penchent plutôt vers des mécanismes de suppression du distracteur pour expliquer le rôle de la composante N2pc. Une de ces théories se nomme la « théorie de la résolution de l'ambiguïté » (*Ambiguity Resolution Theory*; Luck et al., 1997). Selon cette théorie, lorsque plusieurs objets se retrouvent dans le même champ récepteur, l'attention sert à résoudre des problèmes d'ambiguïté, surtout si des caractéristiques sont partagées entre des cibles et des distracteurs (ex : couleur, forme,...). Ainsi, l'attention est nécessaire afin d'éviter des erreurs lorsque les caractéristiques des stimuli sont recombinaisons, et donc que la cible et les distracteurs soient départagés afin que la cible soit identifiée. Luck et al. (1997) ont donc montré que l'amplitude de la N2pc augmentait lorsqu'une cible et un distracteur gris étaient proches l'un de l'autre, comparé à lorsque la cible est présentée seule. Ce distracteur gris est considéré comme non-saillant, car il est d'une tout autre couleur que la cible et donc, cette dernière est avantagée de par sa couleur, soit une caractéristique ascendante (*bottom-up*). Bien que la modulation de la N2pc montre qu'un processus attentionnel est nécessaire pour résoudre la compétition entre une cible et un distracteur non-saillant, cette théorie ne peut expliquer toutes les combinaisons possibles de cible-distracteur dans le champ visuel. Ainsi, des études récentes (Hilimire, Mounts, Parks & Corballis, 2009; 2010; 2011) ont proposé des mécanismes de suppression du distracteur dans le cas où la résolution de l'ambiguïté (comme suggérée par Luck et al., 1997) repose sur des caractéristiques saillantes communes entre un distracteur et une cible, c'est-à-dire au niveau de leur couleur (une cible et un distracteur saillant de couleur bleue).

Les études d'Hilimire, Mounts, Parks, et Corballis (2009, 2010, 2011) ont également tenté de faire le pont entre le modèle théorique de Desimone et Duncan (1995) et les études électrophysiologiques de la N2pc. En utilisant une tâche de discrimination où les participants rapportaient l'orientation d'une cible (« T » : à l'endroit ou inversé) tout en tentant d'ignorer un distracteur saillant (« L » d'une autre couleur), ils ont également modulé la distance spatiale entre une cible et un distracteur saillant afin d'étudier la compétition de ces items dans

les champs récepteurs. Comme l'amplitude de la N2pc augmente avec une plus grande distance spatiale entre ces deux items saillants, ils ont suggéré que cette modulation concorde avec une diminution de compétition durant le traitement de la cible. Les items ont moins de risque de se situer dans le même champ récepteur et donc d'interférer pour des ressources neuronales. Suivant la fenêtre de la N2pc, Hilimire et ses collaborateurs (2009, 2010, 2011) ont trouvé la composante Ptc (*Positivity Temporal Contralateral*), soit une positivité controlatérale à la présentation d'une cible et d'un distracteur saillant. Elle se retrouve entre 290 ms et 340 ms après la présentation du stimulus. Sa distribution sur le cuir chevelu est observée aux électrodes temporales (PO3/4). Son amplitude serait plus grande lorsque la cible et le distracteur sont proches l'un de l'autre. Cette composante reflèterait des processus reliés à l'identification de la cible (Hilimire et al., 2009), surtout lorsqu'un besoin additionnel de traitement est nécessaire pour résoudre la compétition cible-distracteur (Hilimire et al., 2010). Cependant, comme Hilimire et ses collègues (2009, 2010, 2011) n'ont pas dissocié la composante Ptc de ses composantes environnantes (N2pc, SPCN), on ne peut donc pas conclure qu'elle est distincte (suivant les recommandations de Luck, 2005). D'autres études seraient pertinentes afin de comprendre ses mécanismes sous-jacents.

En considérant les études de Luck et al. (1997) et d'Hilimire, Mounts, Parks, et Corballis, (2009, 2010, 2011), deux résultats contradictoires sont présents : l'amplitude la N2pc augmente avec un plus grand nombre de distracteurs non-saillants (Luck et al., 1997) et diminue avec l'augmentation de la distance séparant la cible des distracteurs (Hilimire, Mounts, Parks, & Corballis, 2009; 2010; 2011). Cependant, Luck et al. (1997) ne considère pas l'influence d'un distracteur saillant au plan de ses caractéristiques communes avec la cible. De leur côté, les études d'Hilimire et al. (2009, 2010, 2011) montrent que la N2pc augmente en amplitude lorsque deux items saillants sont situés loin l'un de l'autre, mais elles ne prennent pas en considération l'influence de distracteurs non-saillants dans le champ visuel qui pourraient possiblement être en compétition avec la cible pour une représentation en mémoire. Afin de résoudre cette contradiction, il nous semble important que les distracteurs saillants et non-saillants présents dans le champ visuel puissent participer à la compétition cible-distracteur. De fait, il est important de mieux étudier cette compétition dans le but de comprendre davantage les mécanismes sous-jacents au déploiement de l'attention visuo-

spatiale. Nous proposons donc dans la première étude de cette thèse, l'investigation de l'influence des distracteurs non-saillants sur le traitement de la cible ainsi que la compétition entre deux items saillants (cible et distracteur saillant) situés à une distance variable l'un de l'autre.

Généralement, dans les études en électrophysiologie, les aires de recherche visuelle sont balancées, c'est-à-dire que la stimulation ascendante (*bottom-up*) est égale dans les deux champs visuels; ceci est spécialement important pour les composantes latéralisées. Plus précisément, lorsqu'une cible est présente dans le champ visuel droit, un distracteur similaire à la cible est situé dans le champ visuel gauche. Si ce distracteur est situé dans le même champ visuel que la cible, des distracteurs similaires à la cible mais d'une couleur non-saillante (ex : gris) sont utilisés pour balancer l'aire de recherche dans l'autre champ visuel. Cette méthode utilisée à maintes reprises dans les études ne permet cependant pas d'étudier l'influence de deux types de traitement, soit le traitement lié à la cible et le traitement lié au distracteur. Ainsi, s'il y a désir d'étudier les processus liés aux distracteurs, il est très difficile de les dissocier du traitement de la cible, alors qu'ils sont traités en même temps lorsque situés dans le même champ visuel. De plus, lorsqu'on observe une modulation de l'amplitude de la N2pc, nous ne pouvons décider précisément lequel de ces traitements influence sa modulation. Récemment, dans la littérature, une étude a tenté d'expliquer plus en profondeur l'interaction cible-distracteur en isolant les processus reliés à chacun d'entre eux. Hickey, DiLollo, & McDonald (2009) ont isolé ces deux traitements via une méthodologie qui isole un des deux items (cible ou distracteur) sur la ligne médiane pendant que l'autre item est latéralisé à gauche ou à droite. La cible latérale permet donc d'étudier les processus reliés à sa représentation, tandis que le distracteur latéral permet d'étudier les processus reliés à la suppression du distracteur. Ainsi, dans la deuxième étude, nous proposons de poursuivre l'investigation des mécanismes sous-jacents au déploiement de l'attention visuo-spatiale, et plus précisément la compétition cible-distracteur saillant (avec la présence de distracteurs non-saillants), en ajoutant cette nouvelle méthodologie séparant le traitement responsable de la cible de celui responsable du distracteur.

Après la sortie de l'étude d'Hickey et al. (2009), les chercheurs se sont intéressés plus précisément aux composantes PREs qui pourraient représenter les mécanismes de suppression du distracteur. La composante P_D (*Distractor Positivity*) a été découverte par Hickey et al. (2009) en positionnant le distracteur sur un des deux côtés du champ visuel et la cible sur la médiane verticale. Le distracteur latéral a généré une positivité contralatérale autour de 230 à 280 ms après la présentation du stimulus. La composante P_D aurait une distribution sur le cuir chevelu similaire aux autres composantes (électrodes PO7/PO8 ou PO4/PO3), soit dans les régions postérieures. Depuis cette étude, d'autres chercheurs (e.g. Sawaki & Luck, 2010, 2011; Hilimire, Mounts, Parks, & Corballis, 2011) ont tenté de préciser le rôle de la composante P_D en utilisant différents paradigmes expérimentaux. Certains disent que cette composante représenterait un processus de suppression du distracteur parallèle aux processus de sélection de la cible (Sawaki & Luck, 2013) ou encore qui surviendrait après le début du déploiement de l'attention, soit après la N2pc (Hilimire, Hickey, & Corballis, 2012; Fortier-Gauthier et al., 2013; Gaspar et al., 2016). D'autres (Sawaki & Luck, 2010, 2011; Sawaki, Geng, & Luck, 2012) ont également suggéré que les distracteurs pourraient susciter un signal « garde-à-vous » (*attend-to-me*), indépendamment des mécanismes de contrôle descendant (*top-down*). Ainsi, les mécanismes de suppression du distracteur seraient nécessaires pour compenser ce signal et terminer les processus attentionnels nécessaires à la sélection de la cible. Cette composante ne semble pas modulée par le nombre de distracteurs d'une couleur et d'une forme différente de la cible (Munneke, Fait, & Mazza, 2013), est présente lorsqu'un distracteur saillant est présenté avec une cible et non seul (Hilimire, Hickey, & Corballis, 2012), avec des stimuli lumineux (Hilimire, Hickey, & Corballis, 2012) ou très saillants (Gaspar et al., 2016), par exemple des distracteurs rouges (Fortier-Gauthier et al., 2013). Comme cette composante semble refléter des processus de contrôles descendants (*top-down*) et qu'elle semble participer aux mécanismes d'attention visuo-spatiale par la suppression d'informations non-pertinentes, celle-ci pourrait être congruente avec le modèle de la compétition biaisée de Desimone et Duncan (1995) ainsi que la théorie de la résolution de l'ambiguïté de Luck et al. (1997). Les processus de suppression seraient nécessaires pour aider à enlever (ou du moins diminuer) l'ambiguïté entre les caractéristiques de la cible et du distracteur. Donc, si cette composante existe réellement, il serait intéressant de l'étudier dans le contexte de distracteurs saillants et non-saillants. Si la composante P_D est reliée à des

mécanismes de suppression du distracteur, elle devrait être présente dans les deux contextes et modulée selon le besoin de suppression, afin d'empêcher les distracteurs d'être traités en mémoire de travail visuelle. Comme de nouvelles données sont nécessaires pour comprendre comment cette composante est modulée dans le contexte de la compétition entre cibles et distracteurs, nous incluons cette composante dans notre deuxième étude.

Enfin, une dernière positivité a été découverte dans les dernières années, soit la composante Ppc (*Positivity Posterior Contralateral*) nommée dans l'étude de Corriveau, Fortier-Gauthier, Pomerleau, McDonald, Dell'Acqua et Jolicoeur (2012). Composante latéralisée, celle-ci est observable entre 105 et 200 ms après la présentation du stimulus (e.g. Fortier-Gauthier, Dell'Acqua & Jolicoeur, 2013; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013; Pomerleau, Fortier-Gauthier, Corriveau, McDonald, Dell'Acqua & Jolicoeur, 2014). Située avant la fenêtre d'analyse de la N2pc, on lui a attribué un rôle de signal attentionnel et spatial de type « garde à vous » (*attend-to-me*). La Ppc peut être modulée lorsque des champs visuels sont débalancés, par exemple en ayant un item plus saillant sur un des deux côtés. Plus précisément, elle a déjà été modulée par des différences de couleurs, où son amplitude est plus positive lorsque des items rouges sont présentés en comparaison aux items d'autres couleurs, soit bleu, vert ou jaune. De plus, cette composante n'a pas été étudiée dans le cas où la méthodologie permet une séparation entre les processus reliés au traitement de la cible versus ceux reliés au distracteur. Il serait donc intéressant d'étudier cette composante dans le cadre de la compétition cible-distracteur afin d'approfondir son rôle dans les mécanismes du déploiement de l'attention visuo-spatiale. Celle-ci sera donc considérée dans les deux études de cette thèse.

Suivant la composante N2pc : la composante SPCN

Suivant la N2pc, la composante SPCN (négativité soutenue postérieure controlatérale; *sustained posterior contralateral negativity*) est une autre composante PREs latéralisée qui a été fortement étudiée dans le domaine de l'attention visuo-spatiale et de la mémoire à court-terme visuelle. Pour certains auteurs, elle porte également le nom de CDA (*Contralateral*

Delay Activity; Gao, Yin, Xu, Shui, & Shen, 2011; Mazza & Caramazza, 2011; Vogel & Machizawa, 2004), de CNSW (*Controlateral Negative Slow-Wave*; Klaver, Talsma, Wijers, Heinze, & Mulder, 1999) ou encore de N3pc (Verleger, vel Grajewska, & Jaskowski, 2012). Il est possible d'observer la SPCN autour de 400 ms après la présentation du stimulus (e.g. Jolicoeur, Brisson, & Robitaille, 2008) et est dissociée de la N2pc (Jolicoeur, Brisson, & Robitaille, 2008). Tout comme la N2pc, cette négativité soutenue est mesurée par la différence entre les voltages controlatéral et ipsilatéral mesurés aux électrodes postérieures symétriques (principalement PO7/PO8, mais également O1/O2 et P7/P8), celles-ci étant posées sur le cuir chevelu au-dessus du cortex occipito-temporal. Cette composante serait liée à des processus survenant après la sélection (Vogel & Machizawa, 2004, Vogel, McCollough, & Machizawa, 2005), par exemple au maintien des informations en mémoire à court terme visuelle (MCTV) ou encore aux capacités individuelles de cette mémoire à court-terme. D'autres études auraient montré que cette composante peut être suscitée sans être directement liée à des processus de mémoire de travail (ex : recherche visuelle de deux cibles situées dans le même hémichamp).

Des études ont également tenté d'étudier les mécanismes de la mémoire à court-terme visuelle en utilisant des aires de recherche débalancés, c'est-à-dire que la stimulation physique de l'hémichamp droit n'est pas égale à la stimulation physique de l'hémichamp gauche (Woodman & Luck, 2003). Ainsi, en utilisant la méthodologie où la cible est latéralisée et le distracteur est situé sur la ligne médiane (ou vice versa), il a été possible d'observer une SPCN seulement dans le cas où la cible est latéralisée (par exemple, Corriveau et al. 2012; Hilimire, Mounts, Parks, & Corballis, 2009, 2010) et aucune SPCN n'est observée lorsque le distracteur est latéralisé et que la cible est sur la ligne médiane (Hilimire, Hickey, & Corballis, 2012; Gaspar and McDonald, 2014). Ceci suggère qu'après le déploiement de l'attention reflété par la N2pc, le traitement de la cible continue vers le système relié à la mémoire à court-terme visuelle. De son côté, le distracteur latéral ne semble pas sélectionné pour être traité en mémoire et donc, l'absence de SPCN refléterait ce processus. Bien que les études n'aient pas démontré de SPCN en présence d'un distracteur saillant dans le champ visuel, il serait intéressant d'étudier la présence de distracteurs non-saillants qui servent la plupart du temps à compléter l'aire de recherche visuelle (ex : si une cible est dans l'hémichamp droit, un

distracteur similaire et moins saillant sera placé dans l'hémichamp gauche au même niveau que la cible). S'ils n'ont aucune influence sur la sélection de la cible, il se pourrait que les résultats soient similaires à ceux reliés à un distracteur saillant. Par contre, s'ils influencent les mécanismes de traitement de la cible, il serait possible qu'ils retardent les processus reliés à la cible, comme son entrée en mémoire à court-terme visuelle. Étant donné que la SPCN est intimement reliée à la N2pc, elle sera examinée dans les deux études constituant cette thèse et sera utilisée comme outil afin de comprendre la fin du déploiement de l'attention visuo-spatiale vers une cible ou un distracteur jusqu'à la sélection de l'item pertinent pour la tâche.

Objectifs et Hypothèses

L'objectif général de cette thèse est d'étudier les mécanismes sous-jacents au déploiement de l'attention visuo-spatiale et reliés au traitement d'une cible et d'un distracteur.

Étude 1

La première étude permet d'étudier l'influence de la distance spatiale entre une cible et un distracteur saillant ainsi que la présence de distracteurs non-saillants sur le déploiement de l'attention visuo-spatiale. Nous avons créé des protocoles semblables à ceux des études d'Hilimire et al. (2009, 2010) afin de contrôler le plus possible les variations causées par les changements de paradigme. Nous avons inclus quelques changements permettant de moduler non seulement la distance spatiale, mais également la présence de distracteurs non-saillants. Nous nous attendons à moduler l'amplitude de la N2pc qui sera plus grande avec davantage de distracteurs non-saillants dans le champ visuel ainsi qu'une plus grande distance spatiale entre les deux items saillants. De plus, la présence ou l'absence d'interaction entre ces deux facteurs nous permettra de suggérer le ou les types de mécanismes sous-jacents tout en essayant de les comprendre davantage à l'aide des théories existantes sur les champs récepteurs des neurones. De plus, les positivités pré-N2pc et post-N2pc (telles que les composantes Ppc et Ptc) seront étudiées afin de vérifier si elles sont influencées par les facteurs expérimentaux. Nous proposons que la Ppc ne soit pas modulée par la distance spatiale, car ce facteur ne cause pas de débalancement au plan de la stimulation physique; entre les conditions, il y a le même

nombre d'items. Suivant les études antérieures, la Ptc aura une plus grande amplitude lorsque la cible et le distracteur saillant seront proches l'un de l'autre, mais elle ne sera pas modulée par la présence de distracteurs non-saillants. Finalement, nous proposons que les processus reliés au passage de la cible en mémoire à court-terme visuelle (MCTV) et reflétés par la SPCN, ne soient pas affectés par les manipulations de cette étude, puisque la cible aura déjà été sélectionnée pour un traitement ultérieur.

Étude 2

Le deuxième objectif de la thèse est d'approfondir l'effet additif trouvé dans la première étude, afin d'approfondir nos connaissances sur les mécanismes responsables de la compétition cible-distracteurs. Pour ce faire, nous avons modifié le paradigme utilisé dans la première étude afin de séparer l'activité cérébrale des mécanismes responsables du traitement du distracteur de ceux de la cible : un des deux items (cible ou distracteur saillant) sera sur la ligne médiane alors que l'autre sera situé d'un des deux côtés du champ visuel. Si l'effet reste additif comme dans la première étude, nous observerons une plus petite amplitude de la composante N2pc lorsque la distance entre deux items saillants est plus courte et lorsqu'il y a moins de distracteurs non-saillants dans le champ visuel. Nous prévoyons que ces deux manipulations influenceront le traitement relié à cible. Ensuite, nous étudierons la modulation de la positivité post-N2pc (ressemblant à une composante P_D) dans le cas où un distracteur est latéralisé (et la cible sur la ligne médiane). Si cette positivité est reliée à des processus de suppression du distracteur, nous devrions observer une plus grande amplitude lorsque des distracteurs non-saillants sont présents dans le champ visuel. Le but est également de comparer l'amplitude de cette positivité qui sera plus petite dans le cas d'une cible latéralisée (et distracteur sur la médiane verticale) que dans le cas d'un distracteur latéralisée (et une cible sur la médiane verticale). Cette positivité ne devrait pas cependant disparaître dans le cas d'une cible latéralisée, car des distracteurs auront à être supprimés. Finalement, les mécanismes reliés à la mémoire à court-terme visuelle (MCTV) devraient être présents dans le cas du traitement de la cible, mais pas pour celui du distracteur. De plus, les manipulations expérimentales (distance et distracteurs non-saillants) ne devraient pas avoir d'effet sur la mémoire à court-terme, car la cible sera déjà traitée.

Chapitre 2 : *Salient-target-distractor distance and non-salient distractor interference have additive effects on attentional selection: Evidence from N2pc*

Isabelle Corriveau¹, Ulysse Fortier-Gauthier², Vincent Jetté Pomerleau¹, & Pierre Jolicoeur¹

¹CERNEC, Université de Montréal, Canada

²Université de Trois-Rivières, Canada

****En processus de révision majeure au journal *International Journal of Psychophysiology*****

****Under major revision in the *International Journal of Psychophysiology*****

Abstract

Attention during visual search helps to select relevant information for further processing while reducing the probability of selecting irrelevant information. We examined the influence of the distance between a salient target and a salient distractor jointly with the influence of non-salient distractors on attention mechanisms during visual search. Four lateralized ERP components allowed us to track the dynamics of spatial attention: the positivity posterior contralateral (Ppc); the N2pc, the positivity temporal contralateral (Ptc); and the SPCN. Each visual display contained a salient target (T, upright or upside down) and a salient distractor (L) that were in a different color (blue or grey) from distractors (Ts rotated 90 degrees to the left or right). The number of distractors was either 2 or 14, to vary distractor interference. The distance between the salient items was short, intermediate, or long. The task was to report the orientation of the target as quickly as possible by button press. The amplitude of the N2pc increased as the distance between the salient items increased. Also, larger Ppc, N2pc, and SPCN amplitudes were observed with the presence of more non-salient distractors. Importantly, these two effects were additive. The findings are discussed in the context of competition between targets and distractors (salient or non-salient).

Introduction

There is a large body of evidence suggesting that the human visual system has very high processing capacity early in processing but that later operations can be severely capacity-limited (Pinker, 1984; Sperling, 1960). Visual attention is a cognitive process that allows the selection of task-relevant stimuli, thereby leading to more efficient downstream processing. The functional and neuronal implementation of attentional mechanisms have been at the core of much research for many decades, and are perhaps even more important today with technological advancement allowing more comprehensive analyses (e.g., Jolicoeur, Lefebvre, & Martinez-Trujillo, 2015). In this article, we examine two factors (distance between a salient target and a salient distractor and influence of non-salient distractors in the same hemifield as the target) that are each known to influence a biological index of visual-spatial attention in the human visual system based on electrophysiological measures, but that have so far been studied in isolation. Here we manipulated both simultaneously to discover whether their effects are additive or interactive.

The biological underpinnings of visual spatial attention have been studied, non-invasively, using electroencephalographical recordings of brain activity while human observers perform various tasks designed to engage visual attention. Using this approach, the deployment of visual spatial attention can be studied by using the N2pc (N2 posterior contralateral), a lateralized component of the event-related potential (ERP; Luck & Hillyard 1994a,b; Woodman & Luck, 2003). This ERP component is characterised by a greater negativity at posterior electrodes (often quantified at O1/O2, PO7/PO8, P7/P8) contralateral to the visual hemifield where the target was presented compared to the voltage at corresponding ipsilateral electrodes. The N2pc is isolated by calculating the difference between contralateral and ipsilateral waveforms. Such difference waves typically reveal a contralateral negativity approximately from 180–280 ms post stimulus onset with a maximum between 220 ms and 250 ms (e.g., Dell’Acqua, Sessa, Jolicoeur, & Robitaille, 2006; Brisson & Jolicoeur, 2007a, 2007b; Luck & Hillyard, 1994a, 1994b). The exact underlying mechanisms are still a matter of debates. Some authors argue that N2pc represents distractor suppression processes (Luck & Hillyard, 1994a, 1994b; Luck, Girelli, McDermott, & Ford, 1997), whereas others argue in

favor of target enhancement processes (e.g., Eimer, 1996), while others suggest both mechanisms may be at play (e.g., Hickey, Di Lollo, & McDonald, 2009). A number of theories have been proposed to explain how target and distractor processing in selective visual attention are reflected by the N2pc component and will be presented in the next paragraphs.

On the one hand, according to the Ambiguity Resolution Theory (Luck, Girelli, McDermott, & Ford, 1997), selective visual attention plays a role in resolving the ambiguities that arise when multiple visual items are presented in the same receptive field of neurons in temporal and frontal cortical areas, especially if the items share similar features (e.g., shape, color, contrast, orientation). In this scenario, it is possible that features from different stimuli within that receptive field could be combined, creating ambiguity during the identification of a particular stimulus. Attention would be necessary to avoid binding errors when the features are combined, to ensure that the target stimulus is correctly identified and distinguished from distracting stimuli. In the study of Luck et al. (1997), the amplitude of N2pc increased with the presence of a grey distractor next to a target compared to when a target is presented alone. This grey distractor was considered as a non-salient distractor because it did not share the color feature of the target (either red or green), which pops-out from the visual display. The increase in the amplitude of the N2pc component with the presence of this non-salient distractor next to a target was interpreted as evidence of a greater need for distractor suppression compared to the absence of non-salient distractor next to a target.

On the other hand, other researchers (e.g., Hilimire, Mounts, Parks and Corballis, 2009; 2010; Hilimire, Hickey, and Corballis, 2012) have also proposed that mechanisms of target-distractor interaction are reflected by the amplitude of N2pc. Hilimire and colleagues (2009, 2010) used a discrimination task in which the participants had to report the orientation of the target (upright T or inverted T) while ignoring a salient distractor (upright L or inverted L). They manipulated the spatial distance between a target and a salient distractor to study the competition for representation between the target and distractor. In the Hilimire et al. work, the target was orange and the salient distractor was green (or the target was green and the distractor orange), in the presence of several additional grey distractors next to the target. The subjects did not know in which color (orange or green) the target would be presented, and

hence both orange and green were possible target features used to single out task-relevant stimuli from the other (grey-distractor) stimuli. In addition, the two salient items could be either adjacent, separated by 2 non-salient distractors, or separated by 4 non-salient distractors. Results showed that the amplitude of N2pc decreased with smaller target-salient distractor spatial distance compared to larger spatial distance. The authors argued that the decrease of N2pc amplitude when the distractor was closer to the target reflected increased competition for representation between the target and the salient distractor. This reduction of the amplitude of N2pc was argued to be the result of mutual suppression between the target and distractor and furthermore that competition was associated with mutual suppression of neuronal activity.

When considered jointly, the results of Luck et al. (1997) and those of Hilimire et al. (2009, 2010) pose an interesting challenge for models of the underlying causes of the N2pc. In Luck et al. (1997), placing a grey non-salient distractor next to a salient target increased the amplitude of N2pc. In contrast, in the Hilimire et al. studies, placing the salient distractor next to the target decreased N2pc. Luck et al. propose that increased competition requires greater suppression of the distractor, which in their view increases the amplitude of N2pc. Hilimire et al., on the other hand, propose that increased competition is associated with mutual inhibition between the target and distractor, and that N2pc is reduced by this mutual inhibition. Importantly, in the Hilimire et al. studies, when the distance between salient items was increased, there were more non-salient distractors between the salient items. The account of Luck et al. could explain the increase in N2pc amplitude with increasing distance by supposing that more non-salient distractors need to be suppressed as distance was increased. The account of the distance effects by Hilimire et al. focused exclusively on mechanism responding to the salient items with no special consideration for the non-salient distractors (which were considered as irrelevant fillers). The goal of the present work was to determine if we could replicate both results — greater N2pc with the addition of distractors, and a smaller N2pc when reducing the distance between a salient distractor and salient target — in the same experiment. The design allowed us to determine whether the distance between salient items would affect the amplitude of N2pc in the absence of non-salient distractors next to a target, which would be important for the account of Hilimire et al. (2009, 2010), since it confounds distance and the number of intervening distractors. We also wanted to determine if these two

effects on N2pc amplitude, if they both occurred, would be additive, or interact one way or another.

The interpretation of the distance effects on N2pc in the Hilimire et al. (2009, 2010) studies focused on the two salient items, without explicit consideration of the possible influence of the non-salient distractors next to the salient items, also possibly competing with them for representation and processing. Some influence from these proximal distractors is expected from the study of Luck et al. (1997). Considering these results appear to have opposite effects, a study of these two manipulations would be particularly useful, which motivated the present study.

We also examined lateralized ERP components that follow the N2pc. The sustained posterior contralateral negativity (SPCN) has been linked to the maintenance of information in visual short-term memory (VSTM) in a variety of tasks, and shown to be dissociable from the N2pc (e.g., Jolicoeur, Brisson, & Robitaille, 2008). The SPCN is also referred to as the CNSW (contralateral negative slow wave, Klaver, Talsma, Wijers, Heinze, & Mulder, 1999), or the CDA (contralateral delay activity (Vogel & Machizawa, 2004). Following the N2pc, the SPCN is observed frequently when further processing of a lateral target is required by the task, suggesting that SPCN may reflect target-related processing that continues after the initial deployment of attention (as reflected by N2pc). This continued processing may require passage through the visual short-term memory system, suggesting to us that SPCN may reflect activity related to VSTM (even in tasks that are not explicitly visual short term memory tasks; Brisson & Jolicoeur, 2007c; Luria, Sessa, Gotler, Jolicoeur, & Dell'Acqua, 2010; Prime & Jolicoeur, 2010). In contrast, the processing of a lateral distractor (that is easily discriminated from possible targets) should not be associated with further processing, no passage into VSTM, and thus no SPCN should be observed.

We also examined another ERP component, the Ppc (“Positivity Posterior Contralateral”), which occurs just before the N2pc (Corriveau et al., 2012; Pomerleau et al., 2014a, b) and is usually observed between 130 ms and 180 ms post stimulus onset. The Ppc is typically observed when visual displays are not completely left-right balanced (e.g. a colored

item among grey items). For example the Ppc has been observed for color differences, where red targets tend to elicit a larger Ppc compared to blue, yellow, or green targets (when the target is presented alone among grey distractors). In the present experiment, we equated the luminance of each stimulus in the display, and showed an equal number of stimuli in each hemifield (8 items in each hemifield); and thus the left and right visual fields were balanced for luminance. Figure 1a and 1b shows example displays. However, we presented two stimuli that had the target color only in one hemifield (e.g. blue items versus grey items). Thus, although equated for luminance, one visual field contained a feature discontinuity between the salient items and non-salient items — but only in the presence of non-salient items (8 grey items in one hemifield and 2 blue items among 6 grey items in the other hemifield). Given that we either presented many or few non-salient distractors next to the salient items, the present design will allow us to determine whether one of the conditions leading to the Ppc is a feature discontinuity (such as a color contrast), among items. If so, a Ppc was predicted in displays with non-salient distractors present, and no Ppc was predicted in displays that had no non-salient distractors next to a target (except for those in the visual field opposite the possible target items).

Finally, we also examined another ERP component, the Ptc (“Positivity Temporal Contralateral”), which occurs just after the N2pc (named by Hilimire et al., 2009, 2010, 2011) and is usually observed around 300 ms post stimulus onset. Its amplitude is larger with a smaller spatial distance between a target and a salient distractor and would reflect an additional target identification process (see Hilimire et al., 2009, 2010). In our study, we manipulated the spatial distance between salient items and thus, we explored this component in the context of competition between a target and a salient distractor.

In summary, we examined the joint effects of the distance between a salient distractor and a salient target, as in the Hilimire et al. work, while also adding or removing non-salient background distractors, extending the Luck et al. (1997) work to multiple distractors. The stimuli were blue or grey, equated for luminance, and counterbalanced for their role as target or distractor. The most important results were that we indeed could replicate both effects simultaneously in the same within-subjects design, and found the effects to be additive.

Results for other components, and implications of these results are presented in subsequent portions of the article.

Method

Participants

Thirty two undergraduate students from the Université de Montréal participated in this experiment and received financial compensation (20\$CAN). Data from six participants were discarded because less than 50% of trials in at least one condition remained after artefact rejection. Twenty six participants (10 males; 3 left handed; 23.88 ± 4.29 years old, mean \pm *SD*) were therefore kept for final analysis. All participants were neurologically intact and reported having normal hearing, normal or corrected-to-normal visual acuity, and normal color vision.

Stimuli

The circular visual search array consisted of 16 letters (15 Ts and one L, $0.8^\circ \times 0.8^\circ$) presented equidistantly at a radius of 5.8° around a central fixation point (see Figure 1a and 1b). The fixation point was a grey square of dimension $0.12^\circ \times 0.12^\circ$. All stimuli were presented lateral to the fixation point with none on the vertical median line. Fourteen visual stimuli (letters) were non-salient-distractors (Ts) with a different color than the target (either blue or grey) and were randomly rotated by 90° (clockwise or counter-clockwise). The remaining two visual stimuli were a target (T) and a salient distractor (L). Salient items were the same color: blue for half the participants, grey for the other half, and they were adjusted with a chromameter to be equiluminant (Minolta CS-100). The target and salient distractor were presented either upright or inverted. The visual search array was presented on a uniform dark-gray background.

The experimental design was a $3 \times 2 \times 2 \times 2$; three spatial distances between the salient target and distractor, presence/absence of non-salient distractors in the same hemifield as the target, two target orientations (upright/upside-down), two for colors (target blue and

non-salient distractors grey, or vice-versa). All variables except the colors of target and distractors were manipulated within-subjects and presented in a pseudo random order; target color was manipulated between subjects. The target (T) and the salient distractor (L) could be at distance 1 (adjacent), distance 3 (two stimulus positions between them), or distance 5 (four stimulus positions between them) on the display circle. We will sometimes use the terms “proximal” (distance 1), “intermediate” (distance 3) and “distant” (distance 5) to describe these spatial distances. The target and the salient distractor appeared randomly and with equal probability at each of the 16 possible positions but only trials with both target and salient distractor in the same hemifield were kept for analysis, because of the lateralized components calculation. In half of the trials, non-salient distractors were absent in the hemifield containing the salient items, except for two of them placed in the hemifield opposite to the one occupied by the target and salient distractor, to balance the left-right luminance of the visual display. Thus, there were either two items in each hemifield, or 8 items in each hemifield. Examples are shown in Figure 1a and 1b.

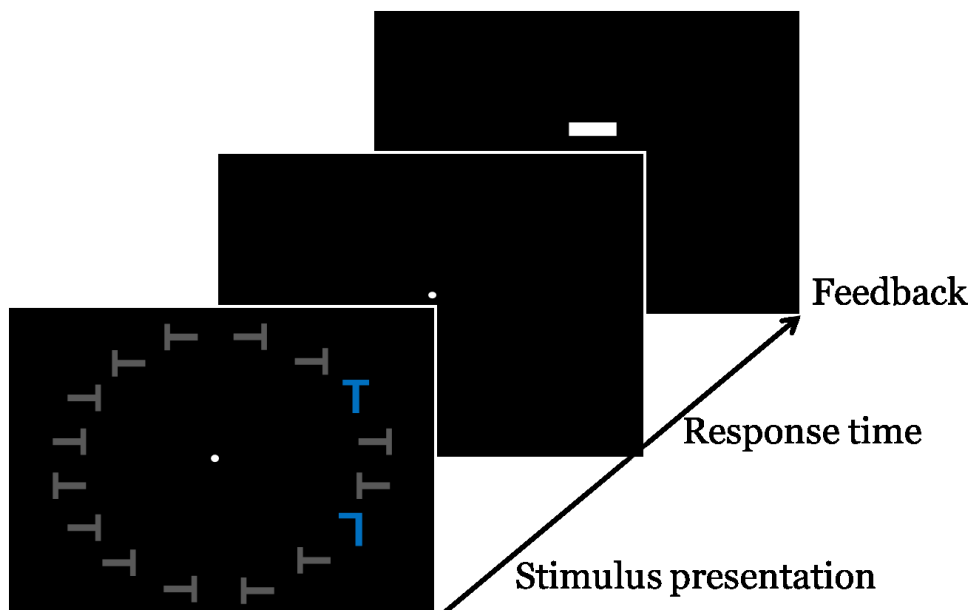


Figure 1a. Event sequence and example of stimulus display (intermediate spatial distance and presence of non-salient distractors next to salient items) in the experiment. Each trial started with the presentation of stimuli followed by feedback. Participants had to report the orientation of the T (upright or inverted).

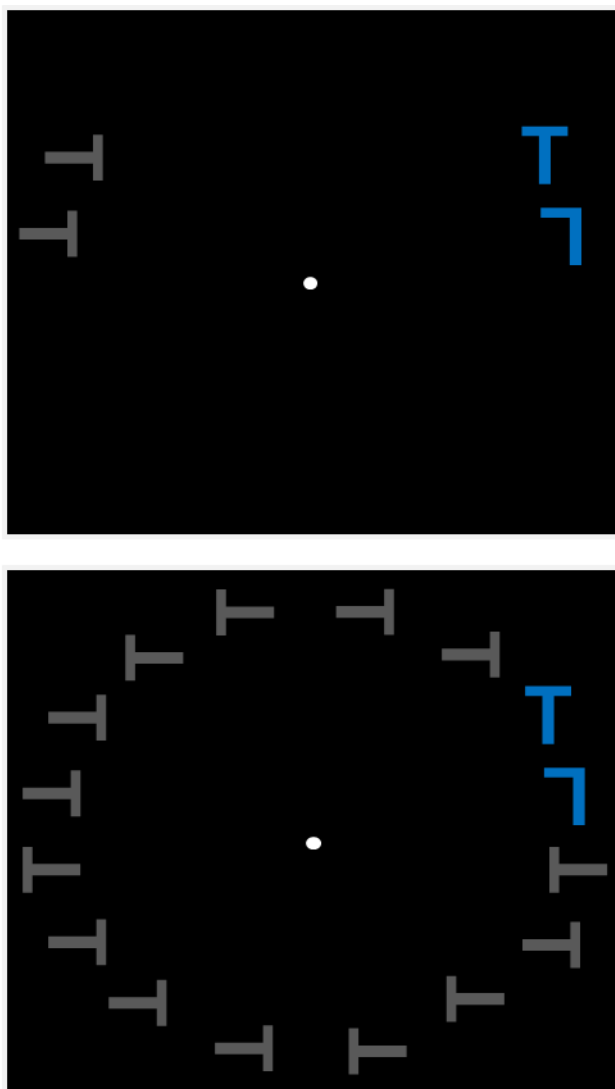


Figure 1b. Example of stimulus display in the experiment for the main condition proximal spatial distance and absence/presence of non-salient distractors in the same hemifield as the salient items.

Procedure

A two-choice speeded response was required on each trial, based on the orientation of the target (T upright or inverted). The participants were instructed to maintain central fixation during the entire trial and to blink only when feedback was given after the response. Responses were made with the middle finger and index finger of the left hand (response keys were “V” for the inverted T and “B” for upright T) for half of the participants (blue salient items condition) and with the index finger and middle finger of right hand (response keys were “M” for the inverted T and “N” for upright T) for the other half of the participants (grey salient items condition). Instructions emphasized the importance of responding as quickly and accurately as possible. The participants had 3000 ms to respond for each trial. Participants sat in a dimly lit, electrically-shielded room, facing a computer screen, at a viewing distance of 57 cm, with a chinrest to maintain viewing distance. Participants performed one practice block of 24 trials followed by 8 experimental blocks of 96 trials. The order of trials was randomized within each block. A fixation point was visible throughout the presentation of search arrays and hidden during feedback presentation. Each trial was initiated by pressing the space bar and followed by a 500 ms delay with a ± 100 ms jitter. The circular visual search array then appeared for 200 ms. Immediately after the search array, a grey-dark background remained present until a keyboard answer was entered or until the end of the presentation of the stimulus array. Trials ended with the appearance of visual feedback. A “+” indicated a correct and a “-” an incorrect response to the task. Alternatively, a “|” appeared if the participants took too long to respond. Feedback from the preceding trial disappeared when participants pressed the spacebar to initiating the following trial.

EEG recording and Analysis

The EEG was recorded from 64 active Ag/AgCl electrodes (Biosemi Active Two system; Amsterdam, Netherlands) mounted on an elastic cap and referenced to the average of the left and right mastoids. Electrodes were placed according to the extended International 10/10 system at 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 sites (Chatrian, 1985; Chatrian et al., 1988; Sharbrough et al., 1991). The horizontal electrooculogram (HEOG), recorded as the voltage difference between electrodes placed lateral to the external canthi, was used to measure horizontal eye movements. The vertical electrooculogram (VEOG), recorded as the voltage difference between two electrodes placed above (Fp1) and below the left eye, was used to detect eyeblinks. A high-pass filter of 0.01 Hz and a low-pass filter of 20 Hz was applied to the EEG and EOG signals. Data were digitized at 256 Hz and averaged off-line.

Scalp potentials were analyzed using BrainVision Analyzer. Following analysis, trials containing eyeblinks (VEOG > 50 μ V, over 100 ms), horizontal eye movements (HEOG > 35 μ V, over 200 ms) were rejected. Also, other artifacts (50 ms intervals) were rejected. We thus kept over 80% of the trials. Of the 26 participants kept for final analysis, none had residual eye movements deviating more than 0.2° (i.e., HEOG < 3.2 μ V for the difference between trials with a target in the left hemifield and trials with a target in the right hemifield) after rejection criteria were applied (see Luck, 2005).

The EEG was averaged for a time window starting 200 ms prior to the stimulus onset and ending 900 ms after onset for correct response trials only. The average waveforms were baseline corrected based on the 200-ms period prior to stimulus onset. Grand average waveforms were produced from subject averages for each condition. Electrode pair PO7/PO8 was chosen for analysis based on the peak amplitude difference of all lateralized components in the grand average waveform across all conditions. Although Hilimire et al. (2009, 2010, 2011) observed a maximal Ptc component at PO3/PO4 electrodes, our data observed the maximal amplitude of this component at PO7/PO8 electrodes, similarly to the N2pc and the SPCN. For this reason, Ptc amplitude will be analyzed at PO7/PO8. The ipsilateral waveforms (average of voltage at electrodes on the left side of the scalp when salient items were presented in the left hemifield with average of right-side electrodes when salient items were presented in the right hemifield) and contralateral waveforms (average of voltage at left electrodes for targets – or salient distractor- on the right with average of right electrodes for left targets –or salient distractor), time-locked to the visual search array were computed for each condition.

To isolate the lateralized components (Ppc, N2pc, Ptc, SPCN) from overlapping unlateralized activity with respect to the side of salient items, ipsilateral waveforms were subtracted from contralateral waveforms. Event-related lateralized (ERL) waveforms were thus computed for each combination of target-distractor distance (proximal, intermediate, distant) and presence or absence of non-salient distractors next to a target. Given that there was no main effect of color, nor any significant interaction involving color, we did not consider this factor further and average over the two groups of participants.

Furthermore, each component was calculated as the mean amplitude within a time window centered at the peak amplitude of each component for each condition. Ppc measures were circumscribed within the time window of 105 ms to 160 ms after visual search display onset, the N2pc within a 230 ms to 265 ms time window, the Ptc within a 300 ms to 335 ms time window, and the SPCN during a 400 ms to 700 ms time window. Mean amplitudes of each component were tested for significance using a Student's t-test against zero in order to confirm the presence of each component. Once confirmed, specific main effects were tested for significant using a repeated-measure analysis of variance (ANOVA). Greenhouse–Geisser corrections for non-sphericity were applied when a factor had more than two levels.

Results

Behavior

Mean accuracy and response time (RT) were computed for each combination of target-salient distractor spatial distance and the presence/absence of non-salient distractors. The mean of these means over participants are shown in Table 1a, 1b and 1c.

The mean accuracy scores were submitted to an ANOVA with Spatial Distance and Non-Salient Distractors as within-subject factors. Main effects were significant only across Spatial Distance ($F(1, 25) = 4.13, p < .05$) but not for Non-Salient Distractors, ($F(1, 25) =$

1.34, $p > .05$). With increasing distance between salient items, participants are more accurate. Interactions were not found between the two factors, $F(1, 25) = 1.42, p > .05$.

The mean RT scores were submitted to an ANOVA with Spatial Distance and Non-Salient Distractors as within-subject factors. Mean RTs were longer when the two salient items are near from each other, $F(1, 25) = 5.32, p < .022$ and mean RTs were longer with the addition of non-salient distractors, $F(1, 25) = 4.77, p < .039$. Interaction was found between the two factors $F(1, 25) = 5.37, p < .025$ and is irregular across conditions. Thus, mean RTs were shorter (faster responses) with additional non-salient distractors, but the exception is related to a proximal distance between salient items. In that case, reaction times are longer overall and further lengthened when non-salient distractors are absent from the hemifield containing the target. .

Table 1a. *Mean accuracy (percent) and reaction time (RT, in ms) for each distance condition, with the standard deviation in parentheses.*

<i>Distance</i>	<i>RT</i>	<i>Accuracy</i>
Proximal	564.55 (25.83)	0.945 (0.006)
Intermediate	531.68 (21.98)	0.948 (0.006)
Distant	540.75 (21.89)	0.954 (0.006)

Table 1b. *Mean accuracy (percent) and reaction time (RT, in ms) for each non-salient distractor condition, with the standard deviation in parentheses.*

<i>Non-salient distractors</i>	<i>RT</i>	<i>Accuracy</i>
Presence of non-salient distractors	536.83 (21.07)	0.951 (0.005)
Absence of non-salient distractors	554.49 (24.55)	0.947 (0.006)

Table 1c. Mean accuracy (percent) and reaction time (RT, in ms) to evaluate interaction of Spatial Distance and Non-Salient Distractors conditions, with the standard deviation in parentheses.

<i>Conditions</i>	<i>RT</i>	<i>Accuracy</i>
Proximal- with non-salient distractors	573.25 (107.83)	0.94 (0.03)
Proximal- no non-salient distractors	555.85 (169.76)	0.95 (0.03)
Intermediate- with non-salient distractors	506.44 (106.70)	0.95 (0.03)
Intermediate- no non-salient distractors	556.93 (114.45)	0.94 (0.04)
Distant- with non-salient distractors	530.80 (105.94)	0.95 (0.03)
Distant- no non-salient distractors	550.70 (114.70)	0.95 (0.03)

Electrophysiology

The present analyses were conducted for recordings from the PO7/PO8 electrodes, that is, where ERP components of interest had their maximum amplitude. Previous studies (e.g., Pomerleau, Fortier-Gauthier, Corriveau, & Jolicoeur, 2012; Schubö & Müller, 2009; Zhao, Liang, Jin, & Li, 2014) have shown effects of target color on N2pc. For this reason, we checked here whether there were significant effects of the assignment of target and distractor colors by performing a mixed ANOVA with Color assignment as a between-subjects factor and Distance (between target and salient distractor) and Distractor (presence/absence of additional non-salient distractors) as within-subjects factors. We did not consider Color in our analysis because no interactions were found between Color and the other two factors (singly or in combination), all $ps > .05$. For example, for N2pc, which is the main component of this study, interaction of within-subjects factors and Color was not significant, $F(2, 50) = .10, p > .05$, nor were the main effects between Distance and Color $F(2, 50) = 1.56, p > .05$ and between Non-Salient Distractors and Color $F(1, 25) = 3.62, p > .05$.

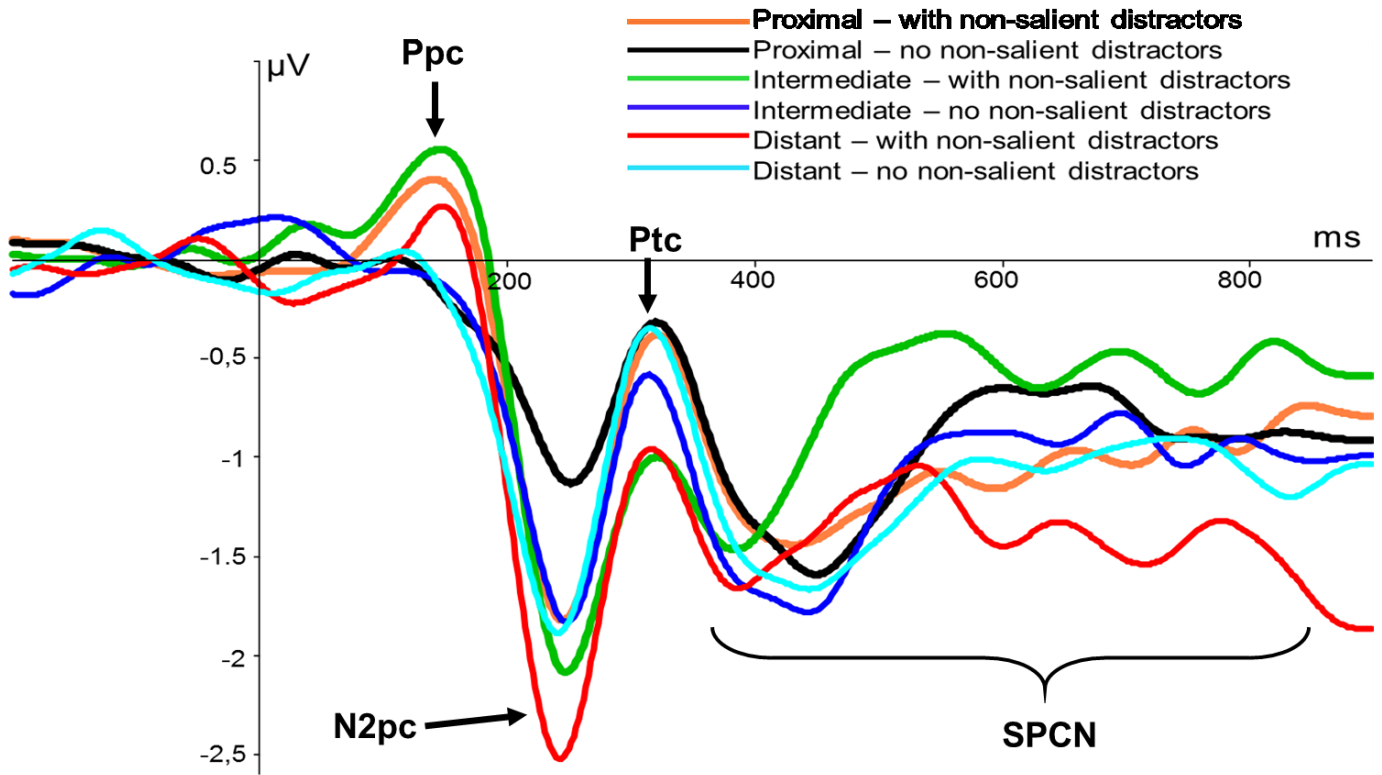


Figure 2. a) Grand average event-related lateralization (ERL) waveforms (contralateral minus ipsilateral) at PO7/PO8 sites. X Axis: Time from stimulus onset (ms). Y Axis: mean amplitude (microvolts). Each color waveform represent the interaction between the two main conditions (Spatial Distance and Non-Salient Distractors).

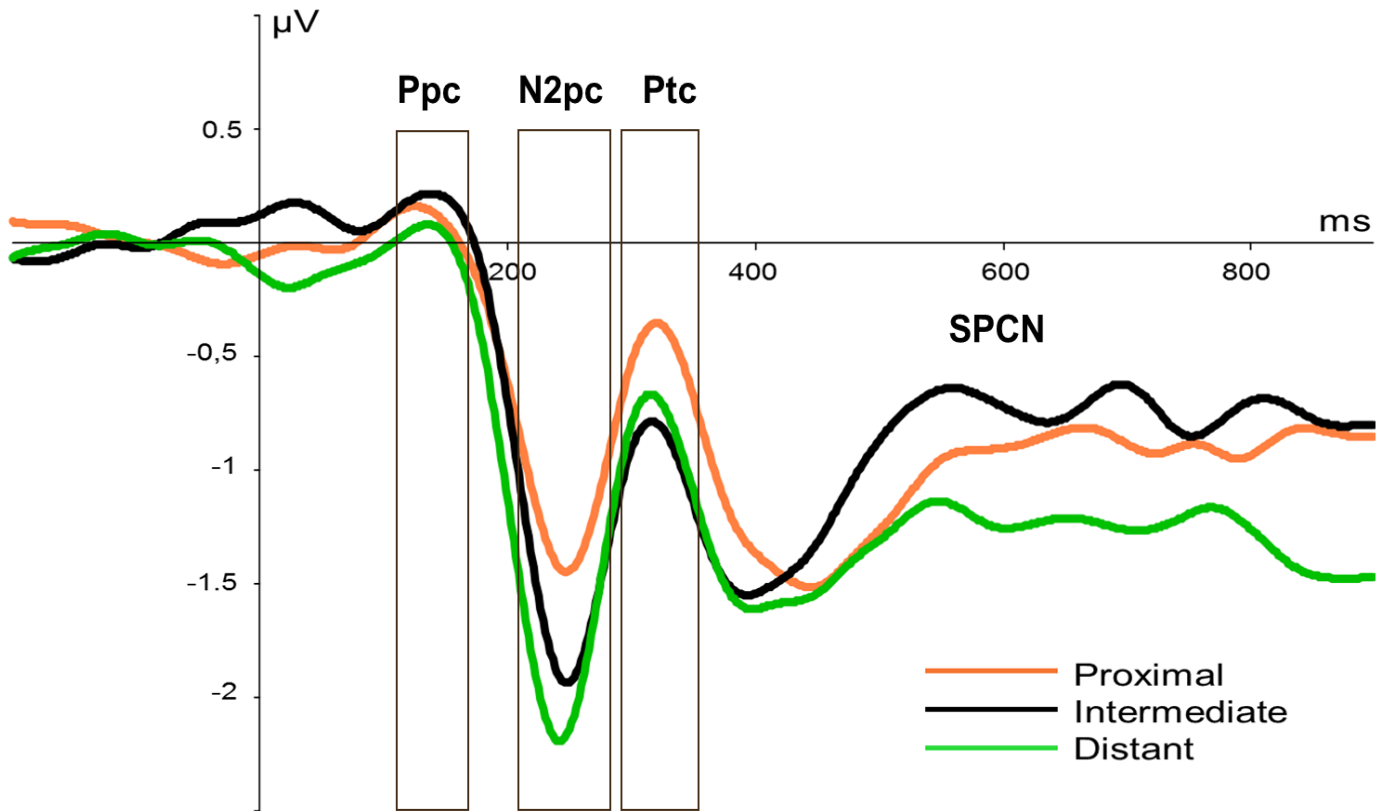


Figure 2. b) Grand average event-related lateralization (ERL) waveforms (contralateral minus ipsilateral) at PO7/PO8 sites. X Axis: Time from stimulus onset (ms). Y Axis: mean amplitude (microvolts). Each color waveform represent the main effects of Spatial Distance.

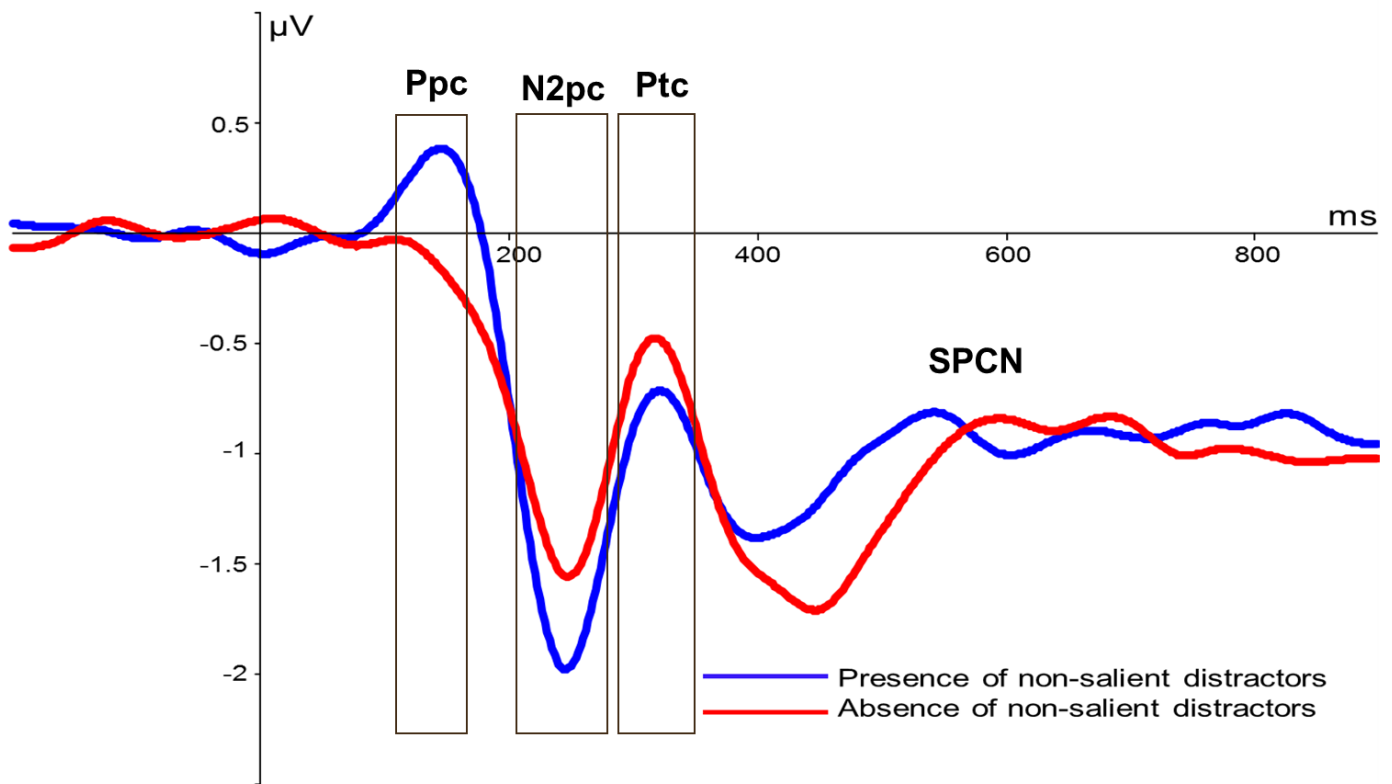


Figure 2. c) Grand average event-related lateralization (ERL) waveforms (contralateral minus ipsilateral) at PO7/PO8 sites. X Axis: Time from stimulus onset (ms). Y Axis: mean amplitude (microvolts). Each color waveform represent the main effects of Non-Salient Distractors.

Ppc component

Firstly, we performed a 2 X 3 repeated-measure ANOVA on the mean amplitude of the Ppc (window of 130 ms to 160 ms centered the peak) to compute interaction between Distance and Non-Salient Distractors (see Figure 2). No main effect was found according to Spatial Distance, $F(1, 25) = .09, p > .05$, but Ppc amplitude was larger when non-salient distractors were interposed between salient items in comparison when they are absent, $F(1, 25) = 9.94, p < .05$. Furthermore, no interaction was observed between these two within-subjects factors, $F(1, 25) = .64, p > .05$. Finally, a t-test against zero failed to show the presence of a Ppc for all distances separating salient items (proximal, $t(25) = 1.33, p > .05$; intermediate, $t(25) = 1.44, p > .05$; distant, $t(25) = .09, p > .05$; see Figure 2). This result suggests that the Ppc component is not modulated by distance separating salient items nor it is present, but is modulated by the presence of non-salient distractors.

N2pc component

First, we performed a 2 X 3 repeated-measure ANOVA on the mean amplitude of the N2pc (measured at peak amplitude between 235 ms and 265 ms) to compute interaction between Distance and Non-Salient Distractors. There was a systematic attenuation of the N2pc amplitude as distance was reduced between the target and the salient distractor, $F(1, 25) = 13.33, p < .001$, see Figure 2. Also, there was a reduced N2pc amplitude as non-salient distractors were absent between both salient items relative to when they were present, $F(1, 25) = 13.33, p < .001$. No interaction was observed between these two within-subjects factors, $F(1, 25) = 1.76, p > .05$.

Ptc component

First, we performed a 2 X 3 repeated-measure ANOVA on the mean amplitude of the Ptc (centered at peak amplitude between 300 ms and 330 ms) to compute the interaction between Distance and Non-Salient Distractors. Results show that Ptc amplitude was not modulated by the spatial distance separating the target and salient distractor, $F(1, 25) = 2.32, p > .05$, but is more positive with an absence of non-salient distractors on the target side, $F(1, 25) = 2.32, p < .05$. Moreover, no interaction was observed between these two within-subjects factors, $F(1, 25) = 1.76, p > .05$. Finally, a t-test against zero show the presence of a Ptc only for intermediate, $t(25) = -3.23, p < .01$, and distant, $t(25) = -2.51, p < .05$, but not the proximal distance, $t(25) = -1.86, p > .05$ (see Figure 2). At intermediate and distant, the Ptc component amplitude is situated below zero.

SPCN component

We used a time window of 400-700 ms during our analysis of the SPCN to study the sustained nature of this ERP component. First, we performed a 2 X 3 repeated-measure ANOVA on this time window to compute the interaction between Distance and Non-Salient Distractors. SPCN amplitude did not vary depending on the distance between the target and salient distractor, $F(1, 25) = 1.67, p > .05$. Also, no interaction was observed between these two within-subjects factors, $F(1, 25) = 1.22, p > .05$.

A t-test against zero was performed on the mean amplitude of the SPCN for each of the three spatial distances (proximal, intermediate, distant; see Figure 2). A SPCN was found for each spatial distance (proximal, $t(25) = -5.58, p < .0001$; intermediate, $t(25) = -3.84, p < .001$; distant, $t(25) = -5.81, p < .0001$). These results suggest that SPCN is sustained for 300 ms (from 400 ms to 700 ms following stimulus onset) and does not vary depending on the distance between the target and salient distractor.

The ANOVA performed on the mean amplitude of the SPCN (time windows: 400-700 ms) showed no variation of its amplitude with additional non-salient distractors, $F(1, 25) = .44, p > .05$; see Figure 2). A t-test against zero was performed for this condition using the mean amplitude of the SPCN for the same time window. A SPCN was observed for each condition (presence, $t(25) = -4.71, p < .0001$; absence, $t(25) = -6.65, p < .0001$). Results suggest that SPCN amplitude is sustained for 300 ms (from 400 ms to 700 ms following stimulus onset) and does not vary with additional non-salient distractors.

Table 2. Mean amplitude (in μV) of each ERP component, for each salient items distance (proximal, intermediate or distant) and for each non-salient distractor condition (presence or absence), with the standard deviation in parentheses.

<i>Conditions/ERP Components</i>	<i>Ppc</i>	<i>N2pc</i>	<i>Ptc</i>	<i>SPCN</i>
Proximal- no distractor	-0.19 (0.69)	-1.21 (0.95)	-0.28 (1.05)	-0.97 (1.14)
Intermediate- no distractor	-0.15 (1.18)	-2.10 (1.43)	-0.42 (1.61)	-1.09 (1.05)
Distant- no distractor	-0.18 (1.07)	-2.13 (1.30)	-0.21 (1.50)	-1.16 (1.54)
Proximal- with distractors	0.41 (0.76)	-2.09 (1.42)	-0.35 (1.32)	-1.12 (1.27)
Intermediate- with distractors	0.46 (0.97)	-2.38 (1.67)	-0.99 (1.46)	-0.62 (1.59)
Distant- with distractors	0.30 (1.48)	-2.88 (1.31)	-0.88 (1.52)	-1.33 (1.18)

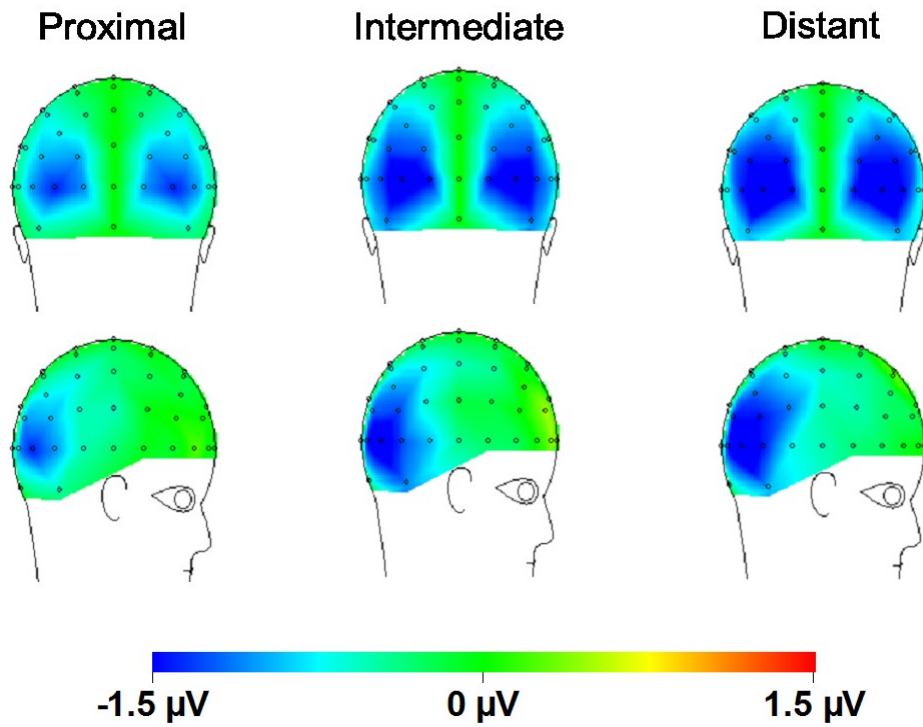


Figure 3a. Scalp distributions for the N2pc component (time window: 230-265 ms) for each target- salient distractor spatial distance (proximal, intermediate and distant).

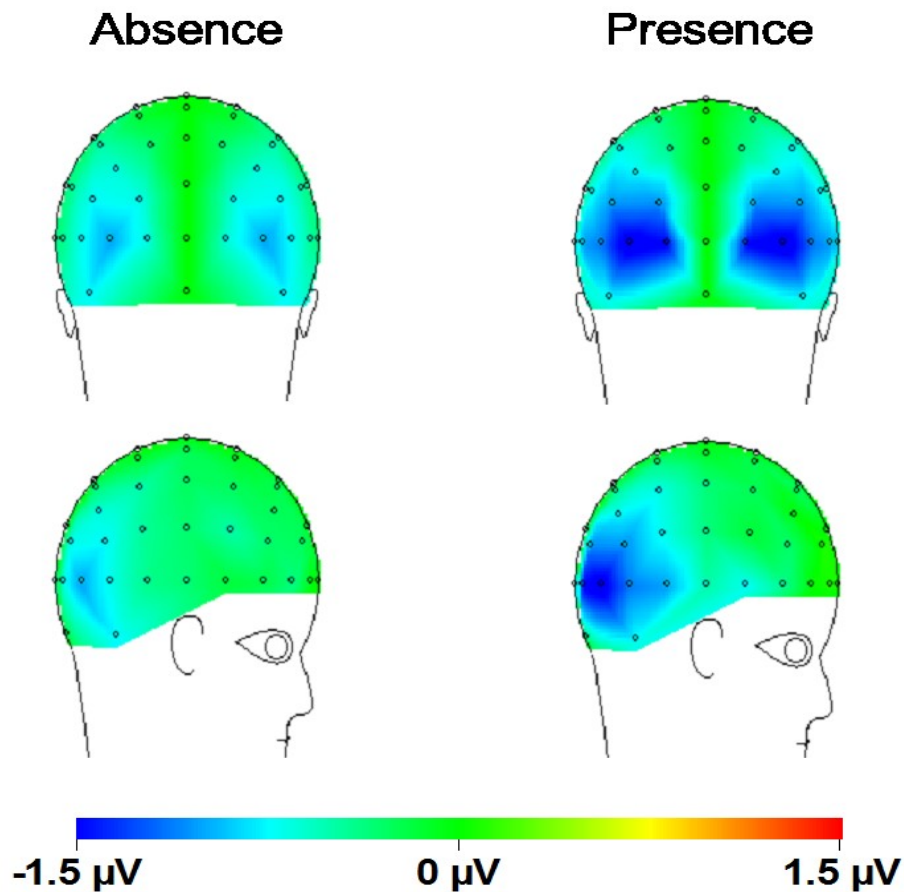


Figure 3b. Scalp distributions for the N2pc component (time window: 230-265 ms) for each non-salient distractors condition (presence or absence).

Discussion

The aim of this study was to examine neural processes involved in visual spatial attention reflected in lateralized ERPs. Luck et al. propose that increased competition requires greater suppression of the distractor, which in their view increases the amplitude of N2pc. Hilimire et al., on the other hand, propose that increased competition is associated with mutual inhibition between the target and distractor, and that N2pc is reduced by this mutual inhibition. We focused on these two manipulations (spatial distance between salient items and presence/absence of non-salient distractors on target hemifield) previously studied separately

and both shown to affect the amplitude of the N2pc component. We extended the investigation by examining other lateralized ERPs: the Ppc, the N2pc, the Ptc, and the SPCN. We modified the displays used by Hilimire et al. by removing all non-essential non-salient distractors while also manipulating the distance between the salient target and distractor. (Figure 1). The most important results can be summarized as three major findings. First, a larger spatial distance between the target and the salient distractor led to an enhanced N2pc, (Hilimire et al., 2009; 2010; Aubin & Jolicoeur, 2016). Moreover, the distance separating a target from a salient distractor did not affect significantly the other components of interest (Ppc, Ptc, SPCN). Second, adding non-salient distractors to the display increased the amplitude of N2pc, Ptc and SPCN in comparison to when the target and salient distractor were presented alone. Third, the effects of distance and non-salient distractors were largely independent (no significant interaction for any of the four lateralized components). This statistical independence suggests the possibility that there are separable mechanisms contributing to the N2pc. The absence of interaction means that the distance effect observed by Hilimire et al. can be found (indeed, has the same amplitude) regardless of the presence/absence of non-salient distractors. Nevertheless, an account of the reduction in the amplitude of N2pc as the distance between the target and salient distractor decreases needs to take into account the co-varying number of non-salient distractors as distance is varied. Implications of these findings are discussed below.

Target-Salient Distractor spatial distance and non-salient distractors

Many theories seek to explain various aspects of the interaction between stimuli presented in the visual field and how they are represented in the visual system. Two such theories, namely the biased-competition model (Desimone and Duncan, 1995) and the Ambiguity Resolution Theory (Luck et al., 1997) explain the way in which a target and a distractor compete for selection and representation when they are presented within the same receptive field. These two models stipulate that, when two items are situated next to each other, they fall into the same receptive field and compete until the relevant information (the target) is selected. The Ambiguity Resolution Theory (Luck et al., 1997) also suggests that attention is necessary to combine each item characteristics (e.g. a target and a distractor

situated in the same receptive field) to avoid potential errors of item selection. Our results suggest that increasing competition (i.e., having salient items in closer proximity) attenuates N2pc amplitude, which is in line with the biased-competition model and the explanation of the distance effect proposed by Hilimire et al. (2009, 2010). Also, in accordance with the Ambiguity Resolution Theory (Luck et al., 1997), competition between proximal items increases attentional demands required to suppress irrelevant stimuli, which in turn was proposed to also enhance the N2pc component. It is not entirely clear, on these accounts, how suppression of a salient competitor reduces N2pc while suppression of a less-salient distractor increases N2pc. We offer possible resolutions of this apparent contradiction in the following sections.

The Theory of Individuation

A first alternative explanation concerning the non-salient distractors effect would be that the interaction of non-salient distractors and the target would take place within each receptive fields of neurons already activated by salient items. Our results are in line with previous research (Munneke, Fait, & Mazza, 2013), showing that presence of non-salient distractors modulates attentional selection: larger N2pc amplitudes are observed with an increase in items presented in the visual display. Importantly, an increase in the number of items to individuate within the same size of receptive field also means that the distance between items is smaller. In other words, in addition to competition between salient items, as demonstrated by Hilimire et al. (2009, 2010), there could also be an increase in competition for representation between salient and non-salient items. However, in this present study, non-salient distractors were a different color than the target and the salient distractor and therefore relatively easy to attenuate. In addition, the color difference was constant throughout the experiment and for every subject, so it may therefore be possible that the non-salient distractors were suppressed as a set rather than being suppressed as individual entities (Munneke, Fait, & Mazza, 2013). If these distractors are suppressed as a whole, it could also explain the absence of difference between the presence and absence of non-salient distractors for accuracies. Because reaction times decrease with additional non-salient distractors, it is possible that these non-salient distractors fall within the same receptive field as the target and

thus, there is a greater need to suppress them. The suppression of non-salient distractors as a set is also consistent with non-salient distractor processing theories, as explained below.

The Theory of Attentional Spotlight

Another alternative explanation of competition may explain the results about spatial distance. When a target and a distractor are distant, they are likely situated in different receptive fields and thus activate a larger neuronal network (Brefczynski & DeYoe, 1999; Eriksen & St.James, 1986; Tootell et al., 1998). Therefore, a selection must be made in order to select relevant information while ignoring the rest. Information of specific zones that we focus on in the visual field falls into a zoom lens or a beam called the attentional spotlight. This information situated in this spotlight and will be processed preferentially (e.g., a target and a salient distractor or multiple targets; Brefczynski & DeYoe, 1999; Eriksen & St.James, 1986; Tootell et al., 1998, Müller, Malinowski, Gruber, & Hillyard, 2003). Moreover, Müller et al. (2003) demonstrated that the attentional spotlight can be divided (or split) so that multiple items are processed simultaneously: in other words, when two task-relevant items are distant (i.e., fall within different receptive fields), the attentional spotlight would divide itself in two areas to process both task-relevant items and progressively select the area containing the target. Other studies following the idea of Müller also suggest that this *spotlight* functions like a “zoom lens” (see zoom lens model; Eriksen & Yeh, 1985; Erikson & James, 1986) or adopts different stimulus pattern like a donut, a ring, an annular-shaped beam (Eimer, 1999, 2000; Müller & Hübner, 2002), which means that the visual system adapts depending on the task (e.g. number of targets to identify, similarity and proximity with the distractors, ...).

Following this notion, if the attentional spotlight is in the shape of a ring, as previously suggested (e.g. Eimer, 1999, 2000; Müller & Hübner, 2002), it may be possible that it is large enough to encompass both the target and the salient distractor so as to individuate and eventually select the relevant item for further processing. In other words, it will be necessary to activate more high-order neurons to encompass all the information needed to select relevant information. Thus, when items are distant, the attentional *spotlight* must either create a bigger ring to encompass all relevant information (McMains & Somers, 2004; Eimer, 1999, 2000;

Müller & Hübner, 2002) or split to cover multiple foci (McMains & Somers, 2004; Müller, Malinowski, Gruber, & Hillyard, 2003). Both hypotheses are similar because both involve a larger amount of neuronal activation (McMains & Somers, 2004) and thus, a larger N2pc amplitude seems logical with a larger distance between salient items. In accordance with our results, N2pc amplitude is enhanced with increasing spatial distance between salient items. Here, we suggest that this is due to divided attention, where the attentional spotlight is divided onto two visual spaces containing possible targets (defined by their colour).

Also, previous studies (McMains & Somers, 2004; Vidyasagar, 1998, 1999) have shown that in addition to regions containing relevant information, there is also neuronal activity (although lower) in regions containing irrelevant information (e.g., non-salient distractors in the middle of the ring). Since these irrelevant items must be suppressed, this activation decreases rapidly with neuronal feedback, leading to an adjustment of the attentional spotlight (McMains & Somers, 2004; Kraft, Mueller, Hagendorf, Shira, Dick, Fendrich, & Brandt, 2005; Kraft, Pape, Hagendorf, Schmidt, Naito, & Brandt, 2007). Thus, this spotlight of attention is shifted from location to location (e.g. from the location containing the target to the one containing the irrelevant distractors) and the size is adjusted much like a zoom lens (Tong, 2004; McMains & Somers, 2004; Kraft, Pape, Hagendorf, Schmidt, Naito, & Brandt, 2007). This interpretation could explain the larger N2pc amplitude observed in the present study when non-salient distractors are present in the visual field. Here, neuronal feedback leads to a shift of the attentional spotlight from location to location in order to suppress irrelevant information efficiently. So, the attentional spotlight is therefore possibly involved in the suppression of non-salient distractors in close proximity to the target in order to facilitate target individuation, selection and encoding.

In summary, we propose in these two last sections a referent that encompasses the N2pc effects found in this study. First, increasing the spatial distance between salient items increases the need for attention spread over a larger area, which increases N2pc amplitude. It increases (and/or splits) the spotlight and thus, increases the number of activated high-order neurons (or distinct receptive fields). In the case of non-salient distractors, the competition between salient and non-salient information would always unfold within these receptive field

already activated by task-relevant items. This means that the competition would be less important when a target is not surrounded by non-salient distractors, which is in line with a decrease in N2pc amplitude when there is no non-salient distractors next to a target. This referent nicely connects the independent and opposite results found in our study and previous studies (Hilimire et al., 2009; 2010; Luck et al., 1997; Munneke, Fait, & Mazza, 2013).

Information manipulation in VSTM

Results concerning the SPCN, an electrophysiological component that shows an enhanced negativity with an increased load in VSTM (Perron, Lefebvre, Robitaille, Brisson, Gosselin, Arguin & Jolicoeur, 2009) can be also in line with the grouping effect found by Mazza and Caramazza (2012). No effect was observed for the SPCN regarding both the distance between the target and a salient distractor as well as the presence or absence of salient distractors, suggesting that these manipulations have no influence on processing in VSTM. Indeed, in the experiment of Mazza and Caramazza (2012), they found that only increasing the number of targets enhanced SPCN amplitude, but not the number of distractors nor spatial distance between salient items. This shows that features shared between items are no longer important during later maintenance and for processing the item in memory. In our study, it is likely that at this stage in visual selection (around 500 ms), individuation is complete and the target is already selected, because it is known that SPCN waveform return to the X axis towards the zero position (Perron, Lefebvre, Robitaille, Brisson, Gosselin, Arguin & Jolicoeur, 2009), once the target is processed in memory. One could argue that increasing spatial distance could modulate SPCN amplitude as shown in previous work (Vogel & Machizawa, 2004; Eimer & Kiss, 2010). In these studies, SPCN amplitude increases (waveform is more negative) with the increase in memory load, that is the number of items). In contrast to these studies, our experiment did not use a cue and participants knew the target (color and shape) at the beginning of each trial. In that case, participants did not need to memorize many items simultaneously. Also, N2pc and SPCN are distinct components, which implied different mechanisms involved (Jolicoeur, Brisson & Robitaille, 2008). Following our study, N2pc and SPCN seem to reflect different mechanisms: N2pc reflects a process that contributes to the selection of the target while ignoring distractors whereas SPCN reflects a process that

contributes to the passage in memory of the target without maintaining information during a certain lapse of time.

Other ERPs components

Results observed in the present study concerning the Ptc component are inconsistent with the results of Hilimire and colleagues (2009, 2010). Returning to the Hilimire et al. work, they reported the Ptc (positivity temporal contralateral), a lateralized contralateral positivity following the N2pc from approximately 290 ms post-stimulus to 340 ms. The scalp distribution of the Ptc had a maximum at PO3/PO4 and had a larger amplitude when the target and the distractor were adjacent. Because this component followed the N2pc and was affected by target salient-distractor spatial distance, the authors postulated that it might reflect processing related to target identification. Here, a mostly negative amplitude during the component time window was found with no noticeable amplitude effect related to spatial distance separating salient items. Also, the amplitude effect shown by Hilimire et al. (2009) could be linked to an individuation process of the target from the distractor that is related to N2pc instead of the Ptc, meaning it could have a variable latency depending on the manipulations and thus be smeared following signal averaging or occur during the N2pc time window selected. This possibility could explain the seemingly contradictory effects of spatial distance separating salient items and presence or absence of non-salient distractors for the N2pc component. Indeed, two distinct processes could be at play: One process could be related to target features enhanced when the target is surrounded by non-salient distractors (i.e. pre-attentional processing associated with the Ptc, see Hilimire et al., 2009) and the other process would be responsible of filtering spatial information of the salient items (i.e. visual spatial attention associated with the N2pc). As for these negative amplitudes in the time window of the Ptc component, they appear to be the summation of activity related to both a large N2pc amplitude combined with a large SPCN component, giving the Ptc a negative amplitude (See Figure 2). Importantly, the maximal waveforms representing the Ptc in our study was also observed at PO8/O7 electrodes, where N2pc and SPCN are also examined whereas Hilimire et al. (2009, 2010) used electrodes PO4/O3 and P7/8, that could explain the subtle differences between their results and our results concerning Ptc amplitude. In summary,

when combining our results and those of Hilimire et al. (2009, 2010), one can conclude that no experimental manipulation (related to salient and/or non-salient distractors) allows the dissociation between Ptc and components surrounding it (N2pc and SPCN). Indeed, Ptc appears to be affected by an overlap of N2pc and SPCN activity (Luck, 1995): Ptc becomes more negative when N2pc and SPCN are more negative. In other words, for now, the absence of dissociation can possibly represent the relationship between the ending of the N2pc and the beginning of the SPCN. It would be interesting in further research, to explore the nature of the modulation with respect to additional non-salient distractors. Specifically, one may ask whether the Ptc reflects the modulation of N2pc and SPCN or a different mechanism underlying distractor suppression.

Results concerning the Ppc component are consistent with previous interpretations (Corriveau, Fortier-Gauthier, Pomerleau, McDonald, Dell'Acqua & Jolicoeur, 2012; Fortier-Gauthier, Dell'Acqua & Jolicoeur, 2013; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013; Pomerleau, Fortier-Gauthier, Corriveau, Dell'Acqua & Jolicoeur, 2014a; Pomerleau, Fortier-Gauthier, Corriveau, McDonald, Dell'Acqua & Jolicoeur, 2014b). In these studies, the Ppc component is a positive ERP component, elicited usually between 130 and 180 ms and is suggested to be a spatial “attend-to-me” signal resulting from an unbalanced visual display containing more salient stimuli in one visual hemifield (for example, two blue items surrounded with six grey items on one hemifield and eight grey items on the other side of the hemifield). Interestingly, the Ppc was not influenced by the spatial distance between the target and the salient distractor, unlike N2pc. We speculate here that the Ppc may be generated at 'earlier' levels of the visual system than N2pc, where receptive fields are smaller, such that approximately the same number were engaged regardless of distance. However, there was a strong influence on the Ppc by the presence/absence of non-salient distractors. The Ppc was only present when there were non-salient distractors in the display. This suggests that the initial processes involved in attentional deployment are at least in part influenced by the color discontinuity in the display caused by the presence of both grey and blue items in the same hemifield. When non-salient distractors were absent, both hemifields contained a similar color discontinuity between the items present and the dark background (i.e., two grey items on one side and two blue items on the other). The addition of non-salient distractors created a color discontinuity in the

hemifield containing the target and salient distractor, but not to the other side. We believe this imbalance led to a visual imbalance, reflected by the Ppc. Consistent with previous results (Corriveau et al., 2012; Fortier-Gauthier et al., 2013; Pomerleau et al., 2014a, 2014b), the Ppc component seems to be distinct from the N2pc component despite both playing an important role in the initial mapping and individuation of visual objects; a Ppc is not always followed by an N2pc and the absence of a Ppc does not prevent the observation of N2pc for a lateral target (Sawaki & Luck, 2010; McDonald, Green, Jannati, & DiLollo, 2013; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013, Burra & Kerzel, 2013). Nevertheless, more research is required to understand specific underlying factors and characteristics that modulate and influence this component.

Conclusion

This study revealed additive effects of spatial distance between a target and a salient distractor and the presence or absence of non-salient distractors on mechanisms related to the deployment of visual spatial attention reflected by the N2pc component. The modulations of the N2pc component were consistent with a model in which spatial distance affects N2pc by engaging different numbers of attention-sensitive neurons whereas the presence/absence of non-salient distractors affect N2pc via non-salient distractors and target interactions within these previously active receptive fields. Further research will be needed to verify these hypotheses. Finally, results also revealed a modulation of Ptc component with presence of non-salient distractors. Further studies will have to understand if that component is related to distractor suppression or is simply a result of N2pc-SPCN modulation.

References

- Aubin, S., & Jolicoeur, P. (2016). Early and late selection modulate competition for representation: Evidence from the N2pc in a multiple frame procedure. *Psychophysiology*, *53*, 611–622.
- Brefczynski, J.A. & DeYoe, E.A. (1999). A physiological correlates of the “spotlight” of visual attention. *Nature Neuroscience*, *2* (4), 370-374.
- Brisson, B., & Jolicoeur, P. (2007a). Electrophysiological evidence of central interference in the control of visuospatial attention. *Psychonomic Bulletin & Review*, *14*(1), 126-132. doi: 10.3758/BF03194039
- Brisson, B., & Jolicoeur, P. (2007b). The N2pc component and stimulus duration. *NeuroReport: For Rapid Communication of Neuroscience Research*, *18*(11), 1163-1166. doi: 10.1097/WNR.0b013e3281e72d1b
- Brisson, B., & Jolicoeur, P. (2007c). Cross-modal multitasking processing deficits prior to the central bottleneck revealed by event-related potentials. *Neuropsychologia*, *45*(13), 3038-3053. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2007.05.022
- Chatrian, G.E., 1985. Ten percent electrode system for topographic studies of spontaneous and evoked EEG activity. *Am. J. Electroencephalogr. Technol.* *25*, 83–92.
- Chatrian, G.E., et al., 1988. Modified nomenclature for the “10%” electrode system. *J. Clin. Neurophysiol.* *5* (2), 183–186.
- Corriveau, I., Fortier-Gauthier, U., Pomerleau, V., 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.
- Dell’Acqua, R., Sessa, P., Jolicoeur, P., & Robitaille, N. (2006). Spatial attention freezes during the attention blink, *Psychophysiology*, *43* (4), 394-400.
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*, *18*, 193-222.
- Eimer, M. (1996). The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *99* (3), 225-234.

- Eimer, M. (1999). Attending to quadrants and ring-shaped regions: ERP effects of visual attention in different spatial selection tasks. *Psychophysiology*, *36*, 491-503.
- Eimer, M. (2000). An ERP Study of sustained spatial attention to stimulus eccentricity. *Biological Psychology*, *52*, 205-220.
- Eriksen, C.W., & St.James, J.D. (1986). Visual attention within and around the field of focal attention: A zoom lens model. *Perception and Psychophysics*, *40*, 225-240.
- Eriksen, C.W., & Yeh, Y.Y. (1985). Allocation of attention in the visual field. *Journal of Experimental Psychology: Human, Perception and Performance*, *11*, 583-597.
- Fortier-Gauthier, U., Dell'Acqua, R., & Jolicoeur, P. (2013). The “red-alert” effect in visual search: Evidence from human electrophysiology. *Psychophysiology*, *30*, 671-679.
- Freeman, E., Sagi, D., & Driver, J. (2001). Lateral Interactions Between Targets and Flankers in Low-level Vision Depend on Attention to the Flankers. *Nature Neuroscience*, *4* (10), 1032-1036.
- Hickey, C., Di Lollo, V., & McDonald, J.J. (2009). Electrophysiological indices of target and distractor processing in visual search. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*, 760–775.
- Hilimire, M.R., Mounts, J.R.W., Parks, N.A., & Corballis, P.M. (2009). Competitive interaction degrades target selection: An ERP study. *Psychophysiology*, *46*, 1080-1089.
- Hilimire, M.R., Mounts, J.R.W., Parks, N.A., & Corballis, P.M. (2010). Event-related potentials dissociate effects of salience and space in biased competition for visual representation. *PLoS ONE*, *5*(9), e12677. DOI: 10.1371/journal.pone.0012677
- Hilimire, M. R., Mounts, J. R., Parks, N. A., & Corballis, P. M. (2011). Dynamics of target and distractor processing in visual search: Evidence from event-related potentials. *Neuroscience Letters*, *495*, 196-200.
- 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*, *39*(6), 1713–1730.
- Jolicoeur, P., Lefebvre, C., & Martinez-Trujillo, J., Eds., (2015). *Mechanisms of sensory working memory: Attention and Performance XXV*. San Diego: Elsevier.

- Jolicoeur, 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.
- 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, 2001–2005
- Kraft, A., Müller, N. G., Hagendorf, H., Schira, M. M., Dick, S., Fendrich, R. M., et al. (2005). Interactions between task difficulty and hemispheric distribution of attended locations: Implications for the splitting attention debate. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, 24, 19–32.
- Kraft, A., Pape, N., Hagendorf, H., Schmidt, S., Naito, A., & Brandt, SA (2007). What determines sustained visual attention? The impact of distracter positions, task difficulty and visual fields compared. *Brain Research*, 1133, 123-135.
- Luck SJ. (2005). *An introduction to the event-related potential technique*. MIT Press; Cambridge, Massachusetts (USA).
- Luck, S.J., & Hillyard, S.A. (1994a). Spatial filtering during visual search: Evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology: Human, Perception and Performance*, 20 (5), 1000-1014.
- Luck, S.J., & Hillyard, S.A. (1994b). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search, *Psychophysiology*, 31, 291-308.
- 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. DOI: 10.1006/cogp.1997.0660
- Luria, R., Sessa, P., Gotler, A., Jolicoeur, P., & Dell'Acqua, R. (2010). Visual short-term memory capacity for simple and complex objects. *Journal of Cognitive Neurosciences*, 22 (3), 496-512. doi: 10.1162/jocn.2009.21214.
- Mazza, V., & Caramazza, A. (2012). Perceptual grouping and visual enumeration. *PLoS ONE*, 7(11), 1-7. e50862.
- Munneke, J., Fait, E., & Mazza, V. (2013). Attentional processing of multiple targets and distractors. *Psychophysiology*, 50 (11), 1104-1108.

- McCarley, J.S., Mounts, J. & Kramer, A.F. (2007). Spatially mediated capacity limits in attentive visual perception. *Acta Psychologica*, *126*, 98-119.
- McDonald, J. J., Green, J. J., Jannati, A. & Di Lollo, V. (2013). On the electrophysiological evidence for the capture of visual attention. *J. Exper. Psychol. Hum. Percept. Performance*, *39*, 849-860.
- McMains, S.A., & Somers, D.C. (2004). Multiple spotlights of attentional selection in human visual cortex. *Neuron*, *42*, 677-686.
- Müller, M.M., & Hübner, R. (2002). Can the spotlight of attention be shaped like a doughnut? Evidence from steady-state visual evoked potentials. *Psychological Science*, *13* (2), 119-124.
- Müller, M.M., Malinowski, P., Gruber, T., & Hillyard, S.A. (2003). Sustained division of the Attentional Spotlight. *Nature*, *424*, 309-312.
- Munneke, J., Fait, E., & Mazza, V. (2013). Attentional processing of multiple targets and distractors. *Psychophysiology*, 1-5. DOI: 10.1111/psyp.12123
- Perron, R., Lefebvre, C., Robitaille, N., Brisson, B., Gosselin, F., Arguin, M., & Jolicoeur, P. (2009). Attentional and anatomical considerations for the representation of simple stimuli in visual short-term memory: Evidence from human electrophysiology. *Psychological Research*, *73*(2), 222-232. doi: 10.1007/s00426-008-0214-y
- Pinker, S. (1984). Visual cognition: An introduction. *Cognition*, *18*, 1-63.
- Pomerleau, V. J., Fortier-Gauthier, U., Corriveau, I., Dell'Acqua, R., & Jolicoeur, P. (2014a). Colour-specific differences in attentional deployment for equiluminant pop-out colours: Evidence from lateralised potentials. *International Journal of Psychophysiology*, *91*(3), 194-205. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2013.10.016>
- Pomerleau, V. J., Fortier-Gauthier, U., Corriveau, I., McDonald, J. J., Dell'Acqua, R., & Jolicoeur, P. (2014b). The attentional blink freezes spatial attention allocation to targets, not distractors: Evidence from human electrophysiology. *Brain Research*, *1559*, 33-45. doi: 10.1016/j.brainres.2014.02.029

- Prime, D. J., & Jolicoeur, P. (2010). Mental rotation requires visual short-term memory: Evidence from human electric cortical activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*, 2437–2446.
- Sawaki, R. & Luck, S. J. (2010). Capture versus suppression of attention by salient singletons: Electrophysiological evidence for an automatic attend-to-me signal. *Attention, Perception & Psychophysics*, *72*, 1455–1470.
- Schubö, A., & Müller, H. J. (2009). Selecting and ignoring salient objects in visual search. *Brain Research*, *1283*, 84-101.
- Sharbrough F, Chatrian G-E, Lesser RP, Lüders H, Nuwer M, & Picton TW (1991). American Electroencephalographic society guidelines for standard electrode position nomenclature. *Journal of Clinical Neurophysiology*, *8*, 200-202.
- Sperling, G. (1960). The information available in brief visual presentation. *Psychological Monograph: General and Applied*, *74* (11), 1-29.
- Töllner, T., Conci, M., Rusch, T., & Müller, H.J. (2013). Selective manipulation of target identification demands in visual search: The role of stimulus contrast in CDA activations. *Journal of Vision*, *13*(3), 1-13.
- Tootell, R. B., Hadjikhani, N., Hall, E. K., Marrett, S., Vanduffel, W., Vaughan, J. T., & Dale, A. M. (1998). The retinotopy of visual spatial attention. *Neuron*, *21*(6), 1409-1422.
- Tong, F. (2004). Splitting the spotlight of visual attention. *Neuron*, *42*, 524-526.
- Vidyasagar, T.R. (1998). Gating of neuronal responses in macaque primary visual cortex by an attentional spotlight. *NeuroReport*, *9*, 1947-1952.
- Vidyasagar, T.R. (1999). A neuronal model of attentional spotlight: Parietal guiding the temporal, *Brain Research Reviews*, *30*, 66-76.
- Vogel, E.K. & Machizawa, M.G. (2004). Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*, *428*, 748-751.
- Wiegand, I., Töllner, T., Habekost, T., Dyrholm, M., Müller, H.J., & Finke, K. (2013). Distinct neural markers of TVA-Based visual processing speed and short-term storage capacity parameters. *Cerebral Cortex*, 1-12. DOI: 10.1093/cercor/bht071
- Woodman, G.F., & Luck, S.J. (2003). Serial deployment of attention during visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human, Perception and Performance*, *29*, 121-138.

Zhao, D., Liang, S., Jin, Z., & Li, L. (2014). Effect of task set-modulating attentional capture depends on the distractor cost in visual search: Evidence from N2pc. *NeuroReport*, 25 (10), 737-742. Doi: 10.1097/WNR.000000000000163.

Chapitre 3 : *The N2pc–P2pc yin–yang: Implications for target and distractor processing*

Isabelle Corriveau¹, Ulysse Fortier-Gauthier², & Pierre Jolicoeur¹

¹CERNEC, Université de Montréal, Canada

²Université de Trois-Rivières, Canada

Abstract

We isolated putative target enhancement and distractor suppression processes reflected by lateralized ERP components by placing either a target or a salient distractor on the vertical midline and another item in a lateral position in displays that always contained two salient items. We varied the distance between these salient items and presented them with or without additional non-salient distractors, with all stimuli presented on an imaginary circle about the fixation point. An N2pc component was found for lateral targets and for lateral distractors, and was generally lower in amplitude and/or delayed by shorter spatial distance between the target and the salient distractor and/or the presence of non-salient distractors. A positivity following N2pc, we call P2pc, was found in the lateral distractor display configuration and it was delayed by decreasing spatial distance and by the addition of non-salient distractors without being modulated in amplitude. The SPCN was not present when the salient distractor was lateral, nor modulated by spatial distance or non-salient distractor. The processing of salient lateral targets and salient lateral distractors are thus influenced differently by the presence of non-salient distractors in the visual display and by spatial distance between salient items, which brings new evidence related to competition between targets and distractors.

Introduction

The selection of information by visual attention helps to avoid processing irrelevant information and to allocate resources to pertinent information in order not to overload later stages of processing (Sperling, 1960). Many studies have examined how a target is selected and processed in further stages, and how distractors are filtered out, and at what stages, early or late, in perceptual processes (e.g., Driver, 2001; Lavie 2006; Lavie & Tsal, 1994). A considerable body of work based on different paradigms such as visual search, the response competition paradigm, negative priming, attentional capture, provides growing sophistication in our understanding of the underlying functional and neuronal basis of attention. Distractor interference can be studied by observing behavioral responses (reaction times and accuracy to study distractor- target congruency), and the neural mechanisms underlying distractor interference can also be studied with electroencephalography (EEG) and event-related potentials (ERPs). It is still a matter of debate whether distractors (or other task-irrelevant items) are filtered before the selection of the target (e.g., Martinez et al., 2006; target-feature enhancement theories), mostly simultaneous (e.g., parallel search), or later (Lavie, 1995, 2005, 2010; e.g., distractor suppression mechanisms). The present study will attempt to give further evidence pertinent to these issues using lateralized ERPs.

The N2pc component is a useful index of the deployment of visual spatial attention to spatial locations in the visual field (e.g., Woodman & Luck, 2003). With pop-out stimuli, the N2pc component typically occurs 175–280 ms post stimulus onset with a peak between 220 ms and 250 ms (e.g., Brisson & Jolicoeur, 2007a, 2007b; Dell’Acqua, Sessa, Jolicoeur, & Robitaille, 2006; Luck & Hillyard, 1994a, 1994b). This lateralized component is observed as a negativity at posterior electrodes contralateral to the visual hemifield to which a target was presented, compared to voltages observed at electrodes ipsilateral to the attended side of visual space. That is, the N2pc is the difference between contralateral and ipsilateral voltages measured at symmetrical posterior electrodes sites (e.g., O1/O2, PO7/PO8, P7/P8). This component appears to originate from lateral portions of visual extrastriate and infero-temporal

areas with possible involvement of posterior parietal areas (Hopf, Luck, Girelli, Hagner, Mangun, Scheich, et al., 2000; Hopf, Boelmans, Schoenfeld, Heinze & Luck, 2002). Following the N2pc, another ERP component is the sustained posterior contralateral negativity (SPCN), which has been linked to the maintenance of information in visual short-term memory (c.f., CNSW: Klaver, Talsma, Wijers, Heinze, & Mulder, 1999; c.f., CDA : Vogel & Machizawa, 2004; c.f., N3pc: Verleger, vel Grajewska, & Jaskowski, 2012). The SPCN component is often observed around 400 ms after stimulus onset and shown to be dissociable from the N2pc (e.g., Jolicoeur, Brisson, & Robitaille, 2008).

In many experiments studying visual spatial attention and visual short-term memory with the N2pc and SPCN, these components were elicited using left-right balanced visual displays, in which, as much as possible, the bottom-up sensory stimulation was equivalent in the left and the right visual field. When a target was located in one visual hemifield, a balancing distractor was in the opposite hemifield (e.g., Luck & Hillyard, 1994a). This approach has the advantage of equating sensory stimulation to the two hemispheres, which is particularly important when recording lateralized ERP components. However, this method can also create a possible confound between processes related to target processing and processes related to distractor processing, because the target and distractor are always presented together (in opposite hemifields) and hence their possibly-separable influences are confounded. Hickey, Di Lollo, and McDonald (2009) placed one stimulus in a lateral position, either a target or a salient distractor, and another one on the vertical midline, thereby nulling out lateralized brain activity for this stimulus. This approach, in principle, enabled the study of lateralized activity associated with the lateral stimulus (target or distractor) in the absence of possible confounding lateralized activity from the other stimulus (on the midline). Sometimes, a non-salient distractor is presented contralateral to the lateral item to balance the visual display in terms of luminance. In their study (Hickey et al., 2009), two salient items (a target and a salient distractor) were presented in a visual array; one item was presented on the vertical midline and the other item was in the left or the right visual field. They argued the lateral distractor allowed the study of distractor suppression mechanisms, which they argued was reflected by a positivity contralateral to the location of the lateral distractor. They called

this component the P_D for ‘distractor positivity.’ The P_D component had posterior scalp distribution and appeared around 230–280 ms post stimulus onset. Hickey and colleagues suggested that it may be a subcomponent of the N2pc (as usually studied with balanced displays), usually overlapping in time and that it reflects distractor suppression.

Following the N2pc component, a clear SPCN can often be observed when a target requires further processing, and the amplitude and duration of the SPCN reflects the entry into, and processing in, visual working memory (e.g., see Prime & Jolicoeur, 2010). An interesting example of the SPCN response to post-attentional engagement can be found in the elegant demonstration of Mazza, Turatto, Umiltà, and Eimer (2007). They presented a lateral colour singleton in a background of uniformly-coloured distractors (green among red, or red among green) and asked subjects either to indicate whether the singleton was left or right of fixation (a localization task), or whether it had a notch on the left or right side (a discrimination task). The two tasks elicited indistinguishable N2pc responses, but the SPCN was only significant for the discrimination task. Presumably, the form discrimination required by the discrimination task promoted passage of the singleton into visual working memory, whereas the spatial localization task could be accomplished without support from visual working memory (because response selection did not require detailed form processing).

In studies that isolated target-related lateralized responses from distractor-related lateralized responses, the SPCN is typically larger for lateral targets than for lateral distractors, presumably because targets require further processing (either response selection, or memory encoding; e.g., Gaspar & McDonald, 2014; Jolicoeur, Sessa, Dell’Acqua, & Robitaille, 2006; Kiss, Van Velzen, & Eimer, 2008;).

Other studies using similar methodology also found other contralateral positivities around the N2pc time window, namely the Ppc component just before the N2pc (Corriveau et al., submitted; Corriveau, Fortier-Gauthier, Pomerleau, McDonald, Dell’Acqua, & Jolicoeur, 2012; Fortier-Gauthier, Dell’Acqua & Jolicoeur, 2013; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013; Pomerleau, Fortier-Gauthier, Corriveau, Dell’Acqua & Jolicoeur, 2014a; Pomerleau, Fortier-

Gauthier, Corriveau, McDonald, Dell'Acqua & Jolicoeur, 2014b), the P_D component typically near the end or after the N2pc (Burra & Kerzel, 2013; Gaspar & McDonald, 2014; Gaspar, Christie, Prime, Jolicoeur, & McDonald, 2016; Hilimire, Hickey & Corballis, 2012; Jannati, Gaspar & McDonald, 2013; Munneke, Fait, & Mazza, 2013; Sawaki & Luck, 2010, 2011; Sawaki, Geng, & Luck, 2012), the P_{tc} component after N2pc (Hilimire, Mounts, Parks, & Corballis, 2009; 2010) and the P4pc component (Toffanin, de Jong, & Johnson, 2011). The present study seeks to provide new evidence regarding target and distractor processing based on the measurement of lateralized ERP components surrounding the N2pc.

First, the P_{pc} component (positivity posterior contralateral), usually observed between 105 and 180 ms post stimulus onset, is likely, in part driven by a difference in the saliency of stimuli in displays that are not fully left-right balanced (Corriveau et al., 2016; Corriveau, Fortier-Gauthier, Pomerleau, McDonald, Dell'Acqua, & Jolicoeur, 2012; Fortier-Gauthier, Dell'Acqua & Jolicoeur, 2013; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013; Pomerleau, Fortier-Gauthier, Corriveau, Dell'Acqua & Jolicoeur, 2014; Pomerleau, Fortier-Gauthier, Corriveau, McDonald, Dell'Acqua, & Jolicoeur, 2014). It was shown to be dissociable from the N2pc (Wauschkuhn et al., 1998). The P_{pc} is modulated by color differences in the visual display (e.g., more positive component with red items), also with some change of color between trials (Kimura, Katayama, & Murohashi, 2006; 2008) and finally with the presence of non-salient distractors, but not by spatial distance between two salient items (e.g. Corriveau et al., 2016; Fortier-Gauthier, Dell'Acqua & Jolicoeur, 2013). This component was named P1pc in Verleger, Grajewska, & Jaskowski (2012) and was shown to have an enhanced amplitude only with uninformative primes that is, two irrelevant shapes situated on both hemifields (compared with congruent or incongruent primes), suggesting neuronal dishabituation processes (Luck & Hillyard, 1994). This enhance would thus reflect a change in the type of stimuli to process (e.g. a less frequent target among distractors) rather than nature or relevance of the task. The presence of a saliency imbalance can likely drive spatial attention to the location of a feature discontinuity in the hemifield containing the salient item, likely facilitating the processing of stimuli at that location.

Sawaki and Luck (2010) suggested that salient distractors (e.g., a red distractor for a green target or vice versa) can elicit an “attend-to-me” signal that needs to be compensated by an active suppression process (reflected by the P_D component). Their further studies also found that this component was elicited by a memory-matching probe item (Sawaki & Luck, 2011) but also that the P_D may possibly reflect a top-down control process related to incomplete termination of attention or some parallel attentional mechanism (Sawaki & Luck, 2013). In Sawaki, Geng, and Luck (2012), this component elicited after the N2pc component, was suggested to be indexing the termination of attention allocated to the target or an active mechanism due to successful distractor suppression. Hilimire, Hickey, and Corballis (2012) elicited a P_D component between 185–280 ms post stimulus with a lateral salient distractor, suggested to index distractor suppression during the disambiguation of target and distractor features. Other authors found a P_D component related to color singleton distractors when the target is predictable (Burra & Kerzel, 2013), but is not modulated by the number of distractors of a different color and shape compared to the target (Munneke, Fait, & Mazza 2013). Recently, a P_D component was also observed (Gaspar & McDonald, 2014; Gaspar, Christie, Prime, Jolicoeur, & McDonald, 2016; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013) contralateral to a distractor (while presenting a target on the midline), around 250–290 ms post stimulus onset, with a larger amplitude for fast-response trials than for slow-response trials. This component was argued to be related to a suppression mechanism, designed to prevent further processing of distractors, reducing the likelihood of passage into working visual memory. Interestingly, the P_D was larger for individuals with a larger visual working memory capacity (Gaspar & McDonald, 2014; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013), suggesting that it is related to an efficient distractor suppression process. Finally, other studies found this component around 115–125 ms after stimulus onset (in absence of any N2pc component) using a task where participants had to search for a target letter among target-similar distractors (and in some trials, a salient color singleton distractor; Sawaki and Luck, 2010). This contralateral positivity was very early compared with other studies, suggesting to us Sawaki and Luck (2010) were probably looking at the Ppc rather than the P_D .

Putting these studies all together, most of these authors suggest that suppression mechanisms could be engaging in the suppression of distractors while target processing is ongoing in order to terminate selection of relevant information. Researchers have attempted to determine whether distractors are suppressed before (Sawaki & Luck, 2010), during, or after the processing of the target (e.g., Gaspar & McDonald, 2014; Sawaki & Luck, 2011, Sawaki, Geng, & Luck, 2012), by using electrophysiological components, like the P_D component. Nevertheless, we still lack evidence needed to link mechanisms related to distractor suppression with this component. The visual system is still quite flexible on what kind of factors modulate visual search involving targets and distractors (salient or not). In the present study, we examine target-related and distractor-related brain responses, using lateralized event-related potentials, to gain further insights into the temporal dynamics of interactions between distractors and targets in simple visual search displays

Another positivity post-N2pc component was reported by Hilimire, Mounts, Parks, and Corballis (2009, 2010). The Ptc (positivity temporal contralateral) component, elicited around 275–340 ms post stimulus onset, was slightly more temporal than other visual attention components, which are often maximal near the PO7/PO8 electrodes sites. Like the P_D component, this component seemed to be related to distractor suppression mechanisms. However, it is not entirely clear whether the Ptc is a distinct component, or just a transition between the N2pc and the SPCN. Furthermore, component overlap with the N2pc and SPCN render the interpretation of the Ptc somewhat difficult. A larger Ptc is often found when the SPCN is smaller, begging the question of whether the observed modulations of the Ptc might simply reflect overlap with SPCN components of different amplitudes.

Finally, the P4pc (positivity 315-375 ms post-target posterior contralateral) component is elicited 340–430 ms after target onset and has a posterior scalp distribution. It was argued to reflect attentional (proactive and endogenous) disengagement during a cued visual search task with multiple targets and distractors in an attended stimuli stream (Toffanin, de Jong, & Johnson, 2011).

In summary, these lateralized positivities (Ppc, P1pc, P_D, Ptc, P4pc), which have been studied mostly in different paradigms, are elicited in different time windows, varying from before the N2pc time window (around 100–180 ms) to after the N2pc time window (around 180-450 ms), and may also differ in their scalp distributions (Hilimire et al., 2009, 2010). Despite sharing similarities in terms of ascribed roles during visual search, there are also important variations in their explanation, thus warranting further investigation aiming to understand them better. In order to simplify our results presentation, we will use the term P2pc for the positive-going portion of the lateralized wave that is usually found between the N2pc and the SPCN and we will use the term P1pc for the positive-going portion of the lateralized wave situated before the N2pc. We will not use the terminology “Ptc” component, because the scalp distribution in our work was not temporal like reported in previous studies (Hilimire, Mounts, Parks & Corballis, 2009, 2010; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013). Thus, we generally expect a sequence of deflections in the event-related lateralization waves (contralateral minus ipsilateral) starting with the P1pc, then the N2pc, then the P2pc, followed by the SPCN. In other studies (e.g. Aubin & Jolicoeur, 2016; Fortier-Gauthier & Jolicoeur, 2013), we have seen an N2pc-like negative peak after the P2pc, which was itself then followed by an apparent SPCN. We will use the term P2pc for the positivity that often follows N2pc (just before the SPCN), or sometimes overlaps the N2pc time window. We will attempt to determine whether, or when, the P2pc reflects distractor suppression, in the present context, and we will discuss the similarities and differences between the P2pc and the P_D components. Also, because the N_T component (see Hickey et al., 2009) was not found to be statistically distinct from the N2pc in previous study (see Gaspar & McDonald, 2013), we will refer to it as the N2pc component related to the lateral target (N2pc-target) or to the lateral salient distractor (N2pc-distractor). In these cases we will refer to the deflections as P1pc, N2pc, P2pc, N3pc, and SPCN.

Our study

In order to understand better the similarities and differences between target processing and distractor processing, we used a search paradigm in which two salient items (a target and a

distractor sharing the same color) were presented with or without additional lower-saliency distractors (low-saliency because they did not share the target color; e.g., Hilimire et al., 2009, 2010; Corriveau et al., 2016). We focused on the processing of salient targets and distractors in displays in which one of them was in a lateral location and one was on the vertical midline (Woodman & Luck, 2003). This methodology enabled the isolation of target and distractor processing, by separating lateralized brain activity related to target processing from activity related to distractor processing. Furthermore, we manipulated the spatial distance between the salient items to study interactions between target and distractor while isolating lateralized activity specific to each (i.e., target vs. distractor). We also examined the influence of non-salient distractors in this context, given previous reports of effects on the amplitude of the N2pc (Luck et al., 1997; Mazza & Caramazza, 2011). By adding or removing the non-salient distractors, for lateral targets or for lateral distractors, we could determine whether their effect is different for target versus distractor processing.

Hypotheses

Because the P1pc appears to represent, at least in part, an imbalance in saliency between hemifields, we did not expect the effect of this imbalance to be influenced by the spatial distance between salient items, nor by the status of the item as target or distractor (given that both items shared the same color). However, the addition of irrelevant distractors creates a lateral color discontinuity (or contrast) between the salient item and the non-salient distractors, but only on the hemifield where the salient item is situated; this contrast is not present in the other hemifield containing items of the same color. Hence, we expected a larger P1pc when the non-salient distractors were added to the displays.

Because the target and salient distractor had the same color, we expected to observe an N2pc for both the lateral target and lateral distractor conditions. We thought the N2pc might terminate earlier for the lateral distractor condition after a rapid inspection of the salient distractor. For lateral targets, N2pc amplitude should increase as the spatial distance between salient items was increased, based on the results of Hilimire and colleagues. We also predicted

that adding non-salient distractors to the displays would increase N2pc based on the results of Luck et al. (1997). No SPCN was expected in the lateral distractor configuration, but the lateral target configuration should have a similar SPCN for all conditions, reflecting processing of one item in VSTM. Finally, if the P2pc reflects competition processes, then the amplitude of the P2pc should decrease as the spatial distance between salient items was increased (less competition between salient items). Furthermore, the P2pc should also be smaller in the absence of non-salient distractors, particularly in the lateral distractor configuration condition, if both salient and non-salient distractors are suppressed by the same mechanisms. When the target is lateral, some studies found a P2pc (Hilimire et al., 2011, 2012; Gaspar & McDonald, 2014) while others did not (Fortier-Gauthier et al., submitted), although there is very frequently a local maximum between N2pc and SPCN (or between N2pc and N3pc), that does not reach positive voltage values. In this case, we will nonetheless describe this local maximum as a P2pc.

Method

Participants

Thirty-five undergraduate students at Université de Montréal participated in this experiment and received 20\$ CAN. Data from nine participants were discarded because less than 50% of trials in at least one condition remained after artifact rejection, leaving data from 29 participants (8 males; 3 left handed; 23.21 ± 3.67 years old, mean \pm *SD*) in the final sample. All participants were neurologically intact and reported having normal hearing, normal or corrected-to-normal visual acuity, as well as normal color vision.

Stimuli and Design

There were two types of displays, those with and those without a full-complement of non-salient distractors, each comprising half of the trials. Example displays are shown in Figure 1. For displays with non-salient distractors, stimuli were on a circular visual search

array consisting of 16 letters (15 Ts and one L, $0.8^\circ \times 0.8^\circ$) presented equidistantly at a radius of 5.8° around a central fixation point (see Figure 1). The fixation point was a grey square of dimension $0.12^\circ \times 0.12^\circ$. These displays had 16 stimuli, 14 non-salient distractors (Ts rotated by 90° clockwise or counter-clockwise, at random), and 2 salient stimuli (one T and one L). The stimuli were positioned so that two items were on the vertical midline (one on the above and one on below fixation) and the others were in lateral positions on the circle (6 on each side). Salient items had the same color: blue for half the participants, grey for the other half, and they were adjusted to be equiluminant (with a Minolta CS-100 chromameter), while the non-salient distractors were in the other color (e.g., blue if the target was grey). Therefore, salience was defined by a conspicuous color difference rather than a particular color. The target and salient distractor were presented either upright or inverted.

The other half of the displays had only three items and were created by removing all non-salient distractors except for the one that was symmetric about the vertical midline relative to the lateral item in the target color (in the opposite hemifield; see Figure 1). This item ensured that the displays remained left-right balanced for the presence of stimuli and for overall luminance.

Either the target (T) or the salient distractor (L) was in a lateral location while the other was on the vertical midline. Also, the target and the salient distractor could be two letter positions apart (one non-salient distractor between them) or five letter positions apart (four non-salient distractors between them) on the circle. We will use the terms “proximal” (two positions) and “distant” (five positions) to describe spatial distances. The target and the salient distractor appeared randomly and with equal probability at 10 of 16 positions to respect spatial distances condition (proximal: one letter interposed; distant: 4 letters interposed). In other words, one of the salient items was always on the midline (above or below fixation point) and the lateral item could be at 4 possible letter positions in the right hemifield or the left hemifield.

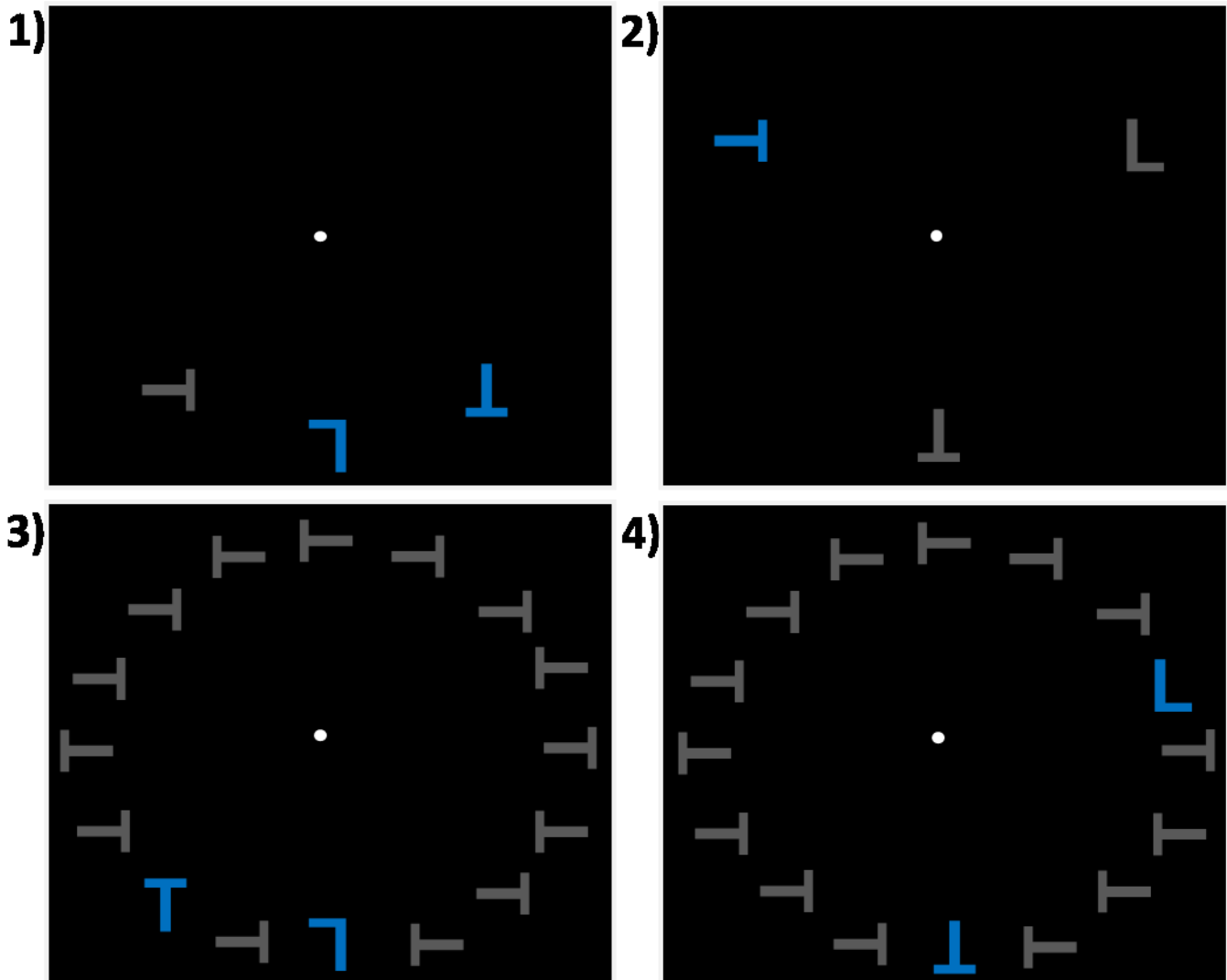


Figure 1. Examples of stimulus displays used in the experiment: 1) proximal, blue lateral inverted target on the right side of the display, absence of non-salient distractors; 2) distant, grey inverted target situated on the midline, right side salient distractor, absence of non-salient distractors; 3) proximal, blue lateral target upright and situated on the left side of the display, presence of additional non-salient distractors; 4) distant, blue inverted target situated on the midline, right side salient distractors and presence of non-salient distractors.

The experimental design had seven fully-crossed two-level factors, six of which were within-subjects: Lateral Position of the salient item (2: left or right) X Position of Midline salient item (2: above or below fixation point) X Display Configuration (2: lateral target or lateral distractor) X Spatial Distance (2: two or five; one or 4 items between salient items) X Non-salient Distractors (2: present or absent) X Target Orientation (2: upright or inverted); and one between-subjects: Target Color (2: blue or grey). Trials in the within-subjects portion of the design were presented in a pseudo random order in each block of trials.

Procedure

A two-choice speeded response was required on each trial based on the orientation of the target (T upright or inverted). Instructions stressed the importance of maintaining central fixation during the entire trial and to blink only when feedback was given after the response. Responses were made with the middle finger and index finger of the left hand (response keys were “V” for the inverted T and “B” for upright T) for half of the participants (blue and grey salient items condition) and with the index finger and middle finger of the right hand (response keys were “M” for the inverted T and “N” for upright T) for the other half of the participants (grey and blue salient items condition). Instructions emphasized the importance of responding as quickly and accurately as possible. The participants had 3 seconds to respond, after which the trial timed out. Participants sat in a dimly lit, electrically shielded room, facing a computer screen, at a viewing distance of 57 cm. They performed one practice block of 32 trials followed by 8 experimental blocks of 128 trials. The order of trials was randomized within each block. A fixation point was visible throughout the presentation of search arrays and hidden during feedback presentation. Each trial was initiated by pressing the space bar and followed by a 500 ms delay with a ± 100 ms jitter. The circular visual search array then appeared for 200 ms. Immediately after the search array, a dark-gray background with fixation point remained present until a keyboard answer was entered or until the end of the allowable response interval (3 s). Trials ended with the appearance of visual feedback. A “+” indicated a correct response and a “-” an incorrect response. A “|” appeared if the participant did not

respond in the allowable time. Feedback from the preceding trial disappeared when participants pressed the spacebar to initiating the following trial.

EEG recording and Analysis

The EEG was recorded from 64 active Ag/AgCl electrodes (Biosemi Active Two system; Amsterdam, Netherlands) mounted on an elastic cap and referenced to the average of the left and right mastoids. Electrodes were placed according to the extended International 10/10 system at 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 sites (Chatrian, 1985; Chatrian et al., 1988; Sharbrough et al., 1991). The horizontal electrooculogram (HEOG), recorded as the voltage difference between electrodes placed lateral to the external canthi, was used to measure horizontal eye movements. The vertical electrooculogram (VEOG), recorded as the voltage difference between two electrodes placed above (Fp1) and below the left eye, was used to detect eyeblinks. A high-pass filter of 0.01 Hz and a low-pass filter of 20 Hz was applied to the EEG and EOG signals. EEG was digitized at 512 Hz and averaged off-line. An independent component analysis (ICA; Bell & Sejnowski, 1995; Makeig, Bell, Jung, & Sejnowski, 1996; Delorme & Makeig, 2004) was used to remove eye blink related activity from the continuous EEG data using the approach described in Drisdelle, Aubin, and Jolicoeur (2016). Subsequent to this ICA, no participant had residual eye movements toward the lateral item deviating more than 0.2° from fixation (i.e., HEOG difference across left vs. right trials of more than 3.2 μ V). Other artifacts were rejected when voltage variations surpassed 100 μ V during a 50 ms interval.

The EEG was averaged for a time window starting 200 ms prior to the stimulus onset and ended 900 ms after onset for correct response trials only. The average waveforms were baseline corrected based on the 200-ms period prior to stimulus onset. Grand average waveforms were produced from subject averages for each condition.

Ipsilateral waveforms (average of voltage at electrodes on the left side of the scalp when the salient item was presented in the left hemifield and right side when a salient item was presented in the right hemifield) and contralateral waveforms (average of voltage at electrodes on the left side when a salient item was presented in the right hemifield and right side when a salient item was presented in the left hemifield), were computed separately.

Lateralized components were isolated by subtracting ipsilateral waveforms from contralateral waveforms (P1pc, N2pc, P2pc, and SPCN) from overlapping unlateralized activity. Event-related lateralized (ERL) waveforms were computed for each display configuration condition (lateral target or lateral distractor), spatial distance (proximal or distant), and for the presence or absence of non-salient distractors (averaging over target orientation and left-right lateral position). Electrode pair PO7/PO8 was chosen for analysis because this is where we found the peak amplitude of all lateralized components in the grand average waveform across all conditions.

We quantified each component by calculating the mean amplitude in a time window centered at the peak amplitude observed in the grand average. The width of the window depended on the duration of the component. We used a 40 ms window (± 20 ms around the peak) for the P1pc, a 30 ms window (± 15 ms around the peak) for the N2pc, P2pc, and a 300 ms window (± 150 ms) for the SPCN (we used a wider window here to reflect the sustained property of the SPCN). The means for each participant were then analyzed using standard parametric methods (ANOVA, *t*-test), as needed.

We also examined differences in component latency across conditions using fractional-area latency measures (Hansen & Hillyard, 1980; Kiesel, Miller, Jolicoeur, & Brisson, 2008; Luck, 2005) computed on jackknife averages (Brisson & Jolicoeur, 2008; Kiesel et al., 2008; Miller et al., 1998; Ulrich & Miller, 2001). The fractional area technique estimates the time point at which a certain fraction (e.g., 50%) of the total area under the wave is reached, in a given measurement window, above or below a given voltage level. In the jackknife approach,

each subject is removed in one N jackknife grand average, where each jackknife grand average is based on N-1 subjects. We used the method employed by Brisson and Jolicoeur (2008), and validated by Smulders (2010), to estimate individual-subject component latencies prior to statistical analyses. For the main components of this study that is, N2pc and P2pc, we used a 20% fractional area representing the component onset and a 90% fractional area representing the component offset. These parameters were chosen in order to better understand the relationship between these two waveforms and their mechanisms underlying.

Results

Behavior

Mean accuracy and response time (RTs) were computed each participant, for each combination of spatial distance between the target and the salient distractor (see Table 1), the presence/absence of non-salient distractors (see Table 2), and whether it was the target or the distractor that was in the lateral position. These means were submitted to an ANOVA with Distance, Distractors, and Configuration as within-subjects factors, and Target Color as a between-subjects factor. No interaction was found for accuracy or reaction time when including the between-subjects factor, all effects had an $F < 1$, so further analyses were a 2 X 2 X 2 design involving only the within-subjects factors.

As can be seen in Table 1 and Table 2, although the differences in mean accuracy were very small, in absolute terms (less than 1%), there was a significant difference in which lower accuracy was found when salient items were proximal and the target was lateral, $F(1, 28) = 10.51, p < .01$. The only other significant effect was an overall slightly lower accuracy when the target was lateral (.94) compared to when the distractor was lateral (.95), $F(1, 28) = 14.74, p < .01$. All other effects had an $F < 4 (p > .05)$.

Table 1. Mean response time (RT, in ms), and mean proportion correct for each spatial distance between target and salient distractor, for each display configurations (lateral target vs. lateral distractor). The standard deviation is listed in parentheses.

<i>Salient items spatial distance and Configuration</i>	<i>RT</i>	<i>Accuracy</i>
Proximal- lateral target	725.9 (169.5)	0.935 (0.041)
Distant- lateral target	710.7 (165.0)	0.949 (0.037)
Proximal- lateral distractor	696.7 (161.0)	0.953 (0.038)
Distant- lateral distractor	710.7 (165.6)	0.949 (0.040)

Table 2. Mean response time (RT, in ms) and proportion correct for each non-salient distractor condition (presence or absence) for each display configurations (lateral target, lateral distractor), with the standard deviation in parentheses.

<i>Non-salient distractors and Configuration</i>	<i>RT</i>	<i>Accuracy</i>
Presence - lateral target	719.6 (163.4)	0.943 (0.039)
Absence - lateral target	716.9 (170.3)	0.941 (0.041)
Presence - lateral distractor	714.9 (158.4)	0.952 (0.038)
Absence - lateral distractor	692.5 (168.5)	0.950 (0.040)

As can be seen in Table 1 and Table 2, mean RTs were longer when the lateral item was a target, $F(1, 28) = 11.15, p < .002$ and mean RTs were longer with the addition of non-salient distractors, $F(1, 28) = 17.55, p < .001$. We also found an interaction between Non-Salient Distractors and Configuration, $F(1, 28) = 12.29, p < .002$, in which mean RTs tended to increase with additional non-salient distractors, but this increase was larger for lateral distractors than lateral targets. Finally, we found an interaction between Spatial Distance and Display Configuration, $F(1, 28) = 16.82, p < .0004$, in which mean RTs were similar for lateral target and lateral distractor configurations when the target-distractor distance was large; but, mean RTs were longer for lateral target than lateral distractor configurations for the short-distance condition. All other effects had an $F < 1$.

Electrophysiology

The analyses were based on signals recorded at electrodes PO7/PO8, where all lateralized ERP components of interest had their maximum amplitude. Given previous studies (Fortier-Gauthier, Dell'Acqua, & Jolicoeur, 2013; Pomerleau, Fortier-Gauthier, Corriveau, & Jolicoeur, 2012; Schubö, & Müller, 2009; Zhao, Liang, Jin, & Li, 2014) showing that specific colors could have an effect on visual spatial attention mechanisms, we performed a mixed-design ANOVA with Display Configuration, Spatial Distance, and Non-salient Distractors as within-subjects factors, and Target Color (blue target on grey distractors, vs. grey target on blue distractors) as a between-subjects factor. We found no main effect nor any interaction involving Target Color, all $ps > .05$ (e.g., for N2pc, which is the main component of this study, all effects had an $F < 1$). Thus, we did not consider Color further in our analyses.

In the following sections we analysed latency and amplitude measurements for the P1pc, N2pc, P2pc, and SPCN, using a 2 X 2 X 2 repeated-measure ANOVA with Display Configuration, Spatial Distance, and Non-salient Distractors. The ERL waves (contralateral minus ipsilateral difference waves) for each combination of Spatial Distance and Non-salient Distractors are shown in Figure 2, for the lateral-target configuration, and in Figure 3 for the lateral-distractor configuration. These figures are present in the next pages. In Figure 4, we showed ERLs for the two levels of Non-salient Distractors (present/absent), and ERLs for the two levels of Spatial Distance, averaging over all other factors (see this figure after the P1pc section).

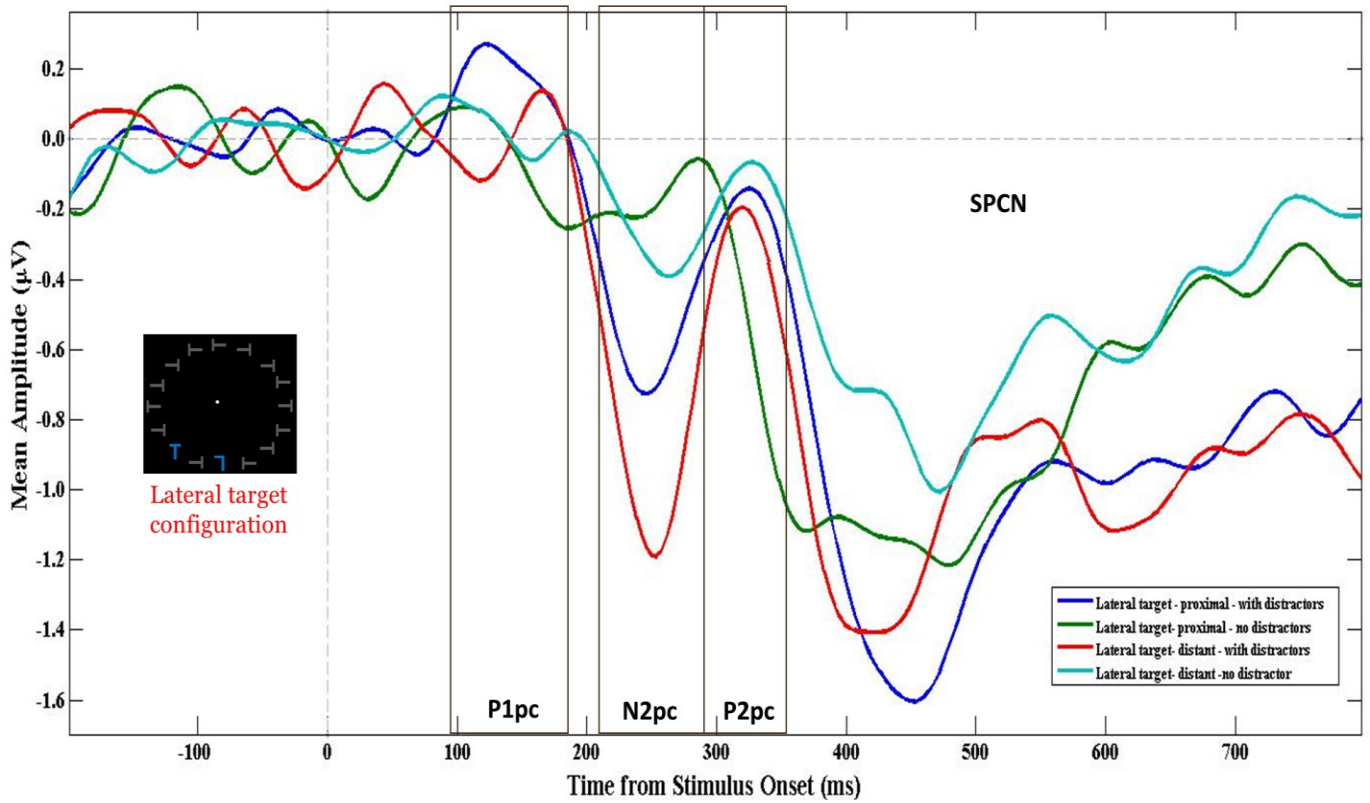


Figure 2. Lateral-target grand average event-related lateralization (ERL) waveforms at electrodes sites PO7/PO8, for each combination of spatial distance and non-salient distractors conditions.

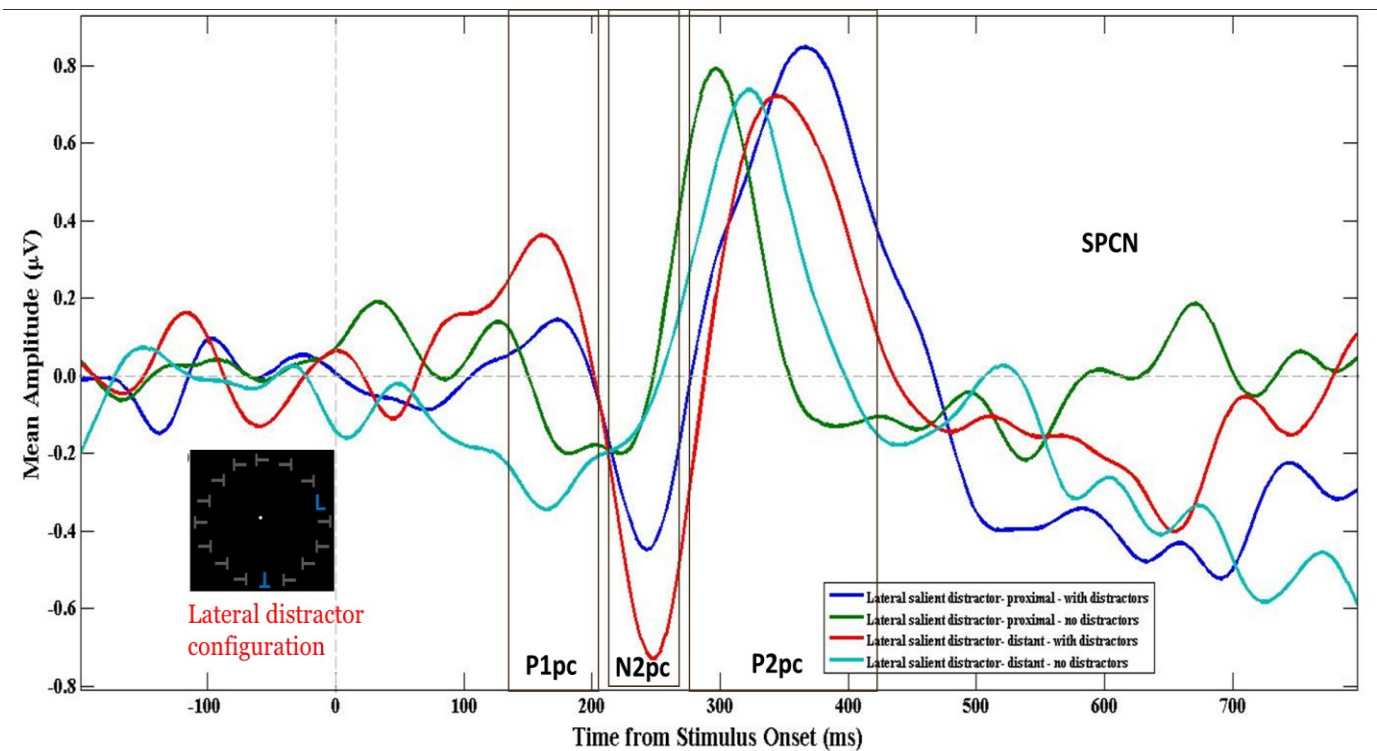


Figure 3. Lateral-distractor grand average event-related lateralization (ERL) waveforms at electrodes sites PO7/PO8, for each combination of spatial distance and non-salient distractors conditions.

P1pc

P1pc Latency

Analyses were performed using the fractional area latency on jackknife averages to estimate the latency at which the waveforms reached 50% of the area under the curve in a measurement window from 65 ms to 190 ms, combined with boundary values set of $-0.1\mu\text{V}$ or $-0.2\mu\text{V}$ (see Figures 2 and 3). First, the P1pc was delayed by the addition of non-salient distractors, $F(1, 28) = 26.35$, $p < .0001$. Also, we found a significant two-way interaction. Additional non-salient distractors delayed the P1pc in the two lateral item configurations, but this difference — between presence/absence of non-salient distractors — was larger in the lateral target configuration than in the lateral distractor configuration ($F(1, 28) = 7.13$, $p < .01$). All other effects were not significant and had an $F < 2$.

P1pc Amplitude

We measured the mean amplitude of the P1pc, using a 40 ms window (± 20 ms, centered on the peak of the component). Because the P1pc had different latencies across conditions, we estimated amplitude with a window centered on each peak (around 145ms and 185ms or between 100ms and 140ms; c.f. Figures 2 and 3). The mean amplitudes are listed in Table 3. There was only one significant effect: the P1pc had a smaller mean amplitude when there were no non-salient distractors compared to when salient distractors were present, $F(1, 28) = 4.22, p < .05$. All other non-significant effects had an $F < 1$ (and $p > .094$), except for the three-way interaction, $F(1, 28) = 3.5, p > .07$, and the interaction between Spatial Distance and Non-Salient Distractors, $F(1, 28) = 2.99, p > .09$. Overall, we found a positive P1pc when non-salient distractors were added to the display, but a negative P1pc in the absence of non-salient distractors. This pattern can be seen in Figure 4 (See below). All other effects had t 's $< 1.37, p > .05$.

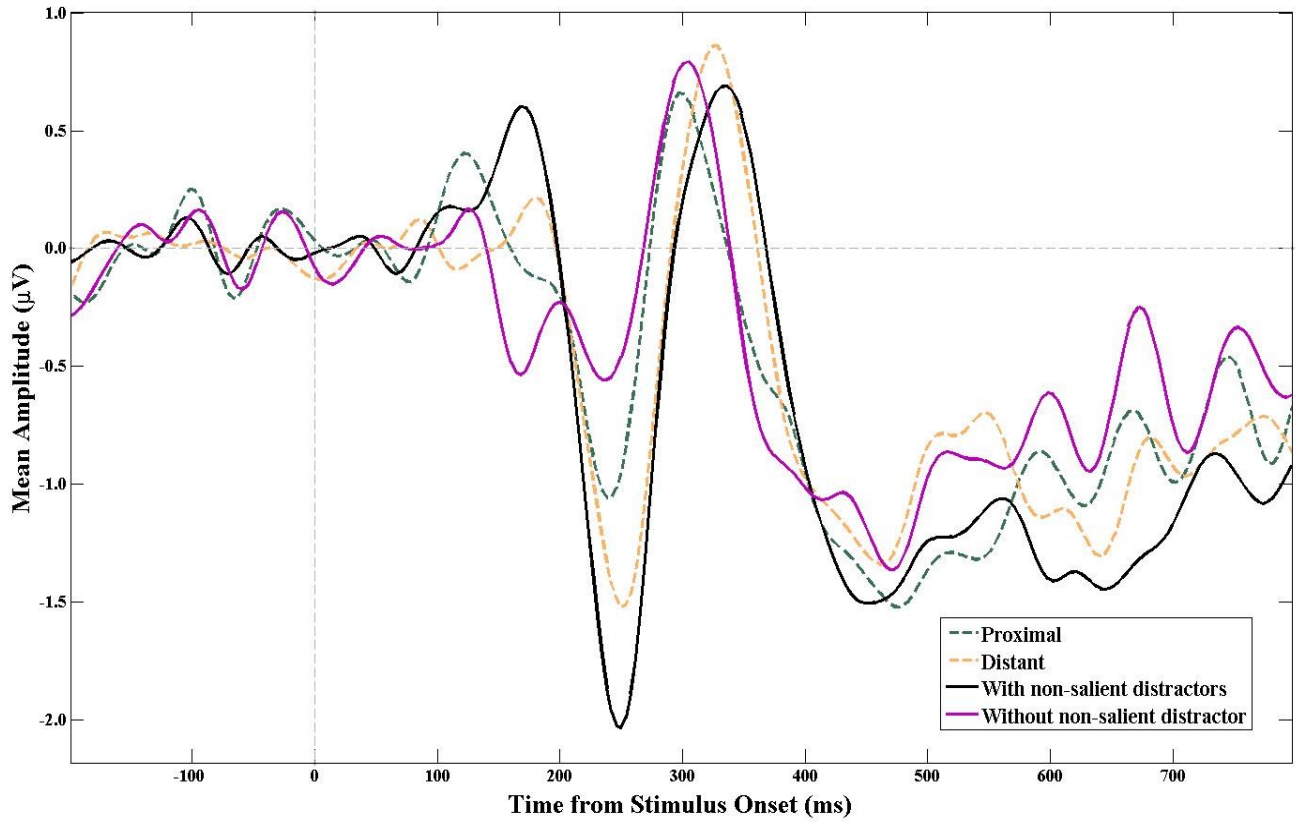


Figure 4. Grand average event-related lateralization (ERL) waveforms at electrodes sites PO7/PO8, for the non-salient distractors condition main effect and the spatial distance main effect (averaging over all other factors).

N2pc

N2pc Latency

Analyses were like those for the P1pc but in a measurement window from 125 ms to 370 ms (combined with a level offset¹ of 0.0 µV or 0.3 µV to be consistent with all subjects overlays). In general, the N2pc had an earlier 50% area latency when the salient distractor was lateralized, $F(1, 28) = 11.98, p < .002$, and when there were no non-salient distractors in the display, $F(1, 28) = 25.89, p < .0001$. However, there was a significant two-way interaction

¹ We chose two different level offset for the N2pc area latency, because the onset of this component started at different level for some subjects when looking at subjects overlays.

between Configuration and Non-salient Distractors, $F(1, 28) = 6.68, p < .016$. The addition of non-salient distractors produced a delay in N2pc, but this difference (presence/absence of non-salient distractors) was more important in the lateral distractor configuration (c.f., Figures 2 and 3). There were no other significant effects, $F < 2 (p > .16)$ in all other cases.

In order to understand more precisely the differences found for the 50% area latency measures, we conducted an analysis based on the 20% area latency to focus more on the onset of the N2pc. These measurements were based on the same window and level offset as the 50% area latency measures reported in the previous paragraph. Onset latency was earlier when there were no additional non-salient distractors relative to when distractors were added to the display, $F(1, 28) = 125.63, p < .0001$. Also, an interaction between spatial distance and non-salient distractors was found, $F(1, 28) = 7.4, p < .012$, where N2pc had an earlier onset when there were no non-salient distractors in the display but this difference (presence/absence) was larger when the two salient items were far from each other. There were no other significant effects, $p > .09$ in all cases.

Note that the 20% area latency for the P2pc was closely related to the offset latency of the N2pc (which immediately preceded it), and significant differences in this analysis were significant in a companion analysis based on the 90% area latency for the N2pc. To save space, we report only the 20% area latency analysis performed for the P2pc, which mirrored both the onset of the P2pc and the offset of the N2pc. This analysis is reported in the section on P2pc latency.

N2pc Amplitude

As for the P1pc, different measurement windows were used because there were significant latency differences across conditions (as shown in the previous section, as can be seen in Figures 2 and 3). We estimated component amplitude by taking the mean voltage in a window centered on the peak in the grand average, for each condition, and averaging over a 30 ms window (± 15 ms that is between 220 ms and 270 ms). The mean amplitudes for each subject for each condition were analyzed using the same ANOVA model as for the P1pc. The

mean amplitudes can be seen in Table 3. The N2pc was attenuated as distance between the target and the salient distractor was reduced, $F(1, 28) = 4.29, p < .048$. As is evident in Figures 2 and 3, the amplitude of N2pc was strongly increased in the presence of non-salient distractors, $F(1, 28) = 9.56, p < .005$. The mean amplitude of N2pc was not significantly different across Display Configuration (whether the target was lateral or the distractor was lateral), $F(1, 28) = 3.27, p > .08$. There were no other significant effects, all p 's $> .15$.

P2pc

P2pc Latency

Because P2pc onset and offset effects appeared to be different for lateral-target versus lateral-distractor configurations (c.f., Figures 2 and 3), we analyzed the 20% area latencies (onset latencies) and 90% area latencies (offset latencies; measurement window from 240 ms to 340 ms, level offset of 0.0 μV (lateral-distractor configuration) or -0.5 μV (lateral-target configuration)²). The 20% area latency is more sensitive to differences in onset latency across conditions, while 90% area latency is more sensitive to differences in offset latency across conditions.

At 20% area latency, main effects were found for all three ANOVA factors (Configuration, $F(1, 28) = 14.24, p < .0008$; Spatial Distance, $F(1, 28) = 8.87, p < .006$; Non-salient Distractors, $F(1, 28) = 20.03, p < .0002$). P2pc onset was delayed when spatial distance between salient items was longer, with additional non-salient distractors, or with a lateral distractor. There were two significant two-way interactions. First, P2pc onset was more delayed with the addition of non-salient distractors regardless of the spatial distance, but with an absence of these non-salient distractors, P2pc onset became more delayed when spatial distance increased, $F(1, 28) = 7.48, p < .05$. Also, when the distractor was lateral, the addition of non-salient distractors delayed P2pc onset, $F(1, 28) = 24.28, p < .0001$, compared to when the target was lateral (no difference between presence/absence of non-salient distractors).

² We chose two level offsets for the P2pc area latency, because the onset started on the X axis (or at the level zero of the Y axis) in the lateral distractor configuration and below the X axis (or negative part of the Y axis) in the lateral target configuration (probably because of the N2pc offset situated below the X axis).

For the 90% area latency we found that P2pc was delayed with additional non-salient distractors, $F(1, 28) = 30.44$, $p < .0001$, and in the lateral-distractor configuration, $F(1, 28) = 20.78$, $p < .0001$. Also, all two-way interactions were significant, as well as the 3-way interaction (Distance X Configuration X Non-salient Distractors). We begin by describing the three two-way interactions.

As can be seen in Figures 2 and 3, the offset latency of the P2pc was delayed more when spatial distance was short and with more non-salient distractors, but the influence of these non-salient distractors was negligible when salient items were far from each other (Spatial Distance X Non-salient Distractors, $F(1, 28) = 62.98$, $p < .0001$). Also, we observed an interaction where P2pc offset was delayed more in the lateral-distractor configuration when combined with additional non-salient distractors compared to the lateral-target configuration, where the difference was very small (Display Configuration X Non-Salient Distractors; $F(1, 28) = 13.5$, $p < .0001$). P2pc offset was delayed more in the lateral-distractor configuration when salient items were near from each other, compared to the longer spatial distance, where the difference was very small across configuration (Display Configuration X Spatial Distance, $F(1, 28) = 59.19$, $p < .0001$). Finally, the 3-way interaction, $F(1, 28) = 12.08$, $p < .002$, reflected two different patterns across Display Configuration. First, in the lateral-target configuration, P2pc offset was delayed more with additional non-salient distractors, when salient items were near from each other, and this effect was reversed when the spatial distance was longer, but non-salient distractors had less impact on latency. However, for the lateral-distractor configuration, when spatial distance was short, P2pc offset was delayed more with additional non-salient distractors, compared to the longer spatial distance, in which the non-salient distractor condition had a very small impact. There were no other significant effects, $F < 1$.

P2pc Amplitude

As in previous analyses, we estimated amplitude for each condition using 30 ms windows (± 15 ms). We used windows between 275 ms and 395 ms for lateral-distractor

configuration, centered on the peak for each condition. For the lateral-target configuration, we used between 310 ms and 340 ms, except one condition that was 270 ms to 300 ms (c.f. Figures 2 and 3) centered on the component observed in the grand average waveforms and analyzed as before. The means can be found in Table 3. As is evident in Figures 2 and 3, there was a larger P2pc in the lateral-distractor configuration, and a negligible P2pc in the lateral-target configuration, $F(1, 28) = 45.87, p < .0001$. There were no other significant effects, all F 's < 1 . We confirmed the presence of a P2pc for each combination of Spatial Distance and presence/absence of Non-Salient Distractors when the distractor was lateral, $t(28) > 5.80, p < .0001$, in all cases. In contrast, none of the equivalent conditions for the lateral-target configuration were significantly different from zero, all t 's $< .18$, all p 's $> .05$.

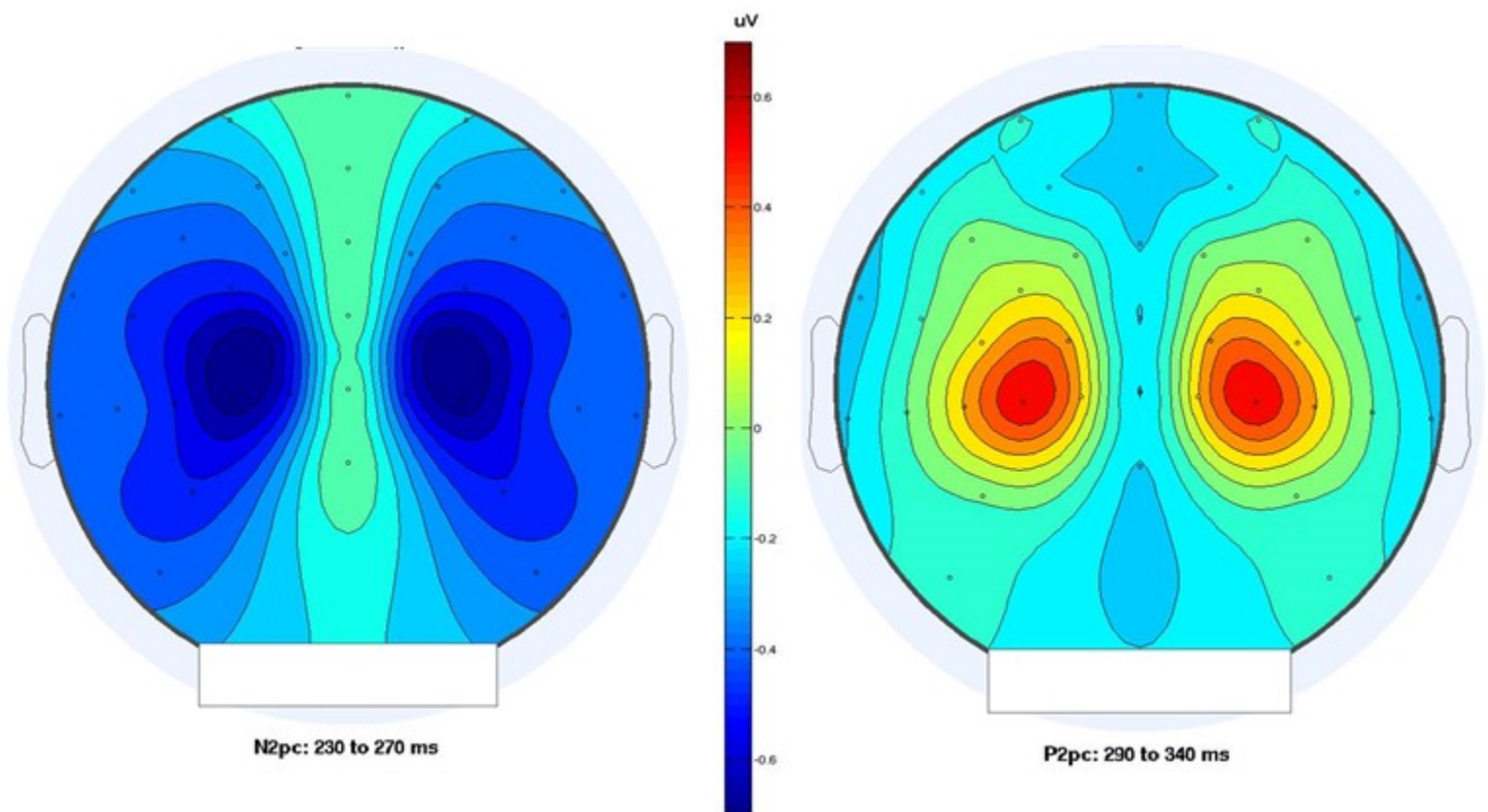


Figure 5. Grand average voltage scalp distributions of the N2pc and the P2pc, averaging over all conditions (back view).

SPCN

SPCN Latency

Analyses were performed using the 50% fractional area latency on jackknife averages (measurement window from 295 ms to 550 ms, with a level offset³ of 0.0 μV for the lateral-target configuration, or 1.0 μV for the lateral-distractor configuration) and analyzed as for the other components. Only two two-way interactions were significant. The effect of non-salient distractors on SPCN latency was larger in the lateral-distractor configuration (SPCN was delayed more) than in the lateral-target condition; the latter had generally a later SPCN latency regardless of the number of non-salient distractors (Configuration X Non-salient Distractors; $F(1, 28) = 8.17, p < .0001$). SPCN latency was delayed more with non-salient distractors when salient items were near each other, but when the spatial distance was longer, there were no difference in the non-salient distractors condition (Spatial Distance X Non-Salient Distractors; $F(1, 28) = 10.55, p < .0001$). There were no other significant effects, $F < 2$ in all cases.

SPCN Amplitude

We estimated the amplitude of the SPCN by taking the mean voltage over 400–700 ms, for lateral target configuration, or 500–700 ms, for lateral distractor configuration, for each participant. These different measurement windows were used because there were significant latency differences across conditions (as shown in the previous section, as can be seen in Figure 2 and 3). The mean of these means can be seen in Table 3. The amplitude of the SPCN was smaller for the lateral-distractor configuration compared with the lateral-target configuration ($F(1, 28) = 8.90, p < .006$). There were no other significant effects, all F 's < 1 , except for the main effect of Non-salient Distractors, $F(1, 28) = 3.22, p > .08$. Using a Student t -test against zero, we confirmed the presence of a significant SPCN for each combination of Spatial Distance and presence/absence of Non-salient Distractors when the target was lateral, $t(28) > 4.71, p < .0001$, in all cases. On the other hand, for the lateral-distractor configuration,

³ We chose different level offset for the SPCN, because the onset of this component was in the positive axis in the lateral distractor configuration (because of the P2pc) and in the negative axis in the lateral target configuration.

the presence of non-salient distractors, ($t(28) = -2.1, p < .05$) was the only condition significantly different from zero, all other cases, t 's < 1.66 , all p 's $> .05$. Thus, we computed additional analyses on this component because of the evident visual difference of waveforms amplitude. We took the mean voltage in two time windows (400–475 ms and 650–750 ms) for each condition. Only the interaction between Configuration and Non-Salient Distractors for the time window 400–475 ms was significant, $F(1, 28) = 8.78, p < .006$. SPCN amplitude was larger in the lateral-target configuration and when additional non-salient distractors were present in the display. There were no other significant effects, all F 's < 2 ($p > .16$).

Table 3. Mean amplitude (in μV) of each ERP components, for each salient items distance (proximal or distant), for each non-salient distractor condition (presence or absence), depending on the display configurations (lateral target, lateral distractor), with the standard deviation in parentheses.

<i>Conditions/ERP Components</i>	<i>P1pc</i>	<i>N2pc</i>	<i>P2pc</i>	<i>SPCN</i>
Proximal – presence- lateral target	0.37 (1.24)	-0.83 (1.45)	-0.04 (1.31)	-1.15 (1.17)
Proximal – absence- lateral target	0.12 (0.72)	-0.24 (0.93)	0.05 (0.98)	-0.85 (1.15)
Distant – presence- lateral target	0.30 (0.90)	-1.39 (1.57)	-.05 (1.51)	-1.05 (1.47)
Distant – absence - lateral target	0.12 (1.40)	-0.47 (1.19)	0.01 (1.31)	-0.66 (1.29)
Proximal – presence -lateral distractor	0.21 (0.75)	-0.57 (1.07)	0.93 (1.14)	-0.43 (0.92)
Proximal – absence - lateral distractor	0.25 (1.00)	-0.27 (0.97)	0.93 (1.33)	-0.01 (1.09)
Distant – Presence - lateral distractor	0.45 (0.73)	-0.94 (1.47)	0.79 (1.12)	-0.21 (1.37)
Distant – absence - lateral distractor	-0.41 (1.00)	-0.22 (0.92)	0.86 (0.89)	-0.22 (1.13)

Discussion

Our general aim was to examine and understand the perceptual and cognitive processes related to target and distractor processing, in the context of visual search. To do so we examined lateralized event-related potentials related to attention and visual memory and manipulated three factors known to affect attention and search. The factors were manipulated concurrently in a within-subjects factorial design that enabled a study of their interactions. We used visual displays composed of two salient items (target and distractor) presented in configurations that enabled some isolation of target-related versus distractor-related processing (i.e., one item on the vertical midline and one item was in a lateral position), separated by a short or long distance, and in the presence or absence of additional non-salient distractors. Participants tended to be faster with a longer spatial distance or with fewer non-salient distractors in the display, especially in the lateral-distractor display configuration, suggesting that processing of the target was easier in these conditions. A longer distance between salient items presumably reduce the competition between them (one was a distractor), and the absence of additional distractors also must have reduced inter-item competition.

We examined four electrophysiological components in the ERLs: P1pc, N2pc (visual spatial attention), P2pc, and SPCN (post-attentional processing requiring visual working memory). The results included several notable patterns. Additional non-salient distractors produced a larger amplitude and delayed the P1pc, the N2pc, and the SPCN but only delayed P2pc. A longer distance between two salient items delayed the P2pc and produced a larger N2pc amplitude. Finally, configuration (lateral target or lateral distractor) produced very large modulations of the P2pc and highly-correlated variations of the SPCN. These main results, and others, are discussed in the following sections.

Meaning of the P2pc

The most striking results in our study were those associated with the P2pc. The most important of them was the significant increase in the amplitude of the P2pc in the lateral-distractor condition relative to the lateral-target condition (c.f., Figures 2 and 3). The P2pc, a local positivity post-N2pc (in the transition between N2pc and SPCN), had a more positive mean amplitude around the peak ($mean = 0.878 \mu\text{V}$) in the lateral-distractor displays than in the lateral-target displays ($mean = -0.01 \mu\text{V}$). In the lateral-target displays, the mean P2pc amplitude was not significantly different from zero. As shown in Figure 5, the P2pc had a posterior voltage scalp distribution very similar to that of the N2pc (but with a voltage polarity inversion).

Interestingly, the amplitude of the P2pc was not modulated by the spatial distance between salient items, nor by the presence of non-salient distractors, in sharp contrast with effects on N2pc, which we discuss in a subsequent section. On the other hand, the onset of the P2pc was clearly delayed with additional non-salient distractors in the visual display and a longer spatial distance between salient items. These effects likely reflect the duration of N2pc. Also, the P2pc offset finished earlier when salient items spatial distance was longer and displays had no additional non-salient distractors. Considering that the onset and the offset were delayed with additional distractors, it is possible that these distractors, even if non-salient, reduced the efficiency of visual search (as in previous studies: Mazza & Caramazza, 2012; Mazza, Pagano, & Caramazza, 2013). In the following paragraphs, we discuss two possible interpretations of these results; one of them assumes the P2pc reflects an active distractor suppression mechanism while the other assumes the P2pc reflects an attentional disengagement mechanism.

Comparing our results with previous studies (e.g., Hilimire, Hickey, & Corballis, 2012; Munneke, Fait, & Mazza, 2013), one possible explanation would be that the P2pc is related to an active attentional suppression mechanism when the lateral item is a distractor (e.g., Gaspar et al., 2016). When visual search is more difficult (e.g., more distractors, smaller distance

between items), attention processes required to determine whether an item is a target or a distractor would take more time, thus prolonging N2pc (and delaying the onset of the P2pc). When the item is identified as a distractor, a suppression process would be engaged to inhibit further processing of that item and facilitate processing of the target (somewhere else), and the active suppression of the distractor would be reflected in the P2pc we observed. If so, this P2pc would be synonymous with the distractor positivity, P_D , postulated in earlier research (e.g., Gaspar et al., 2016).

The P2pc, under the guise of the P_D component, has been studied with various paradigms, generally elicited during the N2pc component and finishing slightly after (Hilimire, Hickey, & Corballis, 2012; Fortier-Gauthier et al., 2013; Gaspar et al., 2016), which is also consistent with our results. This component was not modulated by the number of distractors (Munneke, Fait, & Mazza, 2013), like in our study but we also found clear latency effects on P2pc component. This component was only elicited when targets were predictable (Burra & Kerzel, 2013), or with salient distractors (Gaspar et al., 2016; see also Fortier-Gauthier et al., 2013), which means that more suppression means more P_D and more suppression means less interference, hence postulated shorter RTs. The P_D is perhaps more activated in certain contexts, for example, when items match the content of visual working memory (Sawaki & Luck, 2011), which is possible in our experiment that is, the salient color is shared by the target and the distractor. The P_D component would thus reflect processes that are under top-down control.

Hilimire, Mounts, Parks, and Corballis (2011) suggested that what they called the Ptc (positivity temporal-contralateral to attended items between 290 ms and 340 ms post-stimulus) component and the P_D component may be similar components, because they seem to index distractor suppression. We also found clear local maxima between the N2pc and SPCN in the lateral-target conditions, but their peaks did not become positive in terms of absolute voltage differences between contralateral and ipsilateral responses. Also, the scalp distribution of the P2pc in our results was very similar to that of the N2pc (with a change of sign), and did not suggest a more temporal extent (as suggested by Hilimire & colleagues, 2009, 2010).

Although the very clear difference we found in the amplitude of the P2pc between the lateral-target and lateral-distractor conditions is broadly consistent with the P_D hypothesis, there are many inconsistencies across studies that suggest possible alternative interpretations and a need for additional research. For example, the time range of the P_D and Ptc components vary over a broad range across studies and varies according to electrodes of interest (PO7/PO8 or PO4/PO3 in most studies, or even O1/O2 in Burra & Kerzel, 2013). Also, if the P_D component is related to distractor suppression mechanisms as previously suggested, it should be present in the lateral target condition, when salient and non-salient distractors are present, because presumably the system has to suppress these irrelevant distractors, which have been shown to have strong effects on target processing (e.g., strong modulation of the N2pc). Nevertheless, a P2pc with an absolute positive amplitude was only elicited in the case of salient distractors (often in terms of color saliency) compared to the target (e.g. Gaspar et al., 2016; Sawaki & Luck, 2010, 2011).

Another interpretation of the P2pc would be that it reflects attentional disengagement from an actively processed stimulus. This would explain why it is found after the N2pc. In this view, the P2pc would not involve active suppression of the distractor but rather would reflect the termination of active processing. Termination of active processing could be thought of as the suppression or inhibition of a process, rather than suppression of a representation. Terminating active processing would, nonetheless, prevent passage of the distractor representation into VSTM even if the representation itself was not actively suppressed. Our displays always contained two equally-salient items, one target and one distractor, both in the same target color. Attention would generally be deployed on both stimuli, which would produce an N2pc response regardless of which of these stimuli was in the lateral position (target or distractor). Not surprisingly, when the distractor was the lateral position (and the target was on the midline), this initial deployment of attention produced a clear N2pc (although numerically smaller than for lateral targets, the difference was not significant). And, the patterns of effects of spatial distance and presence-absence of additional distractors was statistically indistinguishable for lateral distractors or targets. We interpret the very clear

variations in N2pc amplitude as a reflection of differences in the attentional requirements of stimulus identification across the distance and additional-distractor manipulations. The most striking difference across the lateral distractor and lateral target displays occurred after the N2pc, namely a net positive P2pc peak for lateral distractors and a near-zero P2pc peak for lateral targets. The positive P2pc peak would reflect the termination of active processing of the lateral distractor, which would occur only after sufficient processing to determine that it was, indeed, a distractor.

Is one account of the P2pc better supported by the results? The peak P2pc amplitude was statistically constant across the distance and additional-distractor conditions, yet these manipulations had strong effects on N2pc (and hence presumably on attention). At the moment, however, neither model (active suppression, nor attention termination) is sufficiently developed to derive solid predictions. For example, on the active-suppression view, should the suppression of a representation that caused a larger N2pc be greater (hence presumably reflected by a larger P2pc) than the suppression of a representation that produced a smaller N2pc? One might think so if a larger N2pc reflects a more actively-enhanced representation requiring more suppression. In this case, however, the fact that the P2pc did not vary with N2pc amplitude would disconfirm the suppression account.

In addition to the P2pc observed with lateral distractors, it is important to consider the P2pc for lateral targets. As for the lateral distractor case, the absolute amplitude of the P2pc for lateral targets was not affected by distance nor by the presence/absence of additional distractors, despite large effects on N2pc. On a distractor-suppression account of the P2pc, it is not clear why the additional distractors apparently did not require some suppression process reflected in P2pc, particularly given the impact of these distractors on N2pc. Perhaps more generally, given there was a clear P2pc between N2pc and SPCN, even then the target was the only lateral item in the target color, it is not clear what lateral information needed suppression in this case, other than the target itself. Perhaps this suggests the P2pc may represent a processing shift between attentional engagement reflected by N2pc and the subsequent passage into VSTM, reflected by the SPCN.

In any case, given the many questions that remain poorly answered, and that a clear local positivity is observed between N2pc and SPCN even for lateral targets (Figure 2), we suggest that the label P2pc may be the most appropriate one for now, without prejudging whether it could be appropriately also labeled P_D in some circumstances (see also Verleger, vel Grajewska, & Jäkowski, 2012).

Influence of spatial distance and non-salient distractors on visual short-term memory mechanisms

The SPCN, representing visual short term memory (VSTM) activation processes (e.g. Vogel & Machizawa, 2004; Klaver et al., 1999; Robitaille & Jolicoeur, 2006), was only present in the lateral target configuration. The absence of SPCN for the lateral salient distractor is consistent with the notion that distractors, once identified as such, are not encoded into VSTM. In contrast, lateral targets would engage VSTM to support additional processing needed to link the orientation of the target (T) with the required response. Also, additional non-salient distractors produce a larger SPCN amplitude (400-475 ms; when the target is lateral). Our results suggest that participants disengage easily from irrelevant information when they need to analyze fewer non-salient distractors, allowing only the target to be analyzed in further stages. It is possible that the strategy used by participants was to deploy their attention (or engage) to the salient midline item (target or salient distractor), then to disengage and reengage their attention on the lateral target (if it was necessary), while suppressing the grey distractors in a whole (Mazza, Pagano, & Caramazza, 2013) or rapidly individually. Taken together, results on SPCN suggest that processing of information in VSTM is exclusive to the processing of target information and this processing tends to be equivalent in both conditions (spatial distance and non-salient distractors) within the first 75 ms of its time course, especially when attention disengagement takes more time (or more resources). However, these results on SPCN do not help us to distinguish clearly between the two explanations regarding P2pc attentional mechanisms suggested above. One question that remains is the prediction of the P2pc behavior in the lateral target and the lateral distractor

configuration in relation with the SPCN. When SPCN is present in the attentional time course, its behavior tends to null out the P2pc: its strong and clear negativity brings the P2pc below the X axis. Considering our results, it is still not clear if a P2pc is present when a target is lateral, because even if we observe a positivity in the figures, it is not statistically significant. Nevertheless, non-salient distractors need to be suppressed or ignored in both configurations. If P2pc reflects distractor suppression mechanisms, it should also be present in the lateral-target configuration, because the visual system needs to suppress irrelevant and salient distractors in this configuration. These distractors seem to influence visual spatial attention deployment until 475 ms that is, modulating also SPCN amplitude.

Influence of distance between salient items and non-salient distractors on target selection

Amplitude of the N2pc increased as the distance increased between the target and the salient distractor and N2pc amplitude increased with additional non-salient distractors, which are both consistent with previous studies (e.g. Coriveau et al., 2016; Hilimire et al., 2009, 2010, 2011; Luck et al., 1997). These two results can be observed in both configurations (lateral target and lateral distractor) which brings new interesting evidence to studies about attentional deployment. It suggests that the distractor-N2pc amplitude was present and was modulated as much as the target-N2pc amplitude. Behaviourally, in the lateral distractor configuration, participants were faster to respond when the distractor was lateral compared to when target was lateral.

Previous studies using lateral distractors and midline targets had linked these results with mutual interference (Hilimire, Hickey, & Corballis, 2012; Hilimire, Mounts, Parks, & Corballis, 2011), in which targets and distractors are thus processed initially with the deployment of attention on both salient objects (at the same time or one after the other). In these previous studies, authors suggest that after this initial processing of both target and salient distractor, the target is identified while the distractor is possibly suppressed in order not to be selected. Based on our results, one could suggest that N2pc component reflects attentional engagement processing of two equivalent salient items that is, two blue letters (one

L and one T), which could explain why there is an N2pc in both configurations. In that case, N2pc component would reflect top-down processes that is, deployment of attention towards salient items that possibly match memory representations. In both configurations, N2pc component offset returns towards the X axis, thus creating a clear positivity above zero in the lateral distractor configuration and a positivity (not statistically different from zero) followed by an SPCN, in the lateral target configuration. An alternative explanation of attentional deployment towards salient items would thus be that after this initial processing of both target and salient distractor, the visual system tries to figure out which salient item is the target and which is the distractor. Then, attention deployment might disengage from the distractor to direct its resources to the target (in the lateral target configuration) or suppress and/or ignore the lateral distractor (in the lateral distractor configuration). Nevertheless, the behavior of the N2pc (in both configurations) followed by a positivity does not help to dissociate between the two possible roles of the P2pc. For this reason, we analyzed amplitude and latency effects on the N2pc for the two other main conditions (spatial distance and non-salient distractors) to seek for more answers.

Results on the two other main conditions showed additive effects on N2pc amplitude (larger amplitude with additional non-salient distractors and longer spatial distance), even considering the two configurations (lateral target and lateral distractor). As said earlier, the two salient items seem to be considered initially equivalent until the system figures out which is likely to be the target and which one is the distractor. It is possible that the N2pc component corresponds to processing of target selection features (Hickey et al., 2009; Mazza & Caramazza, 2011) and that the ability to deploy visual spatial attention is influenced by the number of items that need to be individuated. Furthermore, interactions according to a delay in N2pc onset with additional non-salient distractors especially in the lateral distractor configuration suggest that participants had more difficulty to individuate the lateral distractor among other distractors. We could suggest that not only the target is difficult to individuate, but the increase in the number of distractors is also difficult to handle for the capacity-limited visual system, especially to dissociate and identify the lateral distractor (that looks like a potential target) from other irrelevant information surrounding. Consequently, a lateral salient

distractor surrounded by non-salient distractors will be harder to identify as a distractor and will ultimately need more individuation, hence larger N2pc amplitude, than its counterpart without non-salient distractors before attentional processing is interrupted. Behavioral results nicely dovetail the ERLs showing that the presence of non-salient distractors is demanding for the participants, given they responded more slowly; this result is more important when salient distractor is lateral.

Second, N2pc offset (see P2pc onset latency results) is more delayed with the interaction of a longer spatial distance and additional non-salient distractors. First, when two salient items are far from each other, the number of higher-order receptive fields is more important, to come to an individuation process. Also, by adding more items inside this distance (including more non-salient distractors), a greater number of items would be in these receptive fields and would have to be suppressed or not selected. This process is more demanding because these irrelevant information will also have to be ignored. Also, behaviourally, we found longer response times when salient items were near each other (especially in the lateral target configuration), which suggests a greater difficulty in individuating the target; and/or greater interference or competition among items. So, while irrelevant information takes time to be ignored (if necessary) that is, until visual short term memory mechanisms start (reflected by a delay in the onset of SPCN, around 475 ms), the lateral distractor is examined with the target until both are individuated and ultimately suppressed or ignored in the case of the lateral salient distractor. It could also explain that the individuation process takes more time to ignore a salient distractor in certain conditions, leading to a delay in the attentional disengagement or a suppression mechanism (both possibly reflected by the P2pc). Considering N2pc and P2pc results together, it is not possible to predict visual system behavior towards a salient distractor: it could be a mechanism of distractor suppression, but it could also be a shift in the engagement of attentional resources. They cannot also fully explain why the P2pc amplitude is not modulated by non-salient distractors and always present in the lateral distractor configuration, while the N2pc has a clear negativity related to the main conditions (that is, with the increasing difficulty to select the target). If P2pc is related to suppression mechanisms, one would consider that its amplitude would be modulated by additional non-

salient distractors that need to be suppressed. Nevertheless, like the yin yang, N2pc and P2pc seem to be a complementary duality, in which their attention mechanisms are certainly related to each other, but are difficult to dissociate.

P1pc component

The P1pc component is similar to the Ppc found in previous studies (e.g. Corriveau et al., 2016; Corriveau et al., 2012; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013; Pomerleau et al., 2014a) and had a larger amplitude with the presence of non-salient distractors. This component was linked to an attentional driven spatial or “attend-to-me” signal resulting from an unbalanced visual display (a salient stimulus on only one side that grasps attention because it is task-relevant). This present study found new results: first, its amplitude was larger with non-salient distractors in a similar way for both display configurations (lateral target or lateral distractor); it is also delayed when non-salient distractors are present in the display. No selection is done at that point, because in every condition, it is always followed by an attentional deployment (reflected by the N2pc). Nevertheless, the fact that the presence of a positive P1pc is a better indication of the amplitude of the N2pc than the status of target or distractor of the lateral item support the view that at this point the target is not known. This could explain why we observe an attentional processing which incorporate the salient distractor. Also, it is possible that items are arranged in perceptual groups (“Gestalt-like objects”; see Kerzel, Born, & Schönhammer, 2012) and that P1pc reflect the attentional window where two salient items and certain non-salient distractors are included. Thus, attention is allocated to this location in order to find the target at a later stage. Furthermore, color discontinuity in the display, caused by different color items (grey and blue items) could be a major factor in explaining the presence of the P1pc component. When the non-salient distractors are present, one hemifield contains a color discontinuity that is, one lateral salient item with a different color is present on one side while the other hold items of the identical color. This imbalance leads to a visual imbalance (even if luminance is controlled), which is indexed by the P1pc component. When we remove the non-salient items, we present a color singleton on the side opposite to the salient item which could pull the saliency balance back toward the other side (and even partially reverse the balance). It

is thus possible that this positivity overlap activity related to target representation (indexed by the N2pc component) and maybe this explains the latency results. More research is necessary to understand precisely the role of the P1pc component in the attentional deployment mechanisms as it is possible to reflect some preattentive mechanisms related to a color imbalance and/or perceptual grouping.

General conclusion

In conclusion, the general goal of this study was to observe the influence of spatial distance between salient items and non-salient distractors on target selection and distractor suppression processes. The most important findings were the larger P2pc in the lateral distractor configuration and its variation whether the SPCN is present or not. Unlike N2pc component, the P2pc didn't vary in amplitude across the main conditions: spatial distance or additional non-salient distractors. While some previous studies had linked P2pc with distractor suppression mechanisms, this positivity might on another hand reflect a shift in mode of attentional processing. P2pc would represent the termination of an attentional episode (focal attention, reflected by the N2pc) and the initiation of the next one (which for targets, would be the passage into visual short term memory, reflected by the SPCN). More studies are needed in order to resolve both possible explanations.

References

- Aubin, S., & Jolicoeur, P. (2016). Early and late selection modulate competition for representation: Evidence from the N2pc in a multiple frame procedure. *Psychophysiology*, *53*, 611–622.
- Brefczynski, J.A. & DeYoe, E.A. (1999). A physiological correlates of the “spotlight” of visual attention. *Nature Neuroscience*, *2* (4), 370-374.
- Brisson, B., & Jolicoeur, P. (2007a). Electrophysiological evidence of central interference in the control of visuospatial attention. *Psychonomic Bulletin & Review*, *14*(1), 126–132. doi: 10.3758/BF03194039
- Brisson, B., & Jolicoeur, P. (2007b). The N2pc component and stimulus duration. *NeuroReport: For Rapid Communication of Neuroscience Research*, *18*(11), 1163–1166. doi: 10.1097/WNR.0b013e3281e72d1b
- Burra, N., & Kerzel, D. (2013). Attentional capture during visual search is attenuated by target predictability: Evidence from the N2pc, Pd, and topographic segmentation. *Psychophysiology*, *50* (5), 422–430.
- Chatrian, G.E. (1985). Ten percent electrode system for topographic studies of spontaneous and evoked EEG activity. *American Journal of EEG Technology*, *25*, 83–92.
- Chatrian, G.E., Lettich, E., & Nelson, P. L.(1988). Modified nomenclature for the “10%” electrode system. *Journal of Clinical Neurophysiology*, *5* (2), 183–186.
- Corriveau, I., Fortier-Gauthier, U., Jetté Pomerleau, V., & Jolicoeur, P. (2016). Salient-target-distractor distance and non-salient distractor interference have additional effect on attentional selection: Evidence from N2pc. Manuscript submitted for publication, Department of Psychology, Université de Montréal, Canada.
- Corriveau, I., Fortier-Gauthier, U., Pomerleau, V., 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.

- Delorme, A., & Makeig S. (2004). EEGLAB: An Open Source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neurosciences Methods*, 134 (1), 9–21.
- Dell’Acqua, R., Sessa, P., Jolicoeur, P., & Robitaille, N. (2006). Spatial attention freezes during the attention blink, *Psychophysiology*, 43 (4), 394–400.
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*, 18, 193–222.
- Driver, J. (2001). A selective review of selective attention research from the past century. *British Journal of Psychology*, 92 (1), 53–78.
- Fortier-Gauthier, U., Dell’Acqua, R., & Jolicoeur, P. (2013). The “red-alert” effect in visual search: Evidence from human electrophysiology. *Psychophysiology*, 30, 671–679.
- Fortier-Gauthier, U., & Jolicoeur, P. (submitted). Electrophysiological evidence of low salience distractor interference during visual search.
- Gaspar, J., & McDonald, J. (2014). Suppression of salient objects prevents distraction in visual search. *The Journal of Neurosciences*, 34 (16), 5658-5666. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4161-13.2014
- Gaspar, J., Christie, G., Prime, D., Jolicoeur, P., & McDonald, J. (2016). Inability to suppress salient distractors predicts low visual working memory capacity. *PNAS*, 113 (13), 3693–3698.
- Hansen, J. C., & Hillyard, S. A. (1980). Endogenous brain potentials associated with selective auditory attention. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 49, 277–290.
- Hickey, C., Di Lollo, V., & McDonald, J.J. (2009). Electrophysiological indices of target and distractor processing in visual search. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 760–775.
- Hilimire, M.R., Mounts, J.R.W., Parks, N.A., & Corballis, P.M. (2009). Competitive interaction degrades target selection: An ERP study. *Psychophysiology*, 46, 1080–1089.

- Hilimire, M.R., Mounts, J.R.W., Parks, N.A., & Corballis, P.M. (2010). Event-related potentials dissociate effects of salience and space in biased competition for visual representation. *PLoS ONE*, *5*(9), e12677. DOI: 10.1371/journal.pone.0012677
- Hilimire, M.R., Hickey, C., & Corballis, P.M. (2012). Dynamics of target and distractor processing in visual search : Evidence from event-related potentials. *Neuroscience Letters*, *495*, 196–200.
- 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*, 1233–1241.
- Hopf, Boelmans, Schoenfeld, Heinze, & Luck, S. (2002). How does attention attenuate target–distractor interference in vision?: Evidence from magnetoencephalographic recordings. *Cognitive Brain Research*, *15* (1), 17–29.
- 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*, *39*(6), 1713–1730.
- Jolicoeur, 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.
- Jolicoeur, Sessa, Dell’Aqua, & Robitaille, (2006). Attentional control and capture in the attentional blink paradigm: Evidence from human Electrophysiology. *European Journal of Cognitive Psychology*, *18*(4), 560-578.
- Kiesel, A., Miller, J., Jolicoeur, P., & Brisson, B. (2008). Measurement of ERP latency differences: A comparison of single-participant and jackknife-based scoring methods. *Psychophysiology*, *45*, 250–274.
- 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*, 2001–2005.
- Kiss, Van Velzen, & Eimer, M. (2008). The N2pc component and its links to attention shifts and spatially selective visual processing. *Psychophysiology*, *45*(2), 240-249.
- Lavie, N. (1995). Perceptual load as a necessary condition for selective attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, *21*, 451–468.

- Lavie, N. (2005). Distracted and confused? Selective attention under load. *Trends in Cognitive Sciences*, 9, 75–82.
- Lavie, N. (2006). The role of perceptual load in visual awareness. *Brain Research*, 1080 (1), 91–100.
- Lavie, N. (2010). Attention, distraction, and cognitive control under load. *Current Directions in Psychological Sciences*, 19(3), 143–148.
- Lavie, N., & Tsai, Y. (1994). Perceptual load as a major determinant of the locus of selection in visual attention. *Perception & Psychophysics*, 56, 183–197.
- Luck SJ. (2005). *An introduction to the event-related potential technique*. MIT Press; Cambridge, Massachusetts (USA).
- Luck, S.J., & Hillyard, S.A. (1994a). Spatial filtering during visual search : Evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology : Human, Perception and Performance*, 20 (5), 1000–1014.
- Luck, S.J., & Hillyard, S.A. (1994b). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search, *Psychophysiology*, 31, 291–308.
- 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. DOI: 10.1006/cogp.1997.0660
- 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.
- Martínez, A., Teder-Sälejärvi, W., Vazquez, M., Molholm, S., Foxe, J.J., Javitt, D.C., Di Russo, F., Worden, M.S., & Hillyard S.A. (2006). Objects Are Highlighted by Spatial Attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, 298–310.
- Mazza, V., & Caramazza, A. (2011). Temporal brain dynamics of multiple object processing: The flexibility of individuation. *PLoS ONE*, 6, e1743.
- Mazza, V., & Caramazza, A. (2012). Perceptual Grouping and Visual Enumeration. *PLoS ONE*, 7(11), 1-7. e50862.

- Mazza, V., Pagano, & Caramazza, A. (2013). Multiple Object Individuation and Exact Enumeration. *Journal of Cognitive Neurosciences*, 25 (5), 697–705.
- Mazza, V., Turatto, M., & Caramazza, A. (2009). Attention selection, distractor suppression and N2pc. *cortex*, 45(7), 879–890.
- Mazza, V., Turatto, M., Umiltà, C., & Eimer, M. (2007). Attentional selection and identification of visual objects are reflected by distinct electrophysiological responses. *Experimental Brain Research*, 181, 531–536.
- Munneke, J., Fait, E., & Mazza, V. (2013). Attentional processing of multiple targets and distractors. *Psychophysiology*, 50 (11), 1104–1108.
- McDonald, J. J., Green, J. J., Jannati, A. & Di Lollo, V. (2013). On the electrophysiological evidence for the capture of visual attention. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception & Performance.*, 39, 849–860.
- Miller, J., Patterson, T., & Ulrich, R. (1998). Jackknife-based method for measuring LRP onset latency differences. *Psychophysiology*, 35, 99–115.
- Munneke, J., Fait, E., & Mazza, V. (2013). Attentional Processing of Multiple Targets and Distractors. *Psychophysiology*, 50 (11), 1104-1108. DOI: 10.1111/psyp.12123
- Pinsk, M. A., Doniger, G. M., & Kastner, S. (2004). Push-pull mechanism of selective attention in human extrastriate cortex. *Journal of Neurophysiology*, 92(1), 622–629.
- Pomerleau, V. J., Fortier-Gauthier, U., Corriveau, I., Dell'Acqua, R., & Jolicoeur, P. (2014a). Colour-specific differences in attentional deployment for equiluminant pop-out colours: Evidence from lateralised potentials. *International Journal of Psychophysiology*, 91(3), 194–205. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2013.10.016>
- Pomerleau, V. J., Fortier-Gauthier, U., Corriveau, I., McDonald, J. J., Dell'Acqua, R., & Jolicoeur, P. (2014b). The attentional blink freezes spatial attention allocation to targets, not distractors: Evidence from human electrophysiology. *Brain Research*, 1559, 33-45. doi: 10.1016/j.brainres.2014.02.029
- Prime, D. J., & Jolicoeur, P. (2010). Mental rotation requires visual short-term memory: Evidence from human electric cortical activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 2437–2446.

- Sawaki, R. & Luck, S. J. (2010). Capture versus suppression of attention by salient singletons: Electrophysiological evidence for an automatic attend-to-me signal. *Attention, Perception & Psychophysics*, *72*, 1455–1470.
- Sawaki, R., & Luck, S. J. (2011). Active suppression of distractors that match the contents of visual working memory. *Visual Cognition*, *19*, 956–972.
- Sawaki, R., Geng, J. J., & Luck, S. J. (2012). A common neural mechanism for preventing and terminating the allocation of attention. *Journal of Neuroscience*, *32*, 10725–10736.
- Sawaki, & Luck (2013). Active suppression after involuntary capture of attention. *Psychonomics Bulletin Review*, *20*, 296. doi:10.3758/s13423-012-0353-4
- Schubö, A., & Müller, H. J. (2009). Selecting and ignoring salient objects in visual search. *Brain Research*, *1283*, 84–101.
- Sharbrough F, Chatrian G-E, Lesser RP, Lüders H, Nuwer M, Picton TW (1991): American Electroencephalographic Society Guidelines for Standard Electrode Position Nomenclature. *Journal of Clinical Neurophysiology*, *8*, 200–202.
- Smulders, F. T. Y. (2010). Simplifying jackknifing of ERPs and getting more out of it: Retrieving estimates of participants' latencies. *Psychophysiology*, *47*, 387–392.
- Sperling, G. (1960). The information available in brief visual presentations. *Psychological Monographs: General and Applied*, *74*, 1–29.
- Toffanin, P., de Jong, R., & Johnson, A. (2011). The P4pc: An electrophysiological marker of attentional disengagement?. *International Journal of Psychophysiology*, *81*(2), 72–81.
- Ulrich, R., & Miller, J. (2001). Using the jackknife-based scoring method for measuring LRP onset effects in factorial designs. *Psychophysiology*, *38*, 816–827.
- Verleger, R., vel Grajewska, B. Z., & Jaskowski, P. (2012). Time-course of hemispheric preference for processing contralateral relevant shapes: P1pc, N1pc, N2pc, N3pc. *Advances in Cognitive Psychology*, *8*, 35–44.
- Vogel, E.K. & Machizawa, M.G. (2004). Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*, *428*, 748–751.
- Woodman, G.F., & Luck, S.J. (2003). Serial deployment of attention during visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human, Perception and Performance*, *29*, 121–138.

Zhao, D., Liang, S., Jin, Z., & Li, L. (2014). Effect of task set-modulating attentional capture depends on the distractor cost in visual search: Evidence from N2pc. *NeuroReport*, 25 (10), 737–742. Doi: 10.1097/WNR.000000000000163.

Chapitre 4 : Discussion Générale

À travers cette thèse, nous avons approfondi davantage les processus neuronaux de la compétition entre une cible et des distracteurs (saillants et non-saillants) pour une représentation dans les étapes futures du traitement des informations visuelles, en utilisant l'électroencéphalographie (EEG). L'EEG ayant une excellente résolution temporelle, par rapport à d'autres techniques (ex : modèle animal, IRM), elle permet d'étudier les processus cognitifs à la milliseconde près. Ainsi, il est plus facile d'étudier les changements dans les processus cognitifs ou encore l'activité de plusieurs processus cognitifs simultanés, allant de la perception jusqu'à l'entrée en mémoire d'une information importante à l'intérieur d'une fenêtre d'une durée de 800 ms. Plus précisément, à travers nos études, il nous a été possible d'étudier les processus pré-attentionnels, attentionnels et post-attentionnels reliés à la cible et au distracteur qui surviennent entre 100 et 600 ms afin d'apporter des données supplémentaires à cette compétition entre plusieurs items dans le champ visuel.

Le premier article a donc permis de suggérer que la distance spatiale entre deux items saillants et l'ajout de distracteurs non-saillants dans le champ visuel ont des effets additifs et pourraient peut-être refléter des mécanismes attentionnels différents. Dans le deuxième article, nous avons étudié cet effet additif avec une méthodologie permettant de séparer le traitement relié à la cible de celui relié au distracteur (Hickey et al., 2009). Ce deuxième article a donc permis de dissocier cet effet additif sur les mécanismes attentionnels reliés à la cible de ceux reliés au distracteur (tous deux normalement représentés par la N2pc), en plaçant un de ces deux items sur la ligne médiane. Nous expliquerons, dans cette section, l'implication de ces résultats dans le cadre de la compétition entre une cible et un distracteur. L'effet additif de ces deux conditions sera aussi présenté par rapport aux autres composantes à l'étude (P1pc, P2pc, SPCN) ainsi qu'à leurs mécanismes sous-jacents. Une place sera également dédiée à la positivité suivant la N2pc – soit la P2pc – afin de comprendre le rôle de celle-ci dans les mécanismes du déploiement de l'attention visuo-spatiale, surtout ceux reliés aux distracteurs.

D'abord, un des résultats cruciaux de cette thèse repose sur la réconciliation de deux résultats opposés en ce qui concerne cette compétition inter-items et connus pour moduler l'amplitude de la composante N2pc. Ces deux résultats avaient été étudiés séparément par deux manipulations expérimentales différentes. L'amplitude de la N2pc augmentait quand la distance spatiale entre les items saillants augmentait (Hilimire et al., 2009, 2010). De plus, son amplitude augmentait avec la présence de distracteurs non-saillants situés près d'une cible (Luck et al., 1997). Ces résultats semblent contradictoires à première vue, puisqu'on supposerait que le comportement de la N2pc serait similaire tant lorsque la distance spatiale entre une cible et un distracteur saillant diminue que lorsque le nombre de distracteurs augmentent, puisque, dans les deux cas, la compétition entre la cible et les autres items du champ visuel augmente. Pourtant, la N2pc réagit de manière opposée dépendamment si le distracteur est saillant ou non.

Ainsi, dans les deux études de cette thèse, nous avons modifié le paradigme d'Hilimire et al. (2009, 2010) afin de manipuler la distance spatiale entre deux items saillants, mais également la quantité de distracteurs non-saillants dans le champ visuel. Une des contributions majeures de cette thèse se retrouve au plan des résultats sur la composante N2pc soit, des effets additionnels de ces deux manipulations et ce, dans les deux études : une augmentation de l'amplitude de la N2pc lorsque la distance spatiale augmente, mais également avec la présence de distracteurs non-saillants. Ainsi, comme il n'y a pas d'interaction entre ces deux résultats, nous proposons que ces deux manipulations reflètent possiblement des mécanismes attentionnels distincts. Dans la seconde étude, de nouveaux résultats reflétés par la composante N2pc s'ajoutent à cet effet additif. Il est intéressant de constater dans cette étude que l'effet additif est indépendant du traitement relié à la cible ou au distracteur saillant. Cela signifie possiblement que le système visuel déploie son attention vers l'item latéralisé, peu importe si celui-ci est une cible ou un distracteur. De plus, non seulement la distance spatiale entre des items saillants et les distracteurs non-saillants modulent l'amplitude de la N2pc, mais ils retardent le début et la fin de celle-ci. L'effet de latence suggère que, lorsque la recherche

visuelle demande davantage d'analyse, le traitement attentionnel en est affecté et requiert davantage de contrôles descendants (*top-down*) pour arriver à une sélection adéquate des informations; Le système visuel requiert davantage de ressources et donc, possiblement de neurones actives.

Nous avons réuni les résultats concernant la composante N2pc en proposant un modèle alternatif du traitement des informations visuelles qui repose sur les théories d'individuation (Mazza, & Caramazza, 2011; Pagano, & Mazza, 2012) et de lentille attentionnelle (*attentional spotlight*; Brefcynski, & DeYoe, 1999; Müller et al., 2003). Ce modèle permet de réconcilier les deux résultats en apparence contradictoires et est en accord avec les aspects du modèle de biais de compétition de Desimone et Duncan (1995). Notre modèle pourrait donc être utilisé et étudié plus en profondeur dans les études ultérieures sur les mécanismes de l'attention visuo-spatiale.

En augmentant la distance spatiale entre deux items saillants, le besoin d'attention augmente nécessitant l'implication d'une plus large région du cortex, puisqu'il doit analyser les deux items saillants (une cible et un distracteur). Donc, davantage de neurones sont activés (Brefcynski & DeYoe, 1999; Eriksen & St.James, 1986; Tootell et al., 1998), d'où l'augmentation de la N2pc. Il y aurait donc davantage de champs récepteurs activés (et donc un plus grand réseau neuronal activé) par cette grande distance entre les items. Pour arriver à faire un choix entre ces deux items qui partagent une caractéristique (ex : couleur bleue), il se pourrait que la lentille attentionnelle (*attentional spotlight*) se divise pour analyser ces items saillants simultanément, surtout lorsqu'ils sont loin l'un de l'autre et qui font partie de différents champs récepteurs (Müller et al., 2003). Une autre alternative serait que cette lentille soit plus large afin de pouvoir inclure les deux items saillants à individualiser d'où l'activation de davantage de neurones. Ce besoin d'attention, interprété par une plus grande lentille attentionnelle, demande une augmentation du nombre de neurones de haut niveau activés, d'où la plus grande amplitude de la N2pc. De ce fait, Kastner, De Weerd, Desimone & Ungerleider (1998), en utilisant l'IRMf, ont montré que lorsque des items sont présentés à des positions

adjacentes et simultanément, des réponses neuronales étaient plus faibles que lorsque ces items sont présentés séquentiellement (ou seuls). En lien avec les résultats de nos deux études, cela signifie que la compétition pour une représentation entre deux items saillants occasionne une suppression mutuelle, car ils sont situés dans le même champ récepteur. De plus, les champs récepteurs situés autour de la cible ont également tendance à décharger afin de créer un contraste d'activation. Ceci pourrait expliquer pourquoi la N2pc voit son amplitude plus petite lorsque la distance spatiale est plus courte. Il se pourrait donc, que, lorsqu'un distracteur partage des caractéristiques communes avec une cible, cette suppression mutuelle prendrait place à l'intérieur des champs récepteurs afin de départager les caractéristiques de la cible de ceux du distracteur. Donc, l'analyse d'un distracteur semblable à la cible représenterait davantage des processus descendants (*top-down*) à l'intérieur du champ récepteur du neurone. Dans notre deuxième étude, les résultats sont similaires indépendamment si l'item latéralisé est une cible ou un distracteur; cela suggère que le système visuel considère les items saillants avec une importance égale. Cependant, les résultats sur la N2pc (dans la 2^e étude) ne nous indiquent pas ce que fait le système visuel avec le distracteur saillant une fois identifié. Est-ce qu'il désengage son attention pour se réengager vers la cible ou engrange-t-il des processus de suppression des distracteurs pour parvenir à ses fins? Les deux hypothèses sont concevables .

Un autre résultat crucial de cette thèse semble être relié à l'effet des distracteurs non-saillants. Plus précisément, nous avons trouvé que la présence de distracteurs non-saillants dans le champ visuel module l'amplitude ainsi que la latence de la composante N2pc. En plus de mesurer des effets sur la N2pc, nous avons observé que ces distracteurs provoquent un délai dans tout le traitement attentionnel (incluant le traitement d'une cible ou d'un autre distracteur saillant) jusqu'à l'entrée en mémoire. Cela est consistant avec des études antérieures (par exemple, Munneke, Fait, & Mazza, 2013) qui ont montré que lorsqu'on augmente le nombre d'items dans le champ visuel, on diminue la distance entre ces items, ce qui augmente la compétition entre des items saillants et des items non-saillants, d'où une plus grande amplitude de la N2pc. De plus, ces distracteurs non-importants pour la tâche doivent être traités peu importe si le traitement en cours est celui relié à la cible ou celui relié au distracteur

saillant. Cela suggère qu'une information non-importante est tout de même analysée lors de la recherche visuelle. Ainsi, lorsque ces distracteurs non-saillants sont présents dans le champ visuel, nous suggérons donc que la compétition prendrait place davantage à l'intérieur de ces champs récepteurs déjà activés. Au plan des données comportementales, une augmentation des temps de réaction (sans changement dans le niveau de précision) en présence de davantage de distracteurs non-saillants pourrait être un indice que ces distracteurs sont supprimés ensemble lorsqu'ils sont dans le même champ récepteur que la cible, car le rétrécissement du champ récepteur autour de la cible durerait plus longtemps. Donc, lorsque la lentille attentionnelle est déployée sur les items saillants, celle-ci contient une certaine quantité de distracteurs non-saillants à traiter. Des études antérieures (e.g. McMains, & Somers, 2004) ont également montré que la lentille attentionnelle (*attentional spotlight*) se rapetisserait progressivement à l'aide de la rétroaction neuronale, ce qui a pour effet de placer progressivement les distracteurs non-saillants à l'extérieur de la cellule. Donc, une fois la cible identifiée, l'influence des distracteurs non-saillants diminue, soit jusqu'à environ 475 ms, selon les données de notre 2^e étude.

Des études en imagerie ont suggéré que l'activation cérébrale serait différente pour nos deux conditions principales (distance spatiale entre deux items saillants et distracteurs non-saillants). La jonction des sulci occipital transversal (acronyme *IPTO*; semblable aux V3A and V7 des macaques; voir Tootell et al., 1997, 1998) ainsi que du sulcus intrapariétal antérieur (acronyme *AIPS*) serait activée surtout durant des tâches plus exigeantes, soit quand des distracteurs saillants doivent être ignorés afin de sélectionner efficacement une cible (Wojciulik & Kanwisher, 1999; Colby, 1996). Wojciulik and Kanwisher (1999) ont donc suggéré que ces régions (*IPTO et AIPS*) soient reliées à des mécanismes de suppression d'information distrayante, alors que d'autres régions (comme le lobule pariétal supérieur, *SPL* et le sulcus intrapariétal *IPS*; Kastner et al., 1999) pourraient être activées lorsque des distracteurs non-saillants sont présents.

Cependant, il faut souligner une limite concernant les études de cette thèse. Puisque l'électrophysiologie est la technique d'imagerie utilisée, la résolution spatiale est plutôt faible comparée à des méthodes comme les mesures hémodynamiques (ex : IRMf, TEP). L'électrophysiologie permet de mesurer la somme de plusieurs sources neuronales activées en même temps, situées à une distance plus ou moins proche du cortex cérébral et représentant différents processus cognitifs simultanés (Luck, 2005). Ainsi, la portée des conclusions sur la base des régions corticales est plutôt limitée, puisqu'une électrode capte l'activation de plusieurs neurones dans plusieurs régions.. Il serait néanmoins intéressant de combiner l'IRM et l'EEG afin de vérifier si le signal EEG observés dans ces deux conditions (distance spatiale et présence de distracteurs non-saillants) reflète des voies cérébrales différentes ou similaires et d'en faire le lien avec le décours temporel des processus cognitifs. La combinaison des forces de ces deux techniques nous aiderait à comprendre davantage les effets de compétition entre des informations saillantes et non-saillantes.

Parallèlement, des résultats intéressants ont été observés concernant la SPCN qui représente les mécanismes de mémoire à court-terme visuelle (MCTV). D'abord, dans la première étude, aucune manipulation expérimentale n'a affectée l'amplitude de la SPCN, ce qui est consistant avec le rôle de la SPCN, soit de représenter des processus liés à la mémoire à court-terme visuelle. Puisqu'il y a seulement un item à considérer pour la tâche, d'une couleur et d'une forme connue par le participant, il n'y a donc pas lieu de maintenir une grande quantité d'information dans la mémoire visuelle. De plus, comme il y a très peu ou pas de manipulation d'information à réaliser dans la mémoire à court-terme visuelle (MCTV) en ce qui concerne nos manipulations expérimentales (distance spatiale et distracteurs non-saillants additionnels), il n'y a donc pas d'augmentation de la SPCN. Ainsi, suivant le modèle proposé plus tôt, la sélection de la cible et la suppression (ou le désengagement) des distracteurs se ferait avant cette étape. Donc, les caractéristiques partagées par les items saillants ne sont plus importantes, puisque la cible est probablement individualisée et sélectionnée à ce stade. Cependant, dans la deuxième étude, le début de l'amplitude a été affecté ainsi que sa latence lorsqu'on ajoute des distracteurs non-saillants supplémentaires

dans l'aire de recherche visuelle. Il se pourrait donc, de temps en temps, que les processus attentionnels ne sont pas assez efficaces pour sélectionner eux-mêmes la cible et donc, un recrutement des processus de mémoire à court-terme visuelle (MCTV) serait nécessaire. Cela signifie que l'interférence suscitée par les distracteurs est progressivement minimisée, afin de sélectionner la cible, d'où la modulation de l'amplitude de la SPCN et son délai jusqu'à environ 500 ms. Des études antérieures ont également observé que la SPCN peut être modulée dans des contextes où les participants n'ont pas explicitement besoin de maintenir des informations en mémoire (Brisson & Jolicoeur, 2007a, 2007b; Corriveau et al., 2012), ce qui pourrait expliquer pourquoi le début de la SPCN est sollicité dans le cas où il y a davantage d'items en interférence avec la cible. Finalement, dans la deuxième étude, il est très intéressant de ne constater aucune SPCN dans la condition où un distracteur est latéralisé. Ceci signifie que, contrairement à la cible, ce distracteur saillant n'est pas traité dans le but d'une représentation en mémoire à court-terme visuelle (MCTV).

Les deux études de cette thèse ont donc permis d'en comprendre davantage sur la compétition entre une cible et ses distracteurs (saillants ou non) et ainsi, faire avancer les connaissances sur les mécanismes sous-jacents à l'attention visuo-spatiale. Quelques points concernant notre paradigme expérimental, incluant ses conditions associées (distance spatiale et distracteurs non-saillants additionnels), sont discutés dans les prochains paragraphes afin de poursuivre cette investigation dans les études ultérieures.

D'abord, les items non-saillants sont normalement utilisés afin de balancer l'aire de recherche visuelle pour ainsi éviter des déséquilibres physiques. Par exemple, un ou plusieurs items sont situés dans un hémichamp alors que l'autre contient des items non-saillants (souvent des items gris) à une position équivalente. En effet, à travers les études de cette thèse, il a été démontré que les distracteurs non-saillants perturbent l'efficacité du déploiement de l'attention visuo-spatiale vers une cible dès les premières centaines de millisecondes du traitement des informations visuelles. Il serait donc important de tenir

compte de leur influence dans les études ultérieures, puisqu'ils peuvent apporter une difficulté supplémentaire à individualiser la cible.

Une limite de cette thèse réside dans la manipulation de la quantité de distracteurs non-saillants dans le champ visuel. Bien que nous avons une condition d'« absence de distracteurs non-saillants », il n'en reste pas moins qu'il faut laisser un minimum de distracteurs afin de balancer l'aire de recherche visuelle au plan sensoriel. Ceci dit, dans notre condition « absence de distracteurs non-saillants », la quantité de distracteurs non-saillants n'était jamais nulle. Il se peut donc que certains de ces distracteurs aient été traités par les mécanismes attentionnels, par exemple si on considère qu'ils ont été traités par des processus d'individuation. Malgré cette manipulation, il a été possible de mesurer l'influence d'un plus grand nombre de distracteurs non-saillants dans le champ visuel et le traitement de la cible. Nous pouvons donc conclure que, même des informations d'une faible importance et saillance, peuvent affecter le traitement d'informations pertinentes, comme une cible.

Il est également important de souligner que la méthodologie permettant la séparation du traitement de la cible de celui relié au distracteur apporte des résultats intéressants pour comprendre davantage ces processus de manière isolée. Dans le cadre de cette thèse, nous avons vu plusieurs ressemblances entre ces deux processus, mais également quelques différences lorsqu'on observe le décours temporel (électrophysiologie) de chacun (voir figures 2 et 3, étude 2). Nous avons suggéré que l'attention est déployée vers l'item latéralisé, qu'il soit une cible ou un distracteur (ceci étant reflété par une N2pc dans les deux cas). Également, cette méthodologie a permis de susciter une positivité reliée à un distracteur latéral pendant que la cible est située sur la ligne médiane. De plus, elle présente quelques ressemblances avec la composante P_D observée dans l'étude d'Hickey et al. (2009). Bien que nous n'en connaissons pas encore suffisamment pour la considérer comme un outil solide dans l'étude du déploiement de l'attention visuo-spatiale, cette positivité est intéressante à étudier surtout lorsque des distracteurs sont potentiellement des candidats à la sélection. Cette méthodologie

est donc une nouvelle manière intéressante d'étudier la compétition entre une cible et des distracteurs.

De plus, cette thèse a permis de comprendre davantage sur les positivités latéralisées PREs situées autour de la fenêtre d'analyse de la N2pc, soit la P1pc et la P2pc et ce, dans les deux études. Dans le 2^e article, nous avons renommé ces différentes composantes PREs suivant les recommandations de Verleger et al. (2012). Ainsi, les composantes ont été nommées selon leur décours temporel dans le traitement attentionnel et non selon les processus cognitifs qu'elles représentent. Donc, la Ppc a été renommée P1pc, puisqu'elle est la première positivité postérieure et controlatérale alors que la composante Ptc/P_D a reçu le nom de P2pc, puisqu'elle est la deuxième positivité postérieure et controlatérale. La N2pc et la SPCN comporte déjà un nom se rapportant à leur décours temporel.

D'abord, la composante P1pc (Ppc dans la 1^{ère} étude) présente une plus grande amplitude lorsque des distracteurs non-saillants sont présents dans le champ visuel, ce qui est consistant avec les études antérieures (e.g. Corriveau et al., 2012; Jannati, Gaspar, & McDonald, 2013; Pomerleau et al., 2014). Dans la deuxième étude, une P1pc similaire à celle trouvée dans la première étude voit son amplitude modulée, mais également est retardée par la présence de distracteurs non-saillants. Nous avons proposé deux explications possibles pour la P1pc : un signal d'alerte de type « garde-à-vous » (*attend-to-me signal*) ou un effet de regroupement perceptuel (*perceptual grouping*). Dans l'étude 1, nous avons suggéré que cette composante représenterait un signal « garde-à-vous » (*attend-to-me*) qui découlerait d'une aire de recherche visuelle débalancée où des items saillants (au plan de la couleur) se retrouvent dans un des hémichamps alors que l'autre hémichamp ne contient que des items non-saillants. Si la P1pc représente des étapes plus précoces du traitement visuel, c'est-à-dire à un niveau où les champs récepteurs sont plus petits, le nombre de neurones activés serait le même (d'où l'absence de modulation selon la distance spatiale). Cependant, cette activation pourrait différer au plan de la discontinuité de couleur (bleu ou gris). Une hypothèse serait que le processus initial du déploiement attentionnel est influencé par une discontinuité dans le champ

visuel et que l'ajout de distracteurs non-saillants crée ce débalancement en comparaison à lorsqu'ils sont absents (puisque chaque hémichamp contient un nombre égal de discontinuité de couleur : deux items bleus sur un côté et deux items gris sur l'autre côté).

Nous avons également étudié la P1pc dans un paradigme où on isole le traitement de la cible de celui du distracteur afin de vérifier si cette composante se comporte différemment. D'abord, celle-ci n'est modulée que par le nombre de distracteurs non-saillants et ce, peu importe si l'item latéralisé est un distracteur ou une cible. Cela signifie donc que ces mécanismes pré-attentionnels ne favorisent pas davantage un type d'item qu'un autre. Ainsi, la P1pc représenterait une forme de sélection pré-attentionnelle des items de couleur, que ce soit des cibles ou des distracteurs. Suivant cette nouvelle donnée, nous avons proposé comme explication alternative, que la P1pc puisse représenter une fenêtre attentionnelle (Belopolsky, & Theeuwes, 2010; Belopolsky, Zwaan, Theeuwes, & Kramer, 2007) suivant un regroupement perceptuel (*perceptual grouping*; e.g. Cosman, & Vecera, 2012; Richard, Lee, & Vecera, 2008). Donc, l'attention sélectionnerait un groupe d'items importants pour la tâche (probablement contenant nos items saillants) en configurant une fenêtre attentionnelle qui sera préférablement analysée. Dans le cas où le champ visuel contiendrait davantage de distracteurs non-saillants, certains seraient inclus à l'intérieur de cette fenêtre attentionnelle. Comme cette dernière contiendrait toujours les deux items saillants nécessaires à la réalisation de la tâche, il n'y a donc pas de modulation de la P1pc selon la distance spatiale, ni selon la configuration de l'aire de recherche visuelle (car elle contient toujours une cible et un distracteur saillant).

Les résultats les plus importants de la deuxième étude sont probablement ceux concernant la P2pc, présente seulement dans la condition où un distracteur est situé sur un des deux côtés du champ visuel. Cela signifie d'abord que le paradigme de la deuxième étude a permis d'observer une positivité après la composante N2pc, ressemblant fortement à une positivité de type « composante P_D ». Cette positivité ne semble pas apparaître de manière constante à travers les études, et ce même si la méthodologie utilisée est semblable (e.g. Fortier-Gauthier & Jolicoeur, 2013). Cela signifie qu'en plaçant une cible sur la médiane

verticale et un distracteur sur un des deux côtés des hémichamps visuels, il n'est pas garantie d'observer à tous coups une positivité relié au distracteur latéral. L'étude de Fortier-Gauthier & Jolicoeur (2013) a observé une positivité controlatérale au distracteur latéral, mais seulement lorsque celui-ci était rouge et que la cible était verte (et non pas l'inverse). Cela a été expliqué par une préférence du système visuel pour la couleur rouge. Ainsi, comme notre paradigme permet de susciter une P2pc, il pourrait être réutilisé dans des études futures afin de mieux comprendre les facteurs modulant cette positivité ainsi que son rôle dans les mécanismes de l'attention visuo-spatiale.

Nous avons observé que l'amplitude de la P2pc n'est pas modulée par les conditions expérimentales, mais nous avons également trouvé des différences dans le début ou la fin de cette positivité. Deux explications ont été suggérées pour expliquer les mécanismes sous-jacents à cette positivité : elle pourrait refléter des mécanismes de suppression des distracteurs ou encore représenter une terminaison dans l'allocation des ressources attentionnelles. Malheureusement, les résultats concernant la P2pc ou les composantes avoisinantes ne permettent pas de prédire avec certitude son comportement ou encore de préciser son rôle dans le déploiement de l'attention visuo-spatiale. Cette composante semble refléter du moins en partie, des processus de biais descendants étant donné qu'elle est présente seulement lorsqu'un distracteur est présent d'un des deux côtés du champ visuel, surtout qu'elle est précédée d'une N2pc et donc d'un déploiement attentionnel vers ce distracteur. Si cette positivité qui précède la SPCN est liée à des mécanismes de suppression du distracteur, une explication serait que les mécanismes déployés avant cette étape (et donc avant la SPCN) ont été très efficaces pour empêcher le traitement du distracteur, d'où l'absence de SPCN dans la condition où le distracteur est latéralisé. Si la P2pc est plutôt reliée à un changement dans l'allocation des ressources attentionnelles, une autre alternative serait que la modulation de la SPCN représenterait un désengagement progressif de l'attention sur le distracteur latéralisé pour éviter qu'il soit traité plus longtemps. Il faut donc apporter un bémol, puisque plusieurs inconsistances sont encore présentes dans la littérature en ce qui concerne les conditions où il est possible d'observer cette positivité. La P2pc a reçu plusieurs noms (P_D , P_{tc}) et semble

varier dépendamment des conditions expérimentales ainsi que des régions où elle est observable (ex: souvent PO7/PO8 ou PO4/PO3 et parfois O1/O2). Ainsi, le rôle et l'inconstance de la présence de cette positivité restent encore à clarifier. Il serait donc pertinent, dans les prochaines études, d'utiliser des facteurs pouvant dissocier la P2pc des deux composantes qui l'entourent soit la N2pc et la SPCN afin de pouvoir confirmer qu'elle est une composante distincte et/ou qu'elle représente des mécanismes du déploiement de l'attention visuo-spatiale. Cela démontre encore une fois, la grande flexibilité du traitement des informations visuelles par le cortex visuel.

Dans cette présente thèse, nous avons étudié la compétition entre une cible et ses distracteurs en utilisant l'électrophysiologie dans le but de pouvoir étudier le déroulement temporel des mécanismes du déploiement de l'attention visuo-spatiale. Il existe de plus en plus de paradigmes avec lesquels il est possible d'étudier la manière dont une cible est sélectionnée et les distracteurs sont filtrés (e.g. capture attentionnelle, paradigme de réponse compétitive). Cependant, comme ces mécanismes attentionnels sont relativement flexibles d'une situation à une autre, il est difficile d'établir une seule façon de traiter l'information visuelle. En électrophysiologie, certains chercheurs (e.g. Sawaki & Luck, 2010, 2011; Gaspar et al., 2016) soutiennent qu'un marqueur PREs, soit la P2pc, représenterait des mécanismes de suppression des distracteurs. Bien que cette positivité ait été observée dans notre deuxième étude, il reste encore à prouver son existence et/ou ses mécanismes sous-jacents. Une des règles en électrophysiologie est de porter attention aux chevauchements des ondes électrophysiologiques, souvent reliées à une succession de stimuli présentés rapidement (Luck, 2005). Il serait donc important de vérifier que la composante P2pc (P_D) ne serait pas une superposition entre la diminution de la négativité de la composante N2pc et la composante LDAP (*Late Directing Attention Positivity*) qui est une composante avec une positivité contralatérale aux électrodes postérieures (PO7/O8) vers 500 ms après la présentation d'un indice (e.g. Harter, Miller, Price, LaLonde, & Keyes, 1989; Eimer, Van Velzen, & Driver, 2002; Hopf & Mangun, 2000; Seiss, Driver, & Eimer, 2009). Plus précisément, la composante LDAP serait suscitée dans des études où un indice est présenté avant l'aire de recherche visuelle. Cette composante a été reliée à des changements préparatoires dans les aires

corticales visuelles ventrales occipitotemporales (Praamstra, Boutsen, & Humphreys, 2005; Harter et al., 1989) en anticipation à des stimuli situés à un endroit en particulier (Harter et al., 1989). Elle aurait été observée dans des études où des indices auditifs et tactiles sont utilisés, suggérant qu'elle représenterait des processus de contrôle attentionnel supramodaux dans les aires pariétales postérieures (Eimer et al., 2002; Seiss et al., 2007), mais également une préparation dirigée (*covert*) des actions motrices spatiales (Eimer et al., 2005; Gherri, Van Velzen, & Eimer, 2007; Praamstra et al., 2005).

Puisque la composante LDAP est une composante latéralisée, postérieure et controlatérale située à environ 500 ms post-stimulus, celle-ci partage plusieurs caractéristiques avec la positivité observée dans les études où un distracteur latéral est présenté. Il se pourrait donc que, lorsque la croix de fixation est présentée au participant (avant même que toute forme de stimuli apparaisse), celle-ci forme un type d'indice qui prépare le participant à des stimuli potentiels. Même si le participant ne sait pas de quel côté porter son attention, il se pourrait quand même que ce signal de préparation attentionnel suscite une LDAP qui normalement serait cachée par l'influence des composantes attentionnelles très robustes et négatives (N2pc et SPCN). Par contre, dans le cas où le distracteur est latéralisé, comme il n'y a pas de SPCN, il y aurait davantage d'espace pour susciter une composante comme la LDAP. Donc, une des prochaines étapes serait d'utiliser un paradigme pouvant susciter une composante LDAP dans certains essais ainsi qu'une composante P2pc dans d'autres essais. Si les deux composantes sont corrélées positivement, il serait donc possible de suggérer que la P2pc serait davantage une LDAP qui est observée via l'interaction la N2pc reliée au distracteur latéral ainsi qu'une absence de la SPCN. Si les deux composantes ne sont pas corrélées, l'hypothèse du chevauchement N2pc-LDAP pourrait être rejetée et ceci jouerait en faveur de la P2pc.

En synthétisant les résultats des deux études, il a été possible d'avancer les connaissances scientifiques sur la manière dont sont traitées les informations visuelles jusqu'à ce qu'une représentation en mémoire soit faite. D'abord, sur une note plus technique, il reste à

confirmer le rôle de la P1pc et de la P2pc dans la séquence du déploiement de l'attention visuo-spatiale et de la mémoire à court-terme visuelle. Il est incertain de prédire clairement le chemin que prennent les informations visuelles dans le cortex, car ce dernier semble s'adapter d'une situation à une autre. Des études futures devront s'intéresser à ces ondes électrophysiologiques afin de parvenir à les dissocier des composantes principales, N2pc et SPCN, dont on connaît bien le rôle. De plus, la saillance perturbe l'efficacité du déploiement attentionnel, c'est-à-dire lorsque la cible partagent des caractéristiques avec le distracteur. Parallèlement, les informations non-importantes sont potentiellement attirantes lors de la recherche visuelle; peut-être que certaines d'entre elles pourraient davantage capter l'attention dans des situations où, par exemple, on doit chercher une information importante qui n'existe pas. L'élimination des distracteurs (saillants ou non) n'est donc pas constante d'une étude à une autre. Une chose est sûre : le système visuel étant plutôt flexible, l'identification de cibles et de distracteurs par les mécanismes sous-jacents peut varier d'un contexte à un autre.

Bibliographie

- Beck, D. M., & Kastner, S. (2005). Stimulus context modulates competition in human extrastriate cortex. *Nature neuroscience*, 8(8), 1110-1116.
- Beck, D. M., & Kastner, S. (2007). Stimulus similarity modulates competitive interactions in human visual cortex. *Journal of Vision*, 7(2), 19-19.
- Beck, D. M., & Kastner, S. (2009). Top-down and bottom-up mechanisms in biasing competition in the human brain. *Vision research*, 49(10), 1154-1165.
- Belopolsky, A. V., & Theeuwes, J. (2010). No capture outside the attentional window. *Vision Research*, 50(23), 2543-2550.
- Belopolsky, A. V., Zwaan, L., Theeuwes, J., & Kramer, A. F. (2007). The size of an attentional window modulates attentional capture by color singletons. *Psychonomic bulletin & review*, 14(5), 934-938.
- Boussaoud, D., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1991). Visual topography of area TEO in the macaque. *Journal of Comparative Neurology*, 306(4), 554-575.
- Brisson, B., & Jolicœur, P. (2007a). Electrophysiological evidence of central interference in the control of visuospatial attention. *Psychonomic Bulletin & Review*, 14(1), 126-132.
- Brisson, B., & Jolicœur, P. (2007b). A psychological refractory period in access to visual short-term memory and the deployment of visual-spatial attention: Multitasking processing deficits revealed by event-related potentials. *Psychophysiology*, 44(2), 323-333.
- Brisson, B., & Jolicœur, P. (2007c). The N2pc component and stimulus duration. *Neuroreport*, 18(11), 1163-1166.
- Britten, K. H., & Heuer, H. W. (1999). Spatial summation in the receptive fields of MT neurons. *The Journal of Neuroscience*, 19(12), 5074-5084.
- Broadbent, D. E. (1958). The effects of noise on behaviour. Dans Broadbent, D. E. (1958). *Perception and communication* (pp. 81-107). Elmsford, NY, USA: Pergamon Press.
- Buffalo, E. A., Bertini, G., Ungerleider, L. G., & Desimone, R. (2005). Impaired filtering of distracter stimuli by TE neurons following V4 and TEO lesions in macaques. *Cerebral Cortex*, 15(2), 141-151.

- Chelazzi, L., Miller, E.K., Duncan, J., & Desimone, R. (1993). A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature*, *363*, 345–347.
- Colby, C.L. (1996). A neurophysiological distinction between attention and intention. In *Attention and Performance XVI*, T. Inui and J.L. McClelland, eds. (Cambridge, MA: MIT Press), 157-177.
- 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., & Vecera, S. P. (2012). Object-based attention overrides perceptual load to modulate visual distraction. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *38*(3), 576.
- Dell'Acqua, R., Sessa, P., Jolicoeur, P., & Robitaille, N. (2006). Spatial attention freezes during the attention blink. *Psychophysiology*, *43*(4), 394-400.
- DeWeerd, P., Peralta, M. R., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1999). Loss of attentional stimulus selection after extrastriate cortical lesions in macaques. *Nature neuroscience*, *2*(8), 753-758.
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual review of neuroscience*, *18*(1), 193-222.
- Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1989). Neural mechanisms of visual processing in monkeys. *Handbook of neuropsychology*, *2*, 267-299.
- Deutsch, J. A., & Deutsch, D. (1963). Attention: some theoretical considerations. *Psychological review*, *70*(1), 80.
- Duncan, J. (1989). Boundary conditions on parallel processing in human vision. *Perception*, *18*, 457-469.
- Duncan, J., & Humphreys, G. W. (1989). Visual search and stimulus similarity. *Psychological review*, *96*(3), 433.
- Eimer, M. (1996). The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, *99*(3), 225-234.

- Eimer, M., Van Velzen, J., & Driver, J. (2002). Cross-modal interactions between audition, touch, and vision in endogenous spatial attention: ERP evidence on preparatory states and sensory modulations. *Journal of cognitive neuroscience*, *14*(2), 254-271.
- Eimer, M. (2014). The Time Course of Spatial Attention: Insights from Event-Related Brain Potentials. Dans Nobre, A.C. et Kastner, S. (dir.), *The Oxford Handbook of Attention*. (p.289-317). Oxford, United Kingdom : Oxford University Press.
- Eriksen, B. A., & Eriksen, C. W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception & psychophysics*, *16*(1), 143-149.
- Eriksen, C.W., & St.James, J.D. (1986). Visual attention within and around the field of focal attention: A zoom lens model. *Perception and Psychophysics*, *40*, 225-240.
- Fortier-Gauthier, U., Dell'Acqua, R., & Jolicœur, P. (2013). The “red-alert” effect in visual search: Evidence from human electrophysiology. *Psychophysiology*, *50*(7), 671-679.
- Gallant, J. L., Shoup, R. E., & Mazer, J. A. (2000). A human extrastriate area functionally homologous to macaque V4. *Neuron*, *27*(2), 227-235.
- Gao, Z., Xu, X., Chen, Z., Yin, J., Shen, M., & Shui, R. (2011). Contralateral delay activity tracks object identity information in visual short term memory. *Brain research*, *1406*, 30-42.
- Gattass, R., Gross, C. G., & Sandell, J. H. (1981). Visual topography of V2 in the macaque. *Journal of Comparative Neurology*, *201*(4), 519-539.
- Gattass, R., Sousa, A. P., & Gross, C. G. (1988). Visuotopic organization and extent of V3 and V4 of the macaque. *The Journal of neuroscience*, *8*(6), 1831-1845.
- Gaspar, J. M., & McDonald, J. J. (2014). Suppression of salient objects prevents distraction in visual search. *The Journal of Neuroscience*, *34*(16), 5658-5666.
- Gaspar, J. M., Christie, G. J., Prime, D. J., Jolicœur, P., & McDonald, J. J. (2016). Inability to suppress salient distractors predicts low visual working memory capacity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(13), 3693-3698.
- Gherri, E., Van Velzen, J., & Eimer, M. (2007). Dissociating effector and movement direction selection during the preparation of manual reaching movements: Evidence from lateralized ERP components. *Clinical Neurophysiology*, *118*(9), 2031-2049.

- Harter, M. R., Miller, S. L., Price, N. J., LaLonde, M. E., & Keyes, A. L. (1989). Neural processes involved in directing attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *1*(3), 223-237.
- Hickey, C., Di Lollo, V., & McDonald, J. J. (2009). Electrophysiological indices of target and distractor processing in visual search. *Journal of cognitive neuroscience*, *21*(4), 760-775.
- Hilimire, M. R., Mounts, J. R., Parks, N. A., & Corballis, P. M. (2009). Competitive interaction degrades target selection: An ERP study. *Psychophysiology*, *46*(5), 1080-1089.
- Hilimire, M. R., Mounts, J. R., Parks, N. A., & Corballis, P. M. (2010). Event-related potentials dissociate effects of salience and space in biased competition for visual representation. *PloS one*, *5*(9), e12677.
- Hilimire, M. R., Mounts, J. R., Parks, N. A., & Corballis, P. M. (2011). Dynamics of target and distractor processing in visual search: Evidence from event-related brain potentials. *Neuroscience letters*, *495*(3), 196-200.
- Hilimire, M. R., Hickey, C., & Corballis, P. M. (2012). Target resolution in visual search involves the direct suppression of distractors: evidence from electrophysiology. *Psychophysiology*, *49*(4), 504-509.
- Hilimire, M. R., Hickey, C., & Corballis, P. M. (2012). Target resolution in visual search involves the direct suppression of distractors: evidence from electrophysiology. *Psychophysiology*, *49*(4), 504-509.
- 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.
- Hopf, J. M., Boelmans, K., Schoenfeld, A. M., Heinze, H. J., & Luck, S. J. (2002). How does attention attenuate target–distractor interference in vision?: Evidence from magnetoencephalographic recordings. *Cognitive Brain Research*, *15*(1), 17-29.
- Hopf, J. M., & Mangun, G. R. (2000). Shifting visual attention in space: an electrophysiological analysis using high spatial resolution mapping. *Clinical neurophysiology*, *111*(7), 1241-1257.

- 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.
- Jonides, J., & Yantis, S. (1988). Uniqueness of abrupt visual onset in capturing attention. *Perception & Psychophysics*, 43(4), 346-354.
- 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.
- 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., Pinsk, M.A., De Weerd, P., Desimone, R. & Underleider, L.G. (1999). Increased activity in human cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron*, 22, 751-761.
- 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.
- Kastner, S., & Ungerleider, L. G. (2001). The neural basis of biased competition in human visual cortex. *Neuropsychologia*, 39(12), 1263-1276.
- 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.
- Luck, S.J. (2005). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*. Massachusetts, USA: MIT Press.
- Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A., & Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal of neurophysiology*, 77(1), 24-42.
- 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. (1994a). Spatial filtering during visual search: evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20(5), 1000.
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, 31(3), 291-308.
- Luck, S. J. & Kappenman, E. S. (Eds.) (2012). The Oxford handbook of event-related potential components. New York: Oxford University Press.
- Lynch, J. C., & McLaren, J. W. (1989). Deficits of visual attention and saccadic eye movements after lesions of parietooccipital cortex in monkeys. *Journal of neurophysiology*, 61(1), 74-90.
- 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.
- McMains, S.A., & Somers, D.C. (2004). Multiple spotlights of attentional selection in human visual cortex. *Neuron*, 42, 677-686.
- Miller, E. K., Gochin, P. M., & Gross, C. G. (1993). Suppression of visual responses of neurons in inferior temporal cortex of the awake macaque by addition of a second stimulus. *Brain research*, 616(1-2), 25-29.
- Moran, J., & Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Frontiers in cognitive neuroscience*, 229, 342-345.
- Motter, B. C. (1993). Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *Journal of neurophysiology*, 70(3), 909-919.
- Müller, M.M., Malinowski, P., Gruber, T., & Hillyard, S.A. (2003). Sustained division of the Attentional Spotlight. *Nature*, 424, 309-312.
- Munneke, J., Fait, E., & Mazza, V. (2013). Attentional processing of multiple targets and distractors. *Psychophysiology*, 50(11), 1104-1108.

- Pagano, S., & Mazza, V. (2012). Individuation of multiple targets during visual enumeration: New insights from electrophysiology. *Neuropsychologia*, *50*(5), 754-761.
- Pashler, H. E., & Sutherland, S. (1998). *The psychology of attention* (Vol. 15). Cambridge, MA: MIT press.
- Pomerleau, V. J., Fortier-Gauthier, U., Corriveau, I., McDonald, J. J., Dell'Acqua, R., & Jolicœur, P. (2014). The attentional blink freezes spatial attention allocation to targets, not distractors: Evidence from human electrophysiology. *Brain Research*, *1559*, 33-45.
- Posner, M. I., Walker, J. A., Friedrich, F. J., & Rafal, R. D. (1984). Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *The Journal of Neuroscience*, *4*(7), 1863-1874.
- Praamstra, P., Boutsen, L., & Humphreys, G. W. (2005). Frontoparietal control of spatial attention and motor intention in human EEG. *Journal of Neurophysiology*, *94*(1), 764-774.
- Recanzone, G. H., Wurtz, R. H., & Schwarz, U. (1997). Responses of MT and MST neurons to one and two moving objects in the receptive field. *Journal of Neurophysiology*, *78*(6), 2904-2915.
- Reynolds, J. H., Chelazzi, L., & Desimone, R. (1999). Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4. *The Journal of Neuroscience*, *19*(5), 1736-1753.
- Reynolds, J. H., & Desimone, R. (1999). The role of neural mechanisms of attention in solving the binding problem. *Neuron*, *24*(1), 19-29.
- Richard, A. M., Lee, H., & Vecera, S. P. (2008). Attentional spreading in object-based attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *34*(4), 842.
- Robertson, L. C. (2003). Binding, spatial attention and perceptual awareness. *Nature Reviews. Neuroscience*, *4*(2), 93-102. <http://doi.org/10.1038/nrn1030>
- Sato, T. (1989). Interactions of visual stimuli in the receptive fields of inferior temporal neurons in awake macaques. *Experimental Brain Research*, *77*, 23-30.
- Sawaki, R., & Luck, S. J. (2010). Capture versus suppression of attention by salient singletons: Electrophysiological evidence for an automatic attend-to-me signal. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *72*(6), 1455-1470.

- Sawaki, R., & Luck, S. J. (2011). Active suppression of distractors that match the contents of visual working memory. *Visual Cognition, 19*(7), 956-972.
- Sawaki, R., & Luck, S. J. (2013). Active suppression after involuntary capture of attention. *Psychonomic bulletin & review, 20*(2), 296-301.
- Sawaki, R., Geng, J. J., & Luck, S. J. (2012). A common neural mechanism for preventing and terminating the allocation of attention. *The Journal of Neuroscience, 32*(31), 10725-10736.
- Seiss, E., Driver, J., & Eimer, M. (2009). Effects of attentional filtering demands on preparatory ERPs elicited in a spatial cueing task. *Clinical Neurophysiology, 120*(6), 1087-1095.
- Tootell, R.B.H, Mendola, J.D., Hadjikhani, N.K., Ledden, P.J., Liu, A.K., Reppas, J.B., Sereno, M.I., & Dale, A.M. (1997). Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex. *Journal of Neuroscience, 17*, 7060-7078.
- Tootell, R. B., Hadjikhani, N., Hall, E. K., Marrett, S., Vanduffel, W., Vaughan, J. T., & Dale, A. M. (1998). The retinotopy of visual spatial attention. *Neuron, 21*(6), 1409-1422.
- Treisman, A. M. (1960). Contextual cues in selective listening. *Quarterly Journal of Experimental Psychology, 12*(4), 242-248.
- Treisman, A. M. (1969). Strategies and models of selective attention. *Psychological review, 76*(3), 282.
- Treisman, A. M., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive psychology, 12*(1), 97-136.
- Treisman, A., & Gormican, S. (1988). Feature analysis in early vision: evidence from search asymmetries. *Psychological review, 95*(1), 15.
- Vogel, E. K., & Machizawa, M. G. (2004). Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature, 428*(6984), 748-751.
- Verleger, R., vel Grajewska, B. Ź., & Jaśkowski, P. (2012). Time-course of hemispheric preference for processing contralateral relevant shapes: P1pc, N1pc, N2pc, N3pc. *Adv. Cogn. Psychol. Univ. Fin. Manag. Wars, 8*, 19-28.

- Vogel, E. K., McCollough, A. W., & Machizawa, M. G. (2005). Neural measures reveal individual differences in controlling access to working memory. *Nature*, *438*(7067), 500-503.
- Wallace, S. F., Rosenquist, A. C., & Sprague, J. M. (1990). Ibotenic acid lesions of the lateral substantia nigra restore visual orientation behavior in the hemianopic cat. *Journal of Comparative Neurology*, *296*(2), 222-252.
- Wojciulik, E., & Kanwisher, N. (1999). The generality of parietal involvement in visual attention. *Neuron*, *23*, 747-764.
- 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.