



Le rôle de la dominance oculaire dans la boucle Perception-Action : Une propriété à l'origine d'asymétries perceptives et motrices

Jérôme Tagu

► To cite this version:

Jérôme Tagu. Le rôle de la dominance oculaire dans la boucle Perception-Action : Une propriété à l'origine d'asymétries perceptives et motrices. Psychologie et comportements. Université Paris Descartes (Paris 5), 2018. Français. NNT : . tel-02104945

HAL Id: tel-02104945

<https://hal.science/tel-02104945>

Submitted on 19 Apr 2019

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License



MEMBRE DE
USPC
Université Sorbonne
Paris Cité

UNIVERSITÉ PARIS DESCARTES

École Doctorale 261 : Cognition, Comportements, Conduites Humaines

Laboratoire Vision Action Cognition

THÈSE

En vue d'obtenir le grade de **Docteur en Psychologie** de l'Université Paris Descartes

Le rôle de la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action : Une propriété à l'origine d'asymétries perceptives et motrices

Présentée par

JÉRÔME TAGU

Sous la direction des Professeures

Dorine VERGILINO-PEREZ & Karine DORÉ-MAZARS

Soutenue publiquement le 23 Novembre 2018

Composition du Jury

Laurent PETIT	Chargé de Recherche HDR	Université de Bordeaux	Rapporteur
Françoise VITU	Directrice de Recherche	Aix-Marseille Université	Rapporteuse
Thérèse COLLINS	Professeure des Universités	Université Paris Descartes	Examinatrice
Alain GUILLAUME	Maître de Conférences HDR	Aix-Marseille Université	Examineur
Aarlenne Z. KHAN	Associate Professor	Université de Montréal	Examinatrice
Karine DORÉ-MAZARS	Professeure des Universités	Université Paris Descartes	Directrice
Dorine VERGILINO-PEREZ	Professeure des Universités	Université Paris Descartes	Directrice

Remerciements

Si l'écriture d'une thèse est une aventure personnelle, ce n'est certainement pas une aventure solitaire. L'aboutissement de cette thèse a été rendu possible par le concours et le soutien de nombreuses personnes, que je souhaite remercier ici.

J'aimerais en premier lieu remercier vivement les membres de mon jury, à savoir **Thérèse Collins**, **Alain Guillaume**, **Aarlenne Khan**, **Laurent Petit** et **Françoise Vitu**, de me faire l'honneur d'évaluer ce travail de thèse.

Je tiens à remercier très chaleureusement **Dorine Vergilino-Perez** et **Karine Doré-Mazars**, mes deux directrices de thèse, qui ont permis l'aboutissement de cette thèse dans des conditions plus qu'optimales. **Dorine**, **Karine**, merci à toutes les deux pour m'avoir permis de vivre cette aventure à vos côtés. Depuis que je suis venu vous voir, petit étudiant de Licence que j'étais il y a 5 ans déjà, il n'y a pas un jour sans que j'aie pu mesurer la chance que j'avais de vous avoir comme directrices de master puis de thèse. Bien entendu, j'ai énormément appris à vos côtés. Mais au delà des connaissances scientifiques et de la rigueur expérimentale que vous m'avez transmises, merci pour vos grandes qualités humaines. Merci pour m'avoir encouragé et soutenu à toutes les étapes de cette thèse, et même parfois de ma vie hors-thèse. Vous m'avez épaulé et soutenu pendant toutes ces années, et je souhaite du fond du cœur que nous continuions à collaborer encore longtemps (pour le travail comme par plaisir !). Merci aussi pour votre grande disponibilité, et même complémentarité. C'était vraiment une chance pour moi de bénéficier des conseils de non pas une mais deux directrices de thèse, et je suis convaincu que cela a contribué à la richesse de ce travail de thèse que nous avons réalisé, ensemble.

En plus de la recherche, j'ai adoré enseigner pendant ma thèse. Cela n'aurait pas été possible sans vous, **Patrice** et **Nadia**. Merci de m'avoir fait confiance pour les enseignements de psychologie cognitive de L1 et de L3 dont vous étiez responsables. Merci également à **Frédéric Aschehoug** de m'avoir permis d'enseigner les statistiques aux étudiants de L1 de psychologie. Merci **Céline** pour ton aide précieuse lors de la préparation de mes cours de stats, et plus globalement pour ton soutien et tes conseils toujours avisés. **Nadia**, je voudrais également te remercier pour t'être toujours intéressée, et même pour t'être parfois impliquée dans mes recherches (et relecture d'articles !). J'ai énormément apprécié nos nombreuses discussions, tantôt scientifiques et tantôt complètement autres... ! Merci pour ta disponibilité et ta bonne humeur omniprésente. **Patrice**, merci pour t'être toujours intéressé à mon travail de thèse, et aussi pour avoir partagé avec moi les trouvailles ludiques que tu dénichais !

Merci à **Sylvain Moutier** de diriger l'Ecole doctorale 261, et de permettre aux doctorants de l'Institut de Psychologie de soutenir leur thèse dans les meilleures conditions possibles. Merci infiniment à **Mélanie, Franck** et **Coralie** d'avoir aiguillé (et même parfois rassuré!) les doctorants dans leurs démarches administratives.

Juliette, Priscilla et **Marine**, que ferions nous sans vous?? Merci pour tout le travail que vous avez accompli ou accomplissez pour nous rendre la vie plus simple. Mais surtout, merci pour votre bonne humeur qui apporte beaucoup au labo et à la bonne ambiance qui y règne!

J'aimerais remercier tous les stagiaires de licence et de master qui ont contribué aux études présentées dans cette thèse. **Chenyang, Gulbahar, Jennifer, Anya, Téophile, Ciara, Clémence, Sébastien, Sylvain, Damien, Burcu**, vous avez tous été super et si nous avons pu recueillir autant de données, c'est grâce à votre grande implication.

Christelle. Que dire?? Pour commencer, soyons factuels. Merci pour ton expertise de l'EyeLink et d'Excel, sans laquelle les macros seraient encore aujourd'hui un mystère pour moi (mais bon, tu vas me dire que maintenant il y a R alors ce n'aurait pas été si grave!). Ce serait complètement injuste d'arrêter ces remerciements ici, mais j'ai du mal à choisir par quoi commencer. Alors je vais tout faire dans le désordre. Merci pour ton soutien à toute épreuve, et surtout en cette fin de thèse pendant laquelle tes encouragements étaient plus que bienvenus. Merci aussi pour tous les fous rires et les coups de gueule passés ensemble, pour les (trop) nombreuses pauses café (celles « pendant que la macro mouline » et les autres), pour les sorties théâtre & opéra, les discussions (et parties!) de jeux, et j'en passe... Mais le plus important : merci pour ton amitié infaillible, qui m'est très précieuse et sans laquelle cette thèse aurait eu une saveur beaucoup plus fade.

Merci à tous mes co-bureaux, grâce à qui mon quotidien était empli de joie et de bonne humeur. Au vu des quelques homonymes, je vais suivre l'ordre chronologique. Je suis persuadé que de cette manière, chacun saura à qui je m'adresse. **Alexandra**, merci infiniment pour m'avoir introduit dans le monde fantastique des doctorants de VAC! Merci pour avoir été très présente au début de ma thèse, et m'avoir aiguillé dans ce monde de la formation à la recherche par la recherche. Sans toi, Experiment Builder, mais surtout (même si ça n'a rien à voir) les différentes instances de l'Université seraient restées de grandes inconnues à mes yeux. **Agathe**, merci pour m'avoir fait l'honneur (oui l'honneur!) de me laisser ton bureau. Merci aussi pour ta présence, qui continue même maintenant que tu fais partie des « grands ». **Mathilde**, merci pour avoir partagé avec moi les derniers moments de ta thèse, et bravo pour tout ce que tu as réalisé. **Alexandre** et **Alexandra**... Les deux Alex! Merci d'avoir égayé ce bureau dans lequel je me sentais bien seul avant votre arrivée. Votre enthousiasme infaillible participe à la bonne humeur qui règne chaque jour dans le bureau des doctorants, et plus globalement dans le labo! Merci **Martin** pour ta gentillesse, ton passage parmi nous était fugace mais les VACeurs restent VACeurs à vie. **Angélique**, bienvenue dans le monde des doctorants! Tu viens d'arriver et pourtant c'est comme si tu avais toujours été là. Tu verras, c'est une magnifique aventure, mais trois ans... Ça passe vite!

Anne, merci du fond du cœur pour t'être si gentiment proposée pour relire ma thèse. Merci aussi **Agnès** pour ta relecture minutieuse de l'un de mes articles, et pour ces belles citations que tu nous envoies chaque semaine. Merci **Marianne** pour tes conseils en matière de psychophysique,

et pour continuer à me donner de tes nouvelles malgré ta nouvelle vie outre-atlantique. Et merci à **tous les membres du laboratoire VAC : Alma, Chrystel, Hélène, Henri, Karima, Louisa, Nicole, Philippe**, et tous ceux que j'ai cités précédemment, merci pour votre gentillesse et votre bonne humeur. C'est un super labo, et j'ai eu beaucoup de chance d'en faire partie !

Je n'oublie pas tous mes amis qui ont rendu cette aventure beaucoup plus facile à vivre. Tout d'abord, merci à ceux qui se sont engagés dans la réalisation d'une thèse avec moi. **Aurore, Ariane, Corentin, Charlotte, Valentin**, nous nous sommes soutenus mutuellement et, même si nos entrevues ont été parfois très espacées, elles comptaient beaucoup ! Un deuxième merci à **Aurore et Corentin** pour votre « suivi » de fin de thèse, c'était vraiment super de s'être tous tenus au courant de notre avancée durant cet été d'écriture. Merci aussi aux « anciens » doctorants du LMC, **Elise et Léo**, pour m'avoir montré la voie de la thèse, et merci **Kouloud** pour ton soutien. Courage **Bénédict**, tu verras, c'est du travail mais ça vaut le coup !! Merci **Auréli**e pour ton soutien à toute épreuve, pour avoir été là dès le début et jusqu'à la fin pour m'épauler. Merci à ton adorable petite **Louisa** pour sa petite bouille qui me fait sourire et dégouliner de naïveté dès que je la vois ! Merci à mes amis bretons-néo-parisiens, **Amélie, Aude, Floriane, Hervé, Marie, Marlène**. J'ai été bien peu présent ces derniers temps mais je compte bien rattraper le temps perdu avec vous !! Petite mention spéciale pour ma Comtesse adorée **Floriane**. Garde ta personnalité et ta tendresse, ne change jamais ! Merci à mes amies Rennaises qui le sont restées, **Alexandra et Mel**. Mes passages bretons se font rares mais je ne vous oublie pas ! **Aline, Nolwenn, Prissou, Jean-Guillaume**, je n'ose pas compter les années mais notre amitié dure depuis très longtemps, et je souhaite qu'elle perdure encore et encore !

Enfin, je voudrais remercier ma famille. Merci à **mes parents**, pour m'encourager et me soutenir dans tous les projets que j'entreprends, quels qu'ils soient. Merci **Amélie** pour la simplicité avec laquelle tu abordes les choses. Avec toi, tout est possible !! **Véro**, merci pour ton soutien, et pour toutes nos petites sorties parisiennes qui m'ont bien vidé la tête. Merci **Mamy Simone** pour être une grand-mère au top, qui va jusqu'à venir à Paris pour voir ses petits enfants indignes qui ne vont pas assez souvent à Caen... ! Merci à tous **mes cousins**, pour votre folie et votre bonne humeur. **Isabelle**, je suis un filleul bien peu présent et je m'en excuse. Mais j'ai beaucoup de chance d'avoir une Marraine aussi entreprenante que toi. J'ai hâte de revenir faire de belles randonnées avec toi dans les Pyrénées !! Merci **Véro, Louis-Marie et Corentin** pour votre présence et pour tous ces diners en famille. Et enfin, merci **Ken** pour partager avec moi ton quotidien depuis toutes ces années, et particulièrement durant ces trois ans de thèse pendant lesquels je faisais souvent passer le travail avant le reste.

Résumé

L'Homme présente plusieurs préférences latérales, utilisant plutôt une main, un pied et un œil donnés pour écrire, taper dans la balle et regarder dans un microscope, respectivement. Si l'impact de la latéralité manuelle sur les performances perceptives et motrices a été très étudié, le rôle des autres latéralités est mal connu. Le premier axe de cette thèse avait pour objectif de mieux comprendre la place de la dominance oculaire dans les processus perceptivo-moteurs. L'œil dominant est celui choisi lors de la réalisation d'une tâche monoculaire. La neuroimagerie a montré qu'il était lié au cortex visuel primaire ipsilatéral, et du fait du croisement des voies optiques, à l'hémichamp visuel controlatéral. Dans cette thèse nous avons comparé les performances perceptives et oculomotrices dans les hémichamps controlatéral et ipsilatéral à l'œil dominant. Les participants devaient soit réaliser des saccades oculaires vers la gauche ou vers la droite, soit réaliser une tâche de discrimination visuelle sur une cible présentée à gauche ou à droite, soit réaliser une double-tâche de saccades et discrimination visuelle. Ces études ont montré que la relation entre l'œil dominant et le cortex visuel primaire ipsilatéral permettait un rehaussement perceptif des cibles visuelles de l'hémichamp controlatéral comparées à celles de l'hémichamp ipsilatéral. Ce rehaussement perceptif améliore à la fois les performances de discrimination visuelle et la précision des saccades oculaires dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant comparé à l'hémichamp ipsilatéral. Nous avons ainsi montré que la dominance oculaire occupait une place importante dans les relations perception-action, engendrant des différences de traitement entre hémichamps visuels. Dans un deuxième axe, nous nous sommes intéressés à la quantification de la dominance oculaire. Contrairement aux questionnaires de latéralité manuelle permettant une mesure graduelle en pourcentages, les tests actuels de dominance oculaire ne fournissent qu'une mesure binaire (gauche ou droite). En vue d'attribuer à chaque individu un pourcentage de dominance oculaire, nous avons étudié les asymétries du système saccadique. Les saccades oculaires présentent en effet des pics de vitesse plus élevés vers la tempe (saccades vers la gauche de l'œil gauche et saccades vers la droite de l'œil droit) que vers le nez (saccades vers la droite de l'œil gauche et saccades vers la gauche de l'œil droit). Cette asymétrie semble liée à l'intensité de la dominance oculaire en ne s'exprimant que chez les participants ayant une dominance oculaire faible. En cas d'une forte dominance oculaire, les pics de vitesse sont plus élevés vers l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant, que la saccade soit nasale ou temporale. Dans la présente thèse, nous avons également testé d'autres asymétries saccadiques avec l'idée que l'étude simultanée de plusieurs asymétries permettrait une quantification graduelle de dominance oculaire. Par exemple, les pics de vitesse sont aussi plus élevés pour les saccades centripètes (vers le droit-devant) que centrifuges (vers l'extérieur). Nous avons utilisé une tâche de saccades depuis cinq

positions de départ (afin d'analyser des saccades centripètes et centrifuges) et un enregistrement binoculaire (afin d'analyser des saccades temporales et nasales). Les résultats montrent (1) que les deux asymétries saccadiques sont liées, suggérant qu'elles partagent des bases neurophysiologiques communes, (2) que la dominance oculaire influence toutes les asymétries testées et (3) que l'analyse simultanée des deux asymétries permet d'assigner à chaque individu un pourcentage de dominance oculaire. L'absence de dominance oculaire correspondait à la manifestation de toutes les asymétries saccadiques, tandis qu'une dominance oculaire maximale correspondait à l'absence d'asymétries. Ainsi, cette thèse aura précisé les rôles de la dominance oculaire dans la boucle perception-action et permis d'élaborer une mesure graduelle de dominance oculaire, basée sur les performances visuo-motrices.

Abstract

Humans present several lateral preferences, using more a given hand, foot and eye than the other one for writing, kicking a ball and using a microscope, respectively. If handedness is well known to influence perceptual and motor performance, the role of other lateral preferences is currently unknown. The first part of this thesis is dedicated to the study of the influence of eye dominance on visuo-motor tasks. The dominant eye, the one used to perform monocular tasks, is linked to the ipsilateral primary visual cortex. As such, it is also linked to the contralateral hemifield. In this thesis, we thus compared performance in the contralateral and ipsilateral hemifields relative to the dominant eye. Participants had either to make leftward and rightward saccades, a visual discrimination task, or both tasks simultaneously. These studies have shown that the relationship between the dominant eye and the ipsilateral primary visual cortex induced greater perceptual enhancement of visual targets presented in the contralateral, rather than in the ipsilateral hemifield. This perceptual enhancement led to both higher discrimination performance and higher saccade accuracy in the contralateral hemifield compared to the ipsilateral one. Thereby, we showed that eye dominance was an important property to consider in the perception-action links, leading to asymmetries between hemifields. In a second part of this thesis, we focused on the quantification of eye dominance. Indeed, contrary to handedness questionnaires that provide a graded percentage-based measure, tests of eye dominance only dissociate between left and right eye dominance. To assign to each participant a percentage of eye dominance, we studied the asymmetries of the saccadic system. Saccadic peak velocity is indeed higher toward the temple (i.e., rightward saccades for the right eye and leftward saccades for the left eye) than toward the nose (i.e., leftward saccades for the right eye and rightward saccades for the left eye). This asymmetry is likely linked to the strength of eye dominance, since it is only observed in case of weak eye dominance. People with strong eye dominance show higher saccadic peak velocity toward the hemifield ipsilateral to their dominant eye, irrespective of the temporal or nasal nature of the saccade. In this thesis, we simultaneously tested several saccadic asymmetries, with the idea that it could provide a graded measure of eye dominance strength. Peak velocities are also known to be higher for centripetal (directed toward the straight-ahead direction) than centrifugal (directed away from the straight-ahead direction) saccades. Participants had to make saccades from five different starting positions (to elicit centripetal and centrifugal saccades) while the movements were recorded for both of their eyes (to analyze temporal and nasal saccades). The results showed (1) that saccadic asymmetries are linked together, suggesting that they share a common structure in their neurophysiological bases, (2) that eye dominance modulates all the tested saccadic asymmetries, and (3) that the study of several saccadic asymmetries allows quantifying

eye dominance strength on a percentage-based continuous scale. The observation of considerable saccadic asymmetries corresponded to very weak eye dominance, whereas strong eye dominance was associated with no asymmetry. Overall, in this thesis we clarified the roles of eye dominance in the perception-action loop, and computed a graded measure of eye dominance strength based on oculomotor performance.

Valorisation de la thèse

Articles publiés dans des revues à comité de lecture

- Jóhannesson, Ó. I., **Tagu, J.**, & Kristjánsson, Á. (in press). Asymmetries in the visual system and their influence on visual performance and oculomotor dynamics. *European Journal of Neuroscience*, MS No EJN-2018-07-25809.
- **Tagu, J.**, Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2018). Quantifying eye dominance strength – New insights into the neurophysiological bases of saccadic asymmetries. *Neuropsychologia*, 117, 530–540.
- **Tagu, J.**, Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2018). Recentering bias for temporal saccades only : Evidence from binocular recordings of eye movements. *Journal of Vision*, 18(1) :10, 1–16.
- **Tagu, J.**, Doré-Mazars, K., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2016). How eye dominance strength modulates the influence of a distractor on saccade accuracy. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 57(2), 534–543.

Communications dans des colloques internationaux avec acte de congrès dont les résumés sont publiés dans des revues à comité de lecture

- **Tagu, J.**, Doré-Mazars, K., & Vergilino-Perez, D. (2018). Influence of eye dominance on oculomotor and attentional selection. 41st European Conference on Visual Perception, 2018 August 26-30, Trieste, Italy. *Perception* (in press). [Poster]
- **Tagu, J.**, Doré-Mazars, K., Lemoine-Lardennois, C., Vergne, J., & Vergilino-Perez, D. (2017). Asymmetries of the visual system : A tool to quantify eye dominance strength. In R. Radach, H. Deubel, C. Vorstius, & M. J. Hofmann (Eds). Book of Abstracts of the 19th European Conference on Eye Movements, 2017 August 20-24, Wuppertal, Germany. *Journal of Eye Movement Research*, 10(6) :10, p.161. [Talk]
- **Tagu, J.**, Doré-Mazars, K., & Vergilino-Perez, D. (2017). Eye dominance strength modulates the global effect on saccade accuracy. Book of Abstracts of the 40th European Conference on Visual Perception, 2017 August 27-31, Berlin, Germany. *Perception, ECVF 2017 Abstract*, p.96. [Poster]
- **Tagu, J.**, Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2016). On the robustness of the measurement of eye dominance strength based on saccadic parameters. Book of Abstracts of the 39th European Conference on Visual Perception, 2016 August 28th-

September 1st, Barcelona, Spain. *Perception*, 45(S2), p.306. [Poster]

- **Tagu, J.**, Doré-Mazars, K., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2015). A perceptual asymmetry may be determined by eye dominance. In U. Ansorge, T. Ditye, A. Florack, & H. Leder (Eds). Book of Abstracts of the 18th European Conference on Eye Movements, August 16-21, Vienna, Austria. *Journal of Eye Movement Research*, 8(4), p.179. [Poster]

Communications dans des colloques nationaux avec acte de congrès

- **Tagu, J.**, Doré-Mazars, K., & Vergilino-Perez, D. (2018). Does eye dominance influence oculomotor and/or attentional selection? 12th GDR Vision Meeting, 2018 October 4-5, Paris, France. [Poster]
- **Tagu, J.**, Doré-Mazars, K., & Vergilino-Perez, D. (2017). Does eye dominance strength modulate the global effect on saccade accuracy? 11th GDR Vision Meeting, Lille, France. [Poster]

Table des matières

Remerciements	5
Résumé	9
Valorisation de la thèse	13
Table des figures	19
Liste des abréviations	22
Avant-propos	23
I Introduction Générale	25
1 Le système visuo-moteur	27
1.1 Architecture neurophysiologique du système visuo-moteur	27
1.1.1 La voie rétino-géniculo-striée	30
1.1.2 Le système saccadique	34
1.2 Les saccades oculaires	37
1.2.1 Caractéristiques des saccades oculaires	38
1.2.2 Le modèle de génération des saccades oculaires de Findlay & Walker	41
1.3 Les liens entre sélections saccadique et attentionnelle	46
2 Asymétries perceptives et motrices	51
2.1 Asymétries « classiques »	51
2.1.1 Asymétries fonctionnelles	51
2.1.2 Préférences latérales	57
2.2 Asymétries du système visuo-moteur	59
2.2.1 Asymétrie naso-temporale	59
2.2.2 Asymétrie centripète-centrifuge	63
2.2.3 Autres asymétries du système visuo-moteur	65
3 La dominance oculaire	69
3.1 Les types de dominance oculaire et leurs tests	69

3.2	La dominance oculaire de visée	74
3.2.1	Les origines de la dominance oculaire de visée	74
3.2.2	Mesurer l'intensité de la dominance oculaire de visée	75
3.2.3	Bases neurophysiologiques de la dominance oculaire de visée	78
3.2.4	Influences de la dominance oculaire de visée sur la perception et l'action . .	80
	Objectifs de la thèse	89
	 II Contributions Expérimentales	 91
4	Méthodologie générale	93
4.1	Participants	93
4.2	Équipement et matériel	94
4.2.1	Présentation des stimuli visuels	94
4.2.2	Enregistrement des mouvements oculaires	95
4.3	Tâches de saccades oculaires	97
4.4	Analyses des données oculomotrices	98
5	Le rôle de la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action	101
5.1	Présentation des articles 1 à 3	101
5.2	Influence de la dominance oculaire sur la précision des saccades	104
5.2.1	Article 1 : « How eye dominance strength modulates the influence of a distractor on saccade accuracy »	104
5.2.2	Article 1 : Conclusions & Perspectives	115
5.2.3	Article 2 : « Isoler les effets de la dominance oculaire et du biais attentionnel sur la précision des saccades »	116
5.2.4	Article 2 : Conclusions, Analyses supplémentaires & Perspectives	131
5.3	Effets perceptifs vs. moteurs de la dominance oculaire	133
5.3.1	Article 3 : « Influence de la dominance oculaire sur les sélections oculomotrice et attentionnelle »	134
5.3.2	Article 3 : Conclusions & Perspectives	150
6	Quantifier la dominance oculaire	153
6.1	Présentation des articles 4 et 5	153
6.2	Les asymétries des saccades et leurs liens	155
6.2.1	Article 4 : « Recentering bias for temporal saccades only : Evidence from binocular recordings of eye movements »	155
6.2.2	Article 4 : Conclusions & Perspectives	172
6.3	Quantifier la dominance oculaire grâce aux asymétries des saccades	173
6.3.1	Article 5 : « Quantifying eye dominance strength – New insights into the neurophysiological bases of saccadic asymmetries »	175

6.3.2	Article 5 : Conclusions & Perspectives	187
III	Discussion Générale	191
7	Rappel des objectifs de la thèse et des résultats	193
7.1	La place de la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action	193
7.2	La quantification en continuum de la dominance oculaire	195
8	Influences de la dominance oculaire sur la perception et l'action	199
8.1	Dominance oculaire et contrôle oculomoteur	199
8.2	Dominance oculaire et biais attentionnel	201
8.3	Dominance oculaire et discrimination visuelle	203
9	Quantifier la dominance oculaire grâce aux asymétries saccadiques	205
9.1	Liens entre les asymétries saccadiques et la dominance oculaire	205
9.2	De l'intérêt clinique d'estimer l'intensité de la dominance oculaire	208
	Conclusion générale	213
	Bibliographie	214

Table des figures

1.1	Distribution des récepteurs de la rétine	28
1.2	Convergence de l'information dans la rétine	29
1.3	Voie rétino-géniculo-striée	31
1.4	Couches cellulaires du CGL	31
1.5	Organisation en colonnes du cortex visuel primaire	32
1.6	Les muscles extra-oculaires	34
1.7	Réseau cortico-sous-cortical des saccades oculaires	35
1.8	Illustration des paramètres saccadiques	38
1.9	La séquence principale des saccades	39
1.10	Paradigmes de déclenchement des saccades	40
1.11	Effets des distracteurs et modèle de génération des saccades	41
1.12	Relation entre l'EG et le RDE	45
2.1	Asymétrie naso-temporale des voies visuelles	60
2.2	Le droit-devant	64
3.1	Tests de dominance oculaire de visée	72
3.2	Tests d'acuité visuelle	73
3.3	Patterns de pics de vitesse reflétant l'intensité de la dominance oculaire	77
3.4	Conditions expérimentales de l'étude de Shneor & Hochstein (2006)	81
3.5	Résultats de l'étude de Chaumillon et al. (2017)	86

Liste des abréviations

ACC	asymétrie centripète-centrifuge
ANT	asymétrie naso-temporale
AVC	accident vasculaire cérébral
CGL	corps genouillé latéral du thalamus
COF	champ oculomoteur frontal
COP	champ oculomoteur pariétal
CPFDL	cortex préfrontal dorso-latéral
CS	colliculus supérieur
CSi	couches intermédiaires & profondes du colliculus supérieur
CSs	couches superficielles du colliculus supérieur
DO	dominance oculaire
DT	cible à discriminer (<i>discrimination target</i> en anglais)
EBN	neurones phasiques excitateurs (<i>excitatory burst neurons</i> en anglais)
EG	effet global
FLS	faisceau longitudinal supérieur
FLS I	faisceau longitudinal supérieur dorsal
FLS II	faisceau longitudinal supérieur médian
FLS III	faisceau longitudinal supérieur ventral
FRM	formation réticulée mésencéphalique
FRPP	formation réticulée pontique paramédiane
GB	ganglions de la base
HRN	hémirétine nasale
HRT	hémirétine temporale
IRMa	imagerie par résonance magnétique anatomique

IRMf	imagerie par résonance magnétique fonctionnelle
NDM	noyau dorso-médian du thalamus
OD	œil droit
OG	œil gauche
PEG	pourcentage d'effet global
RDE	effet du distracteur éloigné (<i>remote distractor effect</i> en anglais)
RGS	voie rétino-géniculo-striée
RT	voie rétino-tectale
ST	cible pour la saccade (<i>saccade target</i> en anglais)
TDS	théorie de la détection du signal
V1	cortex visuel primaire

Avant-propos

Chaque jour, nous réalisons plus de 200 000 saccades oculaires pour explorer notre environnement visuel. Afin de réaliser ces saccades, notre rétine doit transmettre les informations visuelles au cerveau pour qu'il sélectionne la cible visuelle vers laquelle la saccade doit être exécutée. L'information visuelle doit alors être transformée en commande motrice et être transmise aux muscles extra-oculaires afin d'initier le mouvement de l'œil. Cette transformation sensori-motrice permettant l'exécution d'une saccade oculaire vers la cible visuelle d'intérêt est la base de ce que l'on appelle la *boucle Perception–Action*. Si de nombreuses études ont examiné les mécanismes anatomiques et fonctionnels sous-jacents à ces relations perception–action, tous les facteurs actant pour le choix de la cible vers laquelle sera exécutée la saccade ne sont à ce jour pas tous identifiés. Parmi ces facteurs, certains sont accessibles à la conscience de l'individu (par exemple lorsque nous cherchons un ami dans une foule, nous réalisons des saccades uniquement vers les visages afin d'identifier le plus rapidement possible notre ami) tandis que d'autres ne le sont pas (par exemple lorsqu'un objet de grande taille apparaît dans l'environnement visuel, nous réalisons de manière automatique une saccade oculaire vers cet objet afin d'identifier s'il s'agit d'un éventuel danger). Dans cette thèse, je montrerai comment la dominance oculaire de l'individu pourrait faire partie des facteurs influençant les relations perception–action.

L'œil dominant correspond à l'œil utilisé pour la réalisation d'une tâche monoculaire, telle qu'utiliser un microscope ou un appareil photographique. La neuroimagerie montre qu'il entretient un lien privilégié avec l'hémisphère du cerveau qui lui est ipsilatéral. Or, les voies visuelles sont agencées de telle manière que le cortex visuel ipsilatéral à l'œil dominant traite l'information visuelle présentée dans l'hémichamp controlatéral. Ainsi, dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant la relation entre l'œil dominant et le cortex visuel ipsilatéral pourrait venir modifier les performances perceptives et visuo-motrices. Autrement dit, l'influence de la dominance oculaire sur la boucle Perception–Action se traduirait par des différences entre les saccades dirigées vers les hémichamps controlatéral et ipsilatéral à l'œil dominant de l'individu. C'est l'hypothèse qui a guidé l'ensemble des travaux présentés dans cette thèse, dans lesquels des individus ayant un œil dominant gauche ou droit ont réalisé des saccades oculaires vers la gauche ou vers la droite.

Au delà de la dominance oculaire, d'autres asymétries existent dans la boucle perception–action, qui sont directement liées à l'anatomie du système visuel. En effet, la rétine de chaque œil peut par exemple être décomposée en deux parties, celle proche du nez que l'on appelle *hémirétine nasale* et celle proche de la tempe que l'on appelle *hémirétine temporale*. Ces deux hémirétines présentent des propriétés différentes. Elles ne possèdent par exemple pas le même nombre de photorécepteurs

pour traiter l'information visuelle. Ainsi, selon que l'information est présentée à l'hémirétine nasale ou temporale, le cerveau ne recevra pas la même information visuelle et ne programmera donc pas la saccade de la même façon. Les différences entre les saccades vers une cible présentée à l'hémirétine nasale et celles vers une cible présentée à l'hémirétine temporale sont appelées des *asymétries naso-temporales*. Il semblerait que les asymétries naso-temporales interagissent avec les effets de la dominance oculaire, et que leur étude permette de différencier les participants ayant une « forte » dominance oculaire de ceux ayant une « faible » dominance oculaire. C'est pourquoi le deuxième objectif de la présente thèse est d'étudier ce lien entre asymétries saccadiques et dominance oculaire afin d'élaborer une mesure fine de l'intensité de la dominance oculaire.

Dans la première partie de cette thèse, je proposerai une introduction générale des concepts théoriques clés ayant abouti à ce travail de thèse. Le premier chapitre sera consacré à l'architecture et au fonctionnement du système visuo-moteur. Je décrirai notamment les étapes précises amenant l'information visuelle traitée par la rétine à être transformée en commande motrice au niveau des muscles extra-oculaires afin d'initier la saccade oculaire. Dans un deuxième chapitre, j'aborderai les asymétries fonctionnelles présentées par l'Homme, avec notamment une description des asymétries liées au système visuo-moteur telles que l'asymétrie naso-temporale. Enfin, le troisième et dernier chapitre de la partie introductive traitera de la dominance oculaire et de ses influences sur la boucle Perception–Action.

La deuxième partie traitera des travaux réalisés dans le cadre de cette thèse. Je décrirai dans le Chapitre 4 la méthodologie utilisée dans chacune des cinq études présentées, et expliquerai les similitudes et les différences entre ces études expérimentales. Dans le Chapitre 5, je présenterai trois études ayant examiné l'influence de la dominance oculaire dans la boucle perception–action. Dans les deux premières études, nous avons examiné si la dominance oculaire pouvait impacter la précision des saccades réalisées vers l'hémichamp contralatéral à l'œil dominant. La troisième étude avait quant à elle pour objectif d'identifier si la dominance oculaire agissait plutôt sur la perception ou sur l'action. Pour cela, les participants devaient à la fois réaliser une tâche perceptive de discrimination visuelle et une tâche motrice de saccades oculaires. Les deux dernières études de cette thèse sont présentées dans le Chapitre 6, et avaient pour objectif de mieux comprendre les liens entre les asymétries saccadiques et la dominance oculaire. Nous avons alors cherché à quantifier finement la dominance oculaire grâce à l'analyse conjointe de plusieurs asymétries saccadiques.

Enfin, la troisième et dernière partie de cette thèse sera consacrée à une discussion générale des résultats obtenus. Après avoir rappelé les objectifs de la thèse dans le Chapitre 7, je discuterai séparément les contributions apportées à la compréhension de la place de la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action (Chapitre 8) et à la quantification de l'intensité de la dominance oculaire par l'étude des asymétries saccadiques (Chapitre 9). Dans chacune de ces discussions, des perspectives théoriques et cliniques seront proposées.

Première partie

Introduction Générale

Chapitre 1

Le système visuo-moteur

Sommaire

1.1 Architecture neurophysiologique du système visuo-moteur	27
1.1.1 La voie rétino-géniculo-striée	30
1.1.2 Le système saccadique	34
1.2 Les saccades oculaires	37
1.2.1 Caractéristiques des saccades oculaires	38
1.2.2 Le modèle de génération des saccades oculaires de Findlay & Walker	41
1.3 Les liens entre sélections saccadique et attentionnelle	46

1.1 Architecture neurophysiologique du système visuo-moteur

Parmi les cinq sens utilisés par l'Homme pour explorer son environnement, la vision est sans nul doute le plus élaboré. Afin de traiter l'information visuelle, la lumière réfléchie par les objets de l'environnement traverse les différentes couches de l'œil pour atteindre les récepteurs visuels placés sur la rétine, qui tapisse le fond de l'œil. Pour la vision, il existe deux types de photorécepteurs ayant un rôle fonctionnel très différent : les cônes et les bâtonnets (Osterberg, 1935). Les cônes assurent la vision colorée et détaillée permettant par exemple d'identifier un objet, tandis que les bâtonnets permettent une vision globale achromatique afin par exemple de détecter des obstacles dans l'obscurité. De cela résultent deux systèmes de vision. Le système *photopique* est actif à la lumière du jour et permet une perception colorée de l'environnement visuel. Il implique essentiellement les cônes et est actif lorsque la luminance est supérieure à 10 cd/m^2 (voir Bagot, 1999). Ce système s'oppose au système *scotopique* impliquant uniquement les bâtonnets, actif dans l'obscurité pour des luminances inférieures à 10^{-3} cd/m^2 . Le système scotopique est achromatique mais permet de percevoir les objets visuels dans un environnement nocturne. Lorsque la luminance est comprise entre 10^{-3} cd/m^2 et 10 cd/m^2 , les deux systèmes de vision sont actifs, avec l'implication à la fois des cônes et des bâtonnets. La luminance est alors trop basse pour permettre un fonctionnement optimal des cônes, et trop élevée pour permettre un fonctionnement optimal des bâtonnets. Cette vision intermédiaire est appelée *mésopique*.

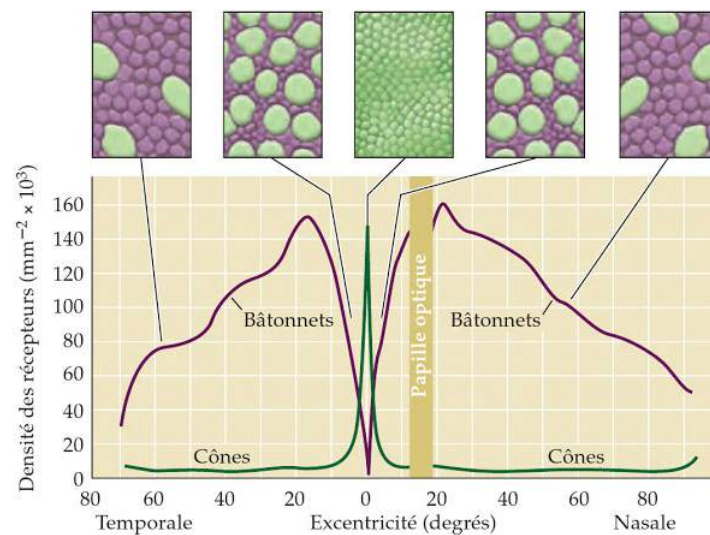


FIGURE 1.1 – **Distribution des récepteurs de la rétine.** La rétine est composée de cônes et de bâtonnets. Les cônes (en vert) sont présents en fovéa, leur densité diminue et celle des bâtonnets (en violet) augmente avec l'excentricité. L'acuité visuelle est alors maximale en fovéa, et décroît avec l'avancée en périphérie. *Figure adaptée de Purves et al. (2005, p.244).*

Sur la rétine, les cônes et les bâtonnets ne sont pas répartis uniformément. En son centre, dans une zone d'environ 2° d'angle visuel de diamètre appelée « fovéa », la concentration de cônes est maximale. C'est donc la fovéa qui permet la vision photopique, et c'est la zone de la rétine pour laquelle l'acuité visuelle est maximale. Comme illustré en Figure 1.1, la densité des cônes diminue ensuite drastiquement avec l'avancée en périphérie (Steinberg et al., 1973; Curcio et al., 1990). C'est l'inverse pour les bâtonnets, qui sont absents en fovéa et dont la concentration augmente avec l'avancée en périphérie. Sur la partie nasale des rétines de chaque œil, une zone appelée « papille optique » ne contient aucun photorécepteur (voir Figure 1.1). Cette partie de la rétine est la sortie des axones formant le nerf optique. La Figure 1.2 illustre comment les informations de chaque photorécepteur vont converger afin de former le nerf optique. Après avoir été captée par les cônes et les bâtonnets, l'information visuelle est transmise aux cellules bipolaires et horizontales, qui elles-mêmes transmettent l'information aux cellules amacrines et ganglionnaires (Cowey, 1964). Ce sont les axones de ces dernières qui vont se regrouper afin de former le nerf optique et envoyer l'information visuelle au cerveau. Il est important de noter que plusieurs photorécepteurs transmettent l'information visuelle à une même cellule bipolaire, et que plusieurs cellules bipolaires transmettent leur information à une même cellule ganglionnaire. La caractéristique fondamentale de ce système rétinien est donc la convergence de l'information. Cette convergence permet d'expliquer notre acuité visuelle (Cowey, 1964). En effet, plus la convergence est importante et plus la taille des champs récepteurs des cellules ganglionnaires va être élevée. Le champ récepteur d'une cellule ganglionnaire correspond au nombre de photorécepteurs lui transmettant l'information visuelle, et donc à la taille de la zone de l'espace visuel traitée par la cellule ganglionnaire. Ainsi, plus la convergence est importante, plus le champ récepteur de la cellule ganglionnaire sera grand et moins l'acuité visuelle sera élevée. L'acuité visuelle maximale correspondra donc à une cellule ganglionnaire recevant l'information visuelle d'un seul photorécepteur. C'est exactement ce qu'il se passe en fovéa : il n'y a aucune

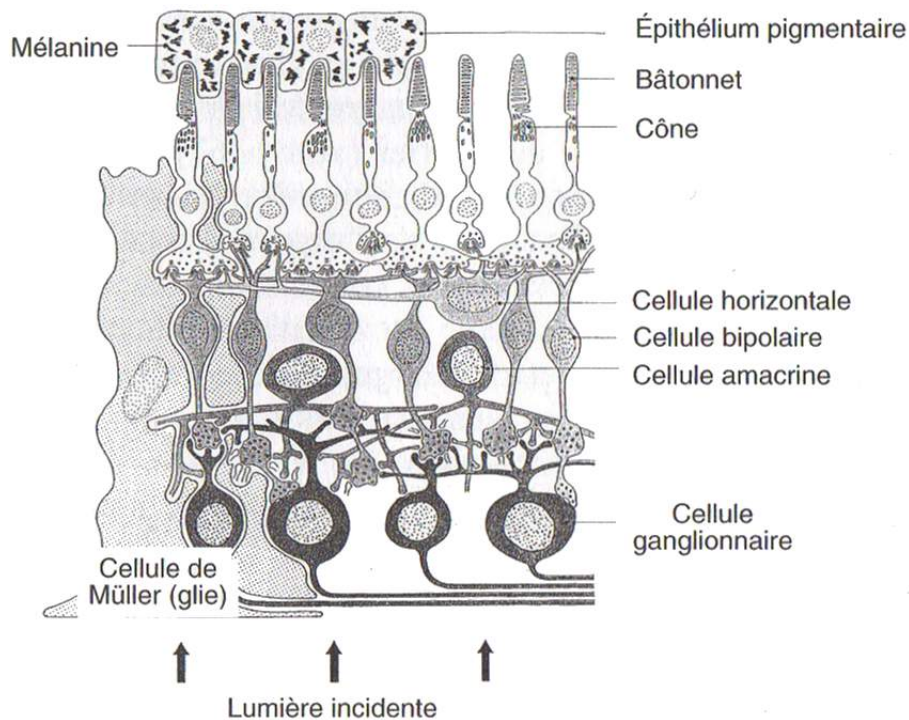


FIGURE 1.2 – **Convergence de l'information dans la rétine.** L'information visuelle est captée par les récepteurs de la vision (cônes & bâtonnets), et converge ensuite par les cellules bipolaires, horizontales, amacrines et ganglionnaires pour former le nerf optique. *Figure tirée de Bagot (1999, p.122).*

convergence. Chaque cellule ganglionnaire n'est connectée qu'à une seule cellule bipolaire, qui ne reçoit l'information que d'un seul cône, ce qui permet une décomposition point par point de l'image fovéale par le cerveau. Puis, plus on s'éloigne de la fovéa, plus la convergence est importante et plus la taille des champs récepteurs des cellules ganglionnaires augmente.

Il est à noter que les cellules ganglionnaires peuvent être catégorisées en deux types selon la taille de leur corps cellulaire et la densité de leur arborisation dendritique (Kaplan & Shapley, 1986). Les **cellules ganglionnaires de type M** présentent des corps cellulaires de taille importante et une arborisation dendritique très élaborée. Elles permettent de propager l'information très rapidement dans le nerf optique, et répondent de manière phasique à la stimulation visuelle. Cela les rend très efficaces pour la détection du mouvement. Elles sont en majorité placées en périphérie de la rétine, et ont des champs récepteurs de taille importante. Les **cellules ganglionnaires de type P** présentent quant à elles des corps cellulaires plus petits et une arborisation dendritique moins élaborée. Elles répondent de manière tonique à la stimulation visuelle et sont supposées permettre l'identification des objets. Elles sont en majorité réparties sur le centre de la rétine, et possèdent des champs récepteurs de petite taille.

Les fibres contenues dans le nerf optique quittent ensuite le globe oculaire et se séparent en deux voies visuelles :

- 90% des fibres vont constituer la voie rétino-géniculo-striée. Dans cette voie, l'information visuelle va être transmise au cortex visuel primaire (V1) via les corps genouillés latéraux du

thalamus (CGL). Cette voie, illustrée dans la Figure 1.3, permet l'analyse et le traitement des informations visuelles et sera décrite en détail dans la section 1.1.1.

- Les 10% de fibres restantes vont se terminer directement dans le colliculus supérieur (CS) et dans le pulvinar. Cette voie, appelée rétino-tectale, permet les mouvements réflexes d'orientation des yeux et de la tête vers un stimulus en mouvement, ou apparaissant brusquement en périphérie.

1.1.1 La voie rétino-géniculo-striée

Comme indiqué dans la Figure 1.3, les 90% des fibres du nerf optique de chaque œil formant la voie rétino-géniculo-striée vont se rejoindre au niveau du chiasma optique afin de subir une semi-décussation. Les informations en provenance des hémirétines nasales de chaque œil ($\approx 60\%$ des fibres) vont décusser afin d'être projetées sur le CGL controlatéral, tandis que les fibres en provenance des hémirétines temporales ($\approx 40\%$ des fibres) vont continuer leur route vers le CGL ipsilatéral. Notons qu'à la proportion différente de fibres provenant des hémirétines nasale et temporale (Curcio & Allen, 1990) s'ajoute une différence de densité, avec des projections de l'hémirétine nasale vers le CGL (Connolly & Van Essen, 1984; Williams et al., 1995) et le CS (Sterling, 1973; Hubel et al., 1975; Tigges & Tigges, 1981; Itaya & Van Hoesen, 1983) plus denses et plus larges que les projections de l'hémirétine temporale. Ces asymétries entre les hémirétines nasale et temporale vont jouer un rôle crucial pour notre propos. En effet, elles vont se répercuter tout au long des voies visuelles (Williams et al., 1995; Sylvester et al., 2007; Tychsen & Burkhalter, 1997) et *in fine* engendrer des asymétries perceptives et motrices importantes. Ces asymétries seront traitées dans le Chapitre 2 et étudiées dans les **Articles 4 et 5** de cette thèse.

Chaque CGL relaie ensuite l'information visuelle vers le V1 ipsilatéral. Par conséquent, toute l'information visuelle présentée dans l'hémichamp visuel gauche (*i.e.*, présentée à l'hémirétine nasale de l'œil gauche et à l'hémirétine temporale de l'œil droit) est traitée initialement par l'hémisphère cérébral droit, et toute l'information visuelle présentée dans l'hémichamp visuel droit (*i.e.*, présentée à l'hémirétine nasale de l'œil droit et à l'hémirétine temporale de l'œil gauche) est traitée initialement par l'hémisphère cérébral gauche (voir Figure 1.3). Concernant l'information perçue en fovéa, deux théories s'opposent : certains suggèrent qu'elle est traitée simultanément par les deux hémisphères, tandis que d'autres proposent que la partie gauche de la fovéa est traitée par l'hémisphère droit et sa partie droite par l'hémisphère gauche (pour revue, voir Ellis & Brysbaert, 2010). Notons que les deux hémisphères peuvent communiquer entre eux à des stades ultérieurs du traitement de l'information (voir van der Knaap & van der Ham, 2011, pour revue), c'est pourquoi l'information visuelle périphérique est dite être traitée *initialement* par l'hémisphère controlatéral. Dans la voie rétino-géniculo-striée, ce traitement controlatéral de l'information visuelle s'effectue au niveau du CGL et de V1. Tout au long de cette voie visuelle, l'information est codée de manière *réтинотopique*. Cela signifie que deux points adjacents sur la rétine vont être traités par deux populations de neurones adjacentes du CGL et de V1.

Chaque CGL est organisé en six couches se distinguant par l'œil et par le type des cellules ganglionnaires (M ou P) dont provient l'afférence rétinienne (voir Figure 1.4). Ainsi, les axones issus des

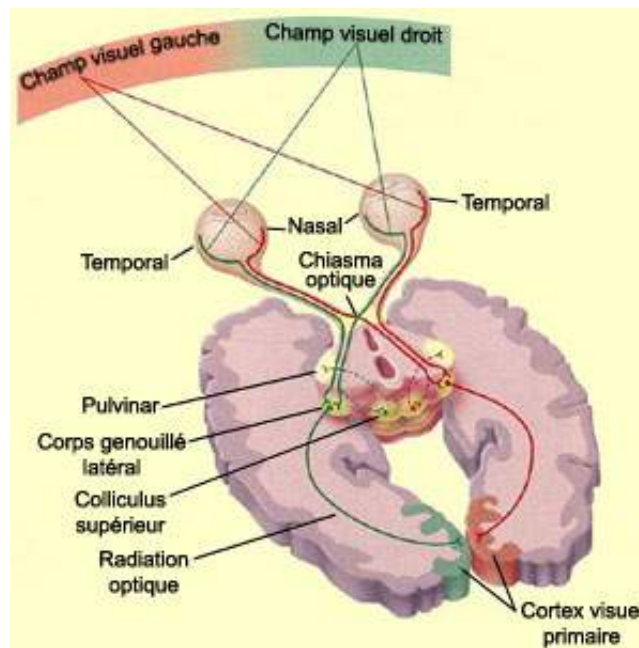


FIGURE 1.3 – **La voie rétinogéniculostriée.** La semi-décussation des fibres du nerf optique en provenance des hémirétines nasales permet que l'hémichamp visuel gauche (en rouge) soit traité par le cortex visuel primaire droit, et que l'hémichamp visuel droit (en vert) soit traité par le cortex visuel primaire gauche. Chaque œil envoie ainsi des informations aux deux hémisphères, mais chaque hémisphère ne reçoit l'information que d'un seul hémichamp visuel. *Figure adaptée de Gazzaniga et al. (2001, pp.121-161)*

cellules ganglionnaires de l'œil ipsilatéral forment des synapses sur les couches 2, 3 et 5 du CGL. Les couches 1, 4 et 6 reçoivent quant à elles les axones des cellules ganglionnaires de l'œil contralatéral (Hubel, 1988). De plus, les couches ventrales du CGL sont constituées de neurones ayant de plus gros corps cellulaires (cela se voit par la couleur plus foncée des couches 1 et 2 dans la Figure 1.4). Ces couches ventrales sont appelées **magnocellulaires** et reçoivent les axones de cellules ganglionnaires de type M de la rétine. Les quatre couches les plus dorsales sont quant-à elles appelées **parvocellulaires** et reçoivent les axones des cellules ganglionnaires de type P de la rétine (Shapley & Perry, 1986). Comme les cellules ganglionnaires dont ils reçoivent les afférences, les neurones des couches magnocellulaires ont de plus gros champs récepteurs que les neurones des couches parvocellulaires. Par ailleurs, la voie magnocellulaire est insensible aux longueurs d'ondes mais permet la



FIGURE 1.4 – **Couches cellulaires du CGL.** Cette coupe transversale d'un CGL de macaque montre que chaque CGL est organisé en six couches. L'œil ipsilatéral projette sur les couches 2, 3 et 5 tandis que l'œil contralatéral projette sur les couches 1, 4 et 6. *Figure adaptée de Hubel (1988, p.65)*

détection des faibles contrastes, des basses fréquences spatiales et des variations temporelles. La voie parvocellulaire permet quant à elle la discrimination des longueurs d'ondes, des hautes fréquences spatiales et des détails (Shapley & Perry, 1986).

L'information visuelle est ensuite projetée depuis le CGL vers le V1 ipsilatéral. C'est la première structure corticale en charge du traitement de l'information visuelle. Comme tout le néocortex, chaque V1 est organisé en six couches de neurones. Cependant, la couche IV du cortex visuel peut être subdivisée en trois sous-couches IVA, IVB et IVC. Les neurones du CGL projettent essentiellement vers la couche IVC, cette dernière pouvant d'ailleurs être encore subdivisée en deux sous-couches additionnelles, les couches IVC α et IVC β (Livingstone & Hubel, 1988). En effet, les couches magnocellulaires du CGL projettent sur la couche IVC α et les couches parvocellulaires du CGL projettent sur la couche IVC β . Tout au long de la voie rétino-géniculo-striée, la ségrégation entre les voies magno- et parvocellulaires est donc préservée. La couche IVC de V1 projette ensuite vers les cellules pyramidales des couches III et IVB. Ce sont ces dernières qui se chargeront de transmettre l'information visuelle aux autres structures cérébrales *via* la substance blanche.

Comme le montre la Figure 1.5, à cette organisation laminaire de V1 s'ajoute une organisation en colonnes. En effet, les travaux de Hubel & Wiesel (1962, 1969, 1977) ont révélé que la couche IVC du cortex visuel était organisée en colonnes de dominance oculaire, recevant alternativement les fibres en provenance de l'œil gauche et de l'œil droit. Au total, ces études montrent que la couche IVC est agencée en petites portions de cortex en fonction du type des cellules ganglionnaires et de l'œil dont proviennent les afférences. C'est seulement lors de la projection des cellules de la couche IVC vers les couches III et IVB que les informations des deux yeux commencent à se combiner. En revanche, la ségrégation entre les couches parvocellulaire et magnocellulaire reste conservée dans la mesure où la couche IVC α (magnocellulaire) projette principalement vers la couche IVB tandis que la couche IVC β (parvocellulaire) projette vers la couche III. Par ailleurs, hormis la couche IV, toutes les couches de V1 sont organisées en colonnes d'orientation regroupant des neurones répondant sélectivement à une orientation donnée. Dans V1, seules la couche IV et de petites zones appelées « *taches* » sont insensibles à l'orientation du stimulus visuel. Les taches sont en revanche les seules zones (en dehors de la couche IVC β) sensibles aux changements de longueur d'onde. Au final, toutes

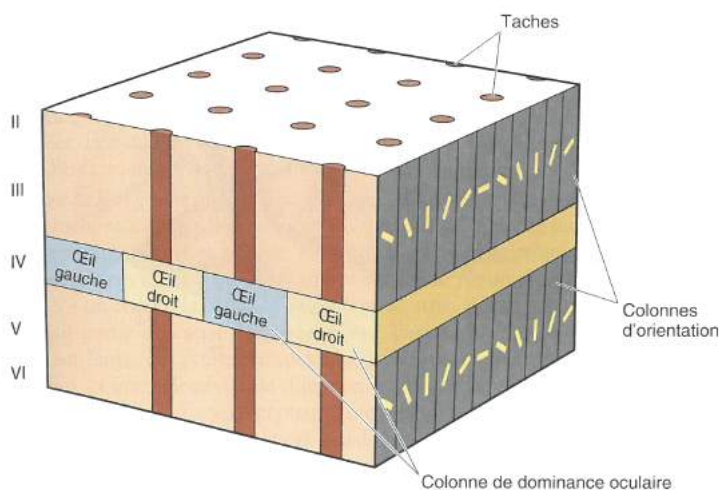


FIGURE 1.5 – Organisation en colonnes du cortex visuel primaire. La couche IVC du cortex visuel primaire est organisée en colonnes de dominance oculaire recevant alternativement les informations de l'œil gauche et de l'œil droit. Les autres couches de V1 sont majoritairement binoculaires. Par ailleurs, excepté la couche IV toutes les couches de V1 sont organisées en colonnes d'orientation. Les « taches » sont les seules zones de ces couches insensibles à l'orientation des stimuli visuels. *Figure tirée de Bear et al. (2007, p.347)*

les zones en dehors des taches permettent de coder la forme des objets, et les taches permettent d'en coder la couleur.

Grâce à l'étude des troubles présentés par deux patientes cérébro-lésées, Goodale & Milner (1992) (voir aussi Ungerleider & Mishkin, 1982; Goodale et al., 1994) ont proposé qu'après V1 le traitement de l'information visuelle se divise en deux voies corticales. La première patiente, DF, présentait une lésion bilatérale du cortex occipito-temporal suite à un empoisonnement au monoxyde de carbone. Cela a provoqué chez elle une agnosie visuelle des formes : elle était incapable de reconnaître la forme, la taille et l'orientation des objets. DF était cependant tout à fait capable de réaliser des actions visuellement guidées telles que saisir un objet (même si elle ne pouvait l'identifier visuellement) ou orienter sa main pour la faire passer à travers une fente. Cela suggère que la réalisation d'actions visuellement guidées n'était pas impactée par sa lésion occipito-temporale bilatérale. La deuxième patiente, RV, présentait quant à elle de larges lésions bilatérales du cortex occipito-pariétal suite à un accident vasculaire cérébral (AVC) à la jonction des artères cérébrales moyenne et postérieure. Suite à cela, elle présentait une ataxie optique : elle était incapable de réaliser des actions visuellement guidées vers les objets de l'environnement. Bien qu'elle reconnaissait visuellement les objets qui lui étaient présentés, elle était par exemple incapable de les saisir manuellement. Les troubles présentés par DF et RV suggèrent alors une double dissociation entre la vision pour la perception, permettant l'identification des objets, et la vision pour l'action, permettant de réaliser des actions visuellement guidées vers les objets de l'environnement visuel. Les auteurs ont ainsi proposé que V1 transmette les informations visuelles au cortex temporal inférieur par une voie ventrale afin d'identifier les objets (voie de la « *vision pour la perception* », atteinte chez DF), et au cortex pariétal postérieur par une voie dorsale afin de réaliser des actions visuellement guidées (voie de la « *vision pour l'action* », atteinte chez RV). A l'époque, les auteurs proposent que ces deux voies du traitement de l'information visuelle soient distinctes et indépendantes.

Les théories actuelles soulignent néanmoins que ces deux voies visuelles sont largement interconnectées et ne sont donc pas totalement indépendantes (pour revues, voir Milner, 2017; Rossetti et al., 2017). De récentes études (Fourtassi et al., 2013, 2017; Pisella et al., 2015; Pisella, 2017) ont d'ailleurs montré que certaines actions visuellement guidées étaient gérées par la voie ventrale. Il a ainsi été proposé de réviser la dissociation classique entre *voie ventrale dédiée à la vision pour la perception* et *voie dorsale dédiée à la vision pour l'action* par une dissociation en termes de temps de traitement de l'information visuelle. La voie dorsale serait la voie rapide et la voie ventrale la voie lente du traitement visuel (Morel & Bullier, 1990; Bullier et al., 1996; Bullier, 2001). Cela expliquerait que les actions rapides « automatiques » soient gérées par la voie dorsale et les actions « volontaires » plus lentes par la voie ventrale. De la même manière, l'identification rapide de la forme globale des objets de l'environnement serait prise en charge par la voie dorsale tandis que la voie ventrale serait en charge de l'identification plus lente des détails de ces objets (Pisella, 2017). De façon plus générale, une vision dichotomique n'est peut-être pas la plus appropriée pour rendre compte justement de l'organisation réelle des voies visuelles (Rossetti et al., 2017). En plus de leurs connexions avec les autres aires cérébrales, les aires visuelles communiquent également entre elles, par un réseau complexe composé de plus de 300 connexions réciproques (Felleman & Van Essen, 1991). Les théories

actuelles concernant les relations entre perception et action doivent donc prendre en compte ces connexions, et ne plus considérer les deux voies corticales du traitement de l'information visuelle comme indépendantes l'une de l'autre. Le passage des aires visuelles dorsales aux aires visuelles ventrales signerait ainsi le passage graduel des traitements automatiques aux traitements contrôlés (Pisella, 2017; Rossetti et al., 2017).

Les relations entre perception et action peuvent également être examinées grâce à l'étude des saccades oculaires, qui montre par exemple que l'exécution d'un programme moteur vers un objet peut modifier notre perception de l'objet visé (e.g., Ross et al., 2001; Collins & Doré-Mazars, 2006; Goettker et al., 2018). Ces mouvements oculaires très rapides sont analysés dans chacune des études présentées dans cette thèse. Dans la section suivante, je décrirai comment les saccades oculaires sont initiées, *i.e.*, comment l'information visuelle de V1 est transformée en commande motrice pour contracter ou relâcher les muscles extra-oculaires.

1.1.2 Le système saccadique

Comme le montre la Figure 1.6, chaque œil est contrôlé par trois paires de muscles antagonistes afin d'effectuer des mouvements sur trois axes différents (e.g., Porter et al., 1995) :

- Les mouvements horizontaux sont permis par l'action des muscles droits interne et externe.
- Les mouvements verticaux sont permis par l'action conjointe des muscles droits supérieur et inférieur et des muscles petit oblique et grand oblique.
- Les mouvements de torsion sont majoritairement permis par l'action des muscles petit oblique et grand oblique.

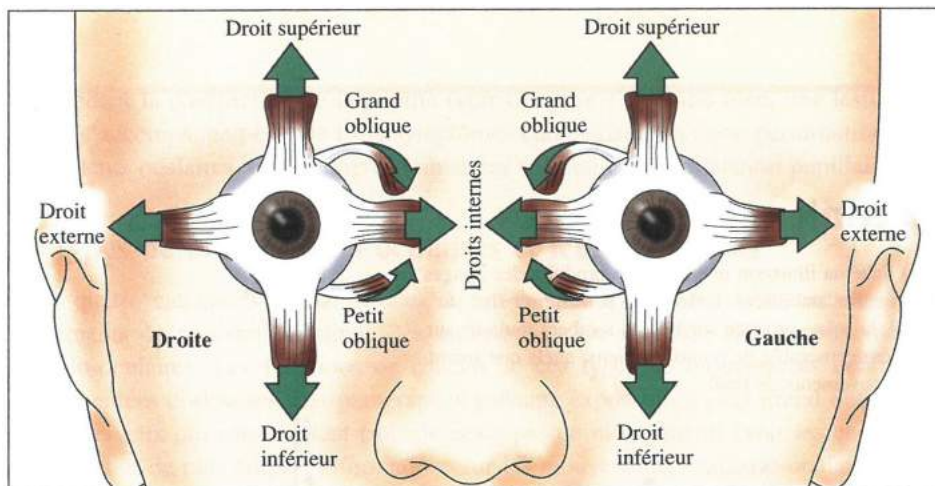


FIGURE 1.6 – **Les muscles extra-oculaires.** Chaque œil est contrôlé par trois paires de muscles antagonistes : la paire de muscles droits interne et externe, la paire de muscles droits supérieur et inférieur, et la paire de muscles de torsion petit oblique et grand oblique. *Figure tirée de Purves et al. (2005, p.455)*

Afin de réaliser une saccade oculaire vers un objet visuel donné, ces muscles extra-oculaires doivent être contractés de sorte que le globe oculaire effectue une rotation dans la direction souhaitée. Pour cela, l'information visuelle contenue dans V1 doit être transformée en commande motrice

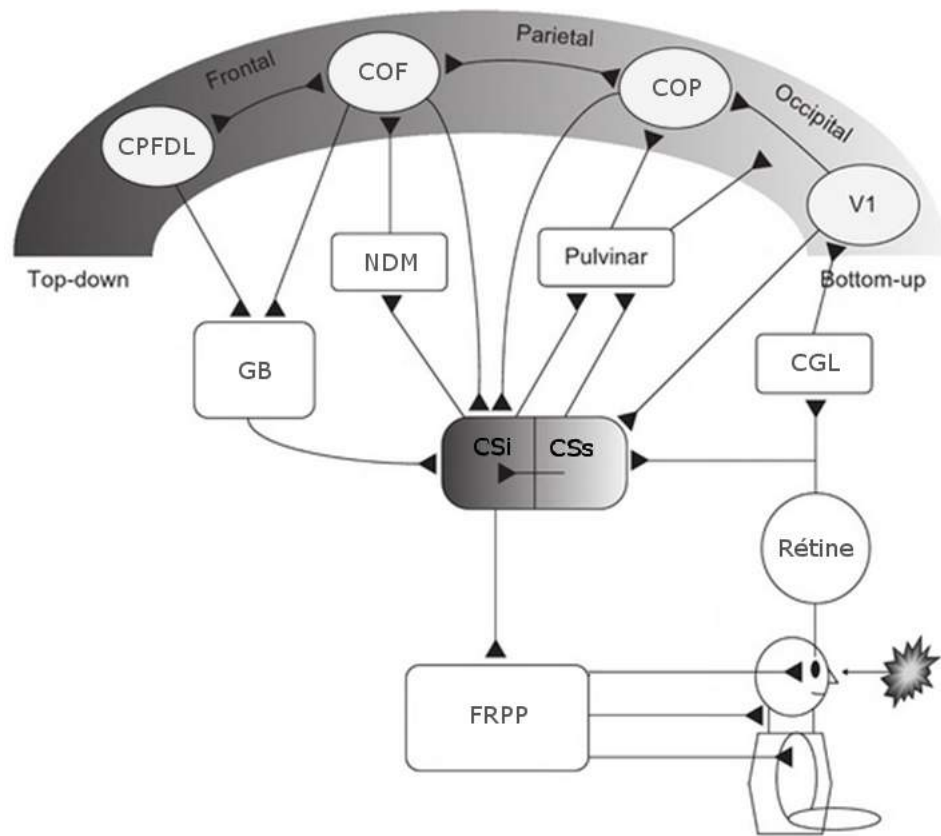


FIGURE 1.7 – **Réseau cortico-sous-cortical des saccades oculaires.** Les structures corticales sont insérées dans une graduation claire-sombre reflétant le passage des processus automatiques (*bottom-up*) aux processus volontaires (*top-down*). CPFDL = cortex préfrontal dorso-latéral, COF = champ oculomoteur frontal, COP = champ oculomoteur pariétal, V1 = cortex visuel primaire, GB = ganglions de la base, NDM = noyau dorso-médian du thalamus, CGL = corps genouillé latéral du thalamus, FRPP = formation réticulée pontique paramédiane, CSs = couches superficielles du colliculus supérieur, CSi = couches intermédiaires et profondes du colliculus supérieur. *Figure adaptée de White & Munoz (2011, p.198).*

afin d'associer un point de la rétine à un vecteur moteur. Un large réseau cortico-sous-cortical est dédié à cette *transformation sensori-motrice*, illustré dans la Figure 1.7.

La première structure à laquelle V1 transmet directement l'information visuelle pour réaliser une saccade est le **champ oculomoteur pariétal (COP)**, situé dans le cortex pariétal postérieur, près du sillon intra-pariétal (Andersen, 1989; Pierrot-Deseilligny et al., 1991b). Une lésion du cortex pariétal postérieur incluant le COP engendre une augmentation drastique de la latence des saccades *réactives* (Pierrot-Deseilligny et al., 1987, 1991b), montrant son implication dans le déclenchement de ce type de saccades (Pierrot-Deseilligny et al., 1995). Comme nous le verrons dans la section 1.2, les saccades réactives sont des mouvements rapides déclenchés par l'apparition brusque d'un stimulus en périphérie afin par exemple d'identifier ensuite un potentiel danger. Nous verrons que ces saccades s'opposent aux saccades *volontaires*, que nous réalisons par exemple pendant la lecture ou l'exploration d'une scène visuelle stable. L'implication du COP dans le déclenchement des saccades réactives est soutenue par le fait qu'il projette ensuite directement sur les couches intermédiaires et profondes du colliculus supérieur (CSi), qui constituent un relais important pour le déclenchement

des saccades. Cette voie V1-COP-CSi correspond au réseau emprunté pour l'exécution des saccades réactives. De manière intéressante pour notre propos, il a été montré qu'une lésion du COP droit engendrait une augmentation des latences des saccades réactives plus importante qu'une lésion du COP gauche (Pierrot-Deseilligny et al., 1991b). Cela suggère qu'il existe un degré de latéralisation des saccades réactives, dont le déclenchement serait majoritairement géré par le COP droit. Récemment, il a été proposé que le COP serait une des structures permettant de faire le lien entre les processus visuels et moteurs (Paré & Dorris, 2011). Les neurones de chaque COP sont organisés de manière rétinotopique, formant une représentation grossière de l'hémichamp visuel controlatéral (Blatt et al., 1990; Ben Hamed et al., 2001). Cela leur permettrait de former une sorte de carte de saillance de l'hémichamp controlatéral afin d'identifier les cibles potentielles du programme moteur (Paré & Dorris, 2011).

Le COP projette également sur le **champ oculomoteur frontal** (COF), situé dans la partie latérale du sillon central, juste à l'avant du cortex moteur primaire (Melamed & Larsen, 1979; Petit et al., 1993). Le COF est impliqué dans le déclenchement des saccades *volontaires* (Pierrot-Deseilligny et al., 1991a; Rivaud et al., 1994) et dans le désengagement de la fixation (Segraves & Goldberg, 1987; Petit et al., 1995). Des études lésionnelles semblent indiquer que le COF est également impliqué dans le calcul rétinotopique de l'amplitude de la saccade (Rivaud et al., 1994). Son rôle principal serait ainsi de permettre l'exploration efficace de l'environnement visuel (Pierrot-Deseilligny et al., 1995). Le COF projette ensuite sur les CSi et les ganglions de la base (GB). La voie V1-COP-COF-CSi correspond au réseau emprunté pour l'exécution des saccades volontaires.

Le **colliculus supérieur** (CS) est une structure mésencéphalique clé de la transformation sensori-motrice. Le CS est constitué de deux couches superficielles (CSs), deux couches intermédiaires et deux couches profondes (Wurtz, 2009). Les rôles des couches intermédiaires et profondes étant similaires (Sparks, 2002; White & Munoz, 2011), nous traiterons ici ces quatre couches comme un tout (CSi). Les neurones des CSs reçoivent directement les informations visuelles de la rétine (voie retino-tectale) et de V1 (voie rétinogéniculostriée), et sont organisés en une **carte visuelle rétinotopique** : chaque population de neurones répond à la stimulation d'un point donné sur la rétine (Sparks, 2002; White & Munoz, 2011; Corneil & Munoz, 2014). De plus, dans V1 comme dans le CS, les projections provenant de la fovéa occupent une place plus importante (*i.e.*, sont traitées par une population de neurones plus large) que les projections de la rétine périphérique (Rovamo & Virsu, 1979). C'est ce que l'on appelle la *magnification corticale* : le nombre de neurones codant une zone de la rétine ne correspond pas à la taille de cette zone, mais au nombre de cellules ganglionnaires transmettant les informations visuelles traitées par cette zone. Les neurones des CSi sont quant à eux organisés en une **carte motrice oculo-centrée** afin de coder l'amplitude et la direction des saccades en coordonnées polaires (Wurtz, 2009; White & Munoz, 2011). Les cartes visuelle et motrice du CS coïncident spatialement et communiquent activement, de sorte que les neurones des CSs répondant à un point donné de la scène visuelle sont situés au dessus des neurones des CSi permettant l'élaboration d'un vecteur moteur vers le même endroit (Wurtz, 2009). Cette correspondance entre les cartes visuelle et motrice du CS constitue le cœur de la transformation sensori-motrice. Comme on le voit dans la Figure 1.7, toutes les structures du réseau oculomoteur convergent d'ailleurs vers

le CS, afin de constituer une *voie finale commune* vers le générateur de saccades du tronc cérébral. Le CS est donc une structure empruntée pour le déclenchement de tous les types de saccades. Notons que le CS est également impliqué dans d'autres types de mouvements, tels que ceux de la tête, et particulièrement leur coordination avec les mouvements des yeux (Stryker & Schiller, 1975; Harris, 1980). A ce jour, tous les rôles du CS n'ont pas été identifiés et de nombreuses recherches sont en cours afin d'y parvenir (e.g., Feinberg & Meister, 2015; White et al., 2017; Bollimunta et al., 2018).

Une fois la cible pour la saccade codée par le CS, les coordonnées sont transmises aux neurones pré moteurs de la **formation réticulée pontique paramédiane** (FRPP, générateur des saccades horizontales) et de la **formation réticulée mésencéphalique** (FRM, générateur des saccades verticales et obliques), qui enverront la commande motrice aux motoneurones gérant la contraction des muscles extra-oculaires. Ce sont les FRPP et FRM qui permettent l'exécution des saccades oculaires. Notamment, ce sont les caractéristiques de la décharge envoyée par leurs neurones phasiques excitateurs (*excitatory burst neurons*, EBN) qui vont définir les paramètres de la saccade (Galley, 1989; Sparks, 2002; Leigh & Zee, 2006; Corneil & Munoz, 2014) : sa durée correspondra à la durée de la saccade, son nombre de potentiels d'action correspondra à l'amplitude de la saccade, et sa fréquence maximale correspondra au pic de vitesse de la saccade. Ces paramètres saccadiques seront mesurés dans chacune des études expérimentales présentées dans cette thèse, et sont détaillés dans la section 1.2. Enfin, une autre structure mésencéphalique appelée **noyau du raphé** contient des neurones dits *omnipauses* dont l'activité inhibitrice est dirigée vers les EBN et le CS (Büttner-Ennever et al., 1988). Ces neurones inhibiteurs permettent le maintien du regard en fixation. Avant l'exécution d'une saccade, ils cessent donc leur activité afin de laisser les EBN décharger.

D'autres structures corticales et sous-corticales sont impliquées dans la génération des saccades oculaires, telles que le **cortex préfrontal dorso-latéral** (CPFDL), les ganglions de la base et le cervelet (pour revues, voir Pierrot-Deseilligny et al., 1995; Sparks, 2002). Le CPFDL serait surtout impliqué pour la réalisation d'*antisaccades*, i.e., de saccades dirigées vers la position en miroir d'une cible visuelle. Il permettrait l'inhibition de la saccade réactive vers la cible pour que la saccade volontaire vers la position opposée puisse être exécutée (Pierrot-Deseilligny et al., 1991b; Matsuda et al., 2004). Le **cervelet** serait quant à lui impliqué dans la précision des saccades (Robinson & Fuchs, 2001; Ettinger et al., 2002). Il aurait donc une action sur leur amplitude, afin que la position d'arrivée soit la plus proche possible de la cible visée (Quaia et al., 1999). Enfin, les **ganglions de la base** (et particulièrement la substance noire) ont une action inhibitrice sur le CS afin de maintenir le regard en fixation (Hikosaka et al., 1989; Petit et al., 1993). Les ganglions de la base jouent donc un rôle dans l'initiation des saccades oculaires et le maintien de la fixation. En conclusion, le système saccadique est un réseau cortico-sous-cortical très distribué, mais très organisé.

1.2 Les saccades oculaires

La saccade oculaire est donc un mouvement rapide des yeux permettant de déplacer la fovéa vers les objets d'intérêt de la scène visuelle. En effet, nous avons vu en début de chapitre que l'acuité visuelle était maximale en fovéa. Avec plus de 200 000 saccades par jour, c'est le mouvement que

nous réalisons le plus souvent dans notre vie. La saccade oculaire se définit par plusieurs paramètres qui peuvent être modulés selon les caractéristiques des stimuli visuels, mais aussi selon la tâche à réaliser ou les processus cognitifs en jeu.

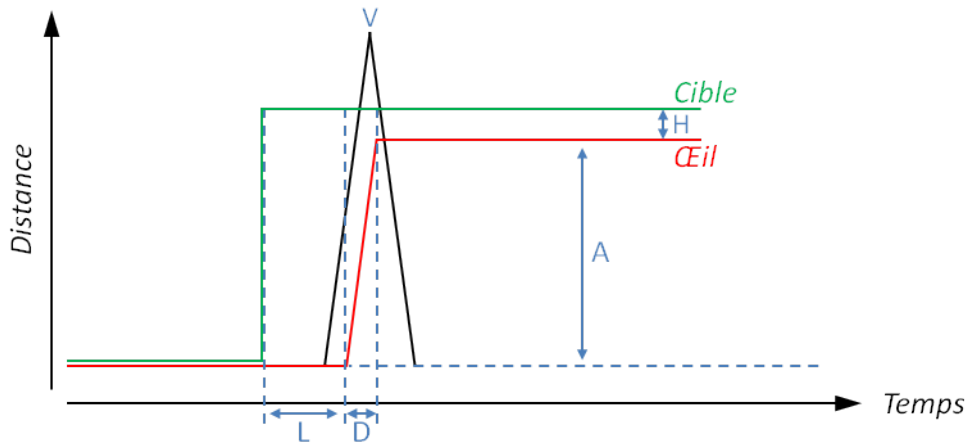


FIGURE 1.8 – **Illustration des paramètres saccadiques.** La ligne rouge représente la position de l'œil et la ligne verte représente la position de l'objet visé. Les indications en bleu correspondent aux différents paramètres temporels et spatiaux : L = Latence, D = Durée, A = Amplitude, V = Pic de vitesse. H représente l'hypométrie saccadique classiquement observée. La ligne noire correspond à la vitesse de la saccade, dont le pic apparaît entre les phases d'accélération et de décélération.

1.2.1 Caractéristiques des saccades oculaires

Une saccade oculaire se décrit par différents paramètres temporels, spatiaux et dynamiques, illustrés en Figure 1.8. Ses paramètres temporels sont la **latence**, reflétant le temps de réaction en millisecondes entre l'apparition de la cible visée et le départ de l'œil, et la **durée**, correspondant au temps total écoulé (toujours en millisecondes) entre le départ et l'arrivée de l'œil. En moyenne, la latence d'une saccade est d'environ 200 ms et sa durée de 30 ms (Fuchs, 1967; Becker, 1989). Ses paramètres spatiaux sont la **direction**, correspondant à la direction vers laquelle est effectué le mouvement, et l'**amplitude**, correspondant à la distance en degrés d'angle visuel parcourue par l'œil pendant la saccade. En situation écologique, les saccades de l'Homme ont généralement une amplitude inférieure à 15° (Gilchrist, 2011). Au delà, les mouvements des yeux sont fréquemment accompagnés d'un mouvement de la tête. Notons qu'en conditions de laboratoire, il est possible de déclencher des saccades faisant jusqu'à 40° d'amplitude sans mouvement de tête associé. On appelle **gain** le rapport entre l'amplitude de la saccade et l'excentricité de la cible visée. Comme indiqué en Figure 1.8, chez l'homme les saccades sont le plus souvent hypométriques (*i.e.*, l'amplitude de la saccade est plus courte que l'excentricité de la cible) avec un gain de 0.95 en moyenne pour des saccades de 10° (Becker, 1989). Toutefois, cette hypométrie augmente (*i.e.*, le gain diminue) avec l'excentricité de la cible, et est plus marquée pour les saccades *centrifuges* (qui éloignent les yeux du droit-devant) que pour les saccades *centripètes* (qui ramènent les yeux vers le droit-devant). Comme nous le verrons dans le Chapitre 2, les asymétries observées entre les saccades centripètes et centrifuges joueront un

rôle crucial pour notre propos. Elles seront par ailleurs examinées dans les **Articles 4 et 5** de cette thèse. Enfin, les paramètres dynamiques de la saccade sont la **vitesse moyenne** du mouvement et le **pic de vitesse**, mesurés en degrés d'angle visuel par seconde (°/s). Le pic de vitesse correspond à la vitesse maximale atteinte au cours de la saccade. Selon l'amplitude de la saccade, le pic de vitesse peut atteindre des valeurs très élevées, jusqu'à environ 500°/s pour des saccades très larges (Bahill et al., 1975; Becker, 1989). En effet, pendant la saccade il y a d'abord une phase d'accélération pendant laquelle la vitesse augmente jusqu'à un certain point (le pic de vitesse), avant de décroître pendant une phase de décélération jusqu'à la stabilisation de l'œil sur la position d'arrivée de la saccade.

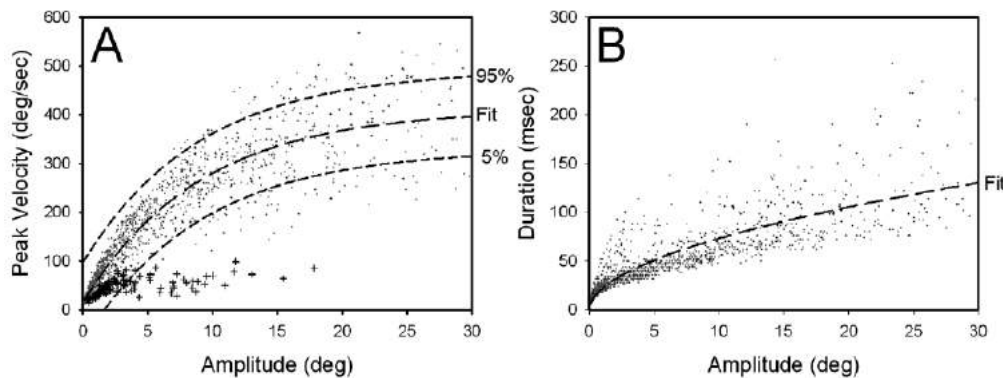


FIGURE 1.9 – **La séquence principale des saccades.** Il existe une relation appelée séquence principale (A) entre l'amplitude et le pic de vitesse des saccades et (B) entre l'amplitude et la durée des saccades. Les points représentent les données de dix participants sains, et les croix les données d'un patient atteint de lésions sous-corticales au niveau du générateur de saccades. *Figure tirée de Leigh & Zee (2006, p.111).*

Il est important de noter que ces différents paramètres ne sont pas indépendants les uns des autres. En effet, comme le montrent les données de la Figure 1.9, la durée et le pic de vitesse de la saccade augmentent avec son amplitude. Cette relation est appelée « séquence principale » (*main sequence* en anglais, Bahill et al., 1975; Harwood et al., 1999). La séquence principale entre l'amplitude et le pic de vitesse est linéaire pour les petites saccades ($\leq 5^\circ$) et logarithmique pour les plus grandes, avec un plafond situé autour de 500°/s pour les saccades de plus de 35° (Bahill et al., 1975; Harris & Wolpert, 2006). Toutefois, nous verrons dans le Chapitre 2 que des ruptures peuvent survenir dans la séquence principale selon la direction temporelle ou nasale de la saccade (Robinson, 1964; Collewyn et al., 1988).

Dans la section précédente, nous avons abordé le fait que les saccades pouvaient être réactives et emprunter la voie V1-COP-CS ou volontaires et emprunter la voie V1-COP-COF-CS. A ces différences anatomiques sont associées des différences fonctionnelles : les saccades volontaires ont des latences plus longues et plus variables (de 200 à 350 ms), et elles sont plus précises (gain très proche de 1) que les saccades réactives, dont les latences sont généralement comprises entre 150 et 200 ms (Becker, 1989). Les saccades peuvent être déclenchées de manière réactive ou volontaire grâce à différents paradigmes, qui se distinguent par le délai entre le signal pour exécuter la saccade et l'apparition de la cible pour la saccade (Fischer et al., 1997). Dans le paradigme *gap* (Figure 1.10a), un délai, généralement de 200 ms, est introduit entre la disparition du stimulus de fixation et l'appari-

tion de la cible pour la saccade. Cela engendre une apparition brusque du stimulus périphérique et un désengagement de la fixation. Cette apparition soudaine de la cible va déclencher des saccades réactives aux latences très courtes (autour de 150 ms, Saslow, 1967), parfois appelées saccades *express*. Les saccades express seraient en partie gérées par la voie rétino-tectale (Edelman & Keller, 1996; Dorris et al., 1997; Hall & Lee, 1997). Notons toutefois que leur appartenance à une classe distincte de saccades est encore aujourd'hui sujet à controverse (e.g., Heeman et al., 2017). Le paradigme *step* (Figure 1.10b), dans lequel la disparition du stimulus de fixation et l'apparition de la cible pour la saccade sont simultanées, va également déclencher des saccades réactives, ayant des latences de 180-200 ms en moyenne (Becker, 1989). Enfin, des saccades volontaires seront déclenchées dans le paradigme *overlap* (Figure 1.10c) dans lequel la cible pour la saccade apparaît avant la disparition du stimulus de fixation. Dans ce paradigme, les participants doivent attendre la disparition du stimulus de fixation pour déclencher leur saccade. Dans certaines études de cette thèse, nous utiliserons un *overlap-600* : le stimulus de fixation et la cible visuelle seront présentés ensemble pendant 600 ms avant que le participant puisse déclencher sa saccade. Les latences des saccades volontaires ainsi déclenchées sont en moyenne comprises entre 200 ms et 350 ms (Becker, 1989). Un ou plusieurs de ces trois paradigmes de déclenchement des saccades seront utilisés dans chacune des cinq études expérimentales présentées dans cette thèse.

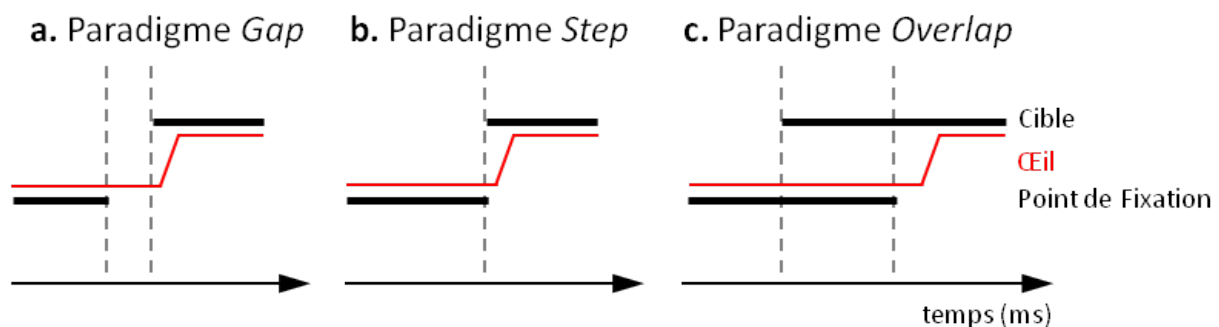


FIGURE 1.10 – **Paradigmes de déclenchement des saccades.** (a) Dans le paradigme *gap*, un délai (généralement autour de 200 ms) sépare la disparition du stimulus de fixation de l'apparition de la cible pour la saccade. (b) dans le paradigme *step*, la cible pour la saccade apparaît immédiatement après la disparition du stimulus de fixation. (c) Dans le paradigme *overlap*, la cible pour la saccade apparaît avant la disparition du stimulus de fixation. Le participant doit alors attendre la disparition du stimulus de fixation pour déclencher sa saccade. D'après Fischer et al. (1997).

Les paramètres saccadiques ne varient pas seulement selon le type de saccades en jeu. Il est par exemple possible de les modifier en ajoutant un stimulus non pertinent pour la tâche, appelé *distracteur*, dans l'environnement visuel. Selon la distance entre la cible pour la saccade et le distracteur, ce dernier va modifier la latence ou l'amplitude des saccades comparé à une situation sans distracteur (Walker et al., 1997). Ces effets des distracteurs vont d'ailleurs inspirer Findlay & Walker (1999) pour l'élaboration d'un modèle de génération des saccades oculaires.

1.2.2 Le modèle de génération des saccades oculaires de Findlay & Walker

Walker et al. (1997) ont réalisé une série d'expériences montrant que lorsqu'un distracteur est présenté dans une fenêtre de 20° d'angle autour de la cible, l'amplitude de la saccade vers cette cible est modifiée. Toutes les autres positions du distracteur ne modifient pas l'amplitude mais augmentent la latence de la saccade (voir Figure 1.11a). Notons que la taille de cette fenêtre a ensuite été portée à 30-35° d'angle par Van der Stigchel & Nijboer (2013) (voir aussi Ottes et al., 1984). Il est en tout cas admis qu'au delà de 45° d'angle, l'amplitude de la saccade n'est jamais modifiée par le distracteur (Van der Stigchel & Nijboer, 2013).

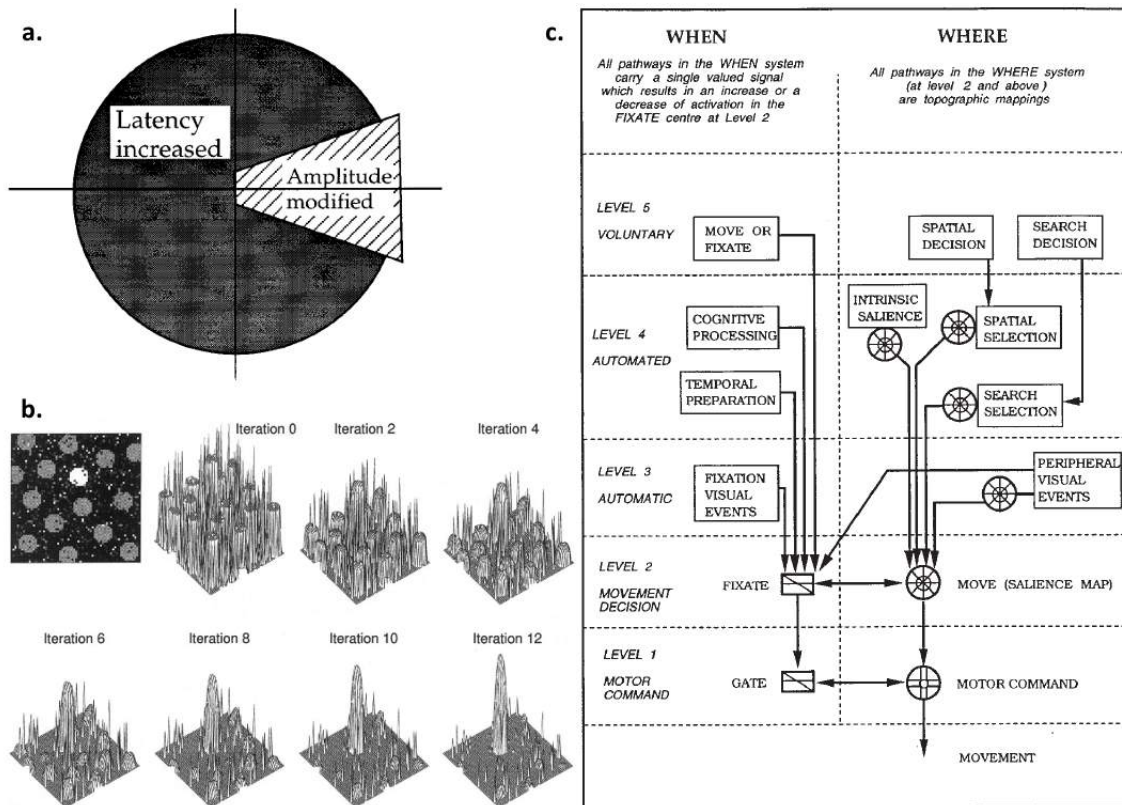


FIGURE 1.11 – **Effets des distracteurs et modèle de génération des saccades.** (a) Effets des distracteurs sur l'amplitude et la latence des saccades. Les distracteurs présentés dans une fenêtre de 20° d'angle autour de la cible modifient l'amplitude de la saccade, tandis que ceux présentés en dehors de cette fenêtre augmentent la latence de la saccade. *Figure tirée de Walker et al. (1997, p.1116).* (b) Carte de saillance à inhibitions latérales au sein des colliculi supérieurs. Au fur et à mesure, la population de neurones codant la position la plus saillante du champ visuel prend le dessus. *Figure adaptée de Itti & Koch (2000, p.1495).* (c) Les deux voies parallèles du modèle de génération des saccades de Findlay & Walker (1999). Les doubles flèches indiquent les relations inhibitrices. *Figure tirée de Findlay & Walker (1999, p.662).*

Lorsque le distracteur est proche de la cible (dans la fenêtre de 20° d'angle autour de la cible illustrée en Figure 1.11a), le point d'arrivée de la saccade se situe à une position intermédiaire entre la cible et le distracteur. On dit que la saccade vise alors le « centre de gravité » de la configuration visuelle (pour revues, voir Vitu, 2008; Van der Stigchel & Nijboer, 2011). Ce phénomène de moyennage saccadique a été mis en évidence pour la première fois par Coren & Hoenig (1972), puis appelé

effet global (EG) par Findlay (1982). D'après le modèle de Itti & Koch (2000), l'EG résulterait de l'existence d'une *carte de saillance* au sein des colliculi supérieurs, c'est à dire une représentation de l'espace visuelle sur laquelle chaque point de l'espace serait associé à une valeur d'activité selon la taille ou la luminance des stimuli qui y sont présentés. Ainsi, dans la carte de saillance du CS représentée en Figure 1.11b, les populations de neurones coderaient chacune une position de l'espace visuel et s'inhiberaient mutuellement, afin de ne proposer *in fine* qu'un seul pic d'activité (à la position la plus saillante du champ visuel), indiquant les coordonnées du vecteur saccadique. Si la cible et le distracteur ont une saillance égale et sont proches l'un de l'autre, le pic d'activité sera alors situé entre les deux stimuli. Cependant, si l'un des deux stimuli est plus saillant que l'autre, le pic d'activité sera plus proche de la position de ce stimulus et la position d'arrivée de la saccade sera déviée vers lui. L'EG est d'ailleurs pondéré par la taille (Findlay, 1982) et la luminance (Deubel et al., 1984) des stimuli : le point d'arrivée de la saccade est dévié vers le stimulus le plus gros ou le plus lumineux. Notons cependant que l'EG a tendance à diminuer face à des stimuli de taille égale mais supérieure à 1° comparé à de plus petits stimuli (Van der Stigchel et al., 2012), suggérant que la saillance du distracteur comparée à celle de la cible n'est pas le seul facteur modulant l'EG. L'EG est en effet également influencé par des processus de haut niveau. Par exemple, Coëffé & O'Regan (1987) montrent dans deux expériences complémentaires d'une part qu'augmenter artificiellement la latence des saccades des participants leur permet d'avoir plus de temps pour préparer le programme moteur vers la cible et diminue l'EG, et d'autre part qu'augmenter la prédictibilité quant à la localisation de la cible pour la saccade diminue également l'EG. Par ailleurs, lorsque l'on demande explicitement aux participants de réaliser des saccades *précises* vers la cible, l'EG peut être atténué, voire supprimé (He & Kowler, 1989; Findlay & Kapoula, 1992; Findlay & Blythe, 2009). Notons que les latences des saccades sont alors plus longues que dans une situation dans laquelle il n'est pas demandé explicitement aux participants de réaliser des saccades précises.

A l'inverse, lorsque le distracteur est présenté loin de la cible (en dehors de la fenêtre de 20° d'angle autour de la cible illustrée en Figure 1.11a), le point d'arrivée de la saccade n'est pas dévié comparé à une situation sans distracteur, mais la saccade est retardée et sa latence se voit augmentée de 20 à 40 millisecondes. Cet **effet du distracteur éloigné** (*remote distractor effect*, RDE), décrit pour la première fois par Lévy-Schoen (1969), est d'autant plus fort que le distracteur est proche de la fovéa, avec un effet maximal lorsque le distracteur est placé en fovéa (Walker et al., 1997). Vitu et al. (2006) montrent à ce propos que les distracteurs fovéaux n'engendrent jamais d'EG sur l'amplitude des saccades. Finalement, lorsque le distracteur est présenté dans l'hémichamp controlatéral à la cible pour la saccade, ce n'est pas la distance entre la cible et le distracteur qui détermine la taille du RDE mais plutôt la distance entre chaque stimulus et la fovéa (Casteau & Vitu, 2012, expérience 1). McSorley et al. (2012) trouvent cependant une influence des deux types de distance sur la taille du RDE. Ils proposent que la distance entre les stimuli et la fovéa interfère avec le processus de désengagement de la fixation, tandis que la distance entre la cible et le distracteur interfère avec le processus de sélection de la cible pour la saccade.

Ces effets des distracteurs sur l'amplitude et la latence des saccades ont permis à Findlay & Walker (1999) d'élaborer un modèle de génération des saccades oculaires en deux voies parallèles,

informant le système oculomoteur de « quand partir » et de « où aller » (voir Figure 1.11c). La voie du *where* (« où aller ») transmettrait des informations liées à la position des stimuli dans l'espace, tandis que la voie du *when* (« quand partir ») serait dénuée de tout contexte spatial. Le modèle propose que ces deux voies soient organisées en cinq niveaux. Par ailleurs, les auteurs identifient deux étapes du modèle auxquelles les deux voies sont connectées par des liens inhibiteurs réciproques et sont en compétition, le *where* actant pour le départ de l'œil et le *when* pour le maintien de la fixation. Autrement dit, à ces étapes l'augmentation de l'activité dans l'une des voies réduira l'activité dans l'autre voie (ce sont les doubles flèches illustrées aux niveaux 1 et 2 du modèle dans la Figure 1.11c). Le **niveau 1** du modèle correspond à l'envoi de la commande motrice aux muscles extra-oculaires. La commande ne sera envoyée que si la voie du *when* ouvre une « porte » permettant à la voie du *where* d'indiquer la position spatiale vers laquelle doit être dirigé le vecteur moteur. Ce niveau reflète en fait la compétition existant au niveau du tronc cérébral entre les EBN (dans la FRPP et la FRM) et les neurones omnipauses (dans le noyau du raphé) actant respectivement pour le déclenchement de la saccade et le maintien de la fixation. La « porte » de la voie du *when* s'ouvre lorsque les neurones omnipauses cessent leur activité inhibitrice sur le CS et les EBN. La voie du *when* serait le *centre de fixation* et retarderait l'envoi de la commande motrice, tandis que la voie du *where* serait le *centre de mouvement* faisant pencher la balance pour l'initiation de la saccade. Les auteurs proposent qu'au niveau 1 la compétition entre les centre de fixation et de mouvement ne concerne que le moment auquel la saccade sera exécutée, mais qu'elle aura de toute façon lieu, la saccade ayant déjà été préparée. C'est le stade de l'*exécution* du mouvement. Comme indiqué précédemment, cette compétition entre le maintien de la fixation et le départ de l'œil est également présente au **niveau 2** du modèle. C'est là que le système décide si oui ou non une saccade sera exécutée, et vers quelle position spatiale. C'est le stade de la *préparation* du mouvement. La saccade sera alors préparée dès que l'activité du centre de mouvement passera au dessus de celle du centre de fixation. La durée de cette compétition entre les deux centres déterminera la **latence** la saccade.

Chaque niveau de la voie du *where* met en jeu une carte de saillance afin de calculer les coordonnées motrices de la saccade vers l'objet le plus saillant de la scène visuelle. Ces cartes de saillances seraient en coordonnées oculo-centrées dans le niveau 1 du modèle, et en coordonnées spatiotopiques du niveau 2 au niveau 5. Suite aux niveaux 3 à 5 du modèle, chaque point de ces cartes de saillance va être associé à une valeur d'activation (ce sont les cartes de saillances de Itti & Koch, 2000, présentées en Figure 1.11b). La position de l'espace associée à la plus haute activation déterminera alors l'**amplitude** et la **direction** de la saccade qui sera préparée au niveau 2 et exécutée au niveau 1. Ainsi, en plus des relations inhibitrices entre la voie du *when* et la voie du *where*, d'autres relations inhibitrices existeraient au sein même de la voie du *where*, entre les différentes régions de la carte de saillance (et donc entre les différents points de l'espace). D'après les auteurs, ces relations inhibitrices entre les différentes positions des cartes de saillance auraient lieu au sein des CS, lors de la sélection de la cible pour la saccade. Ils proposent que ces neurones possèderaient de larges champs récepteurs qui se chevaucheraient, expliquant alors que deux stimuli proches engendrent un même pic d'activité situé entre les deux positions spatiales stimulées. C'est le phénomène d'EG sur l'amplitude des saccades (Findlay, 1982). Dès qu'une position spatiale a atteint un pic d'activité

suffisant, elle est choisie comme cible du programme moteur. Le centre de mouvement prend alors le dessus sur le centre de fixation afin de préparer la saccade vers la position en question.

Le **niveau 3** du modèle concerne les événements visuels (*e.g.*, apparition ou disparition d'un stimulus) survenant en fovéa ou en périphérie. Les événements fovéaux auraient une influence directe sur le centre de fixation : la disparition d'un stimulus favoriserait le désengagement de la fixation (comme c'est le cas dans le paradigme *gap*) tandis que la présence d'un stimulus augmenterait l'activité du centre de fixation (comme c'est le cas dans le paradigme *overlap* ou lors de la présence d'un distracteur fovéal). Les événements visuels périphériques agiraient quant à eux à la fois sur le centre de mouvement et le centre de fixation. Dans le centre de mouvement, ils augmenteraient l'activité de la position occupée par le stimulus périphérique sur la carte de saillance, favorisant ainsi le départ de la saccade. Cependant, ces événements périphériques augmenteraient également l'activité du centre de fixation, retardant alors le départ de la saccade. Ces deux influences à première vue paradoxales dépendent en fait de la localisation de l'événement périphérique. S'il a lieu à une position déjà très activée de la carte de saillance, il favorisera le centre de mouvement et le déclenchement d'une saccade vers cette position. Cependant, s'il a lieu à une position peu activée de la carte de saillance, et qui plus est lointaine de la position la plus activée, alors il augmentera l'activité dans le centre de fixation et retardera le départ de la saccade. Cette double influence sur les voies du *where* et du *when* explique comment un distracteur éloigné peut retarder le départ d'une saccade dirigée vers une autre position (RDE, Walker et al., 1997).

Lorsque plusieurs objets visuels sont présentés, ils activent chacun une position de la carte de saillance de la voie du *where*. C'est au **niveau 4** du modèle qu'une activité différente va être octroyée à chacune des cibles visuelles disponibles, afin de sélectionner celle vers laquelle la saccade sera réalisée. Si les niveaux 1 à 3 sont considérés comme automatiques, les auteurs proposent que le **niveau 4** du modèle soit *automatisé*. Cela signifie qu'il correspond à des processus inconscients mais fortement influencés par des fonctions de haut niveau tels les connaissances antérieures ou les buts de l'observateur. Selon la tâche ou les buts de l'observateur, trois facteurs peuvent contribuer au processus de sélection de la cible. Premièrement, si la tâche requiert de porter attention à une position spatiale précise (*e.g.*, tâche d'indilage spatial type Posner, 1980), cette position aura d'emblée un pic d'activité très élevé (c'est le processus de *spatial selection* illustré au niveau 4 du modèle dans la Figure 1.11c). Deuxièmement, si la tâche n'est pas de porter attention à une position particulière de l'espace, mais de chercher un trait particulier (*feature*, *e.g.*, une orientation ou une couleur), l'apparition d'un stimulus possédant ce trait augmentera drastiquement l'activité à la position correspondante de la carte de saillance. C'est le processus de *search selection* illustré au niveau 4 du modèle. Enfin, le dernier facteur influençant la sélection de la cible pour la saccade est la saillance intrinsèque (*intrinsic salience*) des objets visuels. Cette saillance intrinsèque peut concerner la taille ou la luminance des stimuli, mais également les connaissances de l'observateur. Beauvillain et al. (1996) ont par exemple montré que lors de la lecture le regard était attiré par les combinaisons de lettres informatives car propres à un mot donné (*e.g.*, en français, « cygne » est le seul mot commençant par « cyg » ; la saccade va donc être réalisée vers le début du mot). Pour finir, le **niveau 5** est le seul niveau volontaire du modèle, auquel l'observateur a consciemment accès. Il correspond à la décision volontaire de

maintenir le regard en fixation ou de bouger les yeux. Findlay & Walker (1999) proposent que ces processus décisionnels puissent outrepasser tous les stades automatiques afin d'accéder directement au stade du déclenchement de la commande motrice vers la position souhaitée. C'est ce niveau qui permet par exemple la réalisation d'antisaccades, dirigées vers la position opposée au stimulus visuel.

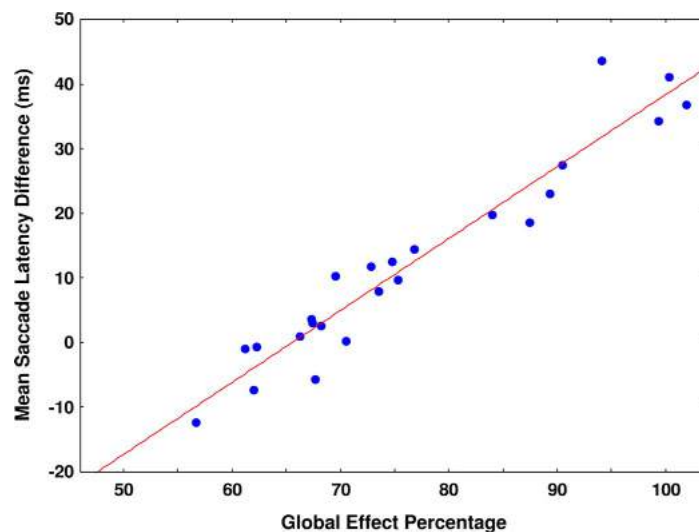


FIGURE 1.12 – **Relation entre l'EG et le RDE.** Analyse de régression réalisée par Casteau & Vitu (2012) entre l'EG et le RDE. L'EG était estimé grâce au calcul du pourcentage d'effet global. Plus l'effet du distracteur sur l'amplitude est important, plus le pourcentage d'effet global est élevé (0% correspond à une saccade sur le distracteur tandis que 100% correspond à une saccade sur la cible). Le RDE était estimé par la différence de latence entre les conditions cible+distracteur et les conditions contrôles sans distracteur. Chaque point bleu correspond à une condition d'excentricité de cible et de distracteur, et la ligne rouge correspond à la régression linéaire. *Figure tirée de Casteau & Vitu (2012, p.25).*

Afin de tester expérimentalement le modèle de Findlay & Walker (1999), Casteau & Vitu (2012) ont réalisé deux expériences permettant d'examiner minutieusement les contributions de l'excentricité des stimuli et de la distance entre la cible et le distracteur sur l'EG et le RDE. Leur raisonnement était le suivant : si les stimuli proches de la fixation favorisaient le centre de fixation et retardaient le déclenchement de la saccade, alors seule l'excentricité du distracteur devrait influencer le RDE sur la latence des saccades. Si le distracteur est présenté dans l'hémichamp controlatéral à celui de la cible, la distance entre la cible et le distracteur ne devrait pas moduler le RDE. De même, les auteurs ont testé la balance entre le centre de fixation et le centre de mouvement avec l'idée que plus un distracteur modifie la latence, moins il modifierait l'amplitude des saccades, et vice-versa.

Dans leur première expérience, seul le RDE était étudié. Les participants devaient réaliser une saccade vers une cible pouvant être présentée, selon les essais, à neuf excentricités différentes (1°, 2°, 3°, 3.5°, 4°, 4.5°, 5°, 5.5° et 6°), seule ou accompagnée d'un distracteur. Ce dernier était alors présenté soit en fovéa (0°), soit dans l'hémichamp opposé à la cible, à différentes excentricités (-3°, -2°, -1° ou -0.5°). Ces différentes conditions ont permis à Casteau & Vitu (2012) de tester trois distances cible-distracteur différentes : 4°, 5° et 6°. A chaque essai, les participants devaient réaliser le plus rapidement et le plus précisément possible une saccade vers la cible en ignorant le potentiel distracteur. Casteau & Vitu (2012) ont ensuite mesuré la différence de latence entre les conditions

cible+distracteur et les conditions contrôles sans distracteur. Leurs résultats ont (1) confirmé que les distracteurs fovéaux et contralatéraux à la cible engendraient un RDE sur la latence des saccades, et (2) montré que plus le distracteur était excentré, moins il avait d'effet sur la latence des saccades comparé à une situation contrôle sans distracteur. De plus, cet effet de l'excentricité du distracteur ne dépendait pas de l'excentricité de la cible. Autrement dit, l'effet observé était bien dû à l'excentricité du distracteur et non à la distance entre la cible et le distracteur. Casteau & Vitu (2012) proposent alors que le RDE soit engendré par une activation plus forte des neurones omnipause, inhibant le CS et augmentant l'activité du centre de fixation de la voie du *when* (Findlay & Walker, 1999) par rapport au centre de mouvement. Cette explication est d'ailleurs cohérente avec le fait que même sans distracteur, les saccades réalisées vers des cibles isolées proches de la fovéa (à 1° d'excentricité) avaient des latences 20 ms plus élevées que celles réalisées vers des cibles isolées plus excentrées (Casteau & Vitu, 2012). Ces effets sont en accord avec les influences des événements fovéaux et périphériques proposées par Findlay & Walker (1999) au niveau 3 de leur modèle.

Dans leur deuxième expérience, Casteau & Vitu (2012) ont testé l'EG en présentant cette fois le distracteur dans le même hémichamp que celui de la cible pour la saccade. De nouveau, différentes excentricités de cible et de distracteur ont été testées afin d'induire plusieurs distances possibles entre la cible et le distracteur. Leurs résultats montrent que les distracteurs présentés dans le même hémichamp que la cible mais à une faible excentricité (inférieure à 1°) agissent sur la latence et non sur l'amplitude, même s'ils sont dans la fenêtre de 20° d'angle autour de la cible censée modifier l'amplitude (Walker et al., 1997, Figure 1.11a). Il semblerait donc qu'un distracteur proche de la cible ne modifie pas toujours l'amplitude de la saccade, mais puisse agir sur sa latence s'il est présenté proche de la fovéa. Les résultats montrent par ailleurs que l'EG sur l'amplitude diminuait avec l'excentricité du distracteur. De plus, plus la distance entre la cible et le distracteur était grande, moins l'EG était important. Un résultat très intéressant est que les deux effets des distracteurs (EG et RDE) semblent liés linéairement. En effet, l'analyse de régression réalisée par Casteau & Vitu (2012) et présentée en Figure 1.12 entre l'EG et le RDE en fonction des différentes conditions d'excentricité testées montre que lorsque l'EG est faible, le RDE est important, et inversement. Cela illustre bien la compétition constante entre la voie du *where* et la voie du *when* du modèle de Findlay & Walker (1999), la première actant pour le départ de l'œil et la deuxième pour le maintien de la fixation.

Dans cette thèse, l'influence de la dominance oculaire sur les voies *where* et *when* de la génération des saccades sera étudiée dans les **Articles 1** (p. 104) et **2** (p. 116) grâce à des protocoles induisant un EG et/ou un RDE.

1.3 Les liens entre sélections saccadique et attentionnelle

Dans des conditions naturelles, les scènes visuelles auxquelles nous sommes confrontés sont souvent très riches, nous prodiguant une quantité phénoménale d'informations. Notre cerveau n'est pas capable de traiter toutes ces informations simultanément, et nous devons *sélectionner* celles qui nous intéressent. C'est la *sélection attentionnelle*. William James, le fondateur de la psychologie américaine, me paraît le mieux placé pour donner une définition de l'attention :

« *L'attention est la prise de possession par l'esprit, sous une forme claire et vive, d'un objet ou d'une suite de pensées parmi plusieurs qui semblent possibles. Elle implique le retrait de certains objets afin de traiter plus efficacement les autres.* »

(James, 1890)

William James propose ainsi que pour sélectionner un objet visuel afin d'y porter attention, nous ferions appel à un processus d'*inhibition* des autres stimuli. Cette théorie a ensuite été largement démontrée, autant par les recherches expérimentales que computationnelles (e.g., Koch & Ullman, 1987; Itti & Koch, 2001). Si l'inhibition des positions non pertinentes semble être un mécanisme clé de la sélection attentionnelle, il semblerait néanmoins qu'il ne soit pas le seul à l'œuvre pour la sélection efficace d'une cible. Afin de récolter toutes les informations nécessaires quant à la cible d'intérêt, l'inhibition des autres stimuli serait couplée à un processus de *rehaussement* de la cible à viser (Hoffman & Subramaniam, 1995; Kowler et al., 1995; McPeck & Keller, 2002; Awh et al., 2006; Khan et al., 2015). Une manière de dissocier ces deux processus est de demander aux participants de réaliser une double-tâche de saccades et de discrimination visuelle. Une position de l'espace sera alors la cible pour la saccade (*saccade target*, ST) tandis qu'une autre sera la cible à discriminer (*discrimination target*, DT). Dans ce genre de tâches, deux situations peuvent être contrastées : celles dans lesquelles les positions de la ST et de la DT coïncident, que l'on peut appeler *congruentes*, et celles dans lesquelles la ST et la DT ne coïncident pas spatialement, appelées *incongruentes*.

Dans leur étude, Khan et al. (2015) ont utilisé une telle double-tâche afin d'examiner comment l'exécution d'une saccade venait influencer les processus de rehaussement de la cible et d'inhibition des positions non visées. A chaque essai, six « 8 numériques » répartis sur un cercle imaginaire autour d'un point central étaient présentés aux participants. Après un certain délai, le point central se transformait en une flèche indiquant la ST. Les participants devaient alors réaliser le plus rapidement possible une saccade vers la ST. Pendant la latence de leur saccade, l'un des stimuli était remplacé par la DT, qui pouvait être un « b, d, q ou un p numérique ». La DT était présentée dans 50% des cas à la position visée et dans 50% des cas à une autre position. Les autres stimuli étaient remplacés par un distracteur, soit des « 2 et des 5 numériques ». Après avoir réalisé leur saccade, les participants devaient répondre quant à l'identité de la DT, parmi les quatre possibilités (b, d, q, p). Dans certains essais, la flèche centrale devenait rouge. Les participants devaient alors arrêter la préparation de leur saccade et garder le regard en fixation (ils devaient cependant continuer de réaliser la tâche de discrimination visuelle sur la DT). Cette tâche permettait de stopper l'exécution de la saccade sans empêcher sa préparation, et d'étudier ainsi spécifiquement l'influence de l'exécution de la saccade sur les processus attentionnels. Dans une tâche additionnelle, les participants devaient garder leur regard au centre de l'écran pendant la totalité de l'expérience, sans jamais réaliser de saccade. Ils devaient alors ignorer les changements de couleur de la flèche centrale lorsqu'ils survenaient. Les résultats montrent que lorsque la saccade est exécutée (dans les essais « saccade » et dans les essais dans lesquels les participants n'ont pas réussi à stopper l'exécution de leur saccade suite à l'apparition d'une flèche rouge), les performances de discrimination ne sont jamais meilleures que lorsque la fixation est maintenue (que ce soit dans les essais dans lesquels l'exécution de la saccade est stoppée ou dans la tâche de fixation). L'exécution de la saccade ne semblait donc pas rehausser

la cible visée comparé à une situation dans laquelle aucune saccade n'est exécutée. Cependant, aux positions non indicées (essais incongruents), les performances de discrimination étaient toujours moins bonnes lorsqu'une saccade était exécutée (dans les essais « saccade » et dans les essais dans lesquels les participants n'ont pas réussi à stopper l'exécution de leur saccade suite à l'apparition d'une flèche rouge) que lorsque la fixation était maintenue (tâche de fixation ou essais dans lesquels les participants ont réussi à stopper l'exécution de leur saccade). Ainsi, l'exécution d'une saccade semble intensifier le processus d'inhibition des positions non visées, expliquant les performances de discrimination moins bonnes à ces positions lors des essais incongruents.

Il est important de noter que ce que la cible attentionnelle n'est pas forcément la cible visée par une saccade oculaire. Nous sommes tout à fait capables d'orienter notre attention sans bouger les yeux (comme dans la tâche de fixation de Khan et al., 2015) : c'est ce que l'on appelle l'attention *covert* (Posner, 1980). Cependant, à partir du moment où nous réalisons une saccade vers un objet visuel, notre attention est irrémédiablement déplacée vers cet objet (Hoffman & Subramaniam, 1995). C'est l'attention *overt*. Bien que cette distinction entre les orientations *covert* et *overt* de l'attention soit encore utilisée aujourd'hui, de nombreuses recherches montrent un lien étroit entre ces deux types d'attention (Rizzolatti et al., 1987; Hoffman & Subramaniam, 1995; Kowler et al., 1995; Deubel & Schneider, 1996; Doré-Mazars et al., 2004; Kristjánsson, 2011). Rizzolatti et al. (1987) proposent une **théorie prémotrice de l'attention**, selon laquelle la sélection attentionnelle d'une cible de manière *covert* correspondrait à la préparation du programme moteur afin d'exécuter une saccade vers cette cible. Des corrélats neuro-anatomiques communs au réseau saccadique et au réseau de l'attention visuelle viennent d'ailleurs étayer cette théorie (Corbetta et al., 1998; Corbetta, 1998; Corbetta & Shulman, 2002). A ce sujet, l'étude en électroencéphalographie de Kulke et al. (2016) montre une plus grande activité frontale lors des déplacements *covert* que lors des déplacements *overt* de l'attention. Les auteurs proposent que cette activité reflète l'inhibition de l'exécution de la saccade vers la cible sélectionnée attentionnellement. De plus, il semblerait que ce couplage entre cibles saccadique et attentionnelle soit obligatoire et sélectif, *i.e.*, restreint à la position de la cible pour la saccade (Deubel & Schneider, 1996).

Bien que de nombreuses recherches aient confirmé le couplage proposé par la théorie prémotrice de l'attention entre saccades et attention visuelle, de récentes études tendent à nuancer cette théorie en mettant en évidence des situations dans lesquelles le couplage n'opère pas (Collins et al., 2010; Klapetek et al., 2016). L'étude de Klapetek et al. (2016) consistait en une double tâche d'antisaccades (réaliser une saccade vers la position opposée à la cible indicée) et de discrimination d'orientation visuelle de la DT (*i.e.*, déterminer si elle est orientée dans le sens horaire ou anti-horaire), qui pouvait apparaître soit à la position de la cible visuelle déclenchant l'antisaccade (*i.e.*, à la position opposée à l'arrivée de l'antisaccade), soit à la position d'arrivée de l'antisaccade (*i.e.*, à la position opposée à la cible visuelle déclenchant l'antisaccade), soit à une autre position. Leurs résultats montrent que lorsque l'antisaccade est correctement réalisée, les performances de discrimination sont très élevées à la fois pour les DT apparaissant sur la cible visuelle déclenchant l'antisaccade et sur la position d'arrivée de l'antisaccade, mais sont très mauvaises aux autres positions. Cela suggère qu'avant l'exécution d'une antisaccade, l'attention est partagée entre la cible visuelle et la position en miroir,

vers laquelle l'antisaccade sera exécutée. La théorie prémotrice de l'attention aurait au contraire prédit que l'attention ne soit portée qu'à la position en miroir de la cible visuelle, *i.e.*, à la position visée par l'antisaccade. Dans l'**Article 3**, nous avons utilisé un protocole proche de celui de Khan et al. (2015) afin d'examiner l'influence de la dominance oculaire sur les sélections saccadique et attentionnelle, et sur les processus de rehaussement de la cible et d'inhibition des positions non visées.

Résumé du Chapitre 1

Pour explorer notre environnement visuel, nous réalisons chaque jour plus de 200 000 mouvements rapides des yeux, appelés saccades oculaires. Les différentes parties de la rétine ne traitant pas l'environnement visuel de manière équivalente, ces saccades oculaires permettent de placer les objets d'intérêt sur la partie de l'œil ayant la plus haute acuité visuelle, la fovéa. Pour effectuer ces mouvements, le système visuel doit d'abord traiter l'information visuelle *via* la voie rétino-géniculo-striée, puis la transmettre au système saccadique. Ce dernier va effectuer une transformation sensori-motrice : il va convertir les coordonnées visuelles de la cible pour la saccade en coordonnées motrices, et transmettre la commande aux muscles extra-oculaires. C'est à cette étape que le système saccadique va choisir « quand partir » et « où aller ». Des processus de bas-niveau (taille, luminance) et de haut-niveau (objectifs, tâche, intérêt) vont intervenir dans ce choix, et influencer le calcul des paramètres de la saccade. Cette dernière pourra être décrite par différents paramètres temporels, spatiaux et dynamiques. Elle pourra être déclenchée de manière réactive ou volontaire. Les saccades réactives sont des mouvements automatisés exécutés rapidement, tandis que le déclenchement des saccades volontaires est plus lent. Ces deux types de saccades se différencient par leurs bases neurophysiologiques. Dans les **Articles 1 & 2** de cette thèse, nous montrerons que la dominance oculaire influence le calcul des coordonnées motrices de la saccade (*i.e.*, « où aller »). Nous verrons que cela est valable que la saccade soit déclenchée de manière réactive ou volontaire. Au delà de la sélection saccadique, il est possible de sélectionner une cible visuelle de l'environnement sans bouger les yeux. C'est la sélection attentionnelle. La théorie prémotrice de l'attention prévoit toutefois que la sélection attentionnelle reflète la préparation d'une saccade vers la cible d'intérêt. Il existerait ainsi un couplage obligatoire et sélectif entre les sélections saccadique et attentionnelle. Ces sélections sont permises d'une part par le rehaussement de la cible visée, et d'autre part par l'inhibition des autres positions de l'environnement visuel. Dans l'**Article 3**, nous examinerons l'influence de la dominance oculaire sur les sélections saccadique et attentionnelle et sur les processus de rehaussement de la cible et d'inhibition des autres positions.

Chapitre 2

Asymétries perceptives et motrices

Sommaire

2.1 Asymétries « classiques »	51
2.1.1 Asymétries fonctionnelles	51
2.1.2 Préférences latérales	57
2.2 Asymétries du système visuo-moteur	59
2.2.1 Asymétrie naso-temporale	59
2.2.2 Asymétrie centripète-centrifuge	63
2.2.3 Autres asymétries du système visuo-moteur	65

Dans le Chapitre 1, nous avons vu que les paramètres des saccades oculaires pouvaient être influencés par les propriétés physiques des stimuli visuels et par les buts de l'observateur. L'un des objectifs de cette thèse est d'étudier si ces paramètres peuvent également être modulés par la dominance oculaire des individus. Notamment, de par les bases neurophysiologiques de la dominance oculaire (abordées à la section 3.2.3 du Chapitre 3), nous prévoyons que cette dernière engendre des asymétries entre les paramètres des saccades dirigées vers les hémichamps controlatéral et ipsilatéral à l'œil dominant. Cependant, avant d'étudier les asymétries liées à la dominance oculaire, nous devons connaître les asymétries préexistant dans le système visuo-moteur. Dans ce chapitre, avant d'aborder les asymétries du système visuo-moteur je présenterai les asymétries fonctionnelles classiquement décrites ainsi que les préférences latérales de l'Homme.

2.1 Asymétries « classiques »

2.1.1 Asymétries fonctionnelles

Bien qu'il soit désormais admis qu'une fonction cognitive donnée est gérée par un large réseau neuronal bi-hémisphérique (Bradshaw & Nettleton, 1981), certaines latéralisations demeurent (Hervé et al., 2013). Bradshaw & Nettleton (1981) proposent que ces asymétries fonctionnelles seraient des différences quantitatives plutôt que qualitatives : l'hémisphère « spécialisé » dans une

fonction cognitive donnée est celui dans lequel se situe le point de départ du réseau neuronal dédié à cette fonction cognitive, et dans lequel ce réseau est le plus étendu. Il n'a cependant pas l'exclusivité du contrôle de la fonction cognitive en question. Néanmoins, nous verrons que cet avantage quantitatif suffit à engendrer des asymétries comportementales importantes entre hémichamps visuels gauche et droit, et entre hémicorps gauche et droit (pour revues, voir Serrien et al., 2006; Dien, 2008). Il y a plus de cent-cinquante ans, Dax (1836) et Broca (1861) présentaient déjà leurs études des cerveaux de patients aphasiques, démontrant le rôle prépondérant de la troisième circonvolution frontale gauche dans l'articulation du langage. Cette découverte a engendré de nombreuses recherches sur les relations entre fonctions langagières et hémisphère gauche, et amené notamment Wernicke (1900) à découvrir l'implication du cortex temporal gauche dans la compréhension du langage. Il faudra attendre plusieurs années pour que les chercheurs commencent à s'intéresser aux fonctions de l'hémisphère droit, et montrent sa relation avec les aptitudes visuo-spatiales (Semmes, 1968). La spécialisation de l'hémisphère droit pour les aptitudes visuo-spatiales va revêtir une importance cruciale pour notre propos étant donnée la nature visuo-spatiale de la tâche de saccades oculaires.

Ce sont les travaux de Roger W. Sperry qui vont dynamiser les recherches sur la spécialisation hémisphérique et permettre sa popularisation auprès du grand public. Sperry (1981) a examiné les performances de patients *split-brain*, i.e., ayant subi une ablation du **corps calleux**, l'amas de substance blanche situé entre les deux hémisphères cérébraux et permettant à ces derniers de communiquer entre eux. Au début du vingtième siècle, le corps calleux était parfois sectionné en cas d'une épilepsie pharmaco-résistante afin d'éviter qu'elle ne se propage d'un hémisphère à l'autre. Sperry a montré que l'impossibilité des hémisphères de ces patients à communiquer entre eux permettait d'observer la réponse spécifique de chaque hémisphère à une tâche donnée. Pour cela, il a utilisé un paradigme en hémichamps visuels divisés consistant à maintenir le regard du patient en fixation centrale et à présenter un stimulus dans un hémichamp visuel uniquement. Ainsi, du fait du croisement des voies optiques (voir la Figure 1.3 du Chapitre 1) le stimulus est traité par l'hémisphère controlatéral, et uniquement par cet hémisphère chez les patients *split-brain* puisque l'absence de corps calleux empêche le transfert inter-hémisphérique de l'information. Sperry montre par exemple que la main droite (contrôlée par l'hémisphère gauche) des patients *split-brain* ne peut saisir que les objets présentés dans leur hémichamp visuel droit, tandis que leur main gauche (contrôlée par l'hémisphère droit) ne peut saisir que les objets présentés dans leur hémichamp visuel gauche. Cette méthodologie, qui a valu à Sperry l'obtention du Prix Nobel de Physiologie ou Médecine en 1981, a ensuite été largement utilisée afin de mettre en évidence la latéralisation des fonctions cognitives (pour revue, voir Gazzaniga, 2005). Ainsi, la capacité des patients *split-brain* à réaliser des tâches langagières dans leur hémichamp visuel droit uniquement (Gazzaniga, 1982) et des tâches visuo-spatiales dans leur hémichamp visuel gauche uniquement (Nebes, 2005; Corballis et al., 1999) a confirmé la latéralisation des aptitudes langagières et visuo-spatiales dans les hémisphères gauche et droit, respectivement.

Les recherches menées sur des patients *split-brain* ont cependant été critiquées en raison de la présence de connexions inter-hémisphériques sous-corticales résiduelles (Lambert, 1991; Corballis, 1994). L'ablation ne concerne d'ailleurs souvent qu'une partie du corps calleux, laissant un transfert

possible de l'information d'un hémisphère à l'autre par les fibres restantes n'ayant pas été sectionnées. Le transfert inter-hémisphérique de l'information revêt une importance cruciale pour le traitement cortical de l'information, et a inspiré une autre ligne de recherches s'y étant spécifiquement consacrée. Afin de mesurer le temps de transfert inter-hémisphérique chez les sujets sains, Poffenberger (1912) a proposé d'utiliser une tâche de détection visuelle dans un paradigme en champs visuels divisés. Dans son paradigme, les participants devaient maintenir leur regard en fixation centrale et une cible visuelle apparaissait aléatoirement dans leur hémichamp visuel gauche ou droit. Leur tâche était d'appuyer le plus rapidement possible sur un bouton-réponse avec l'une de leurs mains à l'apparition de la cible visuelle. Dans la tâche de Poffenberger (voir aussi Marzi, 1999, pour une description du paradigme), les participants devaient réaliser plusieurs blocs successifs en utilisant alternativement leur main gauche et leur main droite. Pour chacune des mains, la comparaison des temps de réaction manuels pour les cibles apparaissant à gauche et à droite permettait une estimation du temps de transfert inter-hémisphérique. Prenons l'exemple d'un bloc dans lequel les participants répondent avec leur main droite. Dans les essais dans lesquels la cible visuelle apparaît dans l'hémichamp droit, la stimulation visuelle est traitée par le V1 gauche. La main droite étant gérée par le cortex moteur primaire gauche, aucun transfert inter-hémisphérique de l'information visuelle n'est alors requis pour initier la réponse motrice manuelle. Cependant, lorsque la cible visuelle apparaît dans l'hémichamp gauche, elle est traitée par l'hémisphère droit qui doit donc transmettre l'information visuelle au cortex moteur gauche afin d'initier la réponse motrice de la main droite. Poffenberger (1912) propose d'estimer le temps de transfert inter-hémisphérique en soustrayant les temps de réaction obtenus à ces deux conditions, et ce pour chacune des mains. Les conditions dans lesquelles les participants répondent avec leur main droite donneraient alors une estimation du temps de transfert de l'information visuelle de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche, tandis que les conditions dans lesquelles ils répondent avec leur main gauche donneraient une estimation du temps de transfert de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit. La méta-analyse de Marzi et al. (1991) sur seize études ayant utilisé le paradigme de Poffenberger suggère que le temps de transfert inter-hémisphérique n'est pas équivalent selon l'hémisphère dont l'information provient (voir aussi Marzi, 2010). Il serait en effet plus rapide de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche (≈ 2.3 ms en moyenne) que de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit (≈ 5.3 ms en moyenne). Nous verrons cependant dans la section 3.2.4 du Chapitre 3 que cette asymétrie de temps de transfert de l'information pourrait être liée à la dominance oculaire des individus (Chaumillon et al., 2014).

Ensemble, les études utilisant le paradigme de Poffenberger et celles impliquant des patients *split-brain* ont amené le transfert inter-hémisphérique au cœur des recherches s'intéressant aux asymétries fonctionnelles. La théorie de Banich propose d'ailleurs que les hémisphères ne fonctionnent que très rarement séparément (Banich, 1998; Weissman & Banich, 2000; Banich, 2003; Yoshizaki et al., 2007). Cela ne serait le cas que pour l'exécution de tâches simples (e.g., juger si deux lettres sont perceptivement identiques : « A » est identique à « A » mais différent de « B »). Pour la réalisation de tâches plus complexes (e.g., juger si deux lettres ont le même nom : « A » a le même nom que « a » mais pas que « b »), les deux hémisphères seraient recrutés afin de combiner leurs ressources et de réaliser la tâche le plus efficacement possible (Weissman & Banich, 2000). Notons toutefois que cette

théorie conserve le postulat que la plupart des fonctions cognitives seraient initialement traitées par un hémisphère donné. Il semblerait que cette latéralisation engendre un avantage attentionnel dans l'hémichamp contralatéral à l'hémisphère spécialisé pour la tâche à réaliser (Kinsbourne, 1970). Ainsi, lors de la réalisation d'une tâche de nature langagière (comme par exemple une tâche de décision lexicale), nos performances sont meilleures (pourcentages de bonnes réponses plus élevés ou temps de réaction plus courts) lorsque le mot est présenté dans l'hémichamp visuel droit que lorsqu'il est présenté dans l'hémichamp gauche (e.g., Mishkin & Forgays, 1952; Nicholls et al., 2001; Hunter & Brysbaert, 2008; Vergilino-Perez et al., 2012b). A l'inverse, nos performances sont meilleures dans l'hémichamp visuel gauche que dans l'hémichamp droit pour la réalisation d'une tâche visuo-spatiale comme par exemple l'évaluation de la distance entre deux cibles ou l'évaluation de la symétrie d'une figure géométrique (e.g., Kimura, 1973; Sheehan & Smith, 1986; Brysbaert, 1994; Marsolek et al., 2002).

La relation entre la partie gauche de l'espace et la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale peut également être abordée par la clinique et l'étude de patients héminégligents (pour revues, voir Vallar, 1993, 1998). Suite à une lésion de la jonction temporo-pariétale droite, ces patients sont incapables de porter attention à la partie gauche de l'espace, et parfois même à leur hémicorps gauche. Lors de la copie d'un dessin ou lors de l'estimation du milieu d'une ligne, ces patients ne vont alors recopier que la partie droite du dessin ou réaliser une erreur de bissection vers la droite (e.g., Kandel et al., 2000; Kerkhoff, 2001). Certaines patientes ou certains patients vont même jusqu'à ne se maquiller ou ne se raser que la partie droite de leur visage (Bartolomeo et al., 2007; Makashvili & Nikoleishvili, 2017). Les troubles attentionnels bien plus prononcés et handicapants des patients héminégligents par lésion droite que des patients héminégligents par lésion gauche (Vallar, 1998) ont considérablement renforcé l'idée d'un contrôle majoritairement droit des fonctions visuo-spatiales, et plus particulièrement de l'attention visuo-spatiale (Mesulam, 1981, 1999; Nicholls & Roberts, 2002; Thiebaut de Schotten et al., 2011; Toba et al., 2011; Szczepanski & Kastner, 2013). Chez le sujet sain, les performances à une tâche de bissection de lignes semblent également rendre compte de la latéralisation de l'attention visuo-spatiale. Contrairement aux patients héminégligents, les participants sains n'estiment pas le milieu d'une ligne plus à droite qu'il ne l'est, mais plus à gauche (Bowers & Heilman, 1980). Ce phénomène, baptisé *pseudonégligence*, serait du à l'implication majoritaire de l'hémisphère droit dans la tâche de bissection de lignes (en raison de la nature visuo-spatiale de la tâche). Cela engendrerait une sur-représentation de l'hémi-espace gauche, amenant à la négligence d'une partie de l'hémi-espace droit (pour revue, voir Jewell & McCourt, 2000). C'est ce qui a par la suite été appelé un *biais attentionnel* vers l'hémichamp gauche, présent lors de la réalisation de tâches visuo-spatiales en raison de la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale (e.g., Mesulam, 1981, 1999; Nicholls & Roberts, 2002; Toba et al., 2011; Zago et al., 2017). Ce biais attentionnel a été confirmé par les données de la neuro-imagerie (e.g., Szczepanski & Kastner, 2013; Zago et al., 2017) montrant une activation majoritaire de l'hémisphère droit lors de la réalisation de tâches visuo-spatiales. Il semblerait que l'une des principales composantes du réseau attentionnel soit le faisceau longitudinal supérieur (FLS) faisant communiquer les cortex pariétal et frontal (pour revue, voir Corbetta & Shulman, 2002). Grâce à l'imagerie par résonance

magnétique par tenseur de diffusion (analyse du réseau de substance blanche), Thiebaut de Schotten et al. (2011) ont examiné comment l'anatomie du FLS différait entre les deux hémisphères. Le FLS est décomposable en trois sous-faisceaux : les FLS dorsal (FLS I), médian (FLS II) et ventral (FLS III). Les auteurs montrent que si le FLS I est distribué symétriquement entre les deux hémisphères, le FLS II a tendance à être plus dense dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche, et le FLS III est fortement latéralisé à droite. De manière intéressante, Thiebaut de Schotten et al. (2011) montrent que le degré de latéralisation du FLS II corrèle avec le degré de pseudonégligence observé chez les individus. Autrement dit, les individus ayant un FLS II très latéralisé à droite sont ceux pour qui l'erreur de bisection est la plus à droite lorsqu'ils doivent estimer le milieu d'une ligne. Il semblerait ainsi que la bisection de ligne soit une tâche permettant d'estimer le *degré de latéralisation* de l'attention visuo-spatiale, et donc l'intensité du biais attentionnel présenté par des individus neurologiquement sains (voir aussi Zago et al., 2017).

Il est important de garder à l'esprit que ce biais attentionnel n'est pas restreint à la tâche de bisection et peut être observé lors de la réalisation de nombreuses tâches visuo-spatiales. Lors d'une tâche de recherche visuelle consistant à indiquer l'identité d'une lettre (dire si c'est un « X » ou un « N ») présentée parmi d'autres lettres, Thomas & Nicholls (2018) ont par exemple montré que l'apparition soudaine d'un distracteur (un personnage de dessin animé) dans l'hémichamp visuel gauche améliorait les performances (*i.e.*, diminuait les temps de réaction manuels pour répondre quant à l'identité de la cible) comparé aux essais sans distracteur. L'apparition d'un distracteur dans l'hémichamp visuel droit n'affectait cependant pas les performances des participants comparé à la situation sans distracteur, suggérant que cet effet était lié au biais attentionnel vers la gauche. Cela va avoir une importance cruciale pour notre propos dans la mesure où les **Articles 1 & 2** de cette thèse traitent de l'influence de la dominance oculaire sur les effets des distracteurs sur les paramètres des saccades. Nous verrons d'ailleurs que les effets du biais attentionnel sur l'EG et le RDE coexistent avec ceux de la dominance oculaire. Notons toutefois que contrairement aux études présentées dans cette thèse, dans l'expérience de Thomas & Nicholls (2018) les participants devaient maintenir leur regard fixe au centre de l'écran et les stimuli apparaissaient sur un cercle imaginaire autour de la croix qu'ils fixaient. Ils ne réalisaient donc pas de saccades oculaires.

La dichotomie entre les fonctions langagières de l'hémisphère gauche et les fonctions visuo-spatiales de l'hémisphère droit n'est pas la seule spécialisation hémisphérique ayant été reportée. Les hémisphères cérébraux pourraient également se distinguer non pas par le contenu des informations, mais par le type de traitement pour lequel ils sont « spécialisés » (pour revue, voir Dien, 2008). Ainsi, l'hémisphère gauche serait plus efficace pour évaluer des *relations catégorielles qualitatives* entre les objets (*e.g.*, au dessus ou en dessous) tandis que l'hémisphère droit évaluerait plus efficacement les *relations de coordonnées quantitatives* (*e.g.*, à une distance de moins de trois millimètres ou de plus de trois millimètres) (Kosslyn et al., 1989, 1998; Jager & Postma, 2003). Une autre distinction ayant été proposée oppose le caractère *analytique* des traitements effectués par l'hémisphère gauche au caractère *configural* de ceux effectués par l'hémisphère droit (Carey & Diamond, 1977). La distinction entre les traitements analytique et configural diffère de la distinction entre relations catégorielles et de coordonnées par le fait qu'elle renvoie à l'organisation interne d'un objet,

et non à la nature des relations entre différents objets. L'asymétrie hémisphérique entre traitements analytiques et configuraux pourrait d'ailleurs expliquer celle proposée entre aptitudes langagières et visuo-spatiales : la lecture requiert par exemple un traitement analytique afin d'identifier la forme des lettres composant les mots, tandis que la tâche de bissection de lignes demande un traitement configural de la ligne afin d'en estimer le milieu. Cette distinction a ensuite été généralisée aux propriétés des objets visuels, avec l'idée que l'hémisphère gauche serait spécialisé pour le traitement des *hautes fréquences spatiales* tandis que l'hémisphère droit serait spécialisé pour le traitement des *basses fréquences spatiales* (Sergent, 1982, 1983; Peyrin et al., 2003). Dien (2008) propose que les trois distinctions « relations catégorielles vs. de coordonnées », « traitements analytique vs. configural » et « hautes vs. basses fréquences spatiales » pourraient être résumées par les résultats observés face à des stimuli dits *hiérarchisés*, comme par exemple une lettre (disons un T) composée à partir de plusieurs petits exemplaires d'une autre lettre (disons des petits E). Les expériences en champs visuels divisés montrent que le champ visuel droit est avantagé pour le traitement *local* des petits E, tandis que le champ visuel gauche est avantagé pour le traitement *global* du grand T (Martin, 1979; Van Kleeck, 1989; Fink et al., 1996; Brederoo et al., 2017). L'avantage de l'hémisphère gauche pour le traitement analytique, catégoriel et des hautes fréquences amènerait ainsi au traitement local de l'information dans l'hémichamp visuel droit, tandis que l'avantage de l'hémisphère droit pour le traitement configural, de coordonnées et des basses fréquences spatiales amènerait au traitement global de l'information dans l'hémichamp visuel gauche. De manière intéressante pour notre propos, il a été proposé que la latéralisation des traitements local et global soit en partie localisée dans les aires visuelles du cerveau (Sasaki et al., 2001; Musel et al., 2013). Dans cette thèse, nous verrons que les effets de cette latéralisation co-existent avec ceux de la dominance oculaire. L'implication des aires visuelles dans la latéralisation des traitements local et global pourrait donc expliquer cette coexistence au vu de la place de V1 dans les corrélats neuro-anatomiques de la dominance oculaire (voir la section 3.2.3 du Chapitre 3). Dans cette thèse, nous verrons que la spécialisation hémisphérique pour les traitements local et global peut (1) impacter l'effet d'un distracteur sur l'amplitude de la saccade dans un paradigme d'effet global (**Article 2** page 116), et (2) engendrer des performances de discrimination visuelle différentes entre hémichamps gauche et droit (**Article 3** page 134).

Depuis la mise en évidence des différentes dichotomies entre les deux hémisphères cérébraux décrites dans cette section, de nouveaux modèles de la latéralisation hémisphérique ont émergé afin de fournir une vision intégrée des asymétries fonctionnelles. Dien (2008) a par exemple proposé le modèle de Janus, selon lequel les hémisphères cérébraux auraient des rôles complémentaires et les asymétries fonctionnelles seraient liées à des considérations évolutives. Il propose que le rôle de l'hémisphère gauche serait d'anticiper les scénarios futurs afin de choisir celui qui est le plus approprié, tandis que le rôle de l'hémisphère droit serait d'intégrer les informations actuelles aux informations passées afin de détecter immédiatement les événements nouveaux ou inattendus. Notons que le modèle de Dien (2008) propose un regard unifié sur les asymétries fonctionnelles « classiques », mais ne remet pas en question leur existence.

2.1.2 Préférences latérales

En plus des asymétries fonctionnelles décrites dans la section précédente, l'Homme présente de nombreuses préférences latérales, utilisant une main, un pied et un œil donnés plutôt que l'autre pour écrire, taper dans la balle et regarder dans un microscope, respectivement. Celle ayant été et étant encore aujourd'hui la plus étudiée est sans nul doute la latéralité manuelle. Une hypothétique relation entre la spécialisation de l'hémisphère gauche pour le langage et la forte proportion de droitiers dans la population a en effet attisé la curiosité des chercheurs (e.g., Milner, 1971; Bradshaw, 1980; McManus & Bryden, 1992; Stucchi & Viviani, 1993; Perelle & Ehrman, 1994; Knecht et al., 2000a,b; Khedr et al., 2002). Pourtant, les études phylogénétiques reportent l'existence d'une préférence pour la main droite chez nos cousins les primates, alors même qu'ils sont dénués de langage. Fagot & Vauclair (1988a) ont fait réaliser à des gorilles une tâche consistant à aligner visuellement deux petites fentes à l'aide de l'une de leurs mains. Sept des huit gorilles ont utilisé leur main droite. Les mêmes auteurs ont par ailleurs trouvé des résultats similaires chez le babouin (Fagot & Vauclair, 1988b). Au sein même de l'espèce humaine, des études basées sur l'analyse d'outils préhistoriques (Rugg & Mullane, 2001; Dominguez-Ballesteros & Arrizabalaga, 2015) et de peintures rupestres (Verbrugge, 1976; Groenen, 1988) montrent qu'il y a plus de 100 000 ans nos ancêtres étaient déjà 85 à 90% de droitiers, alors qu'ils n'avaient pas encore acquis l'écriture. Les peintures rupestres représentant des mains pouvaient être réalisées de deux façons : les mains *positives* étaient réalisées en enduisant la main de peinture puis en appliquant la paume sur la paroi, et les mains *negatives* étaient réalisées en utilisant une main comme pochoir sur laquelle de la peinture liquide était projetée. En analysant 298 peintures dans 17 grottes françaises, Verbrugge (1976) a montré que la plupart des mains positives représentaient des mains droites, et que les mains négatives étaient généralement des mains gauches. Les droitiers se servant de la main gauche comme appui, l'ensemble de ces données témoigne donc bien d'une prévalence de la main droite chez nos ancêtres (voir aussi Azémar, 2003, pp. 17-31). Aujourd'hui, la proportion d'individus droitiers est de 90% (Bourassa et al., 1996), soit la même qu'il y a 100 000 ans. Cela suggère que l'utilisation du langage et de l'écriture n'est pas le seul facteur à l'origine de cette latéralité. De plus, l'étude longitudinale de Hepper et al. (1991, 2005) montre que les fœtus humains de quinze semaines ont déjà une préférence droite pour la succion du pouce, et que cette préférence est conservée à l'âge de 10-12 ans (les soixante enfants qui montraient une préférence droite *in utero* sont tous restés droitiers, et parmi les quinze qui montraient une préférence gauche *in utero*, seulement cinq sont devenus droitiers). La préférence de l'Homme pour la main droite semble donc établie bien avant l'acquisition du langage.

Notons cependant que dans les études actuelles les individus ne sont plus simplement regroupés en deux groupes selon la main avec laquelle ils écrivent. Elles utilisent des questionnaires de latéralité (pour revue, voir Fagard, 2004, pp. 18-28) afin de placer les individus sur un continuum de latéralité manuelle, de 100% gaucher à 100% droitier. Le score obtenu à ces questionnaires semble lié au degré de latéralisation des fonctions langagières et spatiales dans le cerveau (Binder et al., 1996; Hervé et al., 2013; Mellet et al., 2014), et impacte par conséquent les asymétries perceptives et motrices présentées précédemment telles que la pseudonégligence (Zago et al., 2016, 2017; Ochando & Zago, 2018). Bien que la préférence de l'Homme pour la main droite soit apparue bien avant l'acquisition

du langage et de l'écriture, le score de latéralité manuelle semble ainsi lié au degré de latéralisation hémisphérique. Notons cependant que beaucoup de facteurs génétiques et environnementaux participent à l'établissement de la latéralité manuelle, et que les mécanismes exacts amenant 90% des Hommes à être droitiers ne sont encore aujourd'hui pas tous identifiés (Ghirlanda & Vallortigara, 2004; Sainburg, 2014).

Bien que ce soit celle pour laquelle la littérature est la plus riche, la préférence manuelle n'est pas la seule latéralité présentée par l'Homme. Nous avons également des préférences podale et oculaire qui, comme la latéralité manuelle, impactent nos performances perceptives et motrices. Les études d'Elias (Elias & Bryden, 1998; Elias et al., 1998) suggèrent par exemple que la préférence podale serait un meilleur prédicteur de la latéralisation hémisphérique du langage et du traitement des émotions que la latéralité manuelle. Un lien a d'ailleurs été proposé entre les préférences manuelle et podale (Peters & Durdin, 1979; Augustyn & Peters, 1986), les droitiers étant plus rapides pour taper du pied droit que du pied gauche. Toutefois, notons que dans ces études les individus gauchers ne semblaient pas montrer de liens entre leurs latéralités manuelle et podale. Une indépendance de ces deux latéralités est au contraire proposée par Chapman et al. (1987), qui suggèrent que la meilleure façon de prédire le degré de latéralisation cérébrale d'un individu est d'analyser ses latéralités manuelle et podale comme deux indicateurs complémentaires.

Comme nous le verrons dans le Chapitre 3 et dans les cinq études présentées dans cette thèse, la dominance oculaire peut elle aussi impacter nos capacités perceptives et motrices. Un lien a également été proposé entre la dominance oculaire et la latéralité manuelle (Dane & Gümüstekin, 2002). Pourtant, la méta-analyse réalisée par Bourassa et al. (1996) sur plus de 54 000 individus montre que s'ils existent, les liens entre la latéralité manuelle et la dominance oculaire sont très faibles. Notons d'ailleurs que de nombreuses études s'accordent sur une absence de liens entre latéralité manuelle et dominance oculaire (Coren & Kaplan, 1973; Porac & Coren, 1975; McManus et al., 1999; Pointer, 2001; Mapp et al., 2003). De manière intéressante toutefois, les participants gauchers ayant un œil dominant droit semblent présenter un avantage certain dans les duels sportifs à haute incertitude spatio-temporelle et sont par exemple très représentés sur les podiums d'escrime aux Jeux Olympiques (Azémar et al., 2008). L'œil dominant étant en majeure partie lié à l'hémisphère qui lui est ipsilatéral (Erdogan et al., 2002; Shima et al., 2010, voir Chapitre 3) et la main dominante étant initialement gérée par l'hémisphère contralatéral, Azémar et al. (2008) proposent que les individus gauchers avec un œil dominant droit fassent l'économie d'un temps de transfert inter-hémisphérique en activant principalement leur hémisphère droit. Chez les sportifs de haut niveau, ces quelques millisecondes d'économie suffisent pour accéder au podium. Cette hypothèse a été confirmée par l'étude en IRMf de Petit et al. (2015) montrant que le réseau de l'attention visuo-spatiale était particulièrement latéralisé à droite chez les gauchers ayant un œil dominant droit par rapport aux autres individus, leur permettant d'utiliser principalement leur hémisphère droit pour les traitements visuo-spatiaux (voir aussi Chaumillon et al., 2018).

D'autres études enfin proposent que les trois préférences latérales soient liées, et représentent un même facteur de latéralisation parfois appelé *sidedness*¹ (Coren, 1993; Tran et al., 2014; Tran

1. La traduction littérale en français serait « latéralité »

& Voracek, 2015). Tran & Voracek (2015) vont même jusqu'à proposer l'existence d'un gène sur le chromosome X codant la *sidedness* (voir aussi Annett, 2000). Les différentes études citées dans cette section témoignent néanmoins d'influences propres à chaque préférence latérale sur les compétences perceptives, motrices et cognitives, et soulignent l'importance de prendre en compte les préférences latérales pour l'étude du comportement humain. Dans le Chapitre 3, nous verrons notamment que les individus peuvent montrer des performances perceptives et visuo-motrices différentes selon leur dominance oculaire.

2.2 Asymétries du système visuo-moteur

2.2.1 Asymétrie naso-temporale

En raison de l'architecture du système visuel, les deux hémichamps ne sont pas égaux pour la réalisation de tâches perceptives ou visuo-motrices. Nous avons vu dans le Chapitre 1 que le nerf optique de chaque œil était composé de 60% de fibres provenant de l'hémirétine nasale et 40% de fibres provenant de l'hémirétine temporale (Curcio et al., 1987; Curcio & Allen, 1990). Dans chaque nerf optique, les fibres provenant de l'hémirétine nasale sont également plus denses et plus larges que celles provenant de l'hémirétine temporale. Cela est dû au fait que l'hémirétine nasale de chaque œil contient une densité de cônes et de cellules ganglionnaires plus importante que l'hémirétine temporale (Curcio & Allen, 1990). Comme illustré dans la Figure 2.1, cette asymétrie naso-temporale (ANT) de la rétine et des fibres du nerf optique va se répercuter à toutes les étapes corticales et sous-corticales du traitement de l'information visuelle. La voie rétino-tectale vers le CS est en effet directement impactée car dans le CS les projections en provenance de l'hémirétine nasale sont plus larges et plus denses que celles en provenance de l'hémirétine temporale (Sterling, 1973; Hubel et al., 1975; Tigges & Tigges, 1981; Itaya & Van Hoesen, 1983). Cette ANT colliculaire trouvée chez le chat et le singe a d'ailleurs été confirmée chez l'Homme (Sylvester et al., 2007) en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) avec une activation plus forte du CS par des stimuli présentés dans l'hémichamp temporal (stimulation de l'hémirétine nasale) que dans l'hémichamp nasal (stimulation de l'hémirétine temporale). La même étude reportait cependant que les activations du CGL n'étaient pas modulées par l'hémirétine dont provenait l'information, suggérant que l'ANT serait restreinte à la voie rétino-tectale du traitement de l'information visuelle (Sylvester et al., 2007). Pourtant, plus de vingt ans auparavant Connolly & Van Essen (1984) montraient un avantage des projections de l'hémirétine nasale dans le CGL des macaques comparées à celles de l'hémirétine temporale, suggérant la présence d'ANT dans la voie rétino-géniculo-striée. La présence d'ANT dans la voie rétino-géniculo-striée a d'ailleurs été confirmée par la mise en évidence d'ANT dans le cortex visuel primaire (V1), structure finale de cette voie du traitement de l'information visuelle (Tychsen & Burkhalter, 1997; Toosy et al., 2001). Tychsen & Burkhalter (1997) ont par exemple montré que dans la couche IVC de V1 les colonnes de dominance oculaire recevant les fibres des hémirétines nasales (*i.e.*, les colonnes de l'œil gauche dans V1 droit et les colonnes de l'œil droit dans V1 gauche) étaient plus larges et occupaient une aire plus importante que celles recevant les fibres des hémirétines temporales. Finalement, il semblerait que l'ANT présente au niveau de la rétine et du nerf

optique se propage dans les deux voies visuelles, rétino-tectale et rétino-géniculo-striée. Les avantages de l'hémirétine nasale dans le CS et dans le CGL ont d'ailleurs été mis en évidence au sein d'une même étude (Williams et al., 1995) qui, bien que réalisée chez le singe, a apporté une contribution importante à la découverte d'ANT à la fois dans les voies rétino-tectale et rétino-géniculo-striée.

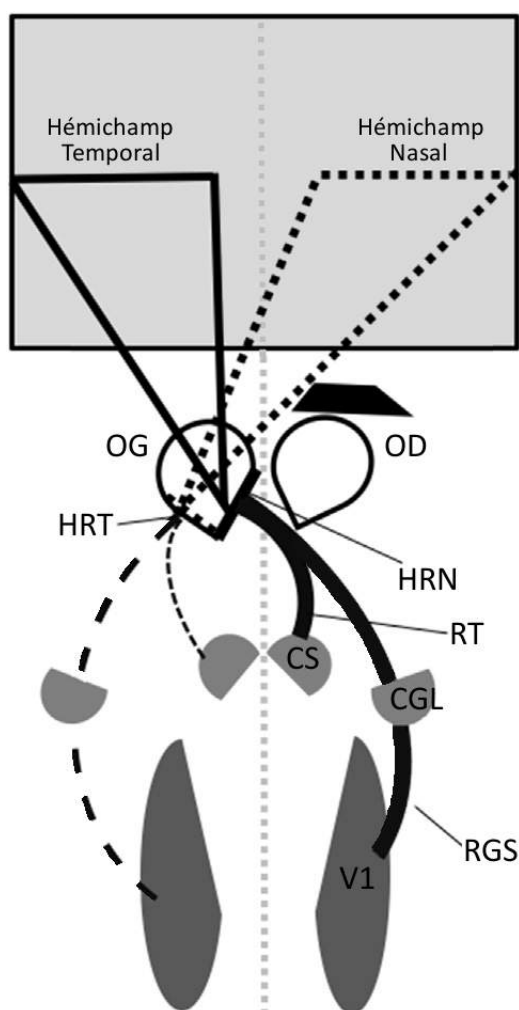


FIGURE 2.1 – Asymétrie naso-temporale des voies visuelles. La répartition inégale entre les fibres en provenance des hémirétines nasale et temporale au sein du nerf optique va se retrouver tout au long des voies rétino-géniculo-striée et rétino-tectale. L'avantage de l'hémirétine nasale (hémichamp visuel temporal) est symbolisé par un trait plein, contre un trait en pointillés pour les projections de l'hémirétine temporale. Seules les projections de la rétine de l'œil gauche sont illustrées, mais celles de la rétine de l'œil droit présentent la même asymétrie. OG = œil gauche, OD = œil droit, HRT = hémirétine temporale, HRN = hémirétine nasale, CS = colliculus supérieur, CGL = corps genouillé latéral du thalamus, V1 = cortex visuel primaire, RT = voie rétino-tectale, RGS = voie rétino-géniculo-striée. *Figure adaptée de Koller & Rafal (2018, p.2).*

Les ANT anatomiques trouvées dans les voies visuelles vont avoir des conséquences importantes sur nos performances perceptives, attentionnelles et visuo-motrices. En effet, une préférence pour l'hémichamp temporal est fréquemment observée dans des expériences en vision monoculaire (en cachant un œil par un cache afin de ne pas tester l'hémichamp nasal d'un œil en même temps que l'hémichamp temporal de l'autre œil). Par exemple, Posner & Cohen (1980) ont présenté à leurs participants deux cibles saccadiques, une dans chaque hémichamp. A chaque essai, les participants devaient réaliser une saccade vers la cible de leur choix. Les résultats montrent une ANT nette, avec en moyenne 79% des saccades dirigées vers l'hémichamp temporal. Notons que si Posner & Cohen (1980) ont proposé que cette asymétrie était liée à l'ANT de la voie rétino-tectale, leurs résultats ont ensuite été retrouvés en utilisant de stimuli colorés (*s-cone stimuli*) perceptibles uniquement par la voie rétino-géniculo-striée (Bompas & Sumner, 2008; Bompas et al., 2008), suggérant l'implication de cette voie dans l'ANT comportementale trouvée par Posner & Cohen (1980). Par ailleurs, afin d'orienter l'attention d'un participant vers un hémichamp donné sans qu'il ne bouge les yeux (*i.e.*, orientation *covert* de l'attention), il est possible d'utiliser un indiçage spatial. La direction vers la-

quelle le participant doit orienter son attention est alors indiquée par une flèche centrale ou par un stimulus flashé en périphérie avant l'apparition de la cible visuelle que le participant doit détecter. Il convient alors de distinguer trois types d'indication spatiale (Posner & Cohen, 1984) :

- un indicage *valide* oriente l'attention dans la direction vers laquelle la cible visuelle que le participant doit détecter apparaîtra,
- un indicage *invalide* oriente l'attention dans la direction opposée à celle vers laquelle la cible visuelle apparaîtra,
- et enfin un indicage *neutre* n'oriente pas l'attention (les deux directions sont indiquées, par une double flèche par exemple).

Classiquement, les temps de réaction (manuels ou saccadiques) sont plus courts après un indicage valide et plus longs après un indicage invalide comparés à un indicage neutre. Notons cependant que lorsqu'un délai long est introduit entre l'apparition de l'indice et l'apparition de la cible, un indicage valide peut alors amener à des temps de réaction plus longs qu'un indicage neutre (Posner & Cohen, 1984). C'est ce qu'on appelle l'*inhibition de retour* : si aucun événement ne survient à la position sur laquelle l'attention a été orientée, elle se désengage de la position en question afin d'explorer un autre endroit de l'espace. La position de laquelle l'attention s'est désengagée est alors inhibée temporairement, pour ne pas ré-explorer une position spatiale déjà explorée auparavant. Des ANT ont été montrées lors de la réalisation de ce type de tâches en vision monoculaire. Les différences de temps de détection entre les indicages valide et neutre et entre les indicages invalide et neutre semblent en effet majorées dans l'hémichamp temporal (hémirétine nasale) comparé à l'hémichamp nasal (hémirétine temporale) (Rafal et al., 1989, 1991; Mulckhuyse & Theeuwes, 2010). Dans ces études, l'inhibition de retour a également plus d'effet dans l'hémichamp temporal que dans l'hémichamp nasal.

En plus de leur influence sur les performances perceptives et attentionnelles, les asymétries du système visuel entre hémirétines temporale et nasale vont avoir des conséquences directes sur les performances visuo-motrices, et vont notamment impacter les paramètres des saccades oculaires réalisées vers les hémichamps temporal et nasal. L'ANT présente dans les voies rétino-tectale et rétino-géniculo-striée semble en premier lieu impacter le pic de vitesse des saccades, plus élevé pour les saccades dirigées vers la tempe que pour celles dirigées vers le nez (Hyde, 1959; Robinson, 1964; Cook et al., 1966; Fricker, 1971; Collewyn et al., 1988; Jóhannesson & Kristjánsson, 2013). De manière importante, l'ANT sur le pic de vitesse a été montrée pour des saccades express (e.g., Jóhannesson et al., 2018), réactives (e.g., Jóhannesson & Kristjánsson, 2013) et volontaires (e.g., Collewyn et al., 1988), témoignant d'une part de son caractère robuste, et d'autre part de l'existence d'ANT dans une structure cérébrale commune aux bases neurophysiologiques de ces différents types de saccades. La mise en évidence d'une ANT sur les autres paramètres saccadiques est cependant beaucoup plus rare. Collewyn et al. (1988) et Jóhannesson et al. (2012) montrent une ANT sur l'amplitude des saccades, plus grande pour les saccades temporales que pour les saccades nasales, alors que Walker et al. (2000) et Kristjánsson et al. (2004) n'en montrent pas. Les seules ANT ayant été reportées sur la durée des saccades n'impliquaient que des effets de 2 à 5 ms observés sur trois à quatre participants (White et al., 1962; Robinson, 1964; Collewyn et al., 1988) ou sur les très grandes saccades

seulement ($>60^\circ$, Collewyn et al., 1988). La latence des saccades ne semble pas non plus présenter d'ANT clairement établie. Walker et al. (2000) ne trouvent une ANT sur la latence que lorsqu'un distracteur est présenté dans l'hémichamp opposé à la cible, sans aucune asymétrie pour les saccades réalisées vers une cible seule. En comparant les latences de prosaccades (dirigées vers la cible visuelle) et d'antisaccades (dirigées vers la position en miroir de la cible visuelle) réalisées vers les hémichamps temporal et nasal, Kristjánsson et al. (2004) ont montré que les prosaccades avaient des latences plus courtes lorsqu'elles étaient dirigées vers l'hémichamp temporal que vers l'hémichamp nasal, tandis que les antisaccades avaient des latences plus courtes lorsqu'elles étaient dirigées vers l'hémichamp nasal (*i.e.*, lorsqu'elles étaient déclenchées par un stimulus dans l'hémichamp temporal) que vers l'hémichamp temporal (*i.e.*, lorsqu'elles étaient déclenchées par un stimulus dans l'hémichamp nasal). Ce résultat intéressant suggère que les ANT des voies visuelles permettent des latences saccadiques plus courtes non pas lorsque la saccade est dirigée vers l'hémichamp temporal, mais lorsque la stimulation visuelle déclenchant la saccade est présentée dans cet hémichamp. Ces effets n'ont cependant ensuite jamais été répliqués, et d'autres études ne reportent aucune différence de latence entre les hémichamps temporal et nasal (*e.g.*, Rafal et al., 1991; Honda, 2002; Bompas et al., 2008). Notons cependant que les études récentes de Koller & Rafal (2018) et Jóhannesson et al. (2018) montrent de claires ANT sur la latence des saccades. Contrairement à celles décrites précédemment, ces deux études utilisaient un paradigme déclenchant des saccades express, suggérant que l'ANT sur la latence ne s'exprimerait que pour ce type de saccades.

Il semblerait donc que pour les saccades réactives et volontaires, seul le pic de vitesse rende compte des ANT présentes dans les voies visuelles. Cela peut paraître surprenant dans la mesure où ce paramètre reflète les derniers stades de l'exécution de la saccade (Munoz et al., 1991; Wurtz, 2009). L'absence d'ANT sur un paramètre tel que la latence, qui reflète des stades plus précoces de la transformation sensori-motrice, pourrait s'expliquer par les nombreuses influences cognitives (*e.g.*, attention, prise de décision) agissant sur la voie rétino-géniculo-striée (Pierrot-Deseilligny et al., 1995). En effet, la latence des saccades est connue pour être très sensible à ces influences cognitives (Sommer & Wurtz, 2000; Leigh & Zee, 2006), dont les effets pourraient masquer les ANT et empêcher leur observation (voir Bompas et al., 2008; Jóhannesson et al., 2012, pour des arguments similaires). En lien avec cette interprétation, rappelons que les saccades express sont le seul type de saccades pour lequel une ANT sur la latence a été montrée de manière robuste (Jóhannesson et al., 2018; Koller & Rafal, 2018). Or ces saccades diffèrent des autres notamment par la plus forte implication de la voie rétino-tectale dans leur génération (Edelman & Keller, 1996; Dorris et al., 1997; Hall & Lee, 1997), qui est beaucoup moins sujette aux influences cognitives que la voie rétino-géniculo-striée. Contrairement à la latence, le pic de vitesse est un paramètre très peu sensible aux influences cognitives (Galley, 1989; Leigh & Zee, 2006; Di Stasi et al., 2013), ce qui pourrait expliquer l'observation systématique des ANT sur ce paramètre quel que soit le type de saccades étudié. Dans la section 3.2.2 du Chapitre 3, nous verrons que l'ANT trouvée sur le pic de vitesse des saccades peut différer selon la dominance oculaire des individus. Dans les **Articles 1, 2, 3 et 5** de cette thèse, nous utiliserons ces différences individuelles d'ANT liées à la dominance oculaire comme indicateurs de l'intensité de la dominance oculaire (voir aussi l'étude de Vergilino-Perez et al., 2012a, décrite dans le Chapitre 3).

2.2.2 Asymétrie centripète-centrifuge

L'ANT n'est pas la seule asymétrie ayant été décrite dans le système visuo-moteur. Il existe également des asymétries au niveau des forces s'exerçant sur les muscles extra-oculaires lors de l'exécution d'une saccade (Koene & Erkelens, 2002). Les connexions entre le générateur de saccades horizontales (FRPP) et les muscles extra-oculaires indiquent que les paires de muscles antagonistes sont organisées en « pousser-tirer » (Van Gisbergen et al., 1981; Fuchs et al., 1985; Robinson, 1989; Moschovakis & Highstein, 1994; Ling et al., 2007). Ainsi, lorsque l'œil est dévié dans l'orbite et qu'il doit réaliser une saccade afin de retourner vers le centre de l'orbite (saccade dite *centripète*), des forces élastiques passives « poussent » l'œil vers sa position centrale (Robinson, 1981). A l'inverse, lorsque l'œil doit réaliser une saccade l'éloignant de la position orbitale centrale (saccade dite *centrifuge*), des forces actives bien plus importantes vont devoir être déployées afin de « tirer » l'œil dans la direction souhaitée (Koene & Erkelens, 2002). Ces contraintes mécaniques différentes vont engendrer des différences entre les paramètres des saccades centripètes et des saccades centrifuges (asymétries centripète-centrifuge, ACC). Comme l'ANT, l'ACC semble se manifester principalement sur le pic de vitesse des saccades, qui est plus élevé pour les saccades centripètes que pour les saccades centrifuges (Frost & Pöppel, 1976; Abel et al., 1979; Jürgens et al., 1981; Inchingolo et al., 1987; Collewyn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988; Camors et al., 2016). Son observation sur les autres paramètres semble cependant plus incertaine. Certaines études ont montré une ACC sur la latence des saccades (Krebs et al., 2010, 2012) alors que d'autres n'en montrent pas (Collewyn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988; Camors et al., 2016). De plus, mis à part une étude (Kapoula & Robinson, 1986), il semble y avoir un consensus pour une absence d'ACC sur l'amplitude des saccades (Collewyn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988; Camors et al., 2016). Enfin, plusieurs études témoignent d'une ACC sur la durée des saccades, plus longue pour les saccades centrifuges que pour les saccades centripètes (Collewyn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988; Camors et al., 2016). Cependant, cette asymétrie serait due à une phase de décélération plus longue pour les saccades centrifuges que pour les saccades centripètes (Collewyn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988). L'ACC sur la durée reflèterait donc en réalité une ACC sur le profil de vitesse des saccades.

Au delà des contraintes mécaniques différentes s'exerçant au niveau des muscles extra-oculaires, d'autres explications neurophysiologiques impliquant des structures corticales et sous-corticales ont été proposées pour l'ACC. En effet, les saccades centripètes semblent guidées par une commande neuronale plus intense (Jürgens et al., 1981), qui pourrait être liée à des différences d'activation dans le CS (Krebs et al., 2010; Paré & Munoz, 2001) et dans les régions pariéto-occipitales (Krebs et al., 2012). En IRMf, l'activité du CS est en effet plus faible avant l'exécution de saccades centripètes qu'avant l'exécution de saccades centrifuges (Krebs et al., 2010). Plus tard, les mêmes auteurs (Krebs et al., 2012) ont montré en EEG la présence d'une onde négative 160 ms avant le départ de la saccade dans les régions pariéto-occipitales contralatérales à la direction de la saccade. Cette onde avait une durée plus courte et était de plus faible amplitude avant les saccades centripètes qu'avant les saccades centrifuges. Pour les auteurs, l'activité neuronale plus faible dans le CS (Krebs et al., 2010) et dans les régions pariéto-occipitales (Krebs et al., 2012) reflèterait un besoin moindre de guidage attentionnel pour les saccades centripètes comparées aux saccades centrifuges. Cette idée est cohérente avec le

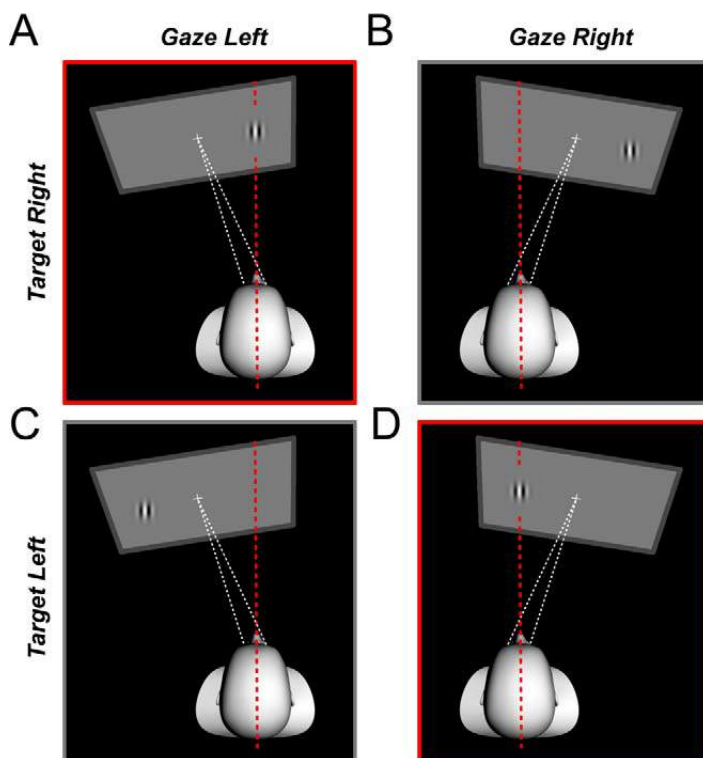


FIGURE 2.2 – **Le droit-devant.** Le droit-devant (illustré par une ligne pointillée rouge) correspond à la direction médiane de la tête et du corps. La fovéa (illustrée par une ligne pointillée blanche) correspond quant à elle à la direction du regard. Dans les situations (a) et (d), le stimulus visuel est présenté droit-devant, alors que ce n'est pas le cas dans les situations (b) et (c). Dans les quatre situations, le stimulus visuel et le droit-devant sont placés en périphérie et non en fovéa. *Figure tirée de Durand et al. (2012, p.4).*

postulat de Durand et al. (2010) selon lequel les saccades centripètes seraient avantagées car elles ramèneraient les yeux vers le « droit-devant », *i.e.*, la direction vers laquelle est orienté le reste du corps (voir la Figure 2.2 pour une illustration). Le droit-devant représenterait en effet la direction « par défaut » du regard, permettant d'aligner les référentiels oculo-centré et égo-centré (Tatler, 2007; Kardamakis & Moschovakis, 2009; Durand et al., 2010). Ainsi, le besoin moindre de guidage attentionnel pour les saccades centripètes que pour les saccades centrifuges (Krebs et al., 2010, 2012) pourrait s'expliquer par ce ré-alignement des différents référentiels visuo-spatiaux. V1 est d'ailleurs la première structure corticale codant les saccades dans un référentiel égo-centré (Rieger et al., 2008).

Afin d'étudier les bases corticales de l'avantage du droit-devant, Durand et al. (2010) ont réalisé chez le singe des enregistrements unitaires des neurones de V1 répondant à l'orientation des stimuli. Après avoir localisé le champ récepteur du neurone testé, ils ont enregistré son activité en testant différents endroits du champ visuel, plus ou moins proches du droit-devant. Pour cela, ils demandaient au singe de bouger les yeux entre chaque enregistrement. Leurs résultats montrent qu'au fur et à mesure que le champ récepteur s'approche du droit devant, l'activité du neurone augmente, suggérant un avantage au sein même de V1 pour le droit-devant comparé aux autres directions de l'espace (voir aussi Przybyszewski et al., 2014). L'avantage du droit devant dans V1 a ensuite été confirmé chez l'Homme (Strappini et al., 2015). Au niveau comportemental, il semble engendrer un avantage perceptif pour le traitement des objets présentés droit-devant, et ce même lorsqu'aucune saccade n'est exécutée. Dans l'étude de Durand et al. (2012), des participants devaient indiquer le plus rapidement possible l'apparition d'un stimulus de type gabor dans l'environnement visuel en appuyant sur la barre espace d'un clavier. Comme indiqué dans la Figure 2.2, l'écran de stimulation était orienté de sorte que le gabor apparaisse selon les essais droit-devant (Figures 2.2a et 2.2d) ou dans une autre direction (Figures 2.2b et 2.2c). De manière importante, les participants fixaient une croix présentée au centre de l'écran durant la totalité de l'expérience, de sorte que la cible à

détecter et le droit-devant étaient toujours présentés en périphérie, et jamais en fovéa. Les résultats montrent que les stimuli présentés droit-devant sont détectés plus rapidement que les stimuli présentés dans une autre direction. En plus du fait que le droit-devant serait la direction « par défaut » du système visuel et ré-alignerait les différents référentiels visuo-spatiaux, Durand et al. (2010, 2012) proposent que l'avantage du droit-devant dans V1 aurait une explication évolutionniste : il permettrait de porter rapidement attention aux objets situés droit-devant, qui pourraient constituer de potentiels obstacles pour le déplacement ou la fuite (voir aussi Camors et al., 2016).

En conclusion, l'ACC comportementale observée sur les paramètres saccadiques pourrait provenir d'asymétries du système visuo-moteur situées au niveau des muscles extra-oculaires, du colliculus supérieur et de V1. Notons par ailleurs que comme l'ANT, l'ACC saccadique semble surtout observée sur le pic de vitesse des saccades. Cette restriction pourrait là aussi être expliquée par la sensibilité plus prononcée des autres paramètres saccadiques aux influences cognitives (Pierrot-Deseilligny et al., 1995; Sommer & Wurtz, 2000; Leigh & Zee, 2006). Le pic de vitesse des saccades semble en tout cas être le paramètre saccadique permettant l'observation la plus systématique des asymétries du système visuo-moteur. Dans l'**Article 4** (page 155), nous verrons que l'ANT et l'ACC observées sur le pic de vitesse des saccades interagissent et ne sont pas indépendantes l'une de l'autre, suggérant qu'elles partagent des bases neurophysiologiques communes. De plus, dans l'**Article 5** (page 175) nous verrons que ces deux asymétries sont modulées par la dominance oculaire, cette dernière ayant elle aussi des corrélats neurophysiologiques dans V1 (voir la section 3.2.3 du Chapitre 3). Dans ces études, nous proposons ainsi que V1 soit une structure clé pour l'expression des asymétries saccadiques.

2.2.3 Autres asymétries du système visuo-moteur

Au delà de l'ANT, des asymétries gauche-droite ont été observées sur les paramètres des saccades oculaires. Les latences des saccades semblent par exemple être plus courtes pour les saccades dirigées vers la droite que pour celles dirigées vers la gauche (Pirozzolo & Rayner, 1980; Hutton & Palet, 1986). Les auteurs proposent que cette asymétrie gauche-droite reflèterait une asymétrie hémisphérique pour le contrôle oculomoteur. L'hémisphère gauche serait plus efficace que l'hémisphère droit pour la réalisation de tâches visuo-motrices. Notons cependant que dans ces études les auteurs ne précisent pas s'ils enregistrent les données de l'œil gauche, de l'œil droit ou des deux yeux simultanément. Ainsi, il est difficile de savoir si leurs résultats reflètent réellement une asymétrie gauche-droite différente de l'ANT, ou s'ils s'apparentent à une ANT sur la latence des saccades. L'asymétrie gauche-droite sur la latence des saccades n'a d'ailleurs pas toujours été répliquée, d'autres études ne montrant aucune différence de latence entre les saccades vers la gauche et vers la droite (e.g., De Clerck et al., 2000; Constantinidis et al., 2003). De nouveau, l'œil dont les mouvements sont enregistrés n'est pas précisé dans ces études. Il a par ailleurs été proposé que les asymétries gauche-droite parfois trouvées sur les latences des saccades dépendent de la dominance oculaire des individus (Lazarev & Kirenskaya, 2008; Kolesnikova et al., 2010). L'étude de 676 individus contrastés selon leur latéralité manuelle et leur dominance oculaire n'a cependant révélé aucune asymétrie gauche-droite, et aucune influence des préférences latérales sur la latence des saccades (Constantinidis et al., 2003).

Bien qu'aucune asymétrie gauche-droite n'ait été relevée de manière systématique dans la littérature, il semble exister une latéralisation fonctionnelle du contrôle oculomoteur. L'étude en IRMf de Petit et al. (2009) a en effet révélé que quelle que soit la direction vers laquelle les saccades sont exécutées, une activation majoritairement droite des aires visuelles et oculomotrices (*e.g.*, COF, COP, V1) était présente avant le départ de l'œil. Ainsi, contrairement à ce qui a été proposé par Pirozzolo & Rayner (1980) et Hutton & Palet (1986) suite à l'observation d'une asymétrie droite-gauche sur la latence des saccades, il semblerait que ce soit l'hémisphère droit, et non l'hémisphère gauche, qui soit plus efficace pour l'exécution de tâches visuo-motrices (Petit et al., 2009).

La répartition des cellules de la rétine n'est pas seulement asymétrique sur l'axe naso-temporal (Curcio & Allen, 1990), mais également sur l'axe vertical. En effet, la densité de cônes et de cellules ganglionnaires est aussi plus importante dans l'hémirétine haute (traitant les informations visuelles apparaissant dans l'hémichamp bas) que dans l'hémirétine basse (traitant les informations visuelles de l'hémichamp haut) (Curcio et al., 1987; Curcio & Allen, 1990). Comme c'est le cas pour l'ANT, cette asymétrie entre les hémirétines haute et basse va ensuite se propager dans les structures de la voie rétino-géniculo-striée, avec un avantage pour l'hémichamp bas dans le CGL (Schein & de Monasterio, 1987) et dans V1 (Van Essen et al., 1984). L'asymétrie semble ensuite continuer de se propager dans les voies dorsale de la vision pour l'action (Rossit et al., 2013) et ventrale de la vision pour la perception (Van Essen et al., 1986). L'hémichamp bas (hémirétine haute) aurait de plus fortes connexions avec la voie dorsale de la vision pour l'action tandis que l'hémichamp haut (hémirétine basse) serait lié plus fortement à la voie ventrale de la vision pour la perception (Previc, 1990; Galletti et al., 1999; Gamberini et al., 2011; Rossit et al., 2013). Dans une étude récente, Zhou et al. (2017) ont proposé que cette asymétrie soit liée aux espaces péri- et extra-personnels. Les actions visuellement guidées seraient en effet réalisées en majorité dans l'espace proche péri-personnel, la plupart du temps visible dans l'hémichamp bas. A l'inverse, l'espace extra-personnel serait majoritairement perçu dans l'hémichamp haut et impliquerait des processus perceptifs tels que la reconnaissance des objets. D'autres proposent une latéralisation hémisphérique du traitement de l'espace lointain (dans l'hémichamp haut) et de l'espace proche (dans l'hémichamp bas). L'hémisphère gauche serait spécialisé pour le traitement des informations présentées dans l'hémiespace proche et l'hémichamp bas tandis que l'hémisphère droit serait spécialisé pour le traitement des informations de l'hémiespace lointain et l'hémichamp haut (Weiss et al., 2000). Cela expliquerait que lors d'une tâche de bissection de lignes verticales le sujet sain présente classiquement un biais vers l'espace lointain et l'hémichamp haut, engendrant une erreur de bissection vers le haut de la ligne (Halligan & Marshall, 1989; Shelton et al., 1990; Mennemeier et al., 1992; Nicholls et al., 2004; Van der Stoep et al., 2013).

En résumé, en plus des asymétries fonctionnelles classiquement décrites, de nombreuses asymétries sont présentes dans le système visuo-moteur et affectent les performances à des tâches perceptives et visuo-motrices. Nous verrons de plus dans le **Chapitre 3** et dans les travaux présentés dans cette thèse que les préférences latérales telles que la dominance oculaire peuvent interagir avec les asymétries présentées dans la présente section.

Résumé du Chapitre 2

L'Homme présente de nombreuses asymétries fonctionnelles pouvant impacter les performances à des tâches perceptives et visuo-motrices. Bien qu'ils interagissent par de nombreuses communications, les deux hémisphères de notre cerveau sont chacun « spécialisés » pour un type de traitement donné ou pour le traitement d'informations d'une nature donnée. Ainsi, l'hémisphère gauche va impliquer un traitement analytique sériel et une spécialisation pour les informations de nature langagière, tandis que l'hémisphère droit va traiter l'information de manière globale et en parallèle et être spécialisé pour le traitement des informations de nature visuo-spatiale. De cela résulte que l'hémichamp visuel droit est avantagé pour le traitement global et les informations langagières tandis que l'hémichamp visuel gauche est avantagé pour le traitement local et les informations visuo-spatiales. C'est la nature de la tâche à réaliser qui va déterminer l'asymétrie, en engendrant un biais attentionnel vers la droite pour une tâche langagière telle que la décision lexicale, et un biais attentionnel vers la gauche pour une tâche visuo-spatiale telle que la bissection de lignes ou la saccade oculaire. Cependant, ces asymétries fonctionnelles peuvent être modulées par les préférences latérales des individus. L'Homme présente en effet trois préférences latérales motrices, utilisant une main, un pied et un œil plutôt que l'autre pour écrire, taper dans la balle et utiliser un microscope. Ces préférences latérales semblent directement liées au degré de latéralisation hémisphérique, et vont par conséquent impacter les résultats obtenus à des tâches perceptives, motrices et cognitives. Bien que des liens aient été proposés entre les trois préférences latérales, chacune possède ses propres corrélats neuro-anatomiques et influence différemment le comportement humain. Notre système visuel présente par ailleurs d'autres asymétries anatomiques et fonctionnelles, avantageant les informations présentées sur l'hémirétine nasale de chaque œil et le traitement de l'information présentée droit-devant. Ces asymétries vont impacter directement les paramètres des saccades oculaires, avec notamment un pic de vitesse plus élevé pour les saccades temporales et centripètes comparées respectivement aux saccades nasales et centrifuges. Cependant, comme nous le verrons dans les **Articles 4 & 5** de cette thèse, ces asymétries perceptives et visuo-motrices vont également dépendre des préférences latérales de l'individu, et notamment de sa dominance oculaire.

Chapitre 3

La dominance oculaire

Sommaire

3.1 Les types de dominance oculaire et leurs tests	69
3.2 La dominance oculaire de visée	74
3.2.1 Les origines de la dominance oculaire de visée	74
3.2.2 Mesurer l'intensité de la dominance oculaire de visée	75
3.2.3 Bases neurophysiologiques de la dominance oculaire de visée	78
3.2.4 Influences de la dominance oculaire de visée sur la perception et l'action . .	80

Comme les préférences manuelle et podale, la dominance oculaire va influencer notre comportement. Toutefois, nous verrons qu'elle se distingue des autres préférences latérales par sa pluralité et par notre difficulté à la mesurer finement. Il existe en effet plusieurs types de dominance oculaire, et la majorité des tests actuels fournissent une mesure binaire en ne faisant que la distinction entre les individus ayant un œil dominant droit et ceux ayant un œil dominant gauche. Après avoir défini les différents types de dominance oculaire et décrit les tests permettant de les évaluer, je me concentrerai sur la dominance oculaire dite *de visée*. J'exposerai alors les origines de cette dominance oculaire qui, comme la latéralité manuelle, est régie par des facteurs génétiques et environnementaux. Je présenterai ensuite des méthodes récentes permettant d'évaluer l'intensité de la dominance oculaire de visée (dominance forte ou faible), avant d'aborder ses corrélats neuro-anatomiques. Je finirai par décrire comment la dominance oculaire de visée influence les performances obtenues à des tâches perceptives et motrices.

3.1 Les types de dominance oculaire et leurs tests

Bien que déjà décrite en 1593 par Porta, la dominance oculaire reste aujourd'hui une préférence latérale peu étudiée et mal connue (Mapp et al., 2003). Le terme « dominance oculaire » est d'ailleurs peu informatif dans la mesure où trois types de dominance oculaire ont été recensés (Coren & Kaplan, 1973; Howard, 2002; Mapp et al., 2003).

La dominance oculaire de visée (ou motrice) réfère à l'œil choisi lors de la réalisation d'une tâche monoculaire. C'est par exemple l'œil utilisé pour regarder dans un microscope ou un appareil photographique. Cette dominance oculaire est aussi parfois qualifiée « **d'alignement** » car l'œil dominant de visée est également celui utilisé pour aligner un objet proche avec une cible distante (comme par exemple pour tirer à la carabine ou pour passer un fil dans le chas d'une aiguille). Dans leur méta-analyse, Bourassa et al. (1996) montrent que la population est composée à 63,47% d'individus ayant un œil dominant de visée droit, et que 65.57% des droitiers manuels et 42.86% des gauchers manuels ont un œil dominant de visée droit. De par sa nature motrice, la dominance oculaire de visée est celle qui se rapproche le plus des préférences manuelle et podale. De plus, c'est le type de dominance oculaire le plus stable chez un même individu et à travers les différents tests (Crider, 1944; Coren & Kaplan, 1973; Mapp et al., 2003; Seijas et al., 2007). Ce sont les deux raisons pour lesquelles la présente thèse se concentrera sur ce type de dominance oculaire. L'un des premiers tests permettant de mesurer la dominance oculaire de visée est celui de Porta (appelé le « *near-far alignment test*, » Porta, 1593) dans lequel le participant doit aligner un objet tenu à bout de bras (e.g., un bâton ou un stylo) avec un point distant. Il doit ensuite fermer alternativement l'œil gauche et l'œil droit et reporter si l'objet tenu et le point distant sont ou non toujours alignés. L'alignement n'est conservé qu'avec l'œil dominant ouvert et l'œil non dominant fermé. Toutefois, ce test ne fonctionne pas chez tous les individus car certains reportent un décalage perceptif entre l'objet tenu et le point distant quel que soit l'œil qui est fermé (e.g., Seijas et al., 2007; Rice et al., 2008). Parson (1925) a par la suite proposé le « *test du télescope* », dans lequel les participants doivent regarder à travers un tube étroit. L'œil dominant de visée est alors celui spontanément choisi par les participants. Enfin, un test désormais très utilisé et montrant une très bonne fidélité test-retest (Handa et al., 2004b; Rice et al., 2008) est le « *test du trou dans la carte* » (Durand & Gould, 1910) dans lequel le participant tient avec ses deux mains une feuille de papier trouée et fixe un point distant à travers le trou de cette feuille. En gardant les deux yeux ouverts, il doit ensuite approcher petit à petit la feuille de son visage tout en continuant de fixer le point distant à travers le trou. Au final, le participant va approcher le trou de la feuille vers l'œil avec lequel il vise : son œil dominant. Une variante de ce test, appelée le « *A-B-C Vision Test* » a été proposée par Miles (1930), dans laquelle les participants devaient réaliser une tâche perceptive (en l'occurrence comparer la taille et la luminance de deux disques) à travers un cône (voir Figure 3.1a). Les participants n'utilisaient alors inconsciemment qu'un seul œil pour réaliser la tâche, leur œil dominant de visée. Comme illustré dans la Figure 3.1a, ce dernier est facilement observable par l'expérimentateur. Cependant, bien que chaque test de dominance oculaire de visée ait individuellement une bonne fidélité test-retest, l'œil dominant d'un individu semble varier d'un test à l'autre (Seijas et al., 2007; Rice et al., 2008). Le test le plus fiable et ayant le meilleur rapport temps/précision semble être le *test du trou dans la carte*, raison pour laquelle il est encore aujourd'hui choisi par de nombreux auteurs afin d'estimer la dominance oculaire de visée (ce sera d'ailleurs également celui que nous utiliserons dans les études présentées dans cette thèse). Toutefois, la faible corrélation inter-tests interpelle. Une des explications pourrait être que contrairement à la latéralité manuelle, les tests « classiques » de dominance de visée ne fournissent pas une mesure graduelle, mais binaire : l'œil dominant est gauche ou droit, mais il n'y a

pas d'estimation de l'intensité de la dominance oculaire (Crider, 1944; Johansson et al., 2015). Dans la section 3.2.2, je décrirai les différentes tentatives de quantification de l'intensité de la dominance oculaire de visée.

La dominance oculaire perceptive (ou sensorielle) réfère quant à elle à l'œil dont le percept prévaut lorsqu'une information différente est présentée à chaque œil. Si un participant porte par exemple des lunettes spéciales présentant des stimuli orientés dans le sens horaire à son œil gauche et des stimuli orientés dans le sens anti-horaire à son œil droit, la fusion binoculaire fera qu'il ne percevra qu'une seule image. Si l'image unique perçue par le participant est composée de stimuli orientés dans le sens horaire, c'est que son œil dominant perceptif est le gauche. Si elle est au contraire composée de stimuli orientés dans le sens anti-horaire, alors son œil dominant perceptif est le droit. Ce paradigme consistant à présenter une image différente à chaque œil s'appelle la *rivalité binoculaire*, et est à la base des tests de dominance oculaire perceptive. Dans la plupart des tests de dominance oculaire perceptive, le participant porte pendant une durée définie (par exemple 30 secondes) des lunettes de rivalité binoculaire, et le temps pendant lequel le participant perçoit l'image présentée à l'œil gauche ou à l'œil droit est mesuré (le participant doit par exemple appuyer sur un bouton dès que son percept passe d'une image à l'autre). Une fois le test terminé, pour chaque œil, les durées pendant lesquelles le participant a perçu l'image présentée sont cumulées. L'œil dominant perceptif est alors celui auquel a été présentée l'image qui a été perçue le plus longtemps en durée cumulée (Coren & Kaplan, 1973). Aujourd'hui, la dominance oculaire perceptive peut être évaluée très finement avec des paradigmes permettant non seulement d'estimer la latéralité oculaire (gauche ou droite), mais également d'estimer son intensité (forte ou faible; Ooi & He, 2001; Handa et al., 2006; Li et al., 2010; Yang et al., 2010). Par exemple, Yang et al. (2010) ont présenté un motif de type Mondrian¹ à l'un des yeux de leurs 88 participants et une flèche pointant vers la droite ou vers la gauche à leur autre œil. Au sein d'un essai, le contraste de la flèche augmentait de 1% toutes les 100 millisecondes et le contraste du motif type Mondrian diminuait à la même fréquence. La tâche des participants était alors d'indiquer le plus rapidement possible la direction indiquée par cette flèche grâce aux touches directionnelles du clavier. Chaque participant passait 50 essais par œil. En recueillant le temps de réponse et le pourcentage de bonnes réponses pour chaque œil, les auteurs ont montré que les participants pouvaient être répartis en deux groupes selon l'intensité de leur dominance oculaire perceptive, forte ou faible. Bien que la méthode de Yang et al. (2010) ait été développée en vue d'obtenir un continuum de dominance oculaire perceptive, les participants semblent en effet distribués de manière quaternaire, se distinguant de part la latéralité (gauche ou droite) et l'intensité (forte ou faible) de leur dominance oculaire perceptive. Notons que cette mesure quaternaire est retrouvée par plusieurs auteurs (Ooi & He, 2001; Handa et al., 2006; Li et al., 2010), avec dans chaque étude environ 60% de participants ayant une faible dominance oculaire contre seulement 40% avec une forte dominance oculaire perceptive. Dans la vie de tous les jours, la dominance oculaire perceptive peut par exemple impacter notre perception lors du visionnage d'un film en trois dimensions grâce à des lunettes polarisées.

1. Combinaison de plusieurs rectangles ayant différentes tailles et différentes couleurs.

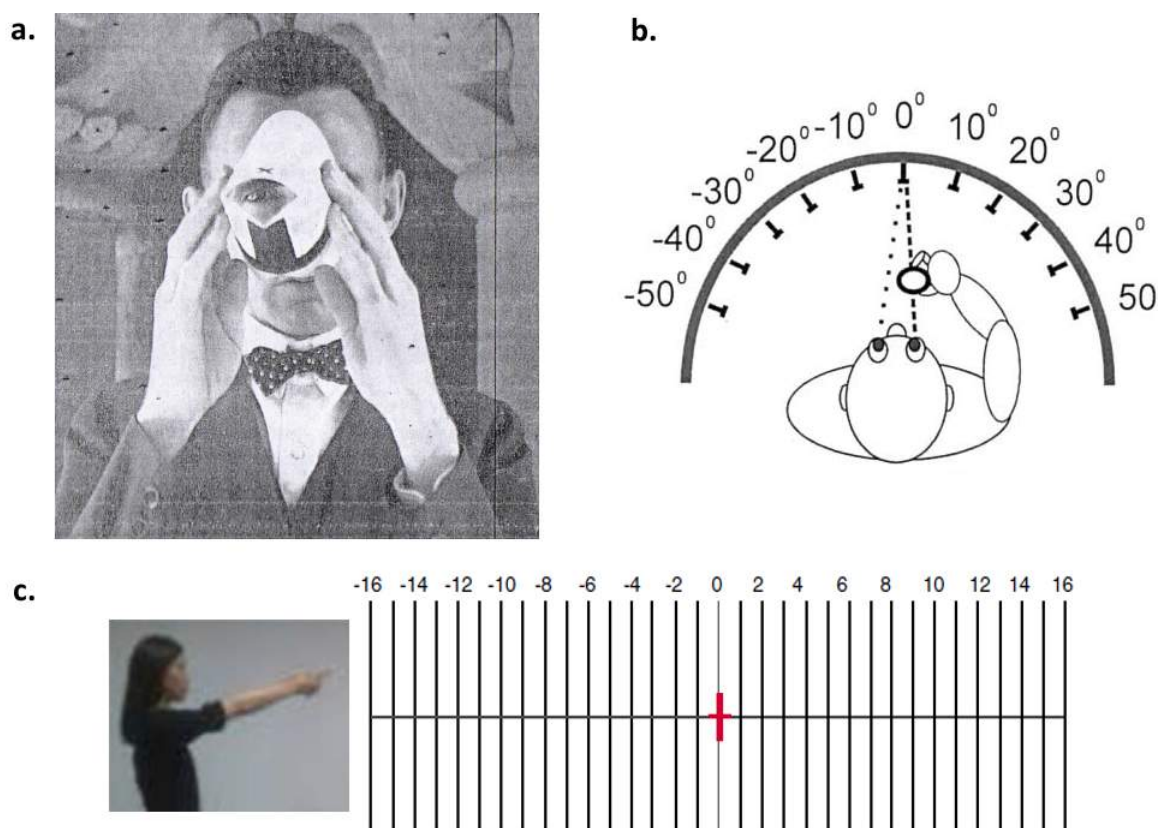


FIGURE 3.1 – **Tests de dominance oculaire de visée.** (a) Photographie d'un participant réalisant le « A-B-C Vision Test ». On peut voir que ce participant a un œil dominant de visée droit, mais lorsqu'il est interrogé quant à l'œil qu'il a utilisé, il dit avoir eu l'impression de viser avec ses deux yeux. *Figure tirée de Miles (1930, p.422).* (b) Paradigme adapté du test du trou dans la carte utilisé par Khan & Crawford (2001). Le participant était placé devant onze anneaux répartis horizontalement. A chaque essai, il devait approcher l'anneau-cible de son visage en le maintenant dans sa ligne de visée (illustrée en pointillés). Les auteurs recueillaient l'œil avec lequel le participant visait l'anneau. *Figure adaptée de Khan & Crawford (2001, p.1744).* (c) Paradigme adapté du *near-far alignment test* utilisé par l'équipe de Dalton (Dalton et al., 2015; Ho et al., 2018) pour estimer l'intensité de la dominance oculaire de visée. Le participant doit aligner la croix rouge avec ses deux index joints, puis fermer alternativement l'œil gauche et l'œil droit et reporter la graduation à laquelle ses doigts se « déplacent ». *Figure adaptée de Ho et al. (2018, p.277).*

La dominance oculaire ophtalmologique (ou d'acuité) réfère tout simplement à l'œil ayant la meilleure acuité visuelle. Pour l'évaluer, il est courant d'utiliser l'*échelle de Monoyer*, encore aujourd'hui très appréciée par les ophtalmologistes (une illustration en est donnée en Figure 3.2a). Le test donne un score en dixièmes d'acuité visuelle. Pour déterminer l'œil dominant ophtalmologique, il est réalisé en vision monoculaire de sorte que chaque œil soit associé à un score d'acuité. L'œil dominant ophtalmologique est celui ayant obtenu le score le plus haut. D'autres tests plus précis ont aujourd'hui été développés, tels que le test d'acuité visuelle de Fribourg (*Freiburg Visual Acuity Test*, FrACT Bach, 1996, 2006), très utilisé par les chercheurs. Ce test est basé sur une approche Bayésienne : le participant doit juger l'orientation d'un anneau de Landolt (tel que ceux présentés en Figure 3.2b) dont la taille diminue après une bonne réponse et augmente après une mauvaise réponse. Le score d'acuité obtenu est donné en LogMAR, une unité permettant ensuite de réaliser des analyses statistiques. Plus le score d'acuité en LogMAR est bas, meilleure est l'acuité visuelle. Avec

le FrACT, c'est donc l'œil ayant le score le plus bas qui est l'œil dominant ophtalmologique (une acuité de 10/10 correspond à 0 LogMAR; un individu ayant une acuité supérieure à 10/10 a donc un score en LogMAR inférieur à 0). Il a été reporté que ce n'est pas toujours l'œil dominant moteur ou sensoriel qui possède la meilleure acuité (Crider, 1944; Coren & Kaplan, 1973; Ehrenstein et al., 2005; Pointer, 2007). La méta-analyse de Pointer (2007) regroupant les données de 521 individus montre par exemple que si 67% de la population a un œil dominant de visée droit, seulement 48% a un œil dominant ophtalmologique droit. Notons cependant que cette absence de lien avec les autres types de dominance oculaire a amené Mapp et al. (2003) à questionner l'intérêt porté à la dominance oculaire d'acuité, dans la mesure où elle ne semble pas à elle seule impacter les performances perceptives ou oculomotrices des individus.

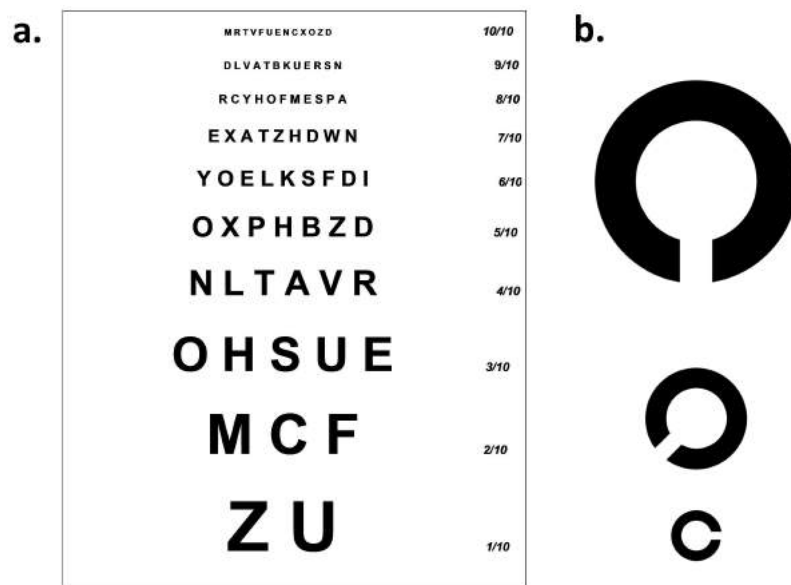


FIGURE 3.2 – **Tests d'acuité visuelle.** (a) Echelle d'acuité visuelle de Monoyer, souvent utilisée par les ophtalmologistes et dont le résultat est donné en dixièmes d'acuité visuelle. (b) Anneau de Landolt, utilisé pour la réalisation du test d'acuité visuelle de Fribourg (*Freiburg Visual Acuity Test*, Bach, 1996, 2006) dont le résultat est donné en LogMAR. Ce test est souvent utilisé par les chercheurs, mais beaucoup moins par les ophtalmologistes. *Images tirées de wikipedia.org.*

Howard (2002) propose que les trois types de dominance oculaire soient intrinsèquement liés, et qu'ils puissent être combinés en un facteur unique de dominance oculaire. Pourtant, en comparant les résultats obtenus à treize tests de dominance oculaire, Coren & Kaplan (1973) ont montré que les trois types de dominance oculaire étaient indépendants les uns des autres, excluant la possibilité d'un œil dominant unique par individu (voir aussi Crider, 1944; Ooi & He, 2001; Mapp et al., 2003; Pointer, 2007; Seijas et al., 2007). Aujourd'hui, la pluralité de la dominance oculaire fait consensus (e.g., Ooi & He, 2001; Kommerell et al., 2003; Pointer, 2012) et il est admis que l'œil dominant moteur d'un individu peut différer de son œil dominant perceptif (d'après l'étude de Pointer, 2012, seulement 54% de la population a un œil dominant perceptif droit). Fagard et al. (2008) ont d'ailleurs montré que les enfants de 6 ans pouvaient déjà présenter un œil dominant moteur différent de leur œil dominant perceptif. Les études actuelles s'intéressent alors indépendamment à la dominance oculaire de visée ou à la dominance oculaire perceptive. Comme mentionné précédemment, ce travail de thèse portera

sur la dominance oculaire de visée. Par la suite, j'utiliserai donc le terme « dominance oculaire » pour référer à la dominance oculaire de visée.

3.2 La dominance oculaire de visée

3.2.1 Les origines de la dominance oculaire de visée

La dominance oculaire de visée est une préférence latérale qui a jusqu'à présent suscité beaucoup moins d'intérêt que la latéralité manuelle. Pourtant, certains proposent que la dominance oculaire soit l'indice de latéralité le plus « pur » et le moins contaminé par des aspects culturels ou religieux (voir Azémar, 2003; Fagard, 2004), contrairement à la latéralité manuelle pour laquelle certaines cultures ont contrarié les gauchers manuels en les forçant à écrire de la main droite. D'après Azémar (2003), cela serait dû à la « transparence comportementale » de la dominance oculaire. D'ailleurs, cette transparence est telle que si tout le monde connaît sa main préférentielle, il n'est pas rare qu'un individu ne connaisse pas son œil dominant. Azémar (2003) propose alors que la dominance oculaire soit l'indice le plus proche de la latéralité « globale » de l'individu.

Si les facteurs génétiques et environnementaux à l'origine de la latéralité manuelle ont été très étudiés, très peu de chercheurs se sont intéressés aux origines de la dominance oculaire. L'étude familiale de Reiss & Reiss (1997) sur 292 triades parents-enfant montre que la proportion d'enfants ayant un œil dominant gauche augmente avec le nombre de parents ayant un œil dominant gauche : elle est de 22% pour les enfants de parents ayant tous deux un œil dominant droit, de 42% pour les enfants dont un des parents a un œil dominant gauche et de 68.5% pour les enfants de deux parents ayant un œil dominant gauche. Reiss & Reiss (1997) proposent alors que la dominance oculaire soit en partie héréditaire et qu'elle ait des origines génétiques. Dans son analyse de 561 triades parents-1^{er} enfant, Brackenridge (1982) trouve également une augmentation du nombre d'enfants ayant un œil dominant gauche avec l'augmentation du nombre de parents ayant un œil dominant gauche. Néanmoins, il souligne que le pourcentage de premiers-nés ayant un œil dominant gauche (24.1%) est légèrement plus bas que celui de parents ayant un œil dominant gauche (26.8%), suggérant que des facteurs non génétiques entrent également en jeu pour déterminer l'œil dominant d'un individu.

Dans une analyse de plus de 800 triades parents-enfant, Dellatolas et al. (1998) n'ont quant à eux pas trouvé de lien entre la dominance oculaire des parents et celle de leur enfant. Ils trouvent au contraire 35% à 40% d'enfants ayant un œil dominant gauche, quelle que soit la dominance oculaire des parents. Notons cependant que dans leur étude, bien que la dominance oculaire des enfants ait été mesurée par le *test du trou dans la carte*, celle des parents n'était estimée que par simple réponse orale à la question « Avec quel œil visez-vous pour prendre une photo ? ». Cette différence méthodologique pourrait expliquer l'absence de lien entre la dominance oculaire des parents et de leur enfant reportée par Dellatolas et al. (1998). Cependant, la divergence de résultats pourrait également rendre compte de l'intervention de facteurs non-génétiques dans l'établissement de la dominance oculaire. L'intervention de facteurs environnementaux est d'ailleurs soutenue par les études développementales (Updegraff, 1932; Coren et al., 1981). L'étude de Updegraff (1932) sur 190 enfants âgés de deux à six ans montre par exemple que la tendance à utiliser parfois un œil ou parfois l'autre lors de tâches

monoculaires décroît avec l'âge, et que la dominance oculaire n'est pas établie avant l'âge de trois ans. Avant trois ans, des facteurs environnementaux pourraient alors intervenir dans le choix de l'œil utilisé préférentiellement pour la réalisation de tâches monoculaires.

Au total, bien que les études concernant les origines de la dominance oculaire de visée soient bien moins nombreuses que celles s'étant intéressées à la latéralité manuelle, elles semblent indiquer l'implication de facteurs génétiques et environnementaux dans son établissement.

3.2.2 Mesurer l'intensité de la dominance oculaire de visée

Des études ont montré que le choix de l'œil dominant de visée pouvait dépendre de facteurs contextuels tels que la position de l'œil dans l'orbite ou la main utilisée (Khan & Crawford, 2001; Carey, 2001; Carey & Hutchinson, 2013). Comme illustré en Figure 3.1b, Khan & Crawford (2001) ont présenté à leurs participants onze anneaux répartis horizontalement à hauteur des yeux sur la totalité du champ visuel, de 50° à gauche à 50° à droite. A chaque essai, une indication sonore indiquait aux participants l'anneau qu'ils devaient saisir. Ils devaient maintenir leur regard fixe sur l'endroit où était accroché l'anneau indiqué et approcher ce dernier de leur visage dans un mouvement fluide du bras, sans le faire sortir de la « ligne de visée ». Les auteurs recueillaient ensuite l'œil vers lequel était dirigé l'anneau. Afin que le facteur manipulé soit bien l'orientation des yeux dans l'orbite et non l'orientation de la tête par rapport au tronc, cette dernière était maintenue droite pendant toute l'expérience grâce à une mentonnière. Les résultats montrent qu'à partir de 15.5° d'excentricité les participants approchaient toujours l'anneau vers l'œil ipsilatéral, quelle que soit la dominance oculaire initiale du participant. Notons cependant que bien que ce résultat était trouvé pour les deux mains, l'angle à partir duquel l'œil de visée basculait dépendait de la main utilisée pour réaliser la tâche. De manière intéressante, Carey & Hutchinson (2013) ont proposé d'utiliser la valeur d'angle à partir de laquelle se faisait la bascule comme indicateur de l'intensité de la dominance oculaire. Plus l'angle à partir duquel le participant n'utilise plus son œil dominant (mesuré par le *test du trou dans la carte*) est grand, plus l'intensité de la dominance oculaire serait élevée. Cependant, tout comme Khan & Crawford (2001), ils montrent que leur mesure dépend de la main utilisée pour réaliser la tâche : les participants avaient tendance à viser plus souvent avec l'œil ipsilatéral à la main utilisée. Il est alors délicat d'utiliser une mesure dépendante de la main utilisée pour quantifier l'intensité de la dominance oculaire.

L'équipe de Dalton (Dalton et al., 2015; Ho et al., 2018) a par la suite proposé une adaptation du *near-far alignment test* dans laquelle les participants étaient placés devant une échelle graduée et devaient aligner leurs deux index joints avec une croix située au centre de l'échelle (voir Figure 3.1c). L'utilisation simultanée des deux mains empêchait ici toute contamination de la mesure de dominance oculaire par un éventuel effet de la main utilisée pour réaliser le test. Les participants devaient fermer un œil et indiquer la graduation sur laquelle leurs index s'étaient « déplacés » (du fait de la vision binoculaire, l'occlusion d'un œil donne l'impression que les objets se déplacent ipsilatéralement dans l'espace). Les participants répétaient ensuite l'opération en fermant l'autre œil. Les auteurs proposent que l'œil dominant est celui pour lequel le déplacement est le plus petit lorsqu'il est ouvert. Autrement dit, c'est celui engendrant le déplacement le plus grand sur l'échelle

lorsqu'il est fermé. Pour obtenir le « score » de dominance oculaire, Dalton et al. (2015) puis Ho et al. (2018) proposent d'additionner les mesures obtenues avec l'œil gauche et l'œil droit. Un score négatif indiquerait alors une dominance oculaire gauche et un score positif une dominance oculaire droite. De plus, ils montrent que les scores inférieurs à 2 en valeur absolue sont le signe d'une faible dominance oculaire tandis que les scores supérieurs à 2 signent une forte dominance oculaire. Comme la dominance oculaire perceptive, il semblerait donc que la dominance oculaire de visée se mesure de manière quaternaire. Notons toutefois que la méthode proposée par l'équipe de Dalton présente plusieurs inconvénients. Premièrement, le score de dominance oculaire recueilli est basé sur une réponse orale concernant le percept des participants, auquel l'expérimentateur n'a pas accès. Il est alors difficile de vérifier que le participant réalise correctement le test. Cela est d'autant plus contraignant que certains participants expriment des difficultés pour aligner leurs doigts avec la croix, et perçoivent parfois deux images de leurs index joints. Dans le cas d'une image doublée, Ho et al. (2018) recommandent de demander au participant d'aligner le centre des deux images de doigts perçues avec la croix. Cependant, avec cette méthode le score de dominance obtenu est alors irrémédiablement proche de zéro. Le deuxième inconvénient est que la méthode de Dalton est basée sur le *near-far alignment test*, qui est loin d'être le test le plus fiable pour estimer la dominance oculaire (Handa et al., 2004b; Seijas et al., 2007; Rice et al., 2008). Notons d'ailleurs que lors d'une analyse supplémentaire des données présentées dans l'**Article 5** (page 175, Tagu et al., 2018a), nous avons montré que chez un même individu l'œil dominant obtenu au test de Dalton ne correspondait pas toujours à celui obtenu au *test du trou dans la carte*. Enfin, le troisième inconvénient de cette méthode est que le score de dominance obtenu varie en fonction de la distance utilisée pour réaliser le test (Ho et al., 2018), ce qui met en doute sa fiabilité.

Vergilino-Perez et al. (2012a) ont proposé de quantifier l'intensité de la dominance oculaire par l'analyse des différences individuelles trouvées sur l'ANT des pics de vitesse des saccades. En effet, certains individus ne montrent aucune ANT sur le pic de vitesse, et ce quel que soit le type de saccades étudié (Boghen et al., 1974; Täumer et al., 1976; Abel et al., 1983; Galley, 1989). Vergilino-Perez et al. (2012a) ont effectué un enregistrement binoculaire des mouvements oculaires des participants, qui devaient réaliser des saccades vers une cible apparaissant à 5°, 10° ou 15° à gauche ou à droite d'une croix de fixation centrale. L'expérience comprenait quatre blocs d'essais, dont un en *gap-200*, un en *step* et un en *overlap-600* pour induire respectivement des saccades express, réactives et volontaires (voir les définitions dans le Chapitre 1, page 39). Le quatrième bloc était composé d'antisaccades : les participants devaient réaliser une saccade vers la position opposée à celle de la cible visuelle. Les participants étaient par ailleurs répartis en deux groupes selon leur dominance oculaire, mesurée par le *test du télescope* (Parson, 1925). Les résultats sur le pic de vitesse, présentés en Figure 3.3, montrent que si certains participants présentaient bien une ANT (*i.e.*, pics de vitesse plus élevés vers la gauche avec l'œil gauche et vers la droite avec l'œil droit), d'autres présentaient des pics de vitesse toujours plus élevés pour les saccades dirigées vers l'hémichamp ipsilatéral à leur œil dominant, qu'elles soient nasales ou temporales (*i.e.*, pics de vitesse plus rapides vers la gauche pour les deux yeux ou pics de vitesse plus rapides vers la droite pour les deux yeux). Le fait que le profil de pics de vitesse d'un participant donné ne varie pas selon le type de saccades (express,

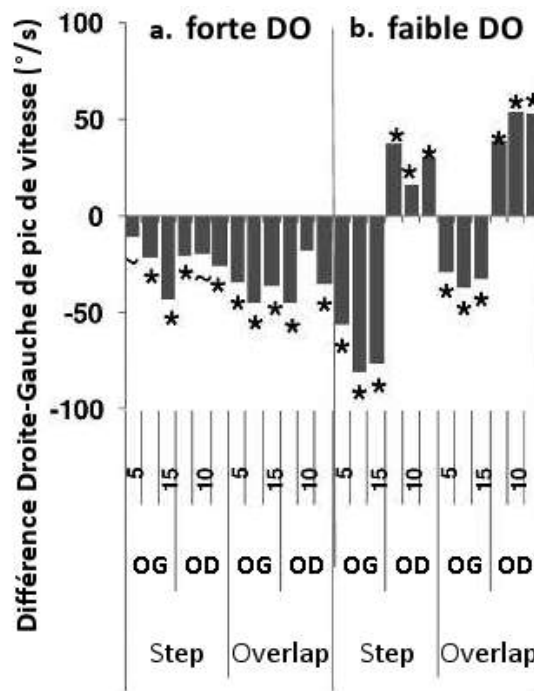


FIGURE 3.3 – **Patterns de pics de vitesse reflétant l'intensité de la dominance oculaire.** Différences individuelles de pics de vitesse (en °/s) entre saccades vers la droite et saccades vers la gauche en fonction de l'œil (OG = œil gauche, OD = œil droit), de l'excentricité de la cible (5°, 10° ou 15°) et du type de bloc (step, overlap) pour deux sujets représentatifs de l'étude de Vergilino-Perez et al. (2012a). Le sujet présenté en (a) montre des pics de vitesse toujours plus élevés vers un même hémichamp quel que soit l'œil, signe d'une forte dominance oculaire (forte DO). Le sujet présenté en (b) montre quant à lui des pics de vitesse plus élevés vers la tempe (saccades vers la droite de l'œil droit et saccades vers la gauche de l'œil gauche) que vers le nez (saccades vers la gauche de l'œil droit et saccades vers la droite de l'œil gauche), signe d'une faible dominance oculaire (faible DO). * différences significatives à $p < .05$, ~ différences marginales à $p < .10$. Figure adaptée de Vergilino-Perez et al. (2012a, p.3347).

réactives, volontaires, antisaccades) démontre la robustesse des résultats de Vergilino-Perez et al. (2012a). Les auteurs ont proposé que les participants présentant une ANT classique (comme le sujet représentatif de la Figure 3.3b) auraient une « faible » dominance oculaire tandis que ceux présentant un profil de pic de vitesse en lien avec leur œil dominant (comme le sujet représentatif de la Figure 3.3a) auraient une « forte » dominance oculaire. Vergilino-Perez et al. (2012a) proposent ainsi une méthode de quantification de l'intensité de la dominance oculaire indépendante de la latéralité manuelle et fournissent une mesure objective à laquelle l'expérimentateur a directement accès. Il peut cependant paraître surprenant que les asymétries du système saccadique puisse être utilisées comme indicateurs de l'intensité de la dominance oculaire. Les liens entre ces deux facteurs seront étudiés dans l'**Article 5**, dans lequel nous proposons une origine neurophysiologique commune à la dominance oculaire et aux asymétries saccadiques dans V1. En effet, nous verrons dans la section suivante que l'œil dominant est en lien avec le V1 qui lui est ipsilatéral, et que cette relation pourrait contrecarrer l'ANT présente dans V1 entre les colonnes de dominance oculaire provenant de l'hémirétine nasale et celles provenant de l'hémirétine temporale (Tychsen & Burkhalter, 1997; Toosy et al., 2001). L'**Article 5** aura par ailleurs pour objectif d'affiner la quantification proposée par

Vergilino-Perez et al. (2012a) afin d'aller au delà d'une mesure quaternaire et d'assigner à chaque individu un pourcentage de dominance oculaire.

3.2.3 Bases neurophysiologiques de la dominance oculaire de visée

Seyal et al. (1981) sont les premiers à s'être intéressés aux bases cérébrales de la dominance oculaire de visée. Dans leur étude, les participants étaient placés devant un damier noir et blanc s'inversant toutes les secondes. Selon les essais, un cache oculaire était placé sur leur œil dominant ou leur œil non dominant (mesuré par le *near-far alignment test*). Leur tâche était de maintenir le regard fixe sur un point situé au centre de damier pendant que leurs potentiels évoqués visuels étaient mesurés par électroencéphalographie. Les auteurs ont montré que les potentiels évoqués visuels de l'œil dominant avaient une plus grande amplitude et une latence plus courte que ceux de l'œil non dominant, proposant pour la première fois une latéralisation corticale liée à la dominance oculaire. Ce résultat a par la suite été confirmé en IRMf par Rombouts et al. (1996), qui ont mesuré l'activité des aires occipitales en stimulant alternativement l'œil dominant et l'œil non dominant des participants avec une diode électroluminescente. Leurs résultats montrent que la stimulation de l'œil dominant entraîne une activation plus importante de V1 que la stimulation de l'œil non dominant.

Erdogan et al. (2002) se sont quant à eux intéressés aux asymétries structurelles liées à la dominance oculaire. Ils ont pour cela demandé à des participants ayant un œil dominant droit ou gauche (d'après le *near-far alignment test*) de réaliser une imagerie par résonance magnétique anatomique (IRMa). Leur analyse a montré que le V1 droit des participants ayant un œil dominant droit était plus étendu que leur V1 gauche, et que le V1 gauche des participants ayant un œil dominant gauche était plus étendu que leur V1 droit. Autrement dit, les résultats de Erdogan et al. (2002) suggèrent que le V1 ipsilatéral à l'œil dominant est anatomiquement plus étendu que le V1 controlatéral. L'étude en magnétoencéphalographie de Shima et al. (2010) a corroboré cette relation entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral. Les auteurs ont en effet montré que la stimulation de l'œil dominant entraînait une plus grande activation du V1 ipsilatéral que du V1 controlatéral, mais que la stimulation de l'œil non dominant n'entraînait aucune asymétrie dans les activations émanant de V1. Au total, les études de Erdogan et al. (2002) et de Shima et al. (2010) montrent l'existence d'une relation privilégiée entre l'œil dominant et le V1 qui lui est ipsilatéral, tant au niveau anatomique qu'au niveau fonctionnel.

Récemment, Chaumillon et al. (2018) ont réalisé une étude en électroencéphalographie étudiant la rapidité du transfert inter-hémisphérique de l'information visuelle en fonction de la dominance oculaire. Les participants devaient réaliser un paradigme de Poffenberger (Poffenberger, 1912, décrit dans la section 2.1.1 du Chapitre 2) pendant que leurs potentiels évoqués visuels étaient enregistrés. Leur tâche était de détecter le plus rapidement possible une diode électroluminescente présentée à gauche ou à droite en utilisant alternativement leur main gauche ou leur main droite. Dans le Chapitre 2, nous avons évoqué le fait que le temps de transfert inter-hémisphérique de l'information visuelle est plus court de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche que de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit (Marzi et al., 1991; Marzi, 2010). Chaumillon et al. (2018) ont montré que cette asymétrie dépendait en fait de la dominance oculaire des participants, le temps de transfert inter-hémisphérique étant plus court de l'hémisphère ipsilatéral vers l'hémisphère controlatéral à l'œil

dominant des individus. L'asymétrie classiquement trouvée montrant un avantage du transfert de l'information de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche (Marzi et al., 1991; Marzi, 2010) serait ainsi due à la plus forte proportion d'individus ayant un œil dominant droit dans la population (Bourassa et al., 1996). De manière intéressante, une analyse de localisation de sources a montré que chez les participants droitiers l'asymétrie de transfert inter-hémisphérique avait principalement lieu dans les gyrus médian et supérieur du cortex occipital, ce qui est compatible avec une implication de V1 (Chaumillon et al., 2018). Chez les gauchers cependant, l'asymétrie était parfois localisée dans les régions pariétales postérieures. Les auteurs font toutefois remarquer que l'échantillon plus réduit de participants gauchers (sept individus par groupe contre onze par groupe pour les participants droitiers) pourrait avoir engendré plus de variabilité dans les données obtenues. Au final, l'étude de Chaumillon et al. (2018) confirme l'existence d'une relation privilégiée entre l'œil dominant et l'hémisphère qui lui est ipsilatéral, et ce quelle que soit la latéralité manuelle des participants.

Dans le Chapitre 2, nous avons vu que V1 faisait partie des bases neurophysiologiques des asymétries naso-temporales (ANT). Au vu des études décrites dans la présente section, il semblerait que V1 fasse également partie des bases neurophysiologiques de la dominance oculaire. Cette structure commune aux bases neurophysiologiques des ANT et de la dominance oculaire pourrait expliquer pourquoi les différences individuelles de l'ANT du pic de vitesse des saccades permettent une estimation de l'intensité de la dominance oculaire (Vergilino-Perez et al., 2012a). Toutefois, les mécanismes précis amenant les ANT saccadiques à servir d'indicateur de l'intensité de la dominance oculaire restent inconnus. Une piste intéressante est que la relation fonctionnelle entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral trouvée en magnétoencéphalographie par Shima et al. (2010) dépendait de l'hémirétine stimulée. En effet, seule la stimulation de l'hémirétine temporale (*i.e.*, l'hémichamp nasal) de l'œil dominant engendrait une activation plus forte du V1 ipsilatéral que du V1 contralatéral à l'œil dominant. La stimulation de l'hémirétine nasale n'engendrait aucune asymétrie entre les activations des V1 gauche et droit. Ainsi, il semblerait que la relation privilégiée œil dominant – V1 ipsilatéral soit étroitement liée à l'hémirétine temporale. Or, l'ANT des colonnes de dominance oculaire dans V1 favorise les afférences de l'hémirétine nasale. Ainsi, chez les individus ayant une forte dominance oculaire, la relation privilégiée entre l'hémirétine temporale de leur œil dominant et le V1 ipsilatéral pourrait masquer l'avantage de l'hémirétine nasale (hémichamp temporal) classiquement observé et expliquer l'absence d'ANT sur les pics de vitesse de leurs saccades. A l'inverse, les individus ayant une faible dominance oculaire ne présenteraient pas (ou peu) cette relation entre l'hémirétine temporale de leur œil dominant et le V1 ipsilatéral, permettant l'observation d'une ANT sur les pics de vitesse de leurs saccades. Cette piste sera abordée dans la discussion de l'**Article 5** de cette thèse, présenté page 175. Je reconnais néanmoins qu'elle mérite d'être confirmée par des études en neuroimagerie s'intéressant à l'intensité de la dominance oculaire telle que décrite par Vergilino-Perez et al. (2012a).

3.2.4 Influences de la dominance oculaire de visée sur la perception et l'action

L'influence de la dominance oculaire de visée sur les processus visuo-moteurs a suscité l'intérêt de plusieurs chercheurs, qui ont comparé les performances perceptives de l'œil dominant et de l'œil non dominant lors d'expériences en vision monoculaire. Une série d'études menées par Shneor & Hochstein (2005, 2006, 2008) s'est par exemple intéressée aux performances de l'œil dominant et de l'œil non dominant lors de tâches de recherche visuelle. Dans leur expérience princeps de 2005, Shneor & Hochstein ont demandé à huit participants ayant un œil dominant droit et cinq ayant un œil dominant gauche d'après le *test du trou dans la carte* de porter des lunettes polarisées à filtre vert sur un œil et à filtre rouge sur l'autre œil. Les participants étaient installés devant un écran d'ordinateur sur lequel étaient présentées 36 barres obliques. A chaque essai, ces dernières étaient présentées soit en vert soit en rouge, de sorte qu'elles n'étaient visibles que par un seul œil. Dans 50% des essais, les barres obliques étaient toutes orientées à 60° (essais « cible absente »), et dans 50% des essais l'une d'elle était orientée à 40° (essais « cible présente »). A chaque essai, les participants devaient reporter si la cible était ou non présente. Les auteurs ont recueilli le pourcentage de bonnes réponses et calculé l'indice de capacité perceptive d' proposé par la théorie de la détection du signal (TDS, Green & Swets, 1966). Leurs résultats montrent un plus grand taux de bonnes réponses et un d' plus élevé lorsque la cible était vue par l'œil dominant que lorsqu'elle était vue par l'œil non dominant. Shneor & Hochstein (2005) en ont conclu qu'une priorité visuelle était octroyée à l'œil dominant lors de tâches perceptives binoculaires. Ils proposent que cette priorité se ferait par inhibition des représentations visuelles de l'œil non dominant. Pour confirmer cette interprétation, les auteurs ont réalisé une seconde étude (Shneor & Hochstein, 2006, voir Figure 3.4) dans laquelle ils ont utilisé le même paradigme en comparant trois types de présentation de la cible (barre oblique orientée à 40°) et des distracteurs (barres obliques orientées à 60°) :

- dans la condition *same*, la cible et les distracteurs étaient présentés au même œil (qu'il soit dominant ou non).
- dans la condition *opposite*, les distracteurs étaient présentés à l'œil opposé à celui auquel était présentée la cible.
- dans la condition *mixed*, la moitié des distracteurs étaient présentés à l'œil dominant et l'autre moitié était présentée à l'œil non dominant.

De plus, dans l'expérience 1 de leur étude les conditions *same* et *opposite* concernaient tous les distracteurs tandis que dans l'expérience 2 seuls les huit distracteurs les plus proches de la cible étaient présentés au même œil ou à l'œil opposé. Les autres distracteurs plus distants étaient alors répartis entre les deux couleurs. Les différentes conditions de l'étude de Shneor & Hochstein (2006) sont illustrées en Figure 3.4. Leurs résultats ont confirmé la meilleure détection de la cible lorsqu'elle était présentée à l'œil dominant plutôt qu'à l'œil non dominant, mais l'avantage de l'œil dominant en terme de capacité perceptive (sur le d') n'était cependant trouvé qu'en condition *opposite*. Les résultats étaient similaires dans les deux expériences. Dans la condition *same*, lorsque les stimuli étaient tous présentés au même œil, aucune différence n'apparaissait entre les performances de l'œil dominant et de l'œil non dominant, suggérant que les représentations visuelles de l'œil dominant ne

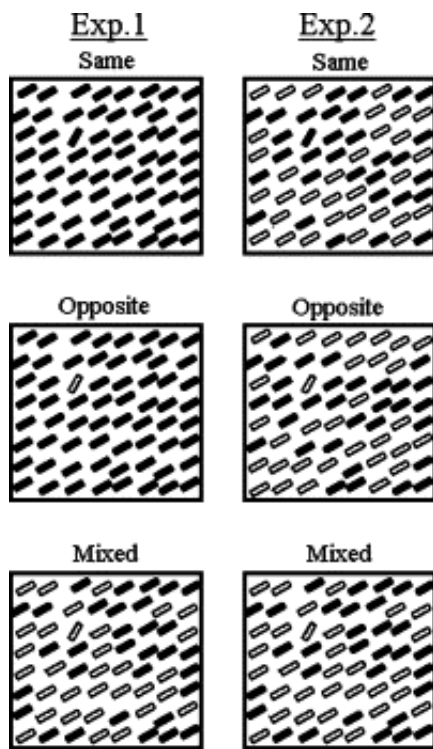


FIGURE 3.4 – Conditions expérimentales de l'étude de Shneur & Hochstein (2006). Les barres noires et blanches représentent les barres rouges et vertes, chacune vues par l'un des deux yeux. Les distracteurs avaient la même couleur que la cible dans la condition *same*, une couleur différente de la cible dans la condition *opposite*, ou ils étaient répartis entre les deux couleurs dans la condition *mixed*. Dans l'expérience 1, ces conditions concernaient l'ensemble des distracteurs tandis que dans l'expérience 2 elles ne concernaient que les huit distracteurs entourant la cible. Figure tirée de Shneur & Hochstein (2006, p.4261).

sont pas rehaussées perceptivement par rapport à celles de l'œil non dominant. Ainsi, ces résultats soutiennent l'hypothèse avancée en 2005 par Shneur & Hochstein selon laquelle la priorité visuelle de l'œil dominant serait due à une inhibition des représentations de l'œil non dominant. Enfin, dans leur étude de 2008, Shneur & Hochstein ont étudié l'influence de la dominance oculaire sur une recherche visuelle plus complexe (*conjunction search*) dans laquelle la cible était identifiée non pas uniquement par son orientation, mais par sa couleur et sa forme (e.g., un carré plein parmi des carrés vides et des ronds pleins). Les auteurs ont de nouveau montré de meilleures performances lorsque la cible était présentée à l'œil dominant plutôt qu'à l'œil non dominant, suggérant que l'avantage de l'œil dominant est valable quelle que soit la charge attentionnelle requise par la tâche. Notons que la supériorité de l'œil dominant sur l'œil non dominant a également été reportée pour la sensibilité aux couleurs (Koçtekin et al., 2013). L'œil dominant serait en effet capable de discriminer une plus grande partie du spectre des couleurs que l'œil non dominant. Koçtekin et al. (2013) proposent eux aussi que cette supériorité serait due à une inhibition des représentations de l'œil non dominant.

Les capacités perceptives ne sont pas les seules à être modulées par la dominance oculaire de visée. Plusieurs études montrent que la dominance oculaire influence également les asymétries attentionnelles classiquement observées lors de tâches visuo-spatiales. Par exemple, nous avons vu dans le Chapitre 2 que lors de la bissection d'une ligne verticale, le sujet sain présente classiquement un biais vers l'espace lointain et l'hémichamp haut, engendrant une erreur de bissection vers le haut de la ligne (Halligan & Marshall, 1989; Shelton et al., 1990; Mennemeier et al., 1992; Nicholls et al., 2004; Van der Stoep et al., 2013). Par ailleurs, d'autres théories proposent que l'hémisphère gauche serait spécialisé pour le traitement de l'espace proche et de l'hémichamp bas tandis que l'hémisphère droit serait spécialisé pour le traitement de l'espace lointain et de l'hémichamp haut (Weiss et al., 2000). Roth et al. (2002) ont alors proposé d'examiner l'influence de l'œil utilisé pour réaliser la tâche sur l'erreur de bissection de lignes verticales, avec l'idée que l'implication différente des deux hé-

misphères chez les individus ayant un œil dominant gauche ou droit devrait modifier l'erreur de bissection. Leur hypothèse prévoyait que l'erreur de bissection vers le haut serait réduite lorsque la ligne était présentée dans l'hémiespace droit (traité initialement par l'hémisphère gauche, dont le biais attentionnel est dirigé vers l'espace proche/hémichamp bas) comparé à une situation dans laquelle elle était présentée dans l'hémiespace gauche. Par ailleurs, ils prévoyaient que ces effets diffèrent selon que l'œil utilisé pour réaliser la tâche soit dominant ou non. Roth et al. (2002) ont alors proposé à 17 participants (12 ayant un œil dominant droit et 5 ayant un œil dominant gauche) de réaliser une tâche de bissection de lignes verticales au format papier-crayon. L'expérience était réalisée en vision monoculaire, en cachant alternativement l'œil dominant et l'œil non dominant. A chaque essai, la ligne pouvait être présentée dans l'hémiespace médian, gauche ou droit du participant. Lorsque la ligne à bissecter se trouvait dans le plan médian, les résultats montraient un biais vers l'hémiespace haut réduit lorsque la tâche était réalisée avec l'œil dominant plutôt qu'avec l'œil non dominant. Cette différence entre l'œil dominant et l'œil non dominant a été retrouvée également lorsque la ligne à bissecter était présentée dans l'un ou l'autre des hémichamps visuels.

Cependant, bien que les erreurs de bissection étaient équivalentes pour les lignes présentées à gauche et à droite lorsque les participants réalisaient la tâche avec leur œil dominant, ce n'était pas le cas lorsqu'ils utilisaient leur œil non dominant. Les résultats variaient alors selon la dominance oculaire (gauche ou droite) des individus. Chez les participants ayant un œil dominant droit ($n=12$), le biais vers l'hémichamp haut était réduit pour les lignes présentées dans l'hémiespace droit comparé à l'hémiespace gauche, tandis que les participants ayant un œil dominant gauche ($n=5$) semblaient présenter le profil inverse avec un biais vers le lointain réduit dans l'hémiespace gauche comparé à l'hémiespace droit (l'effet n'était que marginalement significatif chez ces derniers, mais notons la taille réduite de l'échantillon). En résumé, les résultats suggèrent un biais vers le lointain réduit dans l'hémiespace ipsilatéral à l'œil dominant. Roth et al. (2002) proposent que chez les participants ayant un œil dominant droit, la réduction du biais vers le lointain dans l'hémiespace droit serait due au biais attentionnel présenté par l'hémisphère gauche vers l'hémiespace proche. Le profil inverse trouvé chez les participants ayant un œil dominant gauche suggérerait alors que ces derniers présenteraient une asymétrie hémisphérique inversée, avec un biais attentionnel vers le lointain pour l'hémisphère gauche et un biais attentionnel vers l'hémiespace proche pour l'hémisphère droit. Cela pourrait expliquer la réduction de l'erreur de bissection vers le lointain dans leur hémiespace gauche.

La restriction de ces effets aux conditions dans lesquelles les participants utilisaient leur œil non dominant reste néanmoins surprenante. Une explication de cette restriction pourrait provenir des corrélats neurophysiologiques de la dominance oculaire dans l'hémisphère ipsilatéral à l'œil dominant. En effet, lorsque les participants ayant un œil dominant droit réalisaient la tâche de bissection avec leur œil dominant, la relation privilégiée entre leur œil droit et leur V1 droit pourrait avoir engendré une bissection plus précise pour les lignes présentées dans l'hémiespace gauche comparées à celles présentées dans l'hémiespace droit. Dans l'hémiespace droit, le biais vers le lointain aurait également été réduit du fait de l'orientation attentionnelle vers l'hémiespace proche de l'hémisphère gauche. Cela expliquerait alors que ces participants étaient plus précis pour réaliser la tâche avec leur œil dominant qu'avec leur œil non dominant. Lors de la réalisation de la tâche avec leur œil

gauche non dominant, la relation œil droit dominant – V1 droit n'intervenait pas et seule l'asymétrie fonctionnelle pour le traitement des espaces proche et lointain influençait l'erreur de bissection. Cela expliquerait la différence trouvée entre les erreurs de bissection de l'hémiespace gauche et de l'hémiespace droit uniquement pour les essais réalisés avec l'œil non dominant.

Si cette interprétation semble bien expliquer les résultats des participants ayant un œil dominant droit, elle est cependant moins efficace pour expliquer les résultats des participants ayant un œil dominant gauche. Chez ces participants, la relation privilégiée entre leur œil gauche dominant et leur V1 gauche aurait du engendrer une bissection plus précise dans l'hémiespace droit, dans lequel le biais vers l'hémiespace proche de l'hémisphère gauche réduit déjà l'erreur de bissection vers le lointain. Chez ces participants, la différence d'erreurs de bissection entre hémiespaces devrait donc également être présente lors de la réalisation de la tâche avec leur œil dominant. L'interprétation de Roth et al. (2002) selon laquelle ces participants présenteraient une asymétrie hémisphérique entre espaces proche et lointain inversée pourrait cependant expliquer ces résultats. Le biais vers l'hémiespace proche, réduisant l'erreur de bissection vers le lointain, se ferait alors dans l'hémiespace gauche, et l'utilisation de l'œil gauche dominant réduirait l'erreur de bissection dans l'hémiespace droit. Comme pour les participants ayant un œil dominant droit, cela expliquerait alors l'absence d'effet de l'hémiespace de présentation de la ligne à bissecter lors de la réalisation de la tâche avec l'œil dominant. Notons cependant que l'étude de Roth et al. (2002) ne comprenait pas de technique de neuroimagerie et n'impliquait que cinq participants ayant un œil dominant gauche. L'inversion du biais attentionnel chez ces participants reste donc à confirmer par des études en neuroimagerie impliquant un échantillon plus conséquent de participants ayant un œil dominant gauche.

Kitayama et al. (2015) n'ont quant à eux pas étudié l'effet de la dominance oculaire sur la bissection de lignes, mais sur la bissection de portes. En effet, comme pour la bissection de lignes la trajectoire de marche semble déviée d'un côté ou de l'autre, et induire une « erreur de bissection » lors du franchissement d'une porte (Nicholls et al., 2007, 2008, 2010; Fujikake et al., 2011). Les études de Nicholls et al. (2007, 2008, 2010) ont par exemple montré que chez le sujet neurologiquement sain, lors du franchissement d'une porte, les collisions étaient plus fréquentes sur la partie droite du corps que sur sa partie gauche. Ils proposent que cette asymétrie soit liée à la pseudonégligence : l'attention portée à la partie gauche de l'espace et la « négligence » de sa partie droite amèneraient les participants à négliger la partie droite de leur corps, engendrant de plus nombreuses collisions de ce côté. Cependant, l'étude de Hatin et al. (2012) montre au contraire de plus nombreuses collisions sur la partie gauche du corps lors du franchissement d'une porte, et ne montre aucun lien entre l'erreur de bissection de portes et la pseudonégligence observée lors de la bissection de lignes. Kitayama et al. (2015) proposent que l'absence de lien trouvée par Hatin et al. (2012) entre l'erreur de bissection de portes et la pseudonégligence serait due à la différence d'effecteur utilisé (le centre du corps pour la bissection de portes contre le doigt pour la bissection de lignes). Ils ont alors proposé à des participants de réaliser une tâche de bissection spatiale dans laquelle ils devaient aligner le centre d'une porte avec le centre de leur corps (et non avec leur doigt ou un pointeur laser). Les participants devaient réaliser cette tâche à une distance de 0.5 m (espace proche) et de 2 m (espace lointain). Dans une tâche de marche, les participants devaient par ailleurs avancer et franchir la

porte en son milieu. Roth et al. (2002) ayant trouvé des résultats différents sur l'erreur de bissection de lignes verticales selon l'œil utilisé, Kitayama et al. (2015) ont demandé à leurs sujets de réaliser les bissections de portes en portant des lunettes à cristaux liquides. Chaque sujet réalisait ainsi les différentes tâches sous trois conditions : en vision binoculaire, en ne voyant qu'avec leur œil dominant et en ne voyant qu'avec leur œil non dominant. Lors de la réalisation de la tâche de bissection de portes à distance, les résultats montrent une déviation de la bissection du côté controlatéral à l'œil dominant. Cependant, ce résultat n'était trouvé que lorsque la vision des participants était restreinte à l'œil non dominant et lorsqu'ils réalisaient la tâche depuis une distance de 2 m (porte dans l'espace lointain). Ce résultat est compatible avec l'interprétation que j'ai donnée à ceux de Roth et al. (2002), selon laquelle la réalisation de la tâche de bissection avec l'œil dominant engendrerait deux phénomènes se contrecarrant l'un l'autre (le biais attentionnel et l'effet de la dominance oculaire), chacun permettant une bissection plus précise dans un hémichamp différent. Notons cependant que dans la tâche de marche de Kitayama et al. (2015), la déviation controlatérale à l'œil dominant de la bissection n'était retrouvée que chez les participants ayant un œil dominant droit. Les participants ayant un œil dominant gauche ne montraient aucune différence de bissection entre les trois conditions de vision (binoculaire, œil dominant, œil non dominant). Cela suggère que l'inversion du biais attentionnel entre espaces proche et lointain chez les participants ayant un œil dominant gauche (proposée par Roth et al., 2002) n'est pas systématiquement observable, et renforce la nécessité d'études en neuroimagerie afin de clarifier la latéralisation de l'attention chez ces participants.

En résumé, les différentes études abordées jusqu'à présent montrent clairement que les perceptions monoculaires de l'œil dominant et de l'œil non dominant peuvent différer, et que ces différences affectent les actions visuellement guidées réalisées par la suite. Il semble que lors de la réalisation de tâches visuo-spatiales avec l'œil dominant, la relation privilégiée de ce dernier avec le V1 ipsilatéral « masque » les asymétries classiquement observées entre les hémichamps gauche et droit. Si cette compétition entre la dominance oculaire et les asymétries fonctionnelles a été systématiquement observée pour les participants ayant un œil dominant droit, elle reste néanmoins à confirmer pour ceux ayant un œil dominant gauche.

Au quotidien, il est cependant rare d'explorer l'environnement avec un seul œil. Il est donc important d'étudier comment la dominance oculaire pourrait agir sur notre perception en vision binoculaire. L'œil dominant étant en relation privilégiée avec le V1 qui lui est ipsilatéral, nous pourrions par exemple attendre que l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant, traité initialement par ce V1 ipsilatéral, soit avantagé par rapport à l'hémichamp ipsilatéral. C'est l'hypothèse avancée par Chamillon et al. (2014, 2015), qui ont étudié l'influence de la dominance oculaire sur la détection d'une cible visuelle latéralisée dans une tâche de type Poffenberger (Poffenberger, 1912, voir la section 2.1.1 du Chapitre 2 pour une description du paradigme). Les résultats montrent que lors de la réalisation de la tâche avec la main controlatérale à leur œil dominant, les participants présentaient des temps de réaction plus courts pour détecter une cible visuelle apparaissant dans l'hémichamp controlatéral plutôt qu'ipsilatéral à leur œil dominant. Autrement dit, les participants ayant un œil dominant droit présentaient des temps de réponse plus courts pour les cibles apparaissant à gauche (hémisphère droit) qu'à droite (hémisphère gauche), et les participants ayant un œil dominant gauche

présentaient le profil inverse avec des temps de réponse plus courts pour les cibles apparaissant à droite (hémisphère gauche) qu'à gauche (hémisphère droit). Notons cependant que dans l'étude de Chaumillon et al. (2014) ces résultats ne concernaient que les participants droitiers manuels. Chez les gauchers manuels, seuls les participants ayant un œil dominant gauche semblaient présenter un avantage de l'hémichamp controlatéral à leur œil dominant, mais avec un effet en dessous du seuil de significativité. Les participants gauchers ayant un œil dominant droit semblaient quant à eux présenter des temps de réaction plus courts avec la main gauche qu'avec la main droite quel que soit l'hémichamp d'apparition de la cible visuelle. Les auteurs soulignent d'ailleurs que les temps de réaction moyens obtenus par ces participants avec leur main gauche sont plus bas que tous les autres temps de réaction observés dans les différents groupes de participants et conditions. Notons que la main gauche est en lien direct avec l'hémisphère droit de ces participants, dans lequel se trouve la relation privilégiée entre leur œil droit dominant et leur V1 droit. Le fait que cette population de gauchers ayant un œil dominant droit diffère des autres participants pourrait être directement liée à la plus forte latéralisation à droite des réseaux de l'attention visuo-spatiale chez les gauchers ayant un œil dominant droit que chez les autres individus (Petit et al., 2015, voir la section 2.1.2 du Chapitre 2). Cette forte latéralisation de l'attention visuo-spatiale additionnée à la relation privilégiée entre leur œil droit dominant et leur V1 droit pourrait être à l'origine de la grande rapidité de réponse montrée par ces participants lors de l'utilisation de leur main gauche. Notons d'ailleurs que la grande proportion d'individus gauchers ayant un œil dominant droit sur les podiums des jeux olympiques pour les sports à haute incertitude spatio-temporelle (e.g., escrime, Azémar, 2003; Azémar et al., 2008) témoigne de l'avantage présenté par ces participants pour la réponse à une cible visuelle avec leur main gauche.

Rappelons cependant que Vergilino-Perez et al. (2012a) ont montré que l'étude des asymétries saccadiques permettait de distinguer les participants selon l'intensité de leur dominance oculaire. Ainsi, les différences de résultats observés pour les individus gauchers dans l'étude de Chaumillon et al. (2014) pourrait être due à une plus grande proportion d'individus ayant une faible dominance oculaire dans cette population. L'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant ne serait en effet attendu que chez les participants ayant une forte dominance oculaire (*i.e.*, ne présentant pas d'asymétrie naso-temporale sur les pics de vitesse de leurs saccades oculaires). Cette possibilité a été étudiée par Chaumillon et al. (2017), qui ont demandé à 50 nouveaux participants de réaliser leur tâche de Poffenberger, en les distinguant cette fois non seulement par leur dominance oculaire (gauche, droite), mais également par l'intensité de leur dominance oculaire (forte, faible) estimée à partir de l'analyse des différences de pics de vitesse entre saccades vers la gauche et vers la droite (Vergilino-Perez et al., 2012a). Afin d'estimer cette dernière, les participants devaient réaliser une tâche de saccades vers une cible latéralisée à gauche ou à droite, dans laquelle les auteurs enregistraient les pics de vitesse des saccades. Cette étape était toujours réalisée avant la tâche de Poffenberger. Chaumillon et al. (2017) prévoyait que les participants ayant une faible dominance oculaire présenteraient un effet Poffenberger classique (*i.e.*, des temps de réaction manuels plus courts lorsque la cible visuelle apparaissait dans l'hémichamp ipsilatéral à la main de réponse) tandis que les participants ayant une forte dominance oculaire présenteraient des temps de réaction

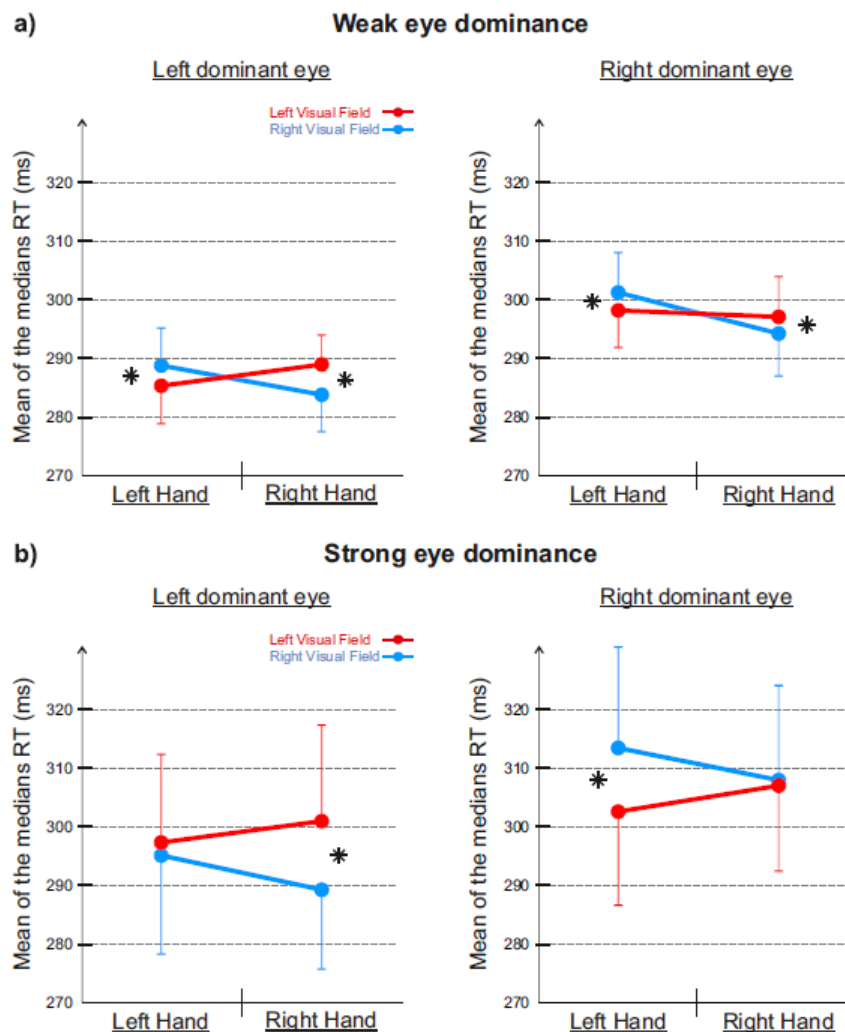


FIGURE 3.5 – **Résultats de l'étude de Chaumillon et al. (2017).** Temps de réaction manuels médians obtenus à une tâche type Poffenberger (a) par les participants ayant une faible dominance oculaire et (b) par ceux ayant une forte dominance oculaire. Les participants étaient également catégorisés selon leur dominance oculaire (gauche, droite) et devaient répondre alternativement avec la main gauche et la main droite à une cible visuelle apparaissant aléatoirement à gauche (en rouge) ou à droite (en bleu). Les astérisques indiquent les différences significatives à $p < .05$ et les barres d'erreur représentent l'erreur standard de la moyenne. *Figure tirée de Chaumillon et al. (2017, p.133).*

manuels plus courts pour les cibles visuelles apparaissant dans l'hémichamp controlatéral à leur œil dominant. Leurs résultats, présentés en Figure 3.5, ont confirmé les hypothèses avancées. Plus précisément, les participants ayant une faible dominance oculaire (Figure 3.5a) montraient bien un effet Poffenberger classique quel que soit leur œil dominant (gauche ou droit), avec des temps de réaction plus courts pour une cible visuelle apparaissant à gauche qu'à droite avec la main gauche, et plus courts pour une cible visuelle apparaissant à droite qu'à gauche avec la main droite. Au contraire, les participants ayant une forte dominance oculaire (Figure 3.5b) montraient des temps de réaction plus courts vers l'hémichamp controlatéral à leur œil dominant (pour les cibles apparaissant à droite pour ceux ayant un œil dominant gauche et pour les cibles apparaissant à gauche pour ceux ayant un œil dominant droit). Comme dans leur étude de 2014, les auteurs montrent que cet effet n'était valable que lorsque les participants répondaient avec la main controlatérale à leur œil dominant.

Cette restriction est due au fait que la main controlatérale est celle régie par l'hémisphère ipsilatéral à l'œil dominant, dans lequel a lieu la relation privilégiée œil dominant – V1 ipsilatéral et lequel traite initialement la cible visuelle controlatérale.

Au total, les résultats de Chaumillon et al. (2014, 2017) montrent (1) que la relation privilégiée entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral engendre un traitement visuo-moteur plus rapide de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant comparé à l'hémichamp ipsilatéral, et (2) que cet avantage n'est présent que pour les participants ayant une forte dominance oculaire, *i.e.*, ne présentant pas d'asymétrie naso-temporale sur les pics de vitesse de leurs saccades. Ces études ont également confirmé que l'intensité de la dominance oculaire, estimée par les critères de Vergilino-Perez et al. (2012a), avait des conséquences importantes sur les performances perceptives et visuo-motrices (voir aussi Chaumillon et al., 2015). Ce sont cependant les seules études s'étant intéressées aux effets de la dominance oculaire et de son intensité lors de tâches réalisées en vision binoculaire. La première série d'études de cette thèse, présentée dans le Chapitre 5, a pour objectif de mieux comprendre les effets de la dominance oculaire et de son intensité sur les relations perception – action. Notamment, nous avons étudié comment la réalisation d'une action vers l'hémichamp controlatéral ou ipsilatéral à l'œil dominant pouvait varier selon la dominance oculaire et son intensité. En effet, dans les études de Chaumillon et al. (2017), les participants devaient répondre en appuyant manuellement sur un bouton, mais ne réalisaient pas d'action *vers* un hémichamp. Dans les **Articles 1 à 3** de cette thèse, les participants devaient réaliser des saccades oculaires vers la gauche ou vers la droite, ce qui nous a permis de comparer les paramètres des saccades dirigées vers les hémichamps controlatéral et ipsilatéral à l'œil dominant, pour des participants ayant une dominance oculaire forte et faible.

Résumé du Chapitre 3

Trois types de dominance oculaire sont à ce jour répertoriés : l'œil dominant ophtalmologique est celui ayant la meilleure acuité visuelle, l'œil dominant perceptif est celui dont le percept prévaut lors d'une présentation en rivalité binoculaire, et l'œil dominant de visée est celui choisi pour la réalisation d'une tâche monoculaire. Ce dernier semble être le type de dominance oculaire le plus stable chez un même individu et le plus proche de la latéralité manuelle en raison de sa nature motrice. Les études expérimentales présentées dans cette thèse se sont donc focalisées sur celui-ci. Comme la main préférentielle, l'œil dominant de visée semble être régi par des facteurs génétiques et environnementaux. Pour estimer la dominance oculaire de visée, les tests actuels ne fournissent qu'une mesure binaire, distinguant les participants ayant un œil dominant gauche de ceux ayant un œil dominant droit. Cela contraste avec les questionnaires de latéralité manuelle qui permettent d'assigner à chaque individu un pourcentage de latéralité. Grâce à l'étude des différences individuelles de l'asymétrie naso-temporale sur les pics de vitesse des saccades, il est possible de quantifier l'intensité de la dominance oculaire. La présence d'une asymétrie naso-temporale (*i.e.*, pics de vitesse plus élevés vers la droite avec l'œil droit et vers la gauche avec l'œil gauche) signe une faible dominance oculaire tandis que l'absence d'asymétrie naso-temporale (*i.e.*, pics de vitesse plus élevés vers un même hémichamp visuel avec les deux yeux) signe une forte dominance oculaire. L'intensité de la dominance oculaire ainsi estimée a de grandes conséquences sur les performances perceptives et visuo-motrices. En effet, les participants ayant une forte dominance oculaire sont plus rapides pour détecter une cible dans l'hémichamp controlatéral plutôt qu'ipsilatéral à leur œil dominant. Cet avantage n'est cependant pas observé chez les participants dont la dominance oculaire est faible. Cela peut être expliqué par les corrélats neurophysiologiques de la dominance oculaire. L'œil dominant entretient en effet une relation privilégiée avec le cortex visuel primaire qui lui est ipsilatéral, ce dernier traitant initialement l'information visuelle présentée dans l'hémichamp controlatéral. L'avantage de cet hémichamp a cependant été peu étudié, et les mécanismes précis le sous-tendant restent aujourd'hui inconnus. Dans les **Articles 1 à 3** de cette thèse, nous avons tenté de préciser la nature de cet avantage, notamment en montrant comment la dominance oculaire influence l'exécution d'un programme moteur dirigé directement vers cet hémichamp. Par ailleurs, dans l'**Article 5** nous proposons une nouvelle méthode de quantification de la dominance oculaire de visée basée sur l'analyse simultanée de plusieurs asymétries saccadiques, permettant d'assigner à chaque individu un pourcentage de dominance oculaire.

Objectifs de la thèse

Dans un premier temps, l'influence de la dominance oculaire sur les performances à des tâches perceptives et visuo-motrices sera étudié. Le but est de mieux comprendre les mécanismes précis sur lesquels la relation privilégiée entre l'œil dominant et le V1 qui lui est ipsilatéral (Seyal et al., 1981; Erdogan et al., 2002; Shima et al., 2010; Chaumillon et al., 2018) exerce une influence. Grâce à une tâche de saccades oculaires vers une cible visuelle en présence d'un distracteur (*effet global* et *effet du distracteur éloigné*), nous examinerons si la dominance oculaire impacte plutôt la voie du *where* ou la voie du *when* du modèle de génération des saccades de Findlay & Walker (1999). Par ailleurs, nous contrasterons des tâches perceptives (discrimination visuelle) et visuo-motrices (saccades oculaires) afin d'identifier si la dominance oculaire agit plutôt sur les performances *perceptives* ou *motrices*. En effet, l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant trouvé dans une tâche de Poffenberger (Chaumillon et al., 2014, 2015, 2017) pourrait provenir à la fois d'un avantage perceptif dans cet hémichamp et d'un avantage moteur pour initier une réponse de la main ipsilatérale à l'œil dominant. L'utilisation d'une double-tâche de saccades oculaires et de discrimination visuelle permettra également d'examiner si les processus de rehaussement de la cible visée et d'inhibition des positions non visées sont influencés différemment ou non par la dominance oculaire. Dans chacune de ces études, nous enregistrerons les mouvements oculaires de participants ayant une dominance oculaire gauche ou droite d'après le *test du trou dans la carte*, et forte ou faible d'après l'analyse des différences de pics de vitesse entre les saccades dirigées vers la gauche et vers la droite (Vergilino-Perez et al., 2012a).

Dans un deuxième temps, nous chercherons à quantifier finement la dominance oculaire de visée afin d'obtenir une mesure continue et d'attribuer à chaque individu un pourcentage de dominance oculaire. Pour cela, nous allons examiner les liens entre les différentes asymétries saccadiques et la dominance oculaire de visée. En effet, si l'ANT sur le pic de vitesse des saccades permet une estimation de l'intensité de la dominance oculaire (Vergilino-Perez et al., 2012a), d'autres asymétries saccadiques telles que l'ACC pourraient également permettre de distinguer les individus ayant une forte dominance oculaire de ceux ayant une faible dominance oculaire. Grâce à un enregistrement binoculaire des mouvements oculaires, nous allons ainsi étudier simultanément l'ANT et l'ACC, avec l'idée qu'une analyse combinée de plusieurs asymétries saccadiques devrait permettre une mesure fine de l'intensité de la dominance oculaire des individus.

Deuxième partie

Contributions Expérimentales

Chapitre 4

Méthodologie générale

Sommaire

4.1	Participants	93
4.2	Équipement et matériel	94
4.2.1	Présentation des stimuli visuels	94
4.2.2	Enregistrement des mouvements oculaires	95
4.3	Tâches de saccades oculaires	97
4.4	Analyses des données oculomotrices	98

Cinq études expérimentales sont présentées dans cette thèse. Les **Articles 1** (effets des distracteurs), **2** (effet global) et **3** (saccade et discrimination visuelle) traitent du rôle de la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action, et les **Articles 4** (liens entre asymétries) et **5** (dominance oculaire et asymétries) proposent une nouvelle quantification de la dominance oculaire basée sur les performances oculomotrices. L’objet du présent chapitre est de décrire les similitudes et différences méthodologiques entre ces cinq études, et de présenter les principaux paradigmes et analyses que nous avons utilisés.

4.1 Participants

Dans les **Articles 1, 2, 4 et 5**, les participants étaient des étudiants de licence à l’Institut de Psychologie de l’Université Paris Descartes et des membres du laboratoire Vision Action Cognition. En échange de leur participation, les étudiants recevaient des crédits ECTS pour les UE d’initiation aux travaux d’études et de recherche de première et deuxième années de licence. Dans l’**Article 3**, les participants étaient recrutés sur le Réseau d’Information en Sciences Cognitives et recevaient un chèque cadeau de 30€ en échange de leur participation. Sur l’ensemble des cinq études, les participants étaient en moyenne âgés de 23 ± 5 ans, avec 79% de femmes.

Dans quatre des cinq études présentées dans cette thèse (**Articles 1, 2, 3 et 5**), les effets de la dominance oculaire et de son intensité étaient étudiés. Les participants étaient ainsi répartis en

quatre groupes : dominance oculaire forte gauche, forte droite, faible gauche et faible droite. Pour cela, la dominance oculaire (gauche vs. droite) était évaluée grâce au test du trou dans la carte répété trois fois¹ (Durand & Gould, 1910), et l'intensité de la dominance oculaire (forte vs. faible) était évaluée grâce à l'analyse des pics de vitesse des saccades (Vergilino-Perez et al., 2012a). Cette dernière se faisait *a posteriori* : avant de procéder à l'analyse des données, nous ne connaissions pas l'intensité de la dominance oculaire des participants. Les participants montrant une asymétrie naso-temporale sur les pics de vitesse de leurs saccades étaient considérés comme ayant une **faible** dominance oculaire, tandis que ceux montrant un pattern cohérent avec leurs deux yeux (*i.e.*, des pics de vitesse plus élevés vers la gauche que vers la droite avec les deux yeux, ou inversement) étaient considérés comme ayant une **forte** dominance oculaire. La répartition de participants ayant une dominance oculaire gauche vs. droite, forte vs. faible est présentée dans le Tableau 4.1. Notons que dans chacune de ces études, la latéralité manuelle était également évaluée. Les **Articles 1 et 2** n'incluaient que des participants droitiers selon l'inventaire de latéralité manuelle d'Édimbourg (Oldfield, 1971) tandis que les **Articles 3 et 5** incluaient des participants droitiers et gauchers d'après le questionnaire de latéralité d'Humphrey modifié par Hécaen & de Ajuriaguerra (1963). Ce dernier permettait une évaluation plus fine de la latéralité manuelle que l'inventaire d'Édimbourg, afin notamment de ne pas considérer un participant comme gaucher à tort (voir Edlin et al., 2015).

Les cinq études présentées dans cette thèse sont en accord avec les principes d'éthique inscrits dans la déclaration d'Helsinki de 1964, et leurs procédures ont été approuvées par le comité d'éthique de l'Université Paris Descartes (IRB n° 20130500001072).

4.2 Équipement et matériel

4.2.1 Présentation des stimuli visuels

Les cinq expériences étaient réalisées dans une pièce faiblement éclairée. Les stimuli visuels étaient blancs (luminance entre 20 et 54 cd/m²) et étaient présentés sur un fond gris-sombre (luminance entre 4.5 et 7 cd/m²). Dans les **Articles 1, 2, 4 et 5**, il s'agissait de croix ou disques blancs, ayant tous une taille de 0.5°×0.5°. Dans l'**Article 3**, il s'agissait de barres obliques, horizontales ou verticales présentées entre deux crochets et ayant une taille de 1.2°×0.7°. Les caractéristiques précises des stimuli de chaque étude sont présentées dans le Tableau 4.2.

Dans les **Articles 1, 2, 4 et 5** les stimuli étaient présentés sur un écran CRT Iiyama HM240DT avec un taux de rafraichissement de 170 Hz et une résolution de 800×600 pixels. Dans l'**Article 3**, ils étaient présentés sur un écran LED BenQ XL2540 avec un taux de rafraichissement de 144 Hz et une résolution de 1920×1080 pixels. Dans les cinq études, une mentonnière et un appui-tête permettaient de maintenir les yeux des participants à 57 cm de l'écran de sorte qu'un degré d'angle visuel équivalait à un centimètre sur l'écran.

1. La répétition du test permet de vérifier que les participants ont bien respecté la procédure. Sur l'ensemble des participants, la mesure obtenue était toujours cohérente entre les trois répétitions du test.

4.2.2 Enregistrement des mouvements oculaires

Dans chacune des cinq études, les mouvements des deux yeux des participants étaient enregistrés grâce à un oculomètre EyeLink 1000 (SR Research) muni d'une lentille binoculaire, avec un taux d'échantillonnage de 500 Hz et une précision spatiale de 0.25° . La détection des saccades oculaires se faisait *online*, sur la base d'un critère de vitesse ($>30^\circ/\text{s}$) et d'accélération ($>8000^\circ/\text{s}^2$). La latence, l'amplitude, le pic de vitesse, la vitesse moyenne et la durée des saccades étaient ensuite calculés *offline* par le logiciel Data Viewer (SR Research). La seule étude dans laquelle la latence des saccades était calculée *online* était l'**Article 3**, car cela permettait à l'expérimentateur d'en vérifier la régularité pendant l'expérience. Dans l'**Article 3** les durées de présentation des stimuli dépendaient en effet de la latence moyenne des saccades des participants. Une trop grande variabilité aurait alors pu engendrer des durées inadaptées.

Dans chaque étude, l'expérience commençait par une phase de calibrage afin de faire correspondre la position des yeux dans l'orbite avec une position d'un point sur l'écran. Dans cette phase, les participants devaient suivre des yeux un point apparaissant successivement à neuf positions (trois sur le bord gauche de l'écran, trois sur son bord droit et trois sur son méridien central). Cette procédure était répétée immédiatement afin d'en vérifier la précision. En cas de succès, l'expérience débutait et la consigne de l'expérience apparaissait à l'écran. Sinon, le calibrage était relancé. Cette procédure de calibrage était réalisée au début de chaque expérience et de chaque bloc expérimental. De plus, dans les cinq études le calibrage était vérifié avant chaque essai expérimental. Les participants devaient fixer un point apparaissant à la position de départ de l'essai à venir et appuyer sur un bouton. Si la position de leurs yeux était comprise dans une fenêtre de 0.75° autour de la position mesurée lors du calibrage, l'essai démarrait par la présentation du stimulus de fixation au même endroit (une croix dans les **Articles 1, 2, 4 et 5** et un cercle dans l'**Article 3**). Sinon, l'essai était annulé et relancé ultérieurement. Une nouvelle procédure de calibrage démarrait alors, avant de continuer l'expérience.

Étude	Nombre de sujets	Population	Nombre de sujets par groupe	Répartition femmes-hommes	Age moyen	Évaluation de la latéralité manuelle	Score moyen de latéralité (%)
<u>Article 1</u> <i>effets des distracteurs</i>	n = 92	DD+	22	18♀, 4♂	23±6	Inventaire de latéralité d'Édimbourg	79±23
		DD-	35	28♀, 7♂	21±2		81±16
		DG+	10	9♀, 1♂	22±3		77±19
		DG-	25	18♀, 7♂	24±7		83±21
<u>Article 2</u> <i>effet global</i>	n = 114	DD+	22	17♀, 5♂	24±8	Inventaire de latéralité d'Édimbourg	80±18
		DD-	46	35♀, 11♂	23±5		81±19
		DG+	16	15♀, 1♂	24±5		87±14
		DG-	30	23♀, 7♂	23±8		81±15
<u>Article 3</u> <i>discrimination</i>	n = 26	DO+	16	14♀, 2♂	28±8	Questionnaire de latéralité de Hécaen & de Ajuriaguerra (1963)	83±26
		DO-	10	8♀, 2♂	26±6		92±6
<u>Article 4</u> <i>Liens asymétries</i>	n = 28	/	28	21♀, 7♂	26±6	/	/
<u>Article 5</u> <i>Quantification de la dominance oculaire</i>	n = 63	DD+	9	8♀, 1♂	22±2	Questionnaire de latéralité de Hécaen & de Ajuriaguerra (1963)	91±4
		DD-	12	8♀, 4♂	24±5		92±6
		DG+	13	13♀, 0♂	21±3		89±6
		DG-	10	7♀, 3♂	31±13		88±7
		GD+	4	3♀, 1♂	22±4		44±25
		GD-	5	4♀, 1♂	23±4		38±24
		GG+	3	2♀, 1♂	29±8		25±18
		GG-	7	5♀, 2♂	26±5		30±23

TABLEAU 4.1 – **Présentation des participants de chaque étude.** Dans la colonne « Population », la première lettre représente la latéralité manuelle (D : droitiers, G : gauchers), la deuxième lettre représente la dominance oculaire (D : droite, G : gauche) et le signe représente l'intensité de la dominance oculaire (+ : forte, - : faible). Dans l'Article 3, les participants sont seulement contrastés selon l'intensité de leur dominance oculaire (DO+ : forte dominance oculaire, DO- : faible dominance oculaire).

4.3 Tâches de saccades oculaires

Dans toutes les études, les participants devaient réaliser des saccades oculaires vers la gauche ou vers la droite, depuis un stimulus de fixation vers un stimulus-cible. Un résumé des procédures utilisées pour chaque étude est présenté dans le Tableau 4.2. Dans l'**Article 3**, les participants devaient en plus réaliser une tâche perceptive. La procédure détaillée de cette tâche est décrite dans la méthodologie de l'**Article 3**, page 134.

Selon les études et les blocs d'essais, les saccades pouvaient être déclenchées selon trois paradigmes expérimentaux (voir Figure 1.10 du Chapitre 1; Saslow, 1967; Becker, 1989; Leigh & Zee, 2006) :

- Dans le paradigme *gap-200*, le stimulus de fixation disparaissait 200 ms avant l'apparition de la cible pour la saccade, afin de déclencher des saccades réactives aux latences très courtes. Ce paradigme était utilisé dans l'un des blocs de l'**Article 2**.
- Dans le paradigme *step*, la disparition du stimulus de fixation et l'apparition de la cible pour la saccade coïncidaient dans le temps, afin de déclencher des saccades réactives aux latences courtes. Ce paradigme était utilisé dans chacune des cinq études présentées dans cette thèse.
- Dans le paradigme *overlap-600*, la cible pour la saccade apparaissait 600 ms avant la disparition du stimulus de fixation. Les participants devaient garder leur regard sur le stimulus de fixation, et ne réaliser leur saccade qu'à sa disparition. Les saccades étaient ainsi déclenchées de manière volontaire, et avaient des latences élevées. Ce paradigme était utilisé dans les **Articles 2, 4 et 5**.

Dans les **Articles 1 et 2**, les participants devaient réaliser une saccade vers une cible à 5° ou 7° d'excentricité, en présence d'un distracteur. Ce dernier apparaissait à 3° d'excentricité, dans l'hémichamp de la cible (engendrant alors un *effet global* sur l'amplitude des saccades) ou dans l'hémichamp opposé (engendrant alors un *effet du distracteur éloigné* sur la latence des saccades). Dans ces études, nous étudions l'influence de la dominance oculaire sur les effets des distracteurs sur la latence et l'amplitude des saccades. Les essais expérimentaux *cible + distracteur* étaient comparés à des essais contrôles dans lesquels seule la cible était présentée, sans distracteur.

Dans l'**Article 3**, les effets de la dominance oculaire sur les performances perceptives et oculomotrices étaient examinés. En plus d'une tâche de discrimination visuelle, les participants devaient réaliser une tâche de saccades oculaires vers une cible pouvant apparaître à six positions différentes sur un cercle imaginaire de 5.8° de rayon autour du point de fixation central.

Dans les **Articles 4 et 5**, les participants devaient réaliser une saccade vers une cible à 5° d'excentricité, depuis cinq positions de départ possibles sur l'axe horizontal. Cela permettait de tester des saccades centripètes (dirigées vers le centre de l'écran) et centrifuges (dirigées vers l'extérieur de l'écran). De plus, les mouvements des deux yeux étaient contrastés afin de comparer les saccades temporales (saccades vers la droite de l'œil droit et saccades vers la gauche de l'œil gauche) et les saccades nasales (saccades vers la gauche de l'œil droit et saccades vers la droite de l'œil gauche). Dans ces études, nous étudions comment la dominance oculaire influence les asymétries naso-temporale et centripète-centrifuge du système saccadique.

Les procédures expérimentales de chacune des cinq études sont résumées dans le Tableau 4.2.

4.4 Analyses des données oculomotrices

Dans les **Articles 1 et 2**, l’amplitude et la latence des saccades vers les configurations *cible + distracteur* étaient comparées à celles des saccades vers les configurations *cible isolée* afin de rendre compte des effets des distracteurs sur l’amplitude et la latence des saccades. L’effet global était ramené en pourcentage (pourcentage d’effet global, PEG) grâce à la formule suivante (Findlay et al., 1993; McSorley & Findlay, 2003; Findlay & Blythe, 2009; Casteau & Vitu, 2012) :

$$PEG = 100 \times \frac{(A_{cible+dist} - A_{dist})}{(A_{cible} - A_{dist})}$$

où A_{dist} est l’amplitude moyenne des saccades vers le distracteur seul, A_{cible} l’amplitude moyenne des saccades vers la cible seule, et $A_{cible+dist}$ l’amplitude moyenne des saccades vers la cible en présence du distracteur proche. Ainsi, un *PEG* de 0% signifie que la saccade s’est terminée sur le distracteur tandis qu’un *PEG* de 100% signifie que la saccade s’est terminée sur la cible. L’effet du distracteur éloigné était quant à lui calculé en soustrayant simplement la latence des saccades vers les cibles isolées aux latences des saccades vers les configurations cible+distracteur éloigné (Walker et al., 1995, 1997; Casteau & Vitu, 2012).

Dans les **Articles 4 et 5**, les paramètres saccadiques étaient comparés entre les saccades temporales et nasales, et entre les saccades centripètes et centrifuges. De manière importante, dans ces analyses l’ANT était mesurée séparément pour les saccades centripètes et centrifuges, et l’ACC était mesurée séparément pour les saccades temporales et nasales. Ainsi, la mesure d’une asymétrie donnée n’était pas contaminée par la deuxième asymétrie. Au final, nous avons ainsi réalisé quatre comparaisons différentes :

- saccades **temporales**-centripètes vs. **nasales**-centripètes
- saccades **temporales**-centrifuges vs. **nasales**-centrifuges
- saccades temporales-**centripètes** vs. temporales-**centrifuges**
- saccades nasales-**centripètes** vs. nasales-**centrifuges**

Les comparaisons effectuées sont également illustrées dans la Figure 2 de l’**Article 4** page 155 et dans la Figure 1 de l’**Article 5** page 175.

Dans l’**Article 3**, les paramètres oculomoteurs étaient également comparés entre les saccades vers la gauche et vers la droite. Néanmoins, comme la procédure utilisée était propre à cette étude, elle sera présentée dans la méthodologie de l’article, page 134.

Étude	Stimuli			Luminance du fond	Paradigme de déclenchement des saccades	Facteurs en blocs
	Type	Excentricité	Taille & luminance			
<u>Article 1</u> <i>effets des distracteurs</i>	F : Croix	centre	0.5°×0.5° 27 cd/m ²	4.5 cd/m ²	<i>step</i>	Hémichamp (gauche, droit)
	C : Disque	5° ou 7°	0.5°×0.5° 27 cd/m ²			
	D : Disque	3°	0.5°×0.5° 27/54 cd/m ²			
<u>Article 2</u> <i>effet global</i>	F : Croix	centre	0.5°×0.5° 27 cd/m ²	4.5 cd/m ²	<i>gap-200, step et overlap-600</i>	Paradigme (<i>gap, step, overlap</i>)
	C : Disque	5° ou 7°				
	D : Disque	3°				
<u>Article 3</u> <i>discrimination</i>	F : Cercle/Flèche	centre	0.5°×0.5°/0.7° 14 cd/m ²	7 cd/m ²	<i>step</i>	Tâche motrice (fixation, saccade)
	C : Barre oblique	5.8°	1.2°×0.7° 20 cd/m ²			
	D : Barres droites	5.8°	1.2°×0.7° 20 cd/m ²			
<u>Article 4</u> <i>Liens asymétries</i>	F : Croix C : Croix	5 positions 5°	0.5°×0.5° 35 cd/m ²	4.5 cd/m ²	<i>step et overlap-600</i>	Paradigme (<i>step, overlap</i>)
<u>Article 5</u> <i>Quantification</i>						

TABLEAU 4.2 – **Stimuli et procédures utilisés dans chaque étude.** Les stimuli et procédures des Articles 4 et 5 étant identiques, ces derniers sont présentés ensemble. Dans la colonne « Type de Stimuli » : F = Fixation, C = Cible, D = Distracteur.

Chapitre 5

Le rôle de la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action

Sommaire

5.1	Présentation des articles 1 à 3	101
5.2	Influence de la dominance oculaire sur la précision des saccades	104
5.2.1	Article 1 : « How eye dominance strength modulates the influence of a distractor on saccade accuracy »	104
5.2.2	Article 1 : Conclusions & Perspectives	115
5.2.3	Article 2 : « Isoler les effets de la dominance oculaire et du biais attentionnel sur la précision des saccades »	116
5.2.4	Article 2 : Conclusions, Analyses supplémentaires & Perspectives	131
5.3	Effets perceptifs vs. moteurs de la dominance oculaire	133
5.3.1	Article 3 : « Influence de la dominance oculaire sur les sélections oculomotrice et attentionnelle »	134
5.3.2	Article 3 : Conclusions & Perspectives	150

5.1 Présentation des articles 1 à 3

Références des articles présentés

- **Article 1 (page 104)** : Tagu, J., Doré-Mazars, K., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2016). How eye dominance strength modulates the influence of a distractor on saccade accuracy. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 57(2), 534–543. doi :10.1167/iovs.15-18428
- **Article 2 (page 116)** : Tagu, J., Doré-Mazars, K., & Vergilino-Perez, D. (en préparation). Isoler les effets de la dominance oculaire et du biais attentionnel sur la précision des saccades.
- **Article 3 (page 134)** : Tagu, J., Doré-Mazars, K., & Vergilino-Perez, D. (en préparation). Influence de la dominance oculaire sur les sélections oculomotrice et attentionnelle.

Le premier objectif de cette thèse était d’identifier le rôle de la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action. Au cours de trois études expérimentales, nous avons étudié l’influence de la dominance oculaire (gauche vs. droite) et de son intensité (forte vs. faible) sur les traitements perceptifs (tâche de discrimination visuelle, Article 3) et visuo-moteurs (tâches de saccades oculaires, Articles 1 et 2).

Les études de Chaumillon et al. (2015, 2017) ont montré que dans une tâche de Poffenberger (Poffenberger, 1912), les participants ayant une forte dominance oculaire (*i.e.*, ne montrant pas d’ANT sur les pics de vitesse de leurs saccades, Vergilino-Perez et al., 2012a) avaient des temps de réaction manuels plus courts pour détecter une cible visuelle apparaissant dans l’hémichamp controlatéral à leur œil dominant que dans l’hémichamp ipsilatéral. De manière intéressante, ce résultat n’était pas obtenu chez les participants ayant une faible dominance oculaire (*i.e.*, présentant une ANT sur leurs pics de vitesse), qui obtenaient les résultats classiquement recueillis lors d’un paradigme de Poffenberger (*i.e.*, des temps de réaction manuels plus courts lorsque la cible visuelle apparaissait dans l’hémichamp ipsilatéral à la main de réponse). Il semblerait ainsi que la relation privilégiée entre l’œil dominant et le cortex visuel ipsilatéral (Erdogan et al., 2002; Shima et al., 2010) entraîne de meilleures capacités perceptives dans l’hémichamp controlatéral que dans l’hémichamp ipsilatéral à l’œil dominant.

Dans l’**Article 1**, nous avons montré que la dominance oculaire n’influçait pas seulement les capacités perceptives, mais également les capacités motrices. Quatre-vingt douze participants ayant une dominance oculaire gauche ou droite, forte ou faible, ont réalisé une tâche de saccades oculaires vers une cible en présence d’un distracteur proche (afin d’induire un *effet global* sur l’amplitude des saccades) ou éloigné (afin d’induire un *effet du distracteur éloigné* sur la latence des saccades). Les résultats ont montré que les participants ayant une forte dominance oculaire réalisaient des saccades vers la cible plus précises (*i.e.*, moins d’effet global) dans l’hémichamp controlatéral que dans l’hémichamp ipsilatéral à l’œil dominant. Ce résultat n’était pas observé chez les participants dont la dominance oculaire était faible, et nous n’avons par ailleurs pas observé d’influence de la dominance oculaire sur l’effet du distracteur éloigné sur la latence des saccades. L’**Article 1** montre que la dominance oculaire n’agit pas seulement sur les capacités perceptives, mais également sur les capacités visuo-motrices dans l’hémichamp controlatéral à l’œil dominant, notamment en augmentant la précision du programme moteur.

Notons cependant que dans l’**Article 1** ces résultats étaient très clairs pour les participants ayant une forte dominance oculaire gauche, mais que les effets semblaient amoindris chez ceux ayant une forte dominance oculaire droite. Nous avons alors proposé que chez ces participants un deuxième phénomène interfèrerait avec les effets de la dominance oculaire, le biais attentionnel vers la gauche lié à la spécialisation de l’hémisphère droit pour l’attention visuo-spatiale. Ce biais attentionnel donnerait plus de poids aux stimuli de l’hémichamp visuel gauche (controlatéral à l’œil dominant des participants ayant une forte dominance oculaire droite), augmentant le poids perceptif du distracteur, et donc l’effet global. Dans l’**Article 2**, nous avons cherché à confirmer cette interprétation en isolant les effets de la dominance oculaire de ceux du biais attentionnel. Pour cela, nous nous sommes basés sur les résultats de Coëffé & O’Regan (1987) montrant qu’augmenter artificiellement

la latence des saccades permettait de diminuer l'effet global et d'améliorer leur précision. L'augmentation des latences permettrait alors de donner assez de temps aux participants pour sélectionner efficacement la cible, et donc aux effets de la dominance oculaire de prendre le dessus sur ceux du biais attentionnel. Autrement dit, lors de saccades aux latences longues, l'augmentation de la précision des saccades devrait permettre aux effets liés à la dominance oculaire d'être observés sans l'interférence du biais attentionnel. Au contraire, sur des latences saccadiques plus courtes les effets du biais attentionnel devraient s'exprimer pleinement et interférer d'autant plus avec les effets de la dominance oculaire, la cible n'ayant pas encore été sélectionnée efficacement. Dans l'**Article 2**, nous avons ainsi demandé à 114 participants de réaliser une tâche d'effet global lors de paradigmes *gap-200* (engendrant des latences courtes), *step* (engendrant des latences intermédiaires) et *overlap-600* (engendrant des latences longues). Les résultats montrent que les effets du biais attentionnel dépendent bien du temps alloué au participant pour préparer le programme moteur, mais que contrairement à nos attentes ils s'expriment plutôt pour des latences longues.

Enfin, dans l'**Article 3** nous avons cherché à clarifier la nature perceptive et/ou motrice de l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant. En effet, les études impliquant un paradigme de Poffenberger (Chaumillon et al., 2014, 2015, 2017) suggèrent un avantage perceptif tandis que les **Articles 1 et 2** suggèrent un avantage moteur. Un deuxième objectif de l'**Article 3** était d'identifier précisément les mécanismes de sélection d'une cible influencés par la dominance oculaire. En effet, pour sélectionner précisément une cible saccadique la position visée doit être rehaussée, mais les positions non visées doivent également être inhibées (Hoffman & Subramaniam, 1995; Kowler et al., 1995; Deubel & Schneider, 1996; McPeck & Keller, 2002; Awh et al., 2006; Khan et al., 2015). Nous avons ainsi examiné si la dominance oculaire permettait une précision accrue des saccades dirigées vers l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant en raison d'un meilleur rehaussement de la cible et/ou d'une inhibition plus efficace du distracteur dans cet hémichamp. Dans l'**Article 3**, vingt-six participants ont ainsi réalisé une double-tâche de saccades oculaires et de discrimination visuelle. Selon les essais, la cible à discriminer (DT) pouvait ou non coïncider spatialement avec la cible pour la saccade (ST). Les essais dans lesquels les deux cibles coïncidaient spatialement ont permis de tester l'influence de la dominance oculaire sur le rehaussement de la cible tandis que les essais dans lesquelles elles ne coïncidaient pas ont permis de tester son influence sur l'inhibition des positions non visées. Les résultats suggèrent que l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant est avant tout de nature perceptive, et que les processus de rehaussement de la cible et d'inhibition des distracteurs sont exacerbés chez les participants ayant une forte dominance oculaire comparés à ceux ayant une faible dominance oculaire.

5.2 Influence de la dominance oculaire sur la précision des saccades

5.2.1 Article 1 : « How eye dominance strength modulates the influence of a distractor on saccade accuracy »

Invest Ophthalmol Vis Sci, 57(2), 534–543, doi :10.1167/iovs.15-18428

Résumé de l'Article 1

Chaumillon et al. (2015, 2017) ont montré que chez les participants ayant une forte dominance oculaire, la relation privilégiée entre l'œil dominant et le cortex visuel primaire ipsilatéral engendrait un meilleur traitement perceptif des stimuli apparaissant dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant comparés aux stimuli apparaissant dans l'hémichamp ipsilatéral. Dans la présente étude, nous avons étudié la possibilité que ces participants montrent également un avantage *moteur* dans l'hémichamp controlatéral à leur œil dominant. Pour cela, 92 participants ont réalisé une tâche de saccades oculaires vers une cible visuelle accompagnée d'un distracteur proche, afin d'engendrer un *effet global* (la saccade se termine sur le centre de gravité de la configuration visuelle, à savoir entre la cible et le distracteur), ou d'un distracteur éloigné afin d'engendrer un *effet du distracteur éloigné* (l'initiation de la saccade est retardée en présence d'un distracteur éloigné par rapport à une situation sans distracteur). Nous avons montré que chez les participants ayant une forte dominance oculaire, l'effet global était moins fort (*i.e.*, la saccade vers la cible était plus précise) vers l'hémichamp controlatéral comparé à l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant. Ce résultat n'était pas trouvé chez les participants ayant une faible dominance oculaire. Quelle que soit son intensité, nous n'avons par ailleurs observé aucune influence de la dominance oculaire sur l'effet du distracteur éloigné. Au total, ces résultats montrent que la relation entre l'œil dominant et le cortex visuel primaire ipsilatéral engendre non seulement un meilleur traitement perceptif, mais également un programme moteur plus efficace vers l'hémichamp controlatéral que vers l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant.

How Eye Dominance Strength Modulates the Influence of a Distractor on Saccade Accuracy

Jérôme Tagu,¹ Karine Doré-Mazars,¹ Christelle Lemoine-Lardennois,¹ and Dorine Vergilino-Perez^{1,2}

¹Laboratoire Vision Action Cognition, EA n°7326, Institut de Psychologie, Institut Universitaire Paris Descartes de Psychologie, Institut de Neurosciences et Cognition, Université Paris Descartes, Sorbonne Paris Cité, Boulogne-Billancourt, France

²Institut Universitaire de France, Paris, France

Correspondence: Jérôme Tagu, Laboratoire Vision Action Cognition, EA n°7326, Institut de Psychologie, Université Paris Descartes, 71 av. Edouard Vaillant, 92774 Boulogne-Billancourt-Cedex, France; jerome.tagu@parisdescartes.fr.

Submitted: October 16, 2015

Accepted: January 11, 2016

Citation: Tagu J, Doré-Mazars K, Lemoine-Lardennois C, Vergilino-Perez D. How eye dominance strength modulates the influence of a distractor on saccade accuracy. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 2016;57:534–543. DOI:10.1167/iops.15-18428

PURPOSE. Neuroimaging studies have shown that the dominant eye is linked preferentially to the ipsilateral primary visual cortex. However, its role in perception still is misunderstood. We examined the influence of eye dominance and eye dominance strength on saccadic parameters, contrasting stimulations presented in the two hemifields.

METHODS. Participants with contrasted eye dominance (left or right) and eye dominance strength (strong or weak) were asked to make a saccade toward a target displayed at 5° or 7° left or right of a fixation cross. In some trials, a distractor at 3° of eccentricity also was displayed either in the same hemifield as the target (to induce a global effect on saccade amplitude) or in the opposite hemifield (to induce a remote distractor effect on saccade latency).

RESULTS. Eye dominance did influence saccade amplitude as participants with strong eye dominance showed more accurate saccades toward the target (weaker global effect) in the hemifield contralateral to the dominant eye than in the ipsilateral one. Such asymmetry was not found in participants with weak eye dominance or when a remote distractor was used.

CONCLUSIONS. We show that eye dominance strength influences saccade target selection. We discuss several arguments supporting the view that such advantage may be linked to the relationship between the dominant eye and ipsilateral hemisphere.

Keywords: eye dominance, asymmetry, saccadic eye movements, distractor, global effect

INTRODUCTION. La neuroimagerie suggère qu'il existe une relation privilégiée entre l'œil dominant et le cortex visuel primaire ipsilatéral. Cependant, le rôle de la dominance oculaire dans notre perception et notre action reste mal connu. La présente étude vise ainsi à étudier l'influence de la dominance oculaire et de sa force sur les paramètres saccadiques en manipulant l'hémichamp visuel dans lequel apparaissent les stimuli.

MÉTHODE. 92 participants étaient répartis en quatre groupes selon leur dominance oculaire (gauche ou droite) et sa force (forte ou faible). Leur tâche consistait à effectuer une saccade vers une cible présentée à 5° ou 7° d'excentricité, à gauche ou à droite d'une croix de fixation. Dans certains essais, un distracteur présenté à 3° accompagnait la cible, dans le même hémichamp (afin d'induire un effet global) ou dans l'hémichamp opposé (afin d'induire un *remote distractor effect*).

RÉSULTATS. Chez les participants ayant une forte dominance oculaire, les saccades étaient plus précises (moins d'effet global) lorsqu'elles étaient dirigées vers une cible présentée dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant que dans l'hémichamp ipsilatéral. Cet effet n'était en revanche pas présent chez les participants ayant une faible dominance oculaire. Par ailleurs, aucune différence entre hémichamps n'a été trouvée sur la latence des saccades lors de la présentation d'un distracteur éloigné.

CONCLUSION. Cette étude montre que la force de la dominance oculaire module la précision de la sélection saccadique. Nous suggérons que cette modulation soit due à la relation privilégiée entre œil dominant et hémisphère ipsilatéral.

The sighting dominant eye (DE) is the one chosen when performing a monocular task. It is determined classically based on the “hole-in-the-card test,”¹ which provides a binary measure: left or right DE, according to the eye chosen by the participant for sighting through the hole in a piece of cardboard. However, it has been suggested recently that eye

dominance could be assessed more precisely with binocular recordings.² Participants are categorized according to eye dominance strength (i.e., strong or weak eye dominance) based on the analysis of the peak velocity of saccades directed toward an isolated target. Indeed, participants exhibiting higher peak velocities toward the hemifield ipsilateral to the DE



regardless of which eye is being measured are considered as having strong eye dominance, while participants exhibiting higher peak velocities toward the left hemifield with the left eye and toward the right hemifield with the right eye (i.e., standard nasotemporal asymmetry³) are considered as having weak eye dominance.²

The dominant eye also has been studied with neuroimaging data, showing that it activates a greater part of the primary visual cortex (V1) than the nondominant eye.⁴ Other evidence^{5,6} suggests that the V1 ipsilateral to DE is larger⁵ and more activated⁶ than the V1 contralateral to DE, suggesting a privileged relationship between DE and ipsilateral V1. Due to the crossing of the optical pathways, the V1 ipsilateral to DE initially processes information presented to the hemifield contralateral to the DE. Recently, whether such a relationship could lead to differences in the visuomotor processing of information from the hemifield ipsilateral or contralateral to DE has been examined.⁷ Using the Poffenberger paradigm (manual response to a target presented either in the left or right hemifield, using either the right or left hand⁸), participants exhibited faster reaction times when the target was presented in the hemifield contralateral to the DE than in the ipsilateral hemifield.⁷ The investigators suggest that this advantage of the hemifield contralateral to the DE over the ipsilateral hemifield is linked to the relationship between DE and ipsilateral V1. Indeed, this relationship would lead to a better perceptual processing in the hemifield contralateral than ipsilateral to the DE. Interestingly, in a subsequent study, the investigators found this advantage of the hemifield contralateral to the DE only in participants with strong eye dominance⁹ according to the peak velocity criterion.² The participants with weak eye dominance exhibited the standard Poffenberger effect (i.e., faster reaction times when the stimulation and hand are on the same side⁸), suggesting that the relationship between DE and ipsilateral V1 and the induced perceptual advantage of the hemifield contralateral to the DE occur only when participants have strong eye dominance.

The aim of the present study was to further examine the relationship between DE and ipsilateral V1 and its role in perception and action mechanisms. To do so, we assessed the respective influence of eye dominance (left or right) and of eye dominance strength (strong or weak) on a saccadic task. Participants were instructed to make a saccade toward a lateralized target with a distractor presented simultaneously in the same or opposite hemifield. It is now well established that a distractor being presented close to the target position modifies saccade amplitude by deviating the saccade to an intermediate position between the two stimuli (global effect [GE]), whereas a distractor remote from the target position increases saccade latency (remote distractor effect [RDE]).^{10–12} Therefore, we hypothesize that a modulation of both effects, depending on the hemifield in which the distractor is displayed, will reflect the influence of eye dominance and of eye dominance strength on saccadic parameters. Indeed, in participants with strong eye dominance the perceptual advantage of the hemifield contralateral to the DE should result in a greater impact of the distractor presented in this hemifield compared to the ipsilateral one on saccade amplitude and latency. Conversely, we expected no differences between the two hemifields in participants with weak eye dominance, as found in previous studies based on manual reaction times.⁹ Finally, another manipulation involved varying distractor luminance. It was made either as bright as or brighter than the target. Indeed, this manipulation is known to provide greater GE when the distractor is brighter than the target.¹³ Greater perceptual weight given to the distractor should differentially modulate the effects of eye dominance and eye dominance strength.

METHODS

Subjects

We divided 92 right-handed participants into four groups according to their eye dominance (left or right) and eye dominance strength (weak or strong) as defined by the analysis of saccade peak velocity.² This classification was made a posteriori after recording eye movement data (see Figs. 1, 2). Hand preference was determined by using the Edinburgh Handedness Inventory¹⁴ and eye dominance by using the hole-in-the-card test¹ repeated three times.

All participants had reported normal or corrected to normal vision: 22 had a strong right DE (4 male, 18 female; mean age, 22.6 years old; SD, 6.41; mean laterality score, 79%; SD, 22.9%), 35 had a weak right DE (7 male, 28 female; mean age, 21.3 years old; SD, 2.32; mean laterality score, 81%; SD, 16.2%), 10 had a strong left DE (1 male, 9 female; mean age, 21.9 years old; SD, 3.11; mean laterality score, 77%; SD, 18.8%), and 25 had a weak left DE (7 male, 18 female; mean age, 23.8 years old; SD, 6.7; mean laterality score, 83%; SD, 20.9%).

Participants gave their informed consent after an explanation of the procedure. The study adhered to the principles of the Declaration of Helsinki and the procedure was approved by the ethics committee of Paris Descartes University (Comité d'Evaluation Ethique en Recherche Biomédicale, IRB number 20130500001072).

Stimuli

The initial central fixation was a $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ white cross. The saccade target and the distractor were both a $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ white circle. All were displayed on a medium gray background with a luminance of 4.5 cd/m². The fixation cross and the saccade target had a luminance of 27 cd/m² and the distractor luminance was either 27 cd/m² or 54 cd/m².

Instruments and Eye Movement Recording

Stimuli were presented on an Iiyama (Nagano, Japan) HM240DT monitor with a refresh rate of 170 Hz and a resolution of 800×600 pixels. The experimental sessions took place in a dimly lit room. Subjects were seated 57 cm away from the screen and their heads kept stable with a chin and forehead rest. Movements of the two eyes were recorded with an Eyelink 1000 (SR Research, Ontario, Canada) sampled at 500 Hz and 0.25° .

Each session began with a 9-point calibration filling the screen. Before each trial, a small circle was presented at the center of the screen to compare the actual eye position with the previous calibration. The participants had to fixate the circle and press a button on a pad. Trial began when comparison was detected successfully (see procedure). Online saccade detection corresponded to above-threshold velocity ($30^\circ/\text{s}$) and acceleration ($8000^\circ/\text{s}^2$).

Procedure and Design

Each participant ran four blocks of 165 trials for a total of 660 trials. The saccade target always was presented in the left hemifield in two blocks and in the right hemifield in the other two blocks. Thus, the uncertainty of target location was reduced by the hemifield blocked design to minimize the possible contribution to the distractor effect of decisional and strategy-based processes.¹¹ The order of the blocks was counterbalanced across subjects by alternating target side.

Each trial of each session began with the presentation of a central fixation cross randomly displayed for 500, 600,

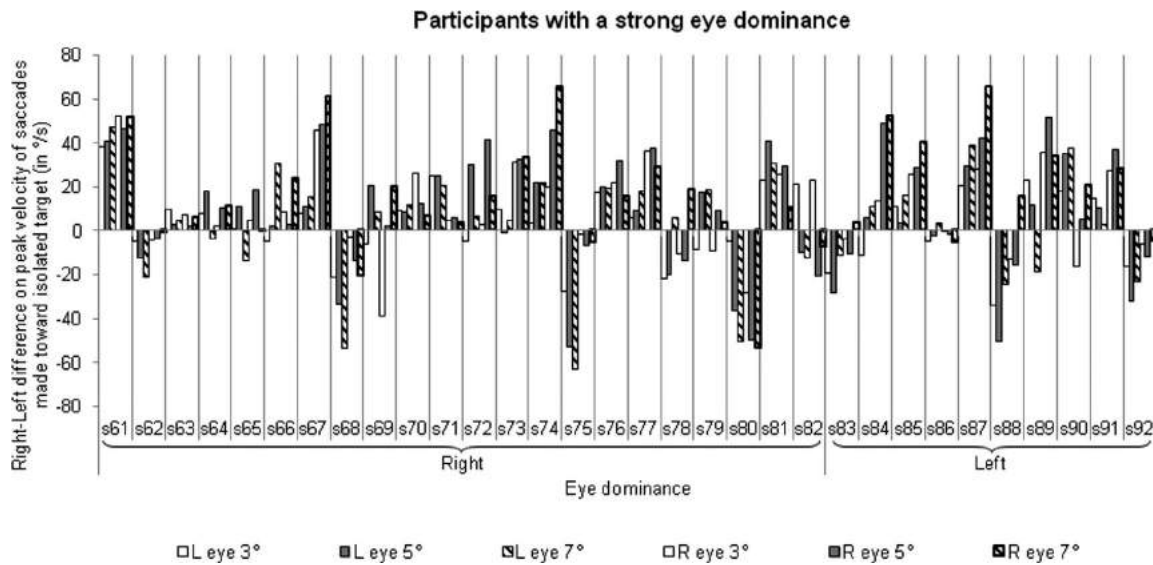


FIGURE 1. Average differences of peak velocities of saccades toward isolated targets in left and right visual fields indicating strong eye dominance. Participants were categorized into two groups according to their eye dominance (left or right) measured with the hole-in-the-card test. Negative values indicate that saccades toward the left visual field exhibit higher peak velocities than saccades toward the right visual field, and positive values indicate the opposite. Those differences have been calculated for saccades made toward isolated targets presented at 3°, 5°, or 7° of eccentricity for the right (*R eye*) and left (*L eye*) eyes. All participants presented in this graph exhibit higher peak velocities toward a same visual field regardless of the eye being measured for at least two of the three eccentricities tested. Therefore, they have been categorized as having strong eye dominance.

700, 800, or 900 msec. During this delay, the eye position was checked and if the distance between eye position and the center of the cross was greater than 0.75°, the trial was cancelled and repeated later in the session. The initial fixation cross disappeared simultaneously with the target appearance. In the no-distractor control conditions, the target was presented in isolation 3°, 5°, or 7° to the left or right of the fixation cross on the horizontal axis. In the

target-distractor conditions, the target was presented at an eccentricity of 5° or 7° to the left or right of the fixation cross with a distractor presented at 3° of eccentricity in the same hemifield (testing the GE) or in the opposite one (testing the RDE). Participants were instructed to make a saccade either toward the isolated stimulus in case of no-distractor control condition or to the most eccentric stimulus in case of target-distractor condition.

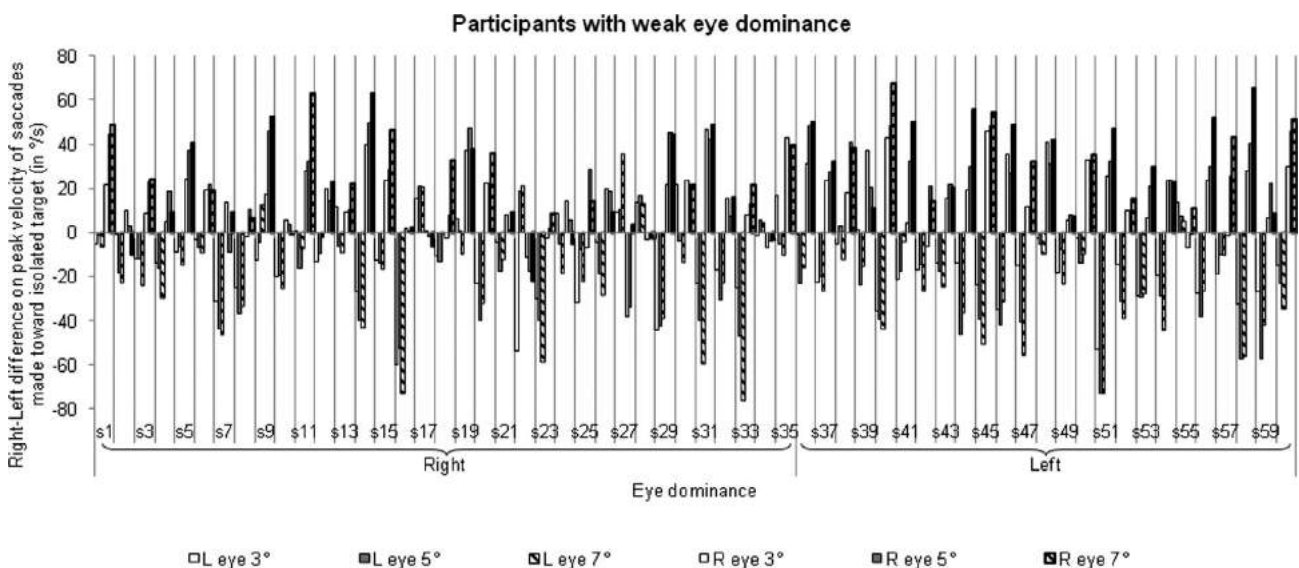


FIGURE 2. Average differences of peak velocities of saccades toward isolated targets in left and right visual fields indicating weak eye dominance. Participants were categorized into two groups according to their eye dominance (left or right) measured with the hole-in-the-card test. Negative values indicate that saccades toward the left visual field exhibit higher peak velocities than saccades toward the right visual field, and positive values indicate the opposite. Those differences have been calculated for saccades made toward isolated targets presented at 3°, 5°, or 7° of eccentricity for the right eye (*R eye*) and left (*L eye*) eyes. All participants presented in this graph exhibit higher peak velocities toward the right visual field with the right eye and toward the left visual field with the left eye (i.e., nasotemporal asymmetry) for at least two of the three eccentricities tested. Therefore, they have been categorized as having weak eye dominance.

The whole experiment included 6 no-distractor control conditions (3 eccentricities * 2 hemifields) and 16 target-distractor conditions testing the GE or the remote distractor effect (2 target eccentricities * 2 target hemifields * 2 distractor sides * 2 distractor luminances). Each condition included 30 trials. In each block, the target hemifield was held constant, whereas all other conditions were intermixed.

Data Analysis

Saccade latency and amplitude were measured. In the no-distractor control conditions, peak velocity of the rightward and leftward saccades also was measured to classify participants according to eye dominance strength.² In the target-distractor conditions, we also derived two standard additional measures to examine the effect of the distractor on saccadic behavior. The RDE corresponds to the average saccade latency difference between a given experimental condition and its corresponding control condition when the target is displayed at the same eccentricity with no distractor. The global effect percentage^{15,16} (GEP) was used to examine the deviation of the saccade endpoint induced by the distractor. The GEP was calculated using the following formula: $GEP = 100 * ([A_{3^\circ} + 5^\circ \text{ or } 7^\circ - A_{3^\circ}] / [A_{5^\circ \text{ or } 7^\circ} - A_{3^\circ}])$, where A_{3° is the average saccade amplitude to targets presented in isolation at 3° , $A_{5^\circ \text{ or } 7^\circ}$ is the average saccade amplitude to targets presented in isolation at 5° or 7° , and $A_{3^\circ} + 5^\circ \text{ or } 7^\circ$ is the average amplitude of saccades evoked by target-distractor pairs. A GEP of 0% means that the saccade landed on the distractor position (maximal GE) and a GEP of 100% that the saccade landed on the target position (no GE). In other words, the higher the GEP, the lower the GE. All analyses were run using data from both eyes separately. As our hypotheses do not involve any differences between saccadic parameters of the left and right eyes, and as we, indeed, do not report such differences, we here presented only the data from the right eye.

RESULTS

Preliminary Analyses

Trials with blinks (less than 0.01%) and with latency, amplitude, or peak velocity outliers diverging from individual distributions (0.06%) were discarded from further analyses. A preliminary analysis showed there was an effect of the block rank on saccade latency ($F_{[3,315]} = 8.86$, $P < 0.001$). Latency was longer on the first block than on the other three blocks. Therefore, to keep the number of saccades executed to the left and right hemifields constant, the first and fourth blocks were removed from following analyses.

Before analyzing the data on the derived measures to examine the effect of eye dominance and eye dominance strength on the GEP and RDE, we conducted a 2-fold preliminary analysis. We checked that the distractor presented in the hemifield opposite the target increased saccade latency. We also checked that the distractor presented in the same hemifield as the target deviated saccade amplitude. Average saccade latency and amplitude obtained for each condition are presented, respectively, in Tables 1 and 2.

We ran ANOVAs on the average saccade latency (Table 1) and on the average saccade amplitude (Table 2) with eye dominance and eye dominance strength as between-subject factors and distractor condition (no distractor, distractor as bright as the target, brighter distractor), saccade target eccentricity (5° or 7°) and target presentation hemifield (left or right) as within-subject factors. Note that regarding the average saccade latency, the no-distractor control conditions

were compared to the opposite-hemifield distractor conditions. Regarding the average saccade amplitude, the no-distractor control conditions were compared to the same-hemifield distractor conditions.

A main effect of the distractor was found on saccade latency ($F_{[2,176]} = 255.52$, $P < 0.001$) as well as on saccade amplitude ($F_{[2,176]} = 505.67$, $P < 0.001$). As expected, compared to the no-distractor condition, the presentation of a distractor in the opposite hemifield simultaneously with the target induced an increase of 19 ms of saccade latency ($F_{[1,88]} = 341.23$, $P < 0.001$), whereas the presentation of a distractor within the same hemifield induced a deviation of the saccade of 0.8° closer to the distractor ($F_{[1,88]} = 341.23$, $P < 0.001$). Thus, RDE and GE were well observed in our experiment.

Main Results

We then conducted several analyses on the derived measures to examine whether the effects of the distractor could be modulated by eye dominance and eye dominance strength. We expected greater effects of the distractor located in the hemifield contralateral to the DE in the case of strong eye dominance and no difference between the two hemifields in the case of weak eye dominance. Average saccade latency difference (remote distractor effect) and average global effect percentage are presented, respectively, in Tables 3 and 4.

Two ANOVAs were conducted on the average saccade latency difference (Table 3) and the GEP (Table 4) with eye dominance (left or right) and eye dominance strength (strong or weak) as between-subject factors and saccade target eccentricity (5° or 7°), hemifield of target presentation (left or right), and distractor luminance (same or brighter than the target) as within-subject factors. Concerning the average saccade latency difference (Table 3), we found no main effect or interaction between factors (all $P > 0.10$) with the exception of a significant effect of the distractor luminance ($F_{[1,88]} = 4.57$, $P < 0.001$). Saccade latency increased very slightly with a brighter distractor (1.5 ms on average). Data on the GEP (Table 4) indicated a significant effect of target eccentricity ($F_{[1,88]} = 131.95$, $P < 0.001$): GE was higher with shorter target-distractor distance (difference of 11.5%). Distractor luminance also significantly affected GE ($F_{[1,88]} = 9.82$, $P < 0.005$): GE was higher with a brighter distractor with a very slight difference (1.4%). We found no main effect either of eye dominance ($F < 1$) or eye dominance strength ($F_{[1,88]} = 1.05$, ns). However, a main effect of the hemifield of presentation was found ($F_{[1,88]} = 7.73$, $P < 0.01$), the deviation of the saccade toward the distractor being greater in the left (69.1%) than in the right (71.6%) hemifield. More interestingly for our purpose, such an effect interacted with eye dominance and eye dominance strength ($F_{[1,88]} = 8.86$, $P < 0.005$). Figure 3 presents this interaction between eye dominance (left or right) and hemifield (left or right) in participants with strong (Fig. 3a) and weak (Fig. 3b) eye dominance. The effect of the hemifield of presentation did not reach the significance threshold for people with weak eye dominance ($F_{[1,58]} = 2.975$, $P < 0.10$) regardless of their DE ($F < 1$), whereas it was amplified in participants with a strong left DE, the saccade being more deviated toward the distractor presented in the left than in the right hemifield (62.4% vs. 75.4%; $F_{[1,9]} = 11.92$, $P < 0.007$). Participants with a strong right DE seemed to show the reverse effect, with a distractor impact greater in the right than in the left hemifield, but the difference failed to reach the significance threshold (Fig. 3a; $F_{[1,21]} = 2.92$, $P < 0.10$). However, it should be noted that an effect of eye dominance strength was found in the right hemifield in participants with a right DE ($F_{[1,55]} = 3.87$, $P < 0.05$) with the distractor effect

TABLE 1. Average Latencies (and Standard Deviations) in Milliseconds

	T5° D3°			T5° D-3°			T7° D3°			T7° D-3°					
	T3°	T5°	D = T	Luminance Distractor		D > T	D = T	D > T	T7°	D = T	Luminance Distractor		D > T	D = T	D > T
				D	T						D	T			
Left visual field															
Right DE															
Strong	188 (±28)	181 (±22)	184 (±24)	184 (±26)	201 (±30)	199 (±28)	180 (±29)	185 (±31)	184 (±26)	201 (±31)	204 (±29)				
Weak	184 (±23)	173 (±18)	179 (±21)	177 (±19)	193 (±20)	193 (±20)	175 (±21)	183 (±20)	182 (±20)	190 (±24)	194 (±27)				
Left DE															
Strong	184 (±25)	177 (±17)	179 (±17)	179 (±19)	195 (±21)	200 (±22)	181 (±18)	182 (±19)	183 (±14)	196 (±26)	198 (±26)				
Weak	186 (±19)	180 (±22)	181 (±20)	182 (±19)	193 (±20)	194 (±18)	175 (±15)	184 (±19)	182 (±19)	194 (±18)	191 (±22)				
Right visual field															
Right DE															
Strong	195 (±31)	188 (±22)	188 (±23)	185 (±24)	205 (±28)	203 (±26)	181 (±21)	187 (±23)	188 (±22)	200 (±25)	204 (±28)				
Weak	189 (±25)	181 (±24)	183 (±24)	183 (±24)	197 (±27)	198 (±28)	179 (±25)	184 (±22)	187 (±24)	197 (±26)	199 (±29)				
Left DE															
Strong	186 (±16)	177 (±14)	183 (±16)	180 (±16)	196 (±17)	197 (±17)	174 (±17)	182 (±22)	185 (±24)	195 (±18)	197 (±23)				
Weak	188 (±22)	180 (±22)	184 (±22)	185 (±20)	199 (±23)	198 (±23)	177 (±20)	186 (±18)	185 (±19)	194 (±19)	201 (±25)				

Participants were categorized into four groups according to their eye dominance (right DE; left DE) and eye dominance strength (strong, weak). Their task was to make a saccade toward a target presented either in the left or right visual field. In no-distractor control conditions, the target (T) could be presented at an eccentricity of 3° (T3°), 5° (T5°), or 7° (T7°) from the initial fixation cross. In target-distractor conditions, the target was presented at an eccentricity of 5° or 7° from the initial fixation cross with a distractor (D) presented either in the same visual field at an eccentricity of 3° (T5° D3° and T7° D3°) or in the opposite visual field at an eccentricity of 3° (T5° D-3° and T7° D-3°). When presented, the distractor could have the same luminance as the target (D = T) or could be brighter than the target (D > T).

TABLE 2. Average Amplitudes (and Standard Deviations) in Degrees

	T5° D3°			T5° D-3°			T7° D3°			T7° D-3°		
	T3°	T5°	Luminance Distractor	D = T	D > T	D = T	D > T	T7°	D = T	D > T	D = T	D > T
Left visual field												
Right DE												
Strong	2.9 (±0.2)	4.7 (±0.3)		4.0 (±0.4)	4.1 (±0.3)	4.8 (±0.2)	4.8 (±0.2)	6.6 (±0.3)	5.8 (±0.5)	5.7 (±0.6)	6.7 (±0.3)	6.7 (±0.3)
Weak	2.9 (±0.2)	4.6 (±0.3)		4.1 (±0.3)	4.0 (±0.3)	4.7 (±0.3)	4.7 (±0.3)	6.4 (±0.4)	5.6 (±0.6)	5.6 (±0.6)	6.6 (±0.4)	6.5 (±0.4)
Left DE												
Strong	2.8 (±0.2)	4.6 (±0.3)		3.8 (±0.6)	3.9 (±0.5)	4.7 (±0.3)	4.7 (±0.3)	6.5 (±0.4)	5.4 (±1.0)	5.4 (±0.9)	6.6 (±0.3)	6.6 (±0.3)
Weak	3.0 (±0.1)	4.8 (±0.2)		4.1 (±0.3)	4.1 (±0.3)	4.8 (±0.3)	4.8 (±0.3)	6.6 (±0.3)	5.7 (±0.6)	5.6 (±0.7)	6.6 (±0.4)	6.6 (±0.4)
Right visual field												
Right DE												
Strong	3.0 (±0.2)	4.8 (±0.2)		4.1 (±0.4)	4.1 (±0.4)	4.9 (±0.2)	4.9 (±0.3)	6.6 (±0.4)	5.7 (±0.6)	5.6 (±0.6)	6.8 (±0.3)	6.8 (±0.3)
Weak	3.0 (±0.2)	4.8 (±0.3)		4.2 (±0.3)	4.2 (±0.4)	4.9 (±0.2)	4.9 (±0.3)	6.7 (±0.4)	5.9 (±0.7)	5.8 (±0.8)	6.8 (±0.3)	6.8 (±0.3)
Left DE												
Strong	3.0 (±0.2)	4.8 (±0.3)		4.2 (±0.4)	4.2 (±0.4)	4.9 (±0.4)	4.9 (±0.3)	6.7 (±0.3)	6.0 (±0.7)	6.1 (±0.6)	6.8 (±0.4)	6.8 (±0.4)
Weak	3.1 (±0.2)	4.9 (±0.2)		4.3 (±0.3)	4.2 (±0.3)	5.0 (±0.2)	5.0 (±0.2)	6.7 (±0.3)	6.0 (±0.6)	5.8 (±0.7)	6.9 (±0.2)	6.9 (±0.3)

Participants were categorized into four groups according to their eye dominance (right DE; left DE) and eye dominance strength (strong; weak). Their task was to make a saccade toward a target presented either in the left or right visual field. In no-distractor control conditions, the target (T) could be presented at an eccentricity of 3° (T3°), 5° (T5°), or 7° (T7°) from the initial fixation cross. In target-distractor conditions, the target was presented at an eccentricity of 5° or 7° from the initial fixation cross with a distractor (D) presented either in the same visual field at an eccentricity of 3° (T5° D3° and T7° D3°) or in the opposite visual field at an eccentricity of 3° (T5° D-3° and T7° D-3°). When presented, the distractor could have the same luminance as the target (D = T) or could be brighter than the target (D > T).

TABLE 3. Average Remote Distractor Effect (and Standard Deviations) in Milliseconds

	Left Visual Field				Right Visual Field			
	T5° D3°		T7° D3°		T5° D3°		T7° D3°	
	Luminance Distractor							
	D = T	D > T	D = T	D > T	D = T	D > T	D = T	D > T
Right DE								
Strong	19 (±17)	18 (±13)	21 (±13)	24 (±12)	17 (±21)	15 (±14)	20 (±14)	24 (±15)
Weak	20 (±11)	19 (±11)	15 (±12)	19 (±15)	16 (±15)	17 (±12)	18 (±17)	19 (±16)
Left DE								
Strong	18 (±9)	23 (±11)	15 (±17)	17 (±18)	19 (±14)	21 (±16)	21 (±10)	23 (±13)
Weak	13 (±10)	14 (±14)	20 (±14)	16 (±17)	19 (±18)	18 (±12)	17 (±13)	24 (±20)

Participants were categorized according to their eye dominance (right DE; left DE) and eye dominance strength (strong; weak). Their task was to make a saccade toward a target (T) that could appear in the left or in the right visual field, at 5° or 7° of eccentricity. Simultaneously with the target, a distractor (D) was presented at 3° of eccentricity in the visual field opposite the target. This distractor could either have the same luminance as the target (D = T) or be brighter than the target (D > T).

being greater in participants with strong (66.9%) than with weak (73.4%) eye dominance.

DISCUSSION

Measuring Eye Dominance Strength: The Peak Velocity Criterion

Analyses of saccade peak velocities have been shown useful to estimate eye dominance strength based on binocular recording of eye movements made toward an isolated target.² Accordingly, participants exhibit higher peak velocities toward the hemifield ipsilateral to the DE in case of strong eye dominance and exhibit a nasotemporal asymmetry³ in case of weak eye dominance.² However, note that 2 of the 18 participants in the 2012 study exhibited higher peak velocities toward the hemifield contralateral to DE whichever eye they used. In the present study, when we categorized the 92 participants according to eye dominance strength, we noticed that those with strong eye dominance also did not systematically exhibit higher peak velocities toward the hemifield ipsilateral to the DE (see Fig. 1). Indeed, 37.5% (12/32) exhibited higher peak velocities toward the hemifield contralateral to the DE. However, the results on the GEP for those 12 participants

matched the patterns observed in their eye dominance groups as defined by the hole-in-the-card test, with lower GE (i.e., higher GEP) in the hemifield contralateral than ipsilateral to the DE. Therefore, these results on GEP as well as the different patterns of peak velocities in the two studies suggest that the criterion for strong eye dominance should finally be to exhibit higher peak velocities toward the same hemifield (left or right) with both eyes, and not only toward the hemifield ipsilateral to the DE.

Distractor Luminance

To manipulate the perceptual weight of the distractor, the distractor was either as bright as or brighter than the target. We did not find a strong modulation of the distractor effect, neither for the remote distractor effect nor for the global effect. In remote distractor effect conditions, we observed an only very slight effect of distractor luminance on saccade latency, but no interaction with eye dominance, eye dominance strength, or hemifield. A very slight effect of distractor luminance also was found on the GEP. Overall, the manipulation of distractor luminance we used appeared not to be important enough to modify the pattern of results depending on eye dominance and eye dominance strength.

TABLE 4. Average Global Effect Percentage (and Standard Deviations)

	Left Visual Field				Right Visual Field			
	T5° D3°		T7° D3°		T5° D3°		T7° D3°	
	Luminance Distractor							
	D = T	D > T	D = T	D > T	D = T	D > T	D = T	D > T
Right DE								
Strong	63.0 (±12.4)	63.6 (±13.9)	78.0 (±9.9)	76.2 (±11.9)	62.4 (±14.1)	59.9 (±14.1)	74.0 (±13.4)	71.3 (±12.2)
Weak	67.2 (±10.2)	63.4 (±9.2)	75.7 (±13.2)	76.0 (±11.9)	69.7 (±11.3)	69.5 (±13.2)	78.4 (±15.9)	76.1 (±17.5)
Left DE								
Strong	55.8 (±19.5)	57.1 (±16.1)	68.7 (±21.8)	68.2 (±17.4)	69.4 (±12.2)	65.9 (±11.8)	81.4 (±12.0)	84.8 (±10.4)
Weak	64.5 (±12.3)	62.8 (±11.6)	74.7 (±12.9)	73.6 (±15.8)	68.8 (±11.7)	64.6 (±13.2)	78.5 (±14.4)	74.7 (±15.7)

Participants were categorized according to their eye dominance (right DE; left DE) and eye dominance strength (strong; weak). Their task was to make a saccade toward a target (T) that could appear in the left or in the right visual field, at 5° or 7° of eccentricity. Simultaneously with the target, a distractor (D) was presented at 3° of eccentricity in the same visual field as the target. This distractor could either have the same luminance as the target (D = T) or be brighter than the target (D > T). Remember that the higher the GEP, the lower the distractor effect on saccade amplitude.

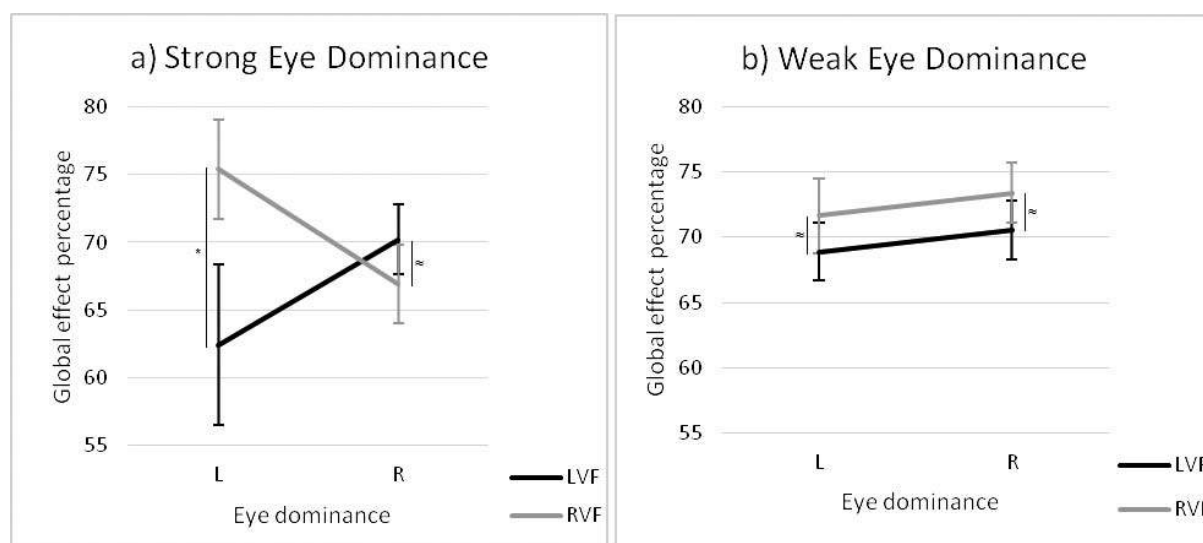


FIGURE 3. Interaction between eye dominance strength, eye dominance, and visual field on GEP. (a) Interaction between eye dominance (L, left DE; R, right DE) and visual field (LVF, left visual field; RVF, right visual field) in participants with strong eye dominance. (b) The same interaction in participants with weak eye dominance. *Significant ($P < .05$). $\approx$ Differences that failed to reach significance ($0.05 < P < 0.10$). Error bars: Standard errors.

Remote Distractor Effect

A distractor displayed in the hemifield opposite the target hemifield produced a RDE. However, neither eye dominance nor eye dominance strength modulated this effect. Unlike saccade amplitude or saccadic peak velocity,² the presence of asymmetries on saccade latency is unclear in the literature: some studies reported average left-right asymmetries,^{17,18} while others did not.^{19,20} However, these studies never took into account eye dominance or even manual laterality. Very few studies have evaluated the effect of eye dominance but again without consistent results.^{2,21,22} The present study tested these asymmetries on a large sample of participants, and failed to find any left-right asymmetries on saccade latency. The fact that RDE did not differ between the two hemifields in participants with strong eye dominance suggests that eye dominance does not influence saccade latency, at least in the conditions we tested.

Global Effect

When the distractor was in the same hemifield as the target, our results showed that the distractor had more impact on saccade amplitude (GE) when presented in the hemifield ipsilateral than contralateral to the DE. This was true only in participants with strong eye dominance. However, this contrasts with our assumption based on findings involving the presentation of a unique stimulus.^{2,7,9} Interestingly, the presentation of two stimuli, one of which is the saccade target as used in the present study, specifies the perceptual processing advantage of the hemifield contralateral to the DE, which would finally not occur in the overall hemifield, but would be restricted to the saccade target location. Therefore, in a saccadic task we suggest that the relationship between DE and ipsilateral V1 would lead to a more accurate selection of the saccadic target in this hemifield (i.e., smaller effect of the distractor on saccade amplitude) than in the ipsilateral hemifield.

Note that the accurate selection of the saccadic target in the hemifield contralateral to DE for participants with strong eye

dominance is hypothesized in light of the relationship between DE and ipsilateral V1, but V1 is only the starting point of the sensorimotor transformation. The signals then are transmitted to the parietal eye fields in the posterior parietal cortex and to the frontal eye fields, close to the precentral sulcus.^{23,24} So, it remains open whether the relationship between DE and ipsilateral V1 then will lead to left-right asymmetries in parietal eye fields and frontal eye fields activations. Future neuroimaging studies could help to clarify this point, contrasting participants with left and right dominant eye, strong and weak eye dominance.

However, our results showed a clear difference between the two hemifields in participants with a strong left DE, but the difference was slighter and did not reach the significance threshold in participants with a strong right DE. To explain this difference between those two groups we proposed that two phenomena are involved: On one hand, in participants with strong eye dominance, the relationship between DE and ipsilateral V1 would induce a more accurate selection of the saccadic target in the hemifield contralateral than ipsilateral to the DE. On the other hand, there would be an attentional bias toward the left hemifield giving more weight to the distractor due to the specialization of the right hemisphere for visuospatial attention.^{25–28} Note that this attentional bias is hypothesized for all participants, and may explain that the distractor deviated saccade amplitude more when presented in the left than in the right hemifield in participants with weak eye dominance (see Fig. 3b).

Figure 4 separately summarizes those two phenomena in participants with a strong left and right DE. In participants with a strong left DE, each phenomenon occurs separately in one hemifield and does not counteract the other one, leading to a great GEP difference between the two hemifields. Conversely, those two phenomena occur in the same hemifield in participants with a strong right DE. Moreover, the attentional bias that gives more weight to the distractor counteracts the accurate selection of the saccadic target. Accordingly, a smaller GEP difference between the two hemifields was found in this population.

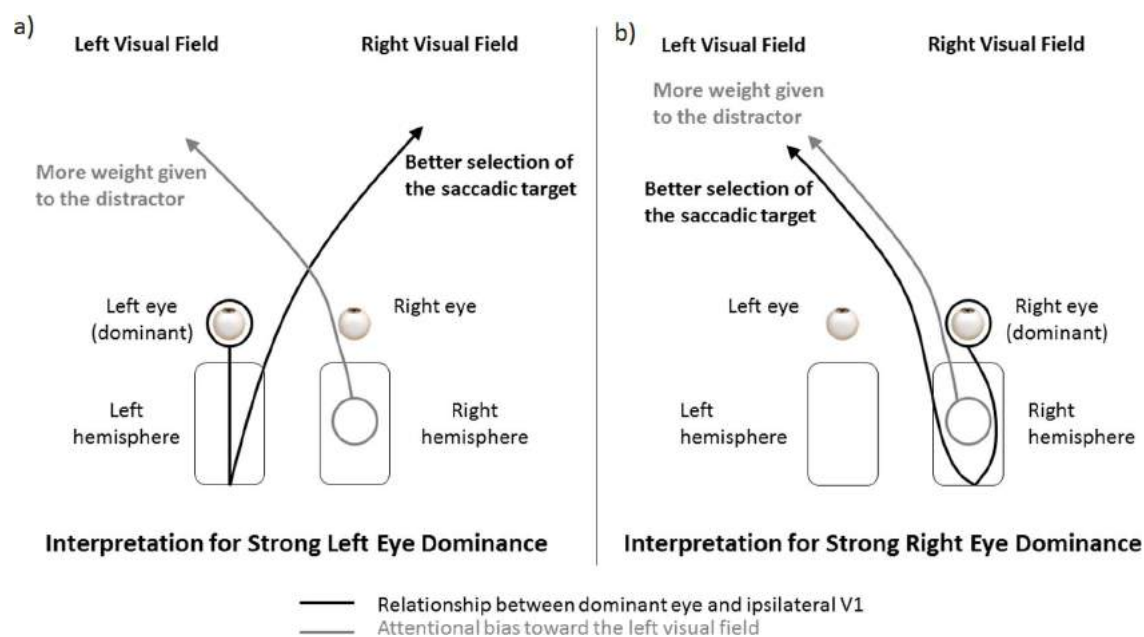


FIGURE 4. Illustration of the two phenomena inferred from our results on the GEP. *Black* indicates the relationship between DE and ipsilateral V1, leading to a more accurate saccadic selection in the visual field contralateral than ipsilateral to the DE. This phenomenon occurs in opposite visual fields in participants with a strong left DE (**a**) and with a strong right DE (**b**). *Gray* indicates the second phenomenon, an attentional bias toward the left visual field due to the right hemisphere specialization for visuospatial attention, giving more weight to the distractor in this visual field than in the right one.

CONCLUSIONS

Researchers now can measure precisely participants' handedness based on questionnaires assessing a percentage of handedness. However, eye dominance still is evaluated based on binary measures. Much research has been done to develop a more graduated measure of eye dominance.^{2,9,29–35} We here show different visuomotor influences of eye dominance according to eye dominance strength. Moreover, the use of two stimuli helped to specify the link between DE and ipsilateral V1 (previous studies used a simple target stimulus^{2,7,9}). Indeed, the better processing that it involves in the hemifield contralateral to the DE seems not to operate in the whole hemifield, but seems restricted to the saccade target location. These findings point out the importance of taking into account participants' eye dominance and eye dominance strength in further visual or visuomotor studies.

Acknowledgments

The authors thank the editorial board member and two anonymous reviewers that helped them to improve their paper.

Disclosure: **J. Tagu**, None; **K. Doré-Mazars**, None; **C. Lemoine-Lardennois**, None; **D. Vergilino-Perez**, None

References

- Miles WR. Ocular dominance in human adults. *J Gen Psychol.* 1930;3:412–430.
- Vergilino-Perez D, Fayel A, Lemoine C, Senot P, Vergne J, Doré-Mazars K. Are there any left-right asymmetries in saccade parameters? examination of latency, gain, and peak velocity. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 2012;53:3340–3348.
- Robinson DA. The mechanics of human saccadic eye movement. *J Physiol.* 1964;174:245–264.
- Rombouts SA, Barkhof F, Sprenger M, Valk J, Scheltens P. The functional basis of ocular dominance: functional MRI (fMRI) findings. *Neurosci Lett.* 1996;221:1–4.
- Erdogan AR, Özdikici M, Aydın MD, Aktas Ö, Dane S. Right and left visual cortex areas in healthy subjects with right-and left-eye dominance. *Int J Neurosci.* 2002;112:517–523.
- Shima H, Hasegawa M, Tachibana O, et al. Ocular dominance affects magnitude of dipole moment: an MEG study. *Neuroreport.* 2010;21:817–821.
- Chaumillon R, Blouin J, Guillaume A. Eye dominance influences triggering action: the Poffenberger paradigm revisited. *Cortex.* 2014;58:86–98.
- Poffenberger AT. Reaction time to retinal stimulation with special reference to the time lost in conduction through nerve centers. *Arch Psychol.* 1912;23:1–73.
- Chaumillon R, Alahyane N, Senot P, et al. Vers une quantification de la dominance oculaire pour une meilleure prise en charge des pathologies de l'œil. *J Fr Ophtalmol.* 2015;38:322–332.
- Walker R, Deubel H, Schneider WX, Findlay JM. Effect of remote distractors on saccade programming: evidence for an extended fixation zone. *J Neurophysiol.* 1997;78:1108–1119.
- Casteau S, Vitu F. On the effect of remote and proximal distractors on saccadic behavior: a challenge to neural-field models. *J Vis.* 2012;12(12):1–33.
- Van der Stigchel S, Nijboer TCW. How global is the global effect? The spatial characteristics of saccade averaging. *Vis Res.* 2013;84:6–15.
- Findlay JM. Global visual processing for saccadic eye movements. *Vis Res.* 1982;22:1033–1045.
- Oldfield RC. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia.* 1971;9:97–113.
- Findlay JM, Brogan D, Wenban-Smith MG. The spatial signal for saccadic eye movements emphasizes visual boundaries. *Percept Psychophys.* 1993;53:633–641.

16. McSorley E, Findlay JM. Saccade target selection in visual search: accuracy improves when more distractors are present. *J Vis.* 2003;3(11):877-892.
17. Pirozzolo FJ, Rayner K. Handedness, hemispheric specialization and saccadic eye movement latencies. *Neuropsychologia.* 1980;18:225-229.
18. Hutton JT, Palet J. Lateral saccadic latencies and handedness. *Neuropsychologia.* 1986;24:449-451.
19. De Clerck M, Crevits L, Van Maele G. Saccades: is there a difference between right and left? *Neuro-Ophthalmol.* 2000;24:327-330.
20. Constantinidis TS, Smyrnis N, Evdokimidis I, et al. Effects of direction on saccadic performance in relation to lateral preferences. *Exp Brain Res.* 2003;150:443-448.
21. Kolesnikova OV, Tereshchenko LV, Latanov AV, Shulgovskii VV. Effects of visual environment complexity on saccade performance in humans with different functional asymmetry profiles. *Neurosci Behav Physiol.* 2010;40:869-876.
22. Lazarev IE, Kirenskaya AV. The influence of eye dominance on saccade characteristics and slow presaccadic potentials. *Hum Physiol.* 2008;34:150-160.
23. Pierrot-Deseilligny C, Rivaud S, Gaymard B, Müri R, Vermersch AI. Cortical control of saccades. *Ann Neurol.* 1995;37:557-567.
24. McDowell JE, Dyckman KA, Austin BP, Clementz BA. Neurophysiology and neuroanatomy of reflexive and volitional saccades: evidence from studies of humans. *Brain Cogn.* 2008;68:255-270.
25. Kinsbourne M. The cerebral basis of lateral asymmetries in attention. *Acta Psychol.* 1970;33:193-201.
26. Bowers D, Heilman KM. Pseudoneglect: effects of hemispace on a tactile line bisection task. *Neuropsychologia.* 1980;18:491-498.
27. Jewell G, McCourt ME. Pseudoneglect: a review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia.* 2000;38:93-110.
28. Thiebaut de Schotten M, Dell'Acqua F, Forkel SJ, et al. A lateralized brain network for visuospatial attention. *Nat Neurosci.* 2011;14:1245-1246.
29. Purves D, White LE. Monocular preferences in binocular viewing. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 1994;91:8339-8342.
30. Handa T, Shimizu K, Mukuno K, Kawamori T, Uozato H. Effects of ocular dominance on binocular summation after monocular reading adds. *J Cataract Refract Surg.* 2005;31:1588-1592.
31. Nitta M, Shimizu K, Niida T. The influence of ocular dominance on monovision: the influence of strength of ocular dominance on visual functions. *Nippon Ganka Gakkai Zasshi.* 2007;111:441-446.
32. Johansson J, Pansell T, Ygge J, Seimyr GÖ. Monocular and binocular reading performance in subjects with normal binocular vision. *Clin Exp Optom.* 2014;97:341-348.
33. Johansson J, Seimyr GÖ, Pansell T. Eye dominance in binocular viewing conditions. *J Vis.* 2015;15(9):1-17.
34. Carey DP. Losing sight of eye dominance. *Curr Biol.* 2001;11:828-830.
35. Carey DP, Hutchinson CV. Looking at eye dominance from a different angle: is sighting strength related to hand preference? *Cortex.* 2013;49:2542-2552.

5.2.2 Article 1 : Conclusions & Perspectives

Dans l'**Article 1**, nous avons montré que les saccades des participants ayant une forte dominance oculaire étaient plus précises dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant que dans l'hémichamp ipsilatéral. Cela n'était cependant pas le cas chez les participants avec une faible dominance oculaire. Il semblerait ainsi que la relation privilégiée œil dominant – V1 ipsilatéral engendre une sélection plus efficace de la cible pour la saccade dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant que dans l'hémichamp ipsilatéral. Cela suggère que lors de l'exécution d'une saccade, l'avantage perceptif à l'œuvre dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant ne serait pas dédié à l'hémichamp entier, mais serait restreint à la position de la cible pour la saccade. Un avantage perceptif dans l'hémichamp entier aurait en effet engendré un effet global plus important (*i.e.*, des saccades vers la cible moins précises) dans cet hémichamp comparé à l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant. Cependant, nous avons souligné le fait que cet effet était atténué chez les participants ayant une forte dominance oculaire droite, suggérant l'intervention d'un deuxième phénomène (cf. Figures 3 et 4 de l'article). Nous avons proposé d'une part que la relation œil dominant – V1 ipsilatéral engendrait une sélection plus efficace de la cible dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant, et d'autre part qu'un biais attentionnel vers la gauche donnait plus de poids au distracteur dans l'hémichamp visuel gauche que dans l'hémichamp droit. En effet, une tâche de saccade étant de nature visuo-spatiale, elle implique majoritairement les réseaux de l'attention visuo-spatiale latéralisés dans l'hémisphère droit. Ainsi, chez les participants ayant une forte dominance oculaire gauche le biais attentionnel donne plus de poids aux distracteurs de l'hémichamp gauche et la relation œil dominant – V1 ipsilatéral engendre une sélection plus efficace de la cible pour la saccade dans l'hémichamp droit. La différence d'effet global entre les deux hémichamps visuels est donc majorée dans cette population. A l'inverse, chez les participants ayant une forte dominance oculaire droite les deux phénomènes interviennent dans le même hémichamp visuel, augmentant à la fois la précision de la saccade et le poids du distracteur dans l'hémichamp gauche. Ils se contrecarrent donc l'un l'autre, expliquant les différences d'effet global plus ténues entre les deux hémichamps visuels pour cette population. Cette interprétation reste cependant à démontrer, en utilisant un paradigme permettant d'isoler les effets du biais attentionnel et de la dominance oculaire. C'est l'objet de l'**Article 2** de cette thèse, présenté en section 5.2.3.

5.2.3 Article 2 : « Isoler les effets de la dominance oculaire et du biais attentionnel sur la précision des saccades »

en préparation

Résumé de l'Article 2

Dans l'**Article 1**, nous avons montré que la relation privilégiée œil dominant – V1 ipsilatéral engendrait des saccades plus précises vers l'hémichamp controlatéral, et ce uniquement chez les participants ayant une forte dominance oculaire. Cependant, bien que cet effet était très visible pour les participants ayant un œil dominant gauche, la différence entre hémichamps était plus ténue pour ceux ayant un œil dominant droit. Pour interpréter cette différence d'effet, nous avons proposé que deux phénomènes intervenaient : (1) la relation privilégiée œil dominant – V1 ipsilatéral engendrerait une sélection plus efficace de la cible pour la saccade dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant, et (2) la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale donnerait plus de poids aux stimuli présentés dans l'hémichamp visuel gauche, augmentant le poids du distracteur et amoindrissant la précision de la saccade vers la cible. Dans l'**Article 2**, nous avons cherché à confirmer cette interprétation en isolant les deux phénomènes. Pour ce faire, 114 participants ont réalisé une tâche de saccades vers une cible accompagnée d'un distracteur proche (situation d'effet global), et ce sous trois paradigmes différents, engendrant trois gammes de latences. Les paradigmes *gap-200* et *step* déclenchaient des saccades réactives aux latences courtes tandis que le paradigme *overlap-600* déclenchait des saccades volontaires aux latences plus élevées. La précision des saccades s'améliorant avec l'augmentation des latences, nous avons supposé que les saccades aux latences longues déclenchées par le paradigme *overlap-600* devraient donner assez de temps aux participants pour sélectionner efficacement la cible, et permettrait d'observer l'influence de la dominance oculaire seule, sans interférence du biais attentionnel. À l'inverse, les effets de la dominance oculaire ne devraient pas être encore visibles sur les saccades aux latences courtes déclenchées par le paradigme *gap-200*, sur lesquelles le biais attentionnel devrait alors s'exprimer pleinement. Les résultats semblent au contraire montrer que le biais attentionnel est de plus en plus présent avec l'augmentation des latences. Ces résultats sont discutés au regard de la méthodologie utilisée, des théories de l'attention visuo-spatiale et des spécialisations hémisphériques.

Article 2 (en préparation)

Isoler les effets de la dominance oculaire et du biais attentionnel sur la précision des saccades

Jérôme Tagu¹, Karine Doré-Mazars¹, and Dorine Vergilino-Perez^{1,2}

¹*Laboratoire Vision Action Cognition, EA 7326, Institut de Psychologie, Université Paris Descartes, Sorbonne-Paris-Cité, Boulogne-Billancourt, France*

²*Institut Universitaire de France, Paris, France*

Résumé

L'œil dominant et le cortex visuel primaire ipsilatéral entretiennent une relation privilégiée, ce qui engendre des saccades plus précises vers l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant des participants ayant une forte dominance oculaire. Cependant, bien que ces résultats aient été très nettement montrés pour les participants ayant une forte dominance oculaire gauche, l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant semble amoindri pour les participants ayant une forte dominance oculaire droite. Cela serait dû à la co-occurrence d'un biais attentionnel vers la gauche en raison de la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale. La présente étude a pour objectif de confirmer cette interprétation et d'isoler les deux phénomènes (influences de la dominance oculaire et du biais attentionnel) en examinant des saccades selon leurs gammes de latences. Pour cela, cent-quatorze participants ont réalisé une tâche d'effet global sous trois paradigmes différents. Les paradigmes *gap-200* et *step* déclenchaient des saccades réactives de latences courtes, tandis que le paradigme *overlap-600* déclenchait des saccades volontaires de latences plus longues. Dans le paradigme *overlap-600*, les participants devaient avoir plus de temps pour sélectionner efficacement la cible ce qui permettrait d'observer les effets de la dominance oculaire sans interférence du biais attentionnel, tandis que le paradigme *gap-200* permettrait d'observer le biais attentionnel vers la gauche sans les effets de la dominance oculaire. Bien que les résultats n'aient pas montré d'influence de la dominance oculaire sur la précision des saccades, nous mettons en évidence que le biais attentionnel s'exprime différemment selon les latences étudiées. Ces résultats sont discutés au regard des théories de l'attention visuo-spatiale et des asymétries hémisphériques.

1 Introduction

L'œil dominant est celui choisi pour réaliser une tâche monoculaire, telle que viser dans un appareil photo ou une caméra. Classiquement, il est mesuré grâce au test du « trou dans la carte » (Durand & Gould, 1910; Miles, 1930) dans lequel les participants tiennent à bout de bras une feuille de papier trouée et visent un point distant à travers le trou de cette feuille. Ils doivent ensuite approcher la feuille de leur visage tout en continuant de viser le point distant à travers le trou de la feuille, qui se dirige alors vers l'œil dominant. Bien que ce test présente une très bonne fidélité test-retest (Handa et al., 2004; Rice et al., 2008; Seijas et al., 2007), Rice et al. (2008) soulignent que le résultat au test du trou dans la carte ne corrèle pas forcément avec celui d'autres tests de dominance oculaire de visée (DO). Cela peut certainement être

expliqué par le fait que les tests actuels de DO ne permettent qu'une mesure binaire : œil dominant gauche ou droit, forçant les participants à choisir un œil dominant. Cela contraste avec les questionnaires de latéralité manuelle qui permettent une mesure continue incluant l'absence de préférence pour l'une ou l'autre des mains (*e.g.*, Oldfield, 1971).

Grâce à l'étude des asymétries droite/gauche dans les paramètres des saccades oculaires, Vergilino-Perez et al. (2012) montrent qu'il est possible d'aller au delà de la mesure binaire de la DO. En effet, dans leur étude les participants devaient réaliser des saccades vers la gauche ou vers la droite depuis le centre de l'écran. Les auteurs ont utilisé un enregistrement oculométrique binoculaire afin d'étudier simultanément les saccades de l'œil gauche et de l'œil droit. Leurs résultats sur le pic de vitesse des saccades montrent

que si certains participants présentent une asymétrie naso-temporale classique (Robinson, 1964; Collewyn et al., 1988), c'est à dire des pics de vitesse toujours plus élevés vers la tempe (*i.e.*, vers la droite avec l'œil droit et vers la gauche avec l'œil gauche) que vers le nez (*i.e.*, vers la gauche avec l'œil droit et vers la droite avec l'œil gauche) ; d'autres présentent des pics de vitesse plus élevés vers l'hémichamp ipsilatéral à leur œil dominant quel que soit l'œil enregistré (*i.e.*, pics de vitesse toujours plus élevés pour les saccades vers la gauche que vers la droite pour les participants ayant un œil dominant gauche, et plus élevés pour les saccades vers la droite que vers la gauche pour les participants ayant un œil dominant droit).

Les auteurs ont proposé que ces différences individuelles soient liées à l'*intensité* de leur DO. Ils proposent que les participants montrant une asymétrie naso-temporale sur leurs pics de vitesse ne présenteraient pas de DO clairement établie, tandis que les participants montrant des pics de vitesse plus élevés vers l'hémichamp ipsilatéral à leur œil dominant présenteraient une plus forte DO. Ainsi, pour la première fois, Vergilino-Perez et al. (2012) proposent une méthode d'analyse des pics de vitesse des saccades permettant de distinguer les participants ayant une faible DO de ceux ayant une forte DO.

L'intensité de la DO a de fortes implications sur les performances perceptives (Chaumillon et al., 2015, 2017) et motrices (Tagu et al., 2016). En effet, dans une tâche de Poffenberger (Poffenberger, 1912) les temps de réaction manuels sont plus courts pour la détection d'un stimulus visuel apparaissant dans l'hémichamp controlatéral plutôt qu'ipsilatéral à l'œil dominant, mais ce uniquement pour les participants ayant une *forte* DO d'après l'analyse des pics de vitesse de leurs saccades (Chaumillon et al., 2015, 2017). Cela n'est pas le cas pour les participants ayant une *faible* DO (*i.e.*, présentant une asymétrie naso-temporale sur les pics de vitesse de leurs saccades), qui montrent un effet Poffenberger classique (*i.e.*, des temps de réaction manuels plus courts avec la main gauche pour la détection d'une cible visuelle apparaissant à gauche, et plus courts avec la main droite pour une cible visuelle apparaissant à droite). De même, dans une tâche de saccade vers une cible visuelle accompagnée d'un distracteur proche (*i.e.*, situation d'effet global : Findlay, 1982; Walker et al., 1997; Vitu, 2008), Tagu et al. (2016) ont montré que les participants ayant une forte DO réalisaient des saccades vers la cible plus précises vers l'hémi-

champ controlatéral que vers l'hémichamp ipsilatéral à leur œil dominant. Les participants ayant une faible DO ne montraient pas cette asymétrie.

Ces résultats comportementaux sont à mettre en lien avec les corrélats neuro-anatomiques de la DO. En effet, l'œil dominant entretient une relation privilégiée avec le cortex visuel primaire (V1) qui lui est ipsilatéral, qui est plus étendu (Erdogan et al., 2002) et activé plus fortement que le V1 controlatéral lors de la stimulation de l'œil dominant (Shima et al., 2010). De plus, une étude récente en électroencéphalographie montre que chez les droitiers, le temps de transfert inter-hémisphérique est plus court de l'hémisphère droit vers l'hémisphère gauche pour les participants ayant une DO droite, et plus court de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit pour ceux ayant une DO gauche (Chaumillon et al., 2018). Cette relation privilégiée pourrait expliquer les avantages perceptif et moteur de l'hémichamp visuel controlatéral à l'œil dominant des participants ayant une forte DO. En effet, du fait du croisement des voies optiques le V1 ipsilatéral à l'œil dominant reçoit initialement les informations visuelles provenant de l'hémichamp controlatéral.

Bien que Tagu et al. (2016) aient montré que chez les participants ayant une forte DO les saccades étaient plus précises vers l'hémichamp controlatéral que vers celui ipsilatéral à l'œil dominant, ce résultat n'était statistiquement significatif que pour les participants ayant une DO gauche. Les auteurs ont expliqué cela par l'intervention simultanée de deux phénomènes, illustrés en Figure 1 :

- D'une part, la relation privilégiée entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral permettrait une sélection plus efficace de la cible dans l'hémichamp controlatéral que dans celui ipsilatéral à l'œil dominant, engendrant des saccades plus précises (flèches bleues de la Figure 1).
- D'autre part, chez tous les participants, du fait de la nature visuo-spatiale de la tâche et de la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale (Bowers & Heilman, 1980; Jewell & McCourt, 2000; Kinsbourne, 1970; Thiebaut de Schotten et al., 2011; Toba et al., 2011), un biais attentionnel donnerait plus de poids aux stimuli présentés à gauche, augmentant l'effet du distracteur et diminuant ainsi la précision des saccades vers la cible (flèches rouges de la Figure 1).

D'après cette interprétation, les participants

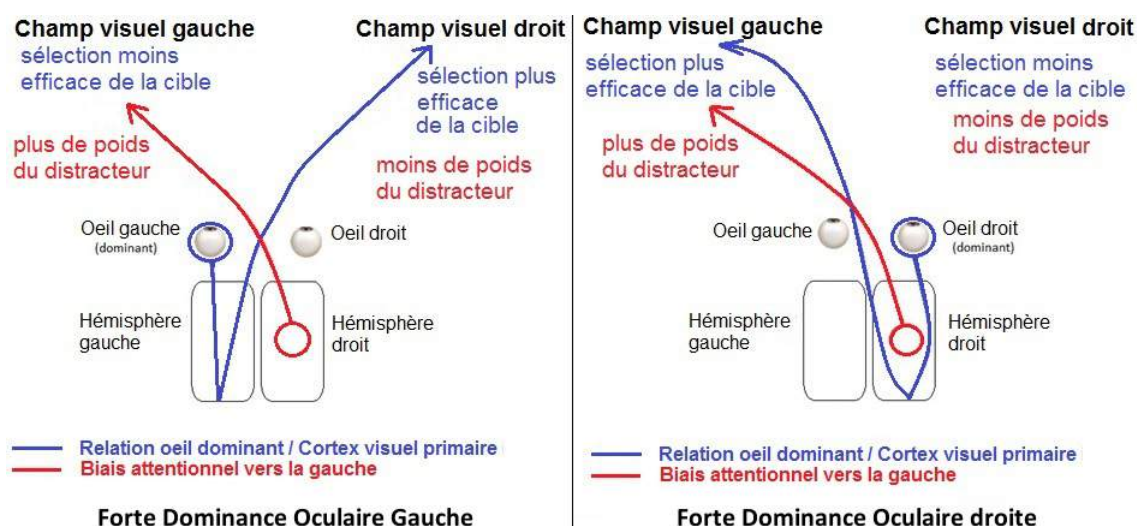


FIGURE 1 – Illustrations des deux phénomènes expliquant les résultats de Tagu et al. (2016) sur la précision des saccades. La relation entre l’œil dominant et le V1 ipsilatéral engendrant des saccades plus précises vers l’hémichamp controlatéral est indiquée en *bleu*. Ce phénomène apparaît dans des hémichamps différents pour les participants ayant une forte DO gauche ou droite. Au contraire, le biais attentionnel vers la gauche du fait de la spécialisation de l’hémisphère droit pour l’attention visuo-spatiale, indiqué en *rouge*, donne plus de poids au distracteur dans l’hémichamp visuel gauche quelle que soit la DO. *Figure adaptée de Tagu et al. (2016, p.542).*

ayant une forte DO gauche présenteraient une grande différence entre les hémichamps visuels sur la précision de leurs saccades, qui serait amoindrie vers la gauche (du fait du biais attentionnel) et augmentée vers la droite (car controlatéral à leur œil dominant). À l’inverse, les deux phénomènes interviendraient dans le même hémichamp visuel chez les participants ayant une forte DO droite, expliquant les différences plus ténues d’effet global entre hémichamps gauche et droit observées dans cette population.

La présente étude a pour objectif de confirmer cette interprétation en isolant chacun de ces deux phénomènes. Pour ce faire, nous nous sommes basés sur l’étude de Coëffé & O’Regan (1987) montrant qu’augmenter artificiellement la latence des saccades permettait de perfectionner la préparation du vecteur moteur et d’améliorer la précision de la saccade vers la cible. Ainsi, nous avons supposé qu’augmenter artificiellement la latence des saccades permettrait de donner assez de temps au système saccadique pour sélectionner efficacement la cible, amoindrissant l’effet du biais attentionnel. Nous observerions alors l’effet « pur » de la DO sur la précision des saccades. À l’inverse, diminuer la latence des saccades devrait diminuer le temps accordé au calcul du vecteur saccadique, exacerbant les effets du biais attentionnel vers la gauche et amoindrissant les effets de la DO.

Pour faire varier la latence des saccades, nous

avons utilisé la même situation d’effet global que dans l’étude de Tagu et al. (2016) en utilisant les paradigmes *gap-200*, *step* et *overlap-600* (Becker, 1989; Leigh & Zee, 2006). Le paradigme *step* correspondait à celui utilisé dans Tagu et al. (2016), dans lequel l’apparition des stimuli (cible et distracteur) se faisait simultanément avec la disparition de la croix de fixation. Nous devrions alors répliquer les résultats précédents, à savoir un avantage de l’hémichamp controlatéral à l’œil dominant sur la précision des saccades pour les participants ayant une forte DO, avec un effet amoindri pour ceux ayant une forte DO droite. Dans le paradigme *gap-200*, l’insertion d’un écran vide de 200 ms entre la disparition de la croix de fixation et l’apparition des stimuli permettait de réduire la latence des saccades. Les effets du biais attentionnel devraient alors être exacerbés, et l’effet global plus important (*i.e.*, les saccades moins précises) vers la gauche que vers la droite, et ce quelle que soit la DO des participants ou son intensité. À l’inverse, dans le paradigme *overlap-600* les stimuli apparaissaient 600 ms avant la disparition de la croix de fixation (*i.e.*, avant le signal pour déclencher la saccade vers la cible), ce qui générerait des saccades aux latences plus élevées. Les effets du biais attentionnel devraient alors être amoindris et l’avantage de l’hémichamp controlatéral à l’œil dominant devrait s’exprimer de la même manière chez les participants ayant une forte DO gauche et

droite.

2 Méthode

2.1 Participants

Cent-quatorze étudiants en psychologie de l'Université Paris Descartes ont participé à cette étude. Les participants étaient tous droitiers (inventaire de latéralité manuelle d'Édimbourg, Oldfield, 1971) et avaient une vision normale ou corrigée. Ils ont été répartis en quatre groupes selon leur DO (test du trou dans la carte répété trois fois) et son intensité. Cette dernière était estimée *a posteriori* sur la base de l'analyse des pics de vitesse des saccades réalisées vers les cibles isolées. Les différences médianes de pic de vitesse entre les saccades vers la droite et vers la gauche montrant une asymétrie naso-temporale (*i.e.*, différences droite-gauche positives pour l'œil droit et négatives pour l'œil gauche), présentées en Figure 2b, reflétaient une faible DO ; tandis que celles montrant un pattern cohérent entre les deux yeux (*i.e.*, différences positives pour les deux yeux ou négatives pour les deux yeux), présentées en Figure 2a, reflétaient une forte DO.

Au final, vingt-deux participants avaient une forte DO droite (17♀, âge moyen : 24 ± 7.7 ans, score de latéralité moyen : $80 \pm 18\%$), seize avaient une forte DO gauche (15♀, âge moyen : 24 ± 5.1 ans, score de latéralité moyen : $87 \pm 14\%$), quarante-six avaient une faible DO droite (35♀, âge moyen : 23 ± 5.3 ans, score de latéralité moyen : $81 \pm 19\%$) et trente avaient une faible DO gauche (23♀, âge moyen : 23 ± 8.2 ans, score de latéralité moyen : $81 \pm 15\%$).

Avant de commencer l'étude, les participants étaient informés de la procédure et ont donné leur consentement libre et éclairé. La procédure a été approuvée par le comité d'éthique de l'Université Paris Descartes (n° IRB : 20130500001072) et a été réalisée selon les principes d'éthique inscrits dans la Déclaration d'Helsinki de 1964.

2.2 Matériel

La croix de fixation ainsi que la cible et le distracteur (disques lumineux) étaient blancs (luminance de 27 cd/m^2), avaient une taille de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$, et apparaissaient sur un fond gris de 4.5 cd/m^2 . Il étaient présentés sur un écran Iiyama (Nagano, Japon) HM240DT ayant une fréquence de rafraîchissement de 170 Hz et une résolution de 800×600 pixels.

L'expérience était réalisée dans une pièce sombre. La tête des participants était stabilisée par une mentonnière et un appui-tête de sorte qu'elle soit maintenue à 57 cm de l'écran. Les mouvements des deux yeux étaient enregistrés par un oculomètre EyeLink 1000 (SR Research, Ontario, Canada) avec une fréquence d'échantillonnage de 500 Hz et une précision spatiale de 0.25° . Chaque session commençait par une calibration en neuf points. Avant chaque essai, une pastille était présentée au centre de l'écran afin de comparer la position actuelle des yeux aux données de la calibration. Pour démarrer l'essai, les participants devaient appuyer sur un bouton tout en fixant la pastille. Si la position des yeux correspondait bien aux données de la calibration à 0.75° près, l'essai commençait. Sinon, une nouvelle calibration démarrait et l'essai était relancé. Pendant l'enregistrement, les saccades étaient détectées sur la base d'un critère de vitesse ($>30^\circ/\text{s}$) et d'accélération ($>8000^\circ/\text{s}^2$).

2.3 Procédure

Chaque participant réalisait trois blocs de 200 essais chacun, se distinguant par le paradigme utilisé : *gap-200*, *step* ou *overlap-600*. L'ordre des blocs était contrebalancé entre les participants. Pour chaque bloc, le déroulement temporel d'un essai est illustré dans la Figure 3. Chaque essai commençait par la présentation d'une croix de fixation centrale pendant 500 à 900 ms. Durant ce délai, la position des yeux était vérifiée, et si la distance entre l'œil dominant et la croix de fixation excédait 0.75° , l'essai était annulé et rejoué immédiatement. Dans le bloc *gap-200* (Figure 3a), la croix de fixation était suivie d'un écran vide de 200 ms, puis les stimuli (cible seule ou cible+distracteur) étaient présentés pendant 600 ms. Dans le bloc *step* (Figure 3b), les stimuli apparaissaient immédiatement après la disparition de la croix de fixation et restaient affichés pendant 600 ms. Enfin, dans le bloc *overlap-600* (Figure 3c) les stimuli apparaissaient 600 ms avant la disparition de la croix de fixation, puis restaient seuls à l'écran pendant 600 ms supplémentaires. Pour tous les blocs, un écran vide était présenté pendant 400 ms après la disparition des stimuli, puis un nouvel essai démarrait.

Dans les situations contrôles sans distracteur, la cible pour la saccade pouvait apparaître aléatoirement à 3° , 5° ou 7° , à gauche ou à droite de la croix de fixation centrale sur l'axe horizontal. Dans les situations test cible+distracteur, la cible pour la saccade était présentée aléatoirement à 5° ou 7° à

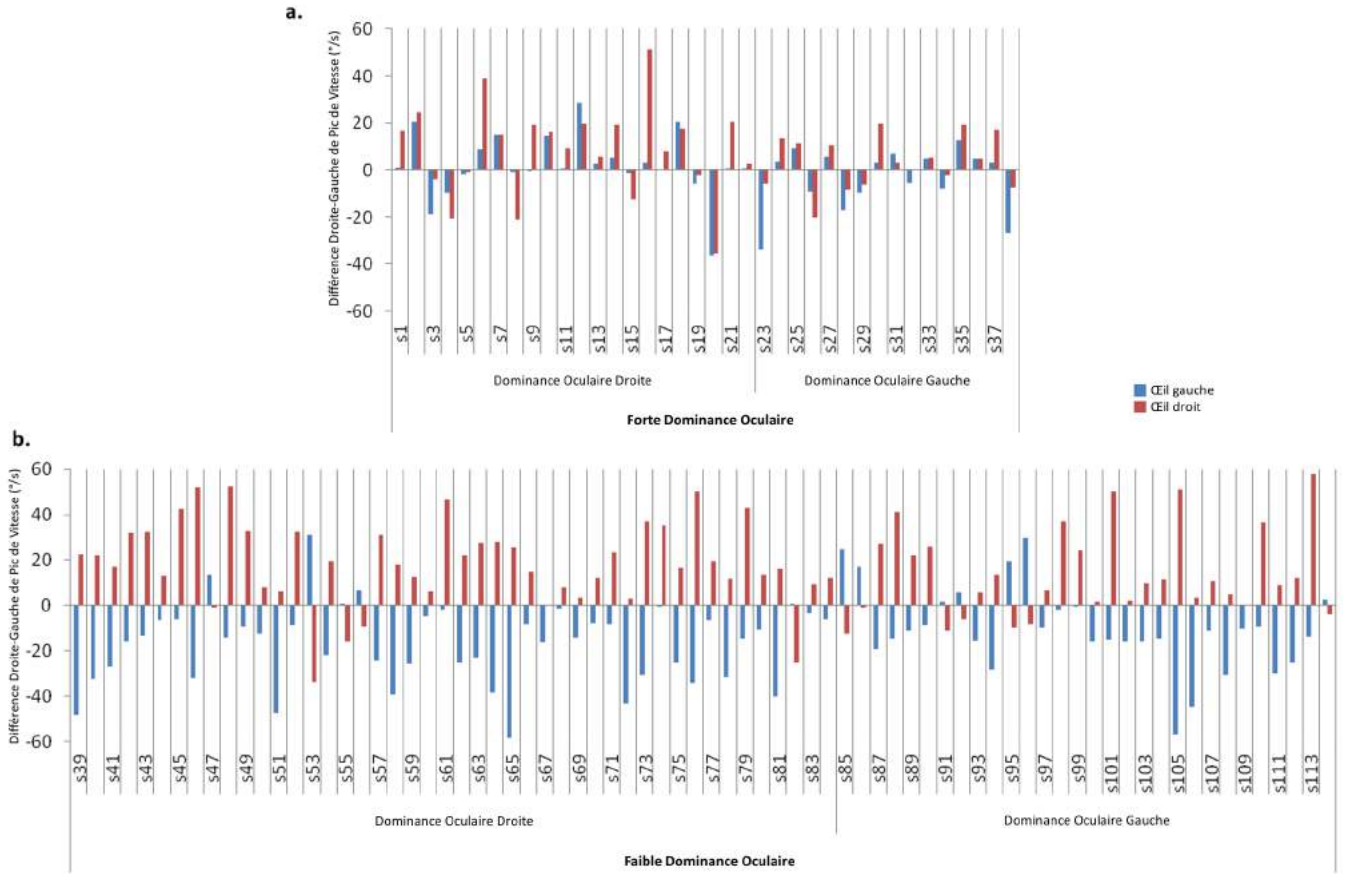


FIGURE 2 – **Différences individuelles entre les médianes du pic de vitesse des saccades vers la droite et vers la gauche.** La différence médiane Droite - Gauche de pics de vitesse (en °/s) des saccades réalisées vers les cibles isolées (à 3°, 5° et 7°) a été calculée séparément pour chaque bloc, chaque œil et chaque participant. La figure présente les différences moyennées sur les excentricités et les blocs. Une différence négative indique que les pics de vitesse sont plus élevés vers la gauche que vers la droite, tandis qu’une différence positive indique l’inverse. **(a)** Résultats indiquant une forte dominance oculaire : les pics de vitesse sont toujours plus élevés vers un même hémichamp visuel, quel que soit l’œil. **(b)** Résultats indiquant une faible dominance oculaire : les pics de vitesse sont toujours plus élevés vers la tempe (vers la droite avec l’œil droit et vers la gauche avec l’œil gauche) que vers le nez (vers la gauche avec l’œil droit et vers la droite avec l’œil gauche).

gauche ou à droite de la croix de fixation, et le distracteur apparaissait à 3°, dans le même hémichamp visuel que la cible. La tâche des participants était de réaliser une saccade dès que la croix de fixation disparaissait, vers la cible dans les essais contrôles sans distracteur, et vers le stimulus le plus éloigné dans les essais test cible+distracteur.

Au total, l’expérience comprenait 18 conditions contrôles sans distracteur (3 paradigmes $\times$ 3 excentricités $\times$ 2 hémichamps) et 12 conditions test cible+distracteur (3 paradigmes $\times$ 2 excentricités $\times$ 2 hémichamps). Dans chacun des trois blocs, le paradigme était maintenu constant mais tous les autres facteurs étaient rendus aléatoires. Chaque bloc incluait 200 essais (20 par condition), et était précédé d’un entraînement de 20 essais (2 par condition).

2.4 Méthodes d’analyse

La latence, l’amplitude et le pic de vitesse des saccades étaient calculés après l’enregistrement. Dans les situations contrôles sans distracteur, la comparaison des pics de vitesse des saccades vers la droite et vers la gauche pour chaque œil permettait de classer les participants selon l’intensité de leur dominance oculaire (cf. Figure 2). Nous avons également calculé le *pourcentage d’effet global (PEG)* afin de rendre compte de l’influence du distracteur sur la précision des saccades. Il était calculé grâce à la formule suivante :

$$PEG = 100 \times [(A_{cible+dist} - A_{dist}) / (A_{cible} - A_{dist})]$$

où A_{dist} est l’amplitude moyenne des saccades vers la cible isolée présentée à 3° (ce qui correspond à la position du distracteur), A_{cible} est l’amplitude moyenne des saccades vers la cible seule

présentée à 5° ou 7° , et $A_{cible+dist}$ est l'amplitude moyenne des saccades vers les situations test cible+distracteur (*i.e.*, vers les stimuli $3^\circ+5^\circ$ ou $3^\circ+7^\circ$). Avec cette formule, un PEG de 0% signifie que la saccade s'est terminée sur le distracteur, tandis qu'un PEG de 100% signifie que la saccade s'est terminée sur la cible. Autrement dit, plus le PEG diminue, plus le distracteur a d'influence sur l'amplitude de la saccade. Classiquement, lorsque la cible et le distracteur ont la même taille et la même luminance, le PEG est d'environ 50%.

Toutes les analyses ont été réalisées séparément sur les données des deux yeux. Cependant, comme elles n'ont montré aucune différence entre les données de l'œil gauche et de l'œil droit, nous présentons ici uniquement les données de l'œil droit.

3 Résultats

Les essais contenant des clignements ($<0.002\%$), ceux dont la saccade avait une latence inférieure à 80 ms (1.71%) ou supérieure à 800 ms (0.08%), et ceux dont la latence, l'amplitude ou le pic de vitesse de la saccade étaient considérés comme des *outliers* (11.4%) ont été supprimés. Pour chaque sujet, les *outliers* étaient les valeurs inférieures à $(Q1 - 2.3 \times IIQ)$ et supérieures à $(Q3 + 2.3 \times IIQ)$, où $Q1$ et $Q3$ sont respectivement les premier et troisième quartiles, et IIQ l'intervalle interquartile (boîte de Tukey, Carling, 2000).

3.1 Latence & Amplitude

Avant d'analyser l'influence de la DO sur le pourcentage d'effet global, nous avons réalisé des analyses préliminaires sur la latence et l'amplitude des saccades afin de s'assurer (1) que les paradigmes utilisés (*gap-200*, *step* et *overlap-600*) engendraient bien des gammes de latence différentes, et (2) que la présence d'un distracteur proche de la cible modifiait bien l'amplitude des saccades sans affecter leur latence. Les latences et amplitudes moyennes pour chaque condition sont présentées respectivement dans les tableaux 1 et 2.

Nous avons réalisé deux ANOVAs sur la latence et l'amplitude des saccades : une ANOVA sur les conditions contrôles sans distracteur, selon un plan 2 (Hémichamp : Gauche, Droit) $\times$ 3 (Paradigme : Gap-200, Step, Overlap-600) $\times$ 3 (Excentricité : 3° , 5° , 7°) ; et une seconde ANOVA comparant les situations contrôles sans distracteur aux situations test cible+distracteur, selon un plan 2 (Hémichamp : Gauche, Droit) $\times$ 3 (Paradigme : Gap-200, Step, Overlap-600) $\times$ 2 (Situation : Contrôle

sans distracteur, Test cible+distracteur) $\times$ 2 (Excentricité de la cible : 5° , 7°). La condition contrôle de cible isolée à 3° a été exclue de cette deuxième ANOVA car elle n'avait pas d'équivalent en situation test cible+distracteur. Pour chaque ANOVA, les facteurs inter-sujets incluaient la DO (Gauche, Droite) et son intensité (Forte, Faible).

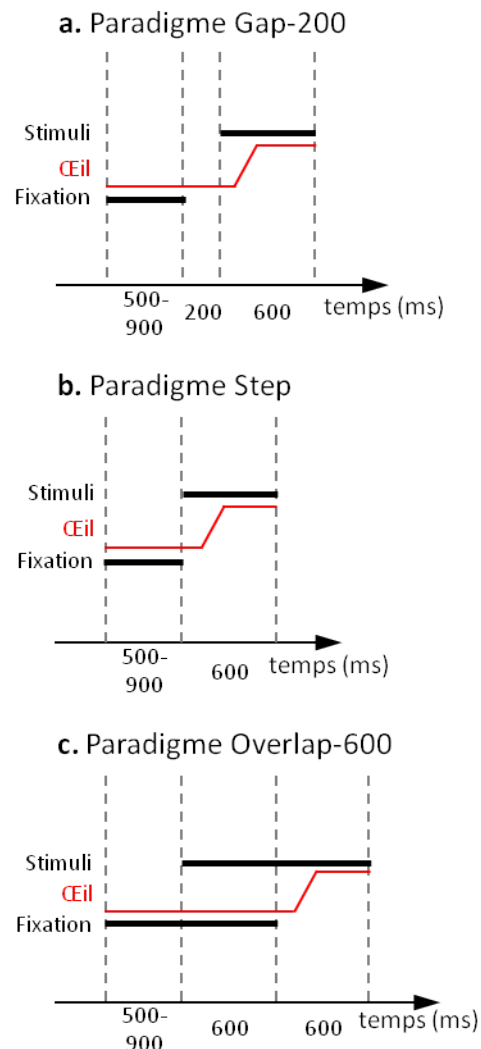


FIGURE 3 – **Illustration des paradigmes utilisés.** (a) Dans le paradigme *gap-200*, la disparition de la croix de fixation est suivie d'un écran vide de 200 ms, puis de l'apparition des stimuli (cible seule ou cible + distracteur). (b) Dans le paradigme *step*, la disparition de la croix de fixation est immédiatement suivie de l'apparition des stimuli. (c) Dans le paradigme *overlap-600*, les stimuli apparaissent 600 ms avant la disparition de la croix de fixation (et donc avant le signal pour la saccade).

	Hémichamp Visuel Gauche				Hémichamp Visuel Droit					
	C3°	C5°	D3°-C5°	C7°	D3°-C7°	C3°	C5°	D3°-C5°	C7°	D3°-C7°
<i>Gap-200</i>										
<u>DO Droite</u>										
Forte	169 (±20)	169 (±21)	164 (±17)	164 (±19)	169 (±20)	179 (±23)	170 (±21)	174 (±21)	173 (±22)	180 (±22)
Faible	174 (±21)	173 (±22)	174 (±18)	171 (±23)	180 (±23)	182 (±24)	177 (±26)	179 (±22)	174 (±23)	185 (±24)
<u>DO Gauche</u>										
Forte	180 (±19)	173 (±17)	177 (±17)	177 (±22)	184 (±18)	179 (±21)	179 (±21)	183 (±18)	174 (±20)	185 (±19)
Faible	173 (±18)	169 (±16)	168 (±17)	166 (±18)	172 (±16)	173 (±16)	171 (±17)	175 (±17)	169 (±17)	179 (±19)
<i>Step</i>										
<u>DO Droite</u>										
Forte	196 (±25)	189 (±28)	190 (±24)	189 (±23)	196 (±24)	199 (±27)	198 (±32)	195 (±22)	198 (±35)	204 (±26)
Faible	203 (±26)	201 (±26)	198 (±21)	198 (±25)	207 (±21)	208 (±28)	203 (±30)	204 (±28)	202 (±27)	211 (±23)
<u>DO Gauche</u>										
Forte	213 (±21)	207 (±20)	208 (±20)	205 (±19)	216 (±22)	209 (±21)	200 (±23)	207 (±19)	202 (±23)	212 (±20)
Faible	194 (±17)	193 (±19)	194 (±16)	189 (±15)	198 (±16)	199 (±18)	199 (±17)	198 (±16)	197 (±18)	206 (±18)
<i>Overlap-600</i>										
<u>DO Droite</u>										
Forte	231 (±31)	231 (±23)	229 (±31)	235 (±42)	231 (±33)	230 (±26)	237 (±29)	224 (±24)	228 (±23)	235 (±30)
Faible	233 (±31)	233 (±33)	230 (±32)	234 (±34)	236 (±37)	236 (±33)	233 (±30)	234 (±34)	233 (±36)	235 (±35)
<u>DO Gauche</u>										
Forte	227 (±28)	231 (±27)	228 (±22)	228 (±26)	227 (±30)	231 (±27)	234 (±22)	223 (±23)	230 (±24)	229 (±24)
Faible	235 (±23)	237 (±25)	235 (±20)	235 (±27)	239 (±30)	235 (±28)	237 (±23)	232 (±24)	233 (±28)	236 (±30)

TABLEAU 1 – **Latences moyennes (et écart-types) en millisecondes**. Les participants sont divisés en quatre groupes selon leur dominance oculaire (DO Gauche, DO Droite) et son intensité (Forte, Faible). Dans les situations contrôles sans distracteur, la cible pour la saccade pouvait être présentée à gauche ou à droite, à 3° (C3°), 5° (C5°) ou 7° (C7°). Dans les situations test cible+distracteur, les participants devaient réaliser une saccade vers la cible à 5° (D3°-C5°) ou 7° (D3°-C7°) présentée en compagnie d'un distracteur à 3°.

	Hémichamp Visuel Gauche				Hémichamp Visuel Droit					
	C3°	C5°	D3°-C5°	C7°	D3°-C7°	C3°	C5°	D3°-C5°	C7°	D3°-C7°
<i>Gap-200</i>										
<u>DO Droite</u>										
Forte	2.9 (±0.3)	4.7 (±0.4)	3.8 (±0.4)	6.6 (±0.6)	4.7 (±0.9)	2.9 (±0.3)	4.8 (±0.4)	3.8 (±0.4)	6.6 (±0.5)	4.4 (±0.8)
Faible	2.8 (±0.2)	4.6 (±0.4)	3.7 (±0.4)	6.5 (±0.5)	4.5 (±0.9)	2.9 (±0.2)	4.7 (±0.3)	3.7 (±0.4)	6.6 (±0.4)	4.5 (±1.0)
<u>DO Gauche</u>										
Forte	2.9 (±0.2)	4.8 (±0.3)	3.8 (±0.4)	6.6 (±0.4)	4.8 (±0.9)	2.9 (±0.1)	4.7 (±0.2)	3.7 (±0.3)	6.6 (±0.3)	4.4 (±0.8)
Faible	2.8 (±0.2)	4.6 (±0.4)	3.6 (±0.4)	6.5 (±0.5)	4.5 (±0.8)	2.9 (±0.2)	4.8 (±0.3)	3.7 (±0.3)	6.6 (±0.3)	4.6 (±0.8)
<i>Step</i>										
<u>DO Droite</u>										
Forte	2.9 (±0.2)	4.7 (±0.3)	3.8 (±0.3)	6.7 (±0.5)	4.9 (±0.8)	2.9 (±0.2)	4.7 (±0.4)	3.8 (±0.5)	6.7 (±0.4)	4.5 (±0.7)
Faible	2.9 (±0.2)	4.7 (±0.3)	3.7 (±0.3)	6.6 (±0.4)	4.8 (±0.9)	2.9 (±0.2)	4.8 (±0.3)	3.9 (±0.3)	6.7 (±0.3)	4.9 (±0.8)
<u>DO Gauche</u>										
Forte	2.9 (±0.1)	4.8 (±0.3)	3.9 (±0.2)	6.7 (±0.3)	5.0 (±1.0)	2.9 (±0.2)	4.6 (±0.3)	3.8 (±0.3)	6.6 (±0.3)	4.9 (±1.1)
Faible	2.8 (±0.3)	4.7 (±0.4)	3.7 (±0.4)	6.7 (±0.5)	4.7 (±0.8)	2.9 (±0.2)	4.7 (±0.3)	3.7 (±0.4)	6.6 (±0.4)	4.6 (±1.0)
<i>Overlap-600</i>										
<u>DO Droite</u>										
Forte	2.9 (±0.2)	4.7 (±0.2)	4.4 (±0.3)	6.8 (±0.3)	6.3 (±0.6)	2.9 (±0.2)	4.8 (±0.2)	4.4 (±0.3)	6.6 (±0.3)	6.4 (±0.6)
Faible	2.9 (±0.2)	4.8 (±0.3)	4.3 (±0.4)	6.7 (±0.3)	6.2 (±0.8)	2.9 (±0.2)	4.8 (±0.2)	4.5 (±0.5)	6.7 (±0.3)	6.4 (±0.8)
<u>DO Gauche</u>										
Forte	2.9 (±0.2)	4.8 (±0.2)	4.3 (±0.4)	6.7 (±0.2)	6.2 (±0.6)	2.8 (±0.2)	4.7 (±0.2)	4.2 (±0.4)	6.6 (±0.3)	6.4 (±0.5)
Faible	2.8 (±0.2)	4.6 (±0.3)	4.2 (±0.5)	6.6 (±0.5)	6.0 (±0.9)	2.9 (±0.2)	4.7 (±0.3)	4.3 (±0.5)	6.7 (±0.4)	6.2 (±0.8)

TABLEAU 2 – **Amplitudes moyennes (et écart-types) en degrés d'angle visuel.** Les participants sont divisés en quatre groupes selon leur dominance oculaire (DO Gauche, DO Droite) et son intensité (Forte, Faible). Dans les situations contrôles sans distracteur, la cible pour la saccade pouvait être présentée à gauche ou à droite, à 3° (C3°), 5° (C5°) ou 7° (C7°). Dans les situations test cible+distracteur, les participants devaient réaliser une saccade vers la cible à 5° (D3°-C5°) ou 7° (D3°-C7°) présentée en compagnie d'un distracteur à 3°.

La première ANOVA sur les conditions contrôles sans distracteur a confirmé que le Paradigme influençait les latences ($F[2,220]=259.8$, $p<.0001$), plus courtes en *gap-200* (173 ± 20 ms) qu'en *step* (200 ± 23 ms), elles-mêmes plus courtes qu'en *overlap-600* (233 ± 28 ms; tous les $p<.0001$ aux tests post-hoc HSD de Tukey), mais n'avait pas d'effet sur l'amplitude ($F[2,220]=2.28$, $p>.10$). Par ailleurs, la seconde ANOVA a confirmé que la présence d'un distracteur diminuait l'amplitude des saccades ($F[1,110]=1194.5$, $p<.0001$) comparée à une situation sans distracteur ($4.6\pm 0.6^\circ$ vs. $5.7\pm 0.3^\circ$). Ce facteur semble également affecter la latence des saccades ($F[1,110]=25.0$, $p<.0001$) mais notons que la différence observée de seulement 3 ms, très proche de la fréquence d'échantillonnage de l'eyetracker utilisé, doit être considérée avec précaution et ne doit pas être surinterprétée.

Au total, ces analyses préliminaires ont confirmé que les paradigmes utilisés modulaient la latence, et que la présence d'un distracteur proche de la cible affectait l'amplitude des saccades.

3.2 Pourcentage d'effet global

Nous avons ensuite examiné comment la DO et son intensité affectaient le PEG, et comment leur effet sur le PEG variait selon le paradigme utilisé. Une ANOVA sur le PEG a été conduite selon un plan 2 (Hémichamp : Gauche, Droite) $\times$ 3 (Paradigme : Gap-200, Step, Overlap-600) $\times$ 2 (Excentricité de la cible : 5° , 7°). Les facteurs inter-sujets incluaient la DO (Gauche, Droite) et son intensité (Forte, Faible). Les PEG moyens pour chaque condition sont présentés dans le tableau 3.

Les résultats révèlent un effet principal de l'excentricité de la cible ($F[1,110]=18.9$, $p<.0001$), montrant un effet global plus important (*i.e.*, un PEG plus petit) lorsque la cible est à 5° ($58.0\pm 14.0\%$) que lorsqu'elle est à 7° ($61.5\pm 18.7\%$) d'excentricité. Cependant, l'interaction de ce facteur avec le paradigme ($F[2,220]=37.7$, $p<.0001$) révèle que l'effet d'excentricité sur le PEG n'est présent qu'en *overlap-600* ($77.9\pm 16.0\%$ vs. $89.5\pm 15.5\%$, $p<.0001$; tous les autres $p>.20$). Par ailleurs, l'effet principal du paradigme ($F[2,220]=429.2$, $p<.0001$) confirme que l'augmentation des latences améliore la précision des saccades, avec un effet global moins important (*i.e.*, un PEG plus grand) en *overlap-600* ($83.7\pm 15.7\%$) qu'en *step* ($49.7\pm 16.6\%$), lui-même moins important qu'en *gap-200* ($45.9\pm 16.7\%$) (tous les $p<.01$ aux tests post-hoc HSD de Tu-

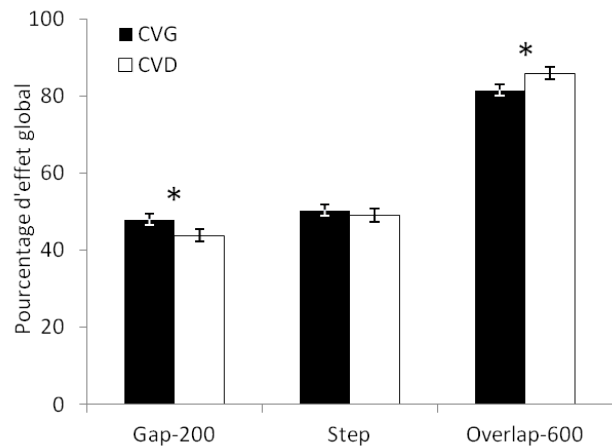


FIGURE 4 – **Interaction entre le paradigme et l'hémichamp sur le pourcentage d'effet global.** Les barres noires correspondent au pourcentage d'effet global moyen des saccades dirigées vers l'hémichamp visuel gauche (CVG), et les barres blanches pour le pourcentage d'effet global moyen des saccades vers l'hémichamp visuel droit (CVD). Les barres d'erreurs représentent les erreurs standards et les astérisques les différences significatives à $p<.05$.

key). L'analyse ne montre aucun effet principal de l'hémichamp visuel ($F<1$), mais de manière intéressante ce facteur interagit avec le paradigme ($F[2,220]=15.8$, $p<.0001$). Cette interaction, présentée en Figure 4, montre qu'en *gap-200* les saccades sont plus précises lorsqu'elles sont dirigées vers la gauche (PEG=48.0±2.7%) que vers la droite (PEG=43.8±2.6%, $p<.03$), mais que cet effet s'inverse en *overlap-600* avec des saccades plus précises vers la droite (PEG=85.9±7.4%) que vers la gauche (PEG=81.4±6.1%, $p<.0001$). En *step*, l'analyse ne montre aucune différence de PEG entre les saccades vers la gauche et vers la droite ($50.4\pm 3.2\%$ vs. $49.0\pm 3.6\%$, $p>.97$). Cependant, l'ANOVA n'a montré aucun effet des deux facteurs inter-sujets ($Fs<1$), ni aucune interaction impliquant ces facteurs (tous les $p>.05$). Cela suggère que ni la DO, ni son intensité ne modulent les effets de l'hémichamp visuel sur le PEG trouvés en *gap-200* et en *overlap-600*.

4 Discussion

Au total, les résultats ont montré que l'hémichamp visuel et le paradigme utilisé influençaient tous deux l'effet global, mais que la DO et son intensité ne semblaient pas moduler cette influence. Ce résultat est surprenant dans la mesure où il contraste avec les résultats de Tagu et al. (2016),

	Gap-200		Step		Overlap-600	
	D3°-C5°	D3°-C7°	D3°-C5°	D3°-C7°	D3°-C5°	D3°-C7°
<i>Hémichamp Gauche</i>						
DO Droite						
Forte	49.7 (±14.4)	47.8 (±18.5)	47.0 (±12.3)	53.3 (±16.7)	79.0 (±14.2)	88.5 (±13.4)
Faible	47.0 (±14.9)	44.2 (±20.6)	47.7 (±12.5)	50.7 (±21.1)	74.4 (±13.5)	86.8 (±19.5)
DO Gauche						
Forte	52.3 (±13.0)	50.4 (±21.3)	52.6 (±6.4)	55.5 (±22.8)	76.3 (±12.3)	88.0 (±15.2)
Faible	46.1 (±12.4)	46.5 (±20.0)	46.7 (±10.8)	49.5 (±17.8)	74.7 (±17.4)	84.0 (±18.4)
<i>Hémichamp Droit</i>						
DO Droite						
Forte	47.2 (±14.1)	41.0 (±18.4)	49.4 (±14.1)	43.5 (±19.4)	83.7 (±14.1)	93.5 (±10.9)
Faible	46.3 (±14.0)	42.0 (±22.5)	50.2 (±15.7)	52.1 (±20.5)	83.1 (±18.6)	91.7 (±17.8)
DO Gauche						
Forte	43.6 (±13.3)	40.1 (±21.5)	52.5 (±16.0)	52.8 (±24.5)	76.3 (±16.6)	94.8 (±9.4)
Faible	44.6 (±11.1)	45.6 (±17.5)	45.9 (±12.7)	45.3 (±23.1)	75.8 (±21.2)	88.5 (±19.0)

TABLEAU 3 – **Pourcentages d’effet global moyens (et écart-types)**. Les participants sont divisés en quatre groupes selon leur dominance oculaire (DO Gauche, DO Droite) et son intensité (Forte, Faible). Dans les trois types de blocs (Gap-200, Step, Overlap-600), la cible pour la saccade pouvait apparaître à 5° (D3°-C5°) ou 7° (D3°-C7°) en présence d’un distracteur à 3°.

qui montraient un effet global amoindri dans l’hémichamp visuel contralatéral à l’œil dominant des participants ayant une forte DO. Toutefois, des différences méthodologiques peuvent expliquer les résultats divergents entre les deux études. Par exemple, dans Tagu et al. (2016) les participants réalisaient plusieurs blocs d’essais dans lesquels l’hémichamp visuel de présentation de la cible était maintenu constant. Au contraire, dans la présente étude la cible pour la saccade apparaissait de manière aléatoire à gauche ou à droite au sein de chaque bloc d’essais. Cela semble avoir eu deux conséquences majeures sur les résultats obtenus.

Premièrement, le fait d’avoir présenté aléatoirement la cible pour la saccade à gauche ou à droite à l’intérieur de chaque bloc a augmenté considérablement l’incertitude quant à la localisation de la cible, ce qui pourrait avoir maximisé l’influence des processus de prise de décision et de stratégie sur l’effet global (Casteau & Vitu, 2012), masquant les effets potentiels de la DO et de son intensité. Au contraire, dans Tagu et al. (2016) le fait d’avoir maintenu constant l’hémichamp de la cible au sein de chaque bloc avait réduit l’influence possible de ces processus, et aurait donc permis d’observer l’influence « pure » de la DO et de son intensité sur l’effet global.

Deuxièmement, en augmentant l’incertitude quant à la localisation de la cible pour la saccade, nous avons augmenté considérablement la difficulté de la tâche, ce qui s’est traduit par une augmentation drastique de l’effet global (*i.e.*, réduction du PEG) et de la latence des saccades

comparé à l’étude précédente. Dans le bloc *step*, qui était le paradigme utilisé dans Tagu et al. (2016), le PEG moyen était de $49.7 \pm 16.6\%$ et la latence moyenne de 200 ± 23 ms, contre $70.6 \pm 16.6\%$ et 182 ± 22 ms dans Tagu et al. (2016). L’effet global massif observé dans la présente étude pourrait ainsi avoir empêché toute observation possible d’une influence de la DO ou de son intensité sur la précision des saccades.

Globalement, les résultats sur le PEG ont montré que pour tous les participants les saccades étaient plus précises (*i.e.*, PEG plus grand) vers la gauche que vers la droite en *gap-200*, et vers la droite que vers la gauche en *overlap-600* (Figure 4). Comme dans Tagu et al. (2016), les résultats en *overlap-600* pourraient refléter un biais attentionnel donnant plus de poids aux stimuli dans l’hémichamp visuel gauche en raison de la répartition majoritairement droite des réseaux de l’attention visuo-spatiale (voir Figure 1; Bowers & Heilman, 1980; Jewell & McCourt, 2000; Kinsbourne, 1970; Thiebaut de Schotten et al., 2011; Toba et al., 2011). Le fait que le biais attentionnel n’ait pas été trouvé sur les saccades réactives (*gap-200* et *step*) suggère que ce phénomène a besoin de temps pour être observable et qu’il ne s’exprimerait que sur les latences élevées. Cette dépendance au temps du biais attentionnel pourrait expliquer l’absence d’influence de la DO sur la précision des saccades reportée dans le bloc *step* de la présente étude. En effet, comme dit précédemment, les latences sont plus élevées dans la présente étude que dans Tagu et al. (2016). Mécaniquement, cette augmen-

tation des latences pourrait avoir intensifié le biais attentionnel vers la gauche, masquant toute observation possible de l'influence de la DO. Le fort conflit entre ces deux phénomènes opposés pourrait expliquer l'absence de différence de PEG entre les deux hémichamps visuels dans le bloc *step* de la présente étude.

Cette dépendance au temps du biais attentionnel vers la gauche est en accord avec l'étude récente de Thomas & Nicholls (2018) dans laquelle les participants devaient réaliser une tâche de recherche visuelle simple (*feature-based search*) consistant à indiquer si la cible est un « X » ou un « N » dans un cercle de « O » autour du centre de l'écran. A certains essais, un distracteur non pertinent pour la tâche (personnage de dessin animé) apparaissait à l'extérieur du cercle, dans l'hémichamp gauche, droit, haut ou bas. Les auteurs montrent que la présence du distracteur augmentait les temps de réaction manuels pour la sélection de la cible attentionnelle, quelle que soit la localisation du distracteur. Dans une tâche de recherche visuelle plus complexe (*conjunction-based search*), l'apparition du distracteur diminuait au contraire les temps de réaction manuels par rapport aux essais sans distracteurs, et ce en particulier lorsque le distracteur apparaissait dans l'hémichamp visuel gauche. Thomas & Nicholls (2018) proposent que cette asymétrie gauche-droite restreinte à la tâche complexe reflèterait le biais attentionnel vers la gauche et la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale. Contrairement aux résultats présentés dans la présente étude, la présence d'un distracteur semblait néanmoins améliorer plutôt que diminuer les performances des participants. Notons que les résultats de Thomas & Nicholls (2018) ne concernaient pas la précision des saccades mais des temps de réaction manuels, et que les participants n'ont pas eu à réaliser un mouvement vers la cible visuelle mais seulement à en indiquer l'identité. Il est toutefois intéressant de constater que les temps de réaction manuels étaient bien plus longs dans la tâche complexe (environ 640 ms) que dans la tâche simple (environ 440 ms). Ainsi, même si les temps de réaction manuels se situent sur une autre échelle de temps que les temps de réaction saccadiques présentés ici, il semblerait que quel que soit l'effecteur, le biais attentionnel soit observable uniquement sur des temps de réaction longs, ou sur des tâches complexes.

Au total, les résultats de Thomas & Nicholls (2018) pourraient expliquer (1) le fait que dans

la présente étude le biais attentionnel n'ait été retrouvé que dans le bloc *overlap-600*, dans lequel les latences sont les plus longues, et (2) le fait que dans le bloc *step*, nous n'ayons pas répliqué l'influence de la DO sur la précision des saccades trouvée dans Tagu et al. (2016). Toutefois, cette interprétation n'explique pas le résultat inverse trouvé dans le bloc *gap-200*, à savoir des saccades plus précises (*i.e.*, effet global moins important) vers la gauche que vers la droite.

A cet égard, nous proposons une interprétation alternative, basée sur d'autres spécialisations hémisphériques. En effet, l'implication relative de chaque hémisphère pour la réalisation d'une action donnée a été montrée comme dépendante de la nature de la tâche à réaliser (Kinsbourne, 1970; Goldberg et al., 1994; Himmelbach & Karnath, 2003) et de sa complexité (Haaland et al., 2004; Verstynen et al., 2005). Par exemple, l'hémisphère gauche est spécialisée pour le traitement local et séquentiel de l'information, tandis que l'hémisphère droite a à charge le traitement global et en parallèle de l'information (pour revues, voir Serrien et al., 2006; Dien, 2008). Au regard de cette dichotomie, les résultats de la présente étude pourraient apporter un éclairage nouveau sur le déploiement de l'attention visuo-spatiale. Nous proposons que le biais attentionnel lié à la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale pourrait être un phénomène rapide et observable uniquement sur les latences courtes. Il ne serait alors observable que sur les saccades aux latences très courtes du bloc *gap-200*, dans lequel nos résultats montrent des saccades plus précises vers la gauche que vers la droite. Comme dans Thomas & Nicholls (2018), ces résultats suggèrent alors que le biais attentionnel ne donnerait pas plus de poids au distracteur, mais au contraire engendrerait de meilleures performances (*i.e.*, en l'occurrence des saccades plus précises) vers la gauche que vers la droite. Sur des latences plus longues, la spécialisation de l'hémisphère gauche pour le traitement local et de l'hémisphère droit pour le traitement global prendrait le pas sur ce biais attentionnel. Ainsi, dans le bloc *overlap-600* les saccades pourraient être en moyenne plus précises vers les cibles à droite que vers les cibles à gauche en raison de la spécialisation de l'hémisphère gauche pour le traitement local (sélectionnant efficacement la cible dans l'hémichamp visuel droit), et de l'hémisphère droit pour le traitement global (traitant la configuration cible+distracteur comme un tout dans l'hémichamp visuel gauche). Cela suggère que

ce que nous appelions « biais attentionnel » dans Tagu et al. (2016) ne donnait pas plus de poids au distracteur dans l'hémichamp visuel gauche du fait de la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale, mais du fait de sa spécialisation pour le traitement *global* de l'information. La spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale engendrerait quant à elle des saccades plus précises vers la gauche que vers la droite, mais seulement pour des saccades aux latences très courtes telles que celles déclenchées dans le bloc *gap-200*.

En conclusion, bien que dans la présente étude nous n'ayons pas répliqué l'influence de la DO sur la précision des saccades, cela peut être expliqué par des différences méthodologiques avec notre étude précédente. L'asymétrie inversée observée dans les paradigmes *Gap-200* et *Overlap-600* a permis un nouvel éclairage concernant les manifestations comportementales de la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale, en montrant qu'elles dépendraient du temps disponible pour traiter l'information visuelle. Nous proposons ainsi deux hypothèses alternatives quant à l'expression du biais attentionnel vers la gauche :

- Soit la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale donnerait plus de poids au distracteur dans l'hémichamp visuel gauche, et ne s'exprimerait qu'après un certain délai, sur des temps de réaction longs (*i.e.*, dans le bloc *overlap-600*).
- Soit au contraire ce biais attentionnel permettrait une précision accrue des saccades vers l'hémichamp visuel gauche comparé à l'hémichamp visuel droit, et auquel cas il s'exprimerait très rapidement, sur les latences les plus courtes (*i.e.*, dans le bloc *gap-200*).

De futures études sont nécessaires afin de départager ces deux explications alternatives, en utilisant par exemple des stimuli hiérarchisés (*e.g.*, un grand « S » composé de petits « H », Polster & Rapcsak, 1994) présentés à gauche et à droite après différents délais. Cela permettrait d'étudier précisément le décours temporel de la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale et de la spécialisation des hémisphères gauche et droit pour les traitements local et global, respectivement. Un avantage de l'hémichamp visuel droit pour le traitement local et de l'hémichamp visuel gauche pour le traitement global correspondrait en effet à l'observation de la spéciali-

sation hémisphérique pour les traitements local et global, tandis qu'une asymétrie toujours en faveur de l'hémichamp gauche quelle que soit la nature globale ou locale de l'information à traiter correspondrait au biais attentionnel vers la gauche. L'utilisation de différentes durées de présentation ou de différents délais de réponse pourrait permettre d'identifier les decours temporels de ces différents phénomènes. Mieux comprendre les manifestations comportementales de l'attention visuo-spatiale et ses corrélats neuro-anatomiques pourrait par exemple aider le dépistage et la rééducation des troubles attentionnels tels que la négligence spatiale unilatérale (pour revue, voir Vallar, 1998).

Références

- Becker, W. (1989). The neurobiology of saccadic eye movements. Metrics. In R. H. Wurtz & M. E. Goldberg (Eds.), *Reviews of Oculomotor Research, Vol. 3* (pp. 13–66). Michigan : Elsevier.
- Bowers, D. & Heilman, K. M. (1980). Pseudoneglect : Effects of hemispace on a tactile line bisection task. *Neuropsychologia*, 18(4–5), 491–498.
- Carling, K. (2000). Resistant outlier rules and the non-Gaussian case. *Computational Statistics & Data Analysis*, 33(3), 249–258.
- Casteau, S. & Vitu, F. (2012). On the effect of remote and proximal distractors on saccadic behavior : A challenge to neural-field models. *J. Vis.*, 12(12), 1–33.
- Chaumillon, R., Alahyane, N., Senot, P., Vergne, J., Lemoine, C., Doré-Mazars, K., Blouin, J., Vergilino-Perez, D., & Guillaume, A. (2015). Vers une quantification de la dominance oculaire pour une meilleure prise en charge des pathologies de l'œil. *Journal Français d'Ophthalmologie*, 38(4), 322–332.
- Chaumillon, R., Alahyane, N., Senot, P., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., Blouin, J., Doré-Mazars, K., Guillaume, A., & Vergilino-Perez, D. (2017). Asymmetry in visual information processing depends on the strength of eye dominance. *Neuropsychologia*, 96, 129–136.
- Chaumillon, R., Blouin, J., & Guillaume, A. (2018). Interhemispheric transfer time asymme-

- try of visual information depends on eye dominance : An electrophysiological study. *Frontiers in Neuroscience*, 12, 1–19.
- Coëffé, C. & O'Regan, J. K. (1987). Reducing the influence of non-target stimuli on saccade accuracy : predictability and latency effects. *Vision Research*, 27(2), 227–240.
- Collewijn, H., Erkelens, C. J., & Steinman, R. M. (1988). Binocular co-ordination of human horizontal saccadic eye movements. *The Journal of Physiology*, 404, 157–182.
- Dien, J. (2008). Looking both ways through time : The Janus model of lateralized cognition. *Brain and Cognition*, 67(3), 292–323.
- Durand, A. C. & Gould, G. M. (1910). A method of determining ocular dominance. *Journal of the American Medical Association*, 55(5), 369–370.
- Erdogan, A. R., Özdikici, M., Aydin, M. D., Aktas, m., & Dane, S. (2002). Right and left visual cortex areas in healthy subjects with right-and left-eye dominance. *Intern. J. Neurosci.*, 112(5), 517–523.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, 22(8), 1033–1045.
- Goldberg, E., Podell, K., & Lovell, M. (1994). Lateralization of frontal lobe functions and cognitive novelty. *J. Neuropsychiatry Clin. Neurosci.*, 6(4), 371–378.
- Haaland, K. Y., Elsinger, C. L., Mayer, A. R., Durgerian, S., & Rao, S. M. (2004). Motor sequence complexity and performing hand produce differential patterns of hemispheric lateralization. *J. Cogn. Neurosci.*, 16(4), 621–636.
- Handa, T., Mukuno, K., Uozato, H., Niida, T., Shoji, N., & Shimizu, K. (2004). Effects of dominant and nondominant eyes in binocular rivalry. *Optometry and Vision Science*, 81(5), 377–383.
- Himmelbach, M. & Karnath, H.-O. (2003). Goal-directed hand movements are not affected by the biased space representation in spatial neglect. *J. Cogn. Neurosci.*, 15(7), 972–980.
- Jewell, G. & McCourt, M. E. (2000). Pseudoneglect : a review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia*, 38(1), 93–110.
- Kinsbourne, M. (1970). The cerebral basis of lateral asymmetries in attention. *Acta Psychologica*, 33, 193–201.
- Leigh, R. J. & Zee, D. S. (2006). *The Neurology of Eye Movements*, 4th edition. New York : Oxford University Press.
- Miles, W. R. (1930). Ocular dominance in human adults. *The Journal of General Psychology*, 3(3), 412–430.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness : The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97–113.
- Poffenberger, A. (1912). Reaction time to retinal stimulation with special reference to the time lost in conduction through nerve centers. *Arch. Psychol.*, 23, 1–73.
- Polster, M. R. & Rapcsak, S. Z. (1994). Hierarchical stimuli and hemispheric specialization : Two case studies. *Cortex*, 30(3), 487–497.
- Rice, M. L., Leske, D. A., Smestad, C. E., & Holmes, J. M. (2008). Results of ocular dominance testing depend on assessment method. *Journal of American Association for Pediatric Ophthalmology and Strabismus*, 12(4), 365–369.
- Robinson, D. A. (1964). The mechanics of human saccadic eye movement. *The Journal of Physiology*, 174(2), 245–264.
- Seijas, O., Gómez de Liaño, P., Gómez de Liaño, R., Roberts, C. J., Piedrahita, E., & Diaz, E. (2007). Ocular dominance diagnosis and its influence in monovision. *Am J Ophthalmol*, 144(2), 209–216.
- Serrien, D. J., Ivry, R. B., & Swinnen, S. P. (2006). Dynamics of hemispheric specialization and integration in the context of motor control. *Nat Rev Neurosci*, 7(2), 160–166.
- Shima, H., Hasegawa, M., Tachibana, O., Nomura, M., Yamashita, J., Ozaki, Y., Kawai, J., Higuchi, M., & Kado, H. (2010). Ocular dominance affects magnitude of dipole moment : an MEG study. *NeuroReport*, 21(12), 817–821.
- Tagu, J., Doré-Mazars, K., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2016). How eye dominance strength modulates the influence of a distractor on saccade accuracy. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 57(2), 534–543.

- Thiebaut de Schotten, M., Dell'Acqua, F., For-
kel, S. J., Simmons, A., Vergani, F., Murphy,
D. G. M., & Catani, M. (2011). A lateralized
brain network for visuospatial attention. *Nature
Neuroscience*, 14(10), 1245–1246.
- Thomas, N. A. & Nicholls, M. E. R. (2018). Asym-
metries in distractibility : Left distractors im-
prove reaction time performance. *Scientific Re-
ports*, 8(5157), 1–9.
- Toba, M.-N., Cavanagh, P., & Bartolomeo, P.
(2011). Attention biases the perceived midpoint
of horizontal lines. *Neuropsychologia*, 49(2),
238–246.
- Vallar, G. (1998). Spatial hemineglect in humans.
Trends in Cognitive Sciences, 2(3), 87–97.
- Vergilino-Perez, D., Fayel, A., Lemoine, C., Se-
not, P., Vergne, J., & Doré-Mazars, K. (2012).
Are there any left-right asymmetries in saccade
parameters ? Examination of latency, gain, and
peak velocity. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*,
53(7), 3340–3348.
- Verstynen, T., Diedrichsen, J., Albert, N., Apari-
cio, P., & Ivry, R. B. (2005). Ipsilateral mo-
tor cortex activity during unimanual hand mo-
vements relates to task complexity. *J Neurophy-
siol*, 93(3), 1209–1222.
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the
critical role of retinal eccentricity : Implications
for eye movements in reading. *Journal of Eye
Movement Research*, 2(3), 1–18.
- Walker, R., Deubel, H., Schneider, W. X., & Find-
lay, J. M. (1997). Effect of remote distractors
on saccade programming : Evidence for an ex-
tended fixation zone. *J. Neurophysiol.*, 78(2),
1108–1119.

5.2.4 Article 2 : Conclusions, Analyses supplémentaires & Perspectives

L'**Article 2** avait pour objectif d'isoler les effets de la dominance oculaire et du biais attentionnel sur la précision des saccades afin de vérifier notre interprétation des résultats obtenus dans l'**Article 1**. Pour cela, nous avons analysé des saccades appartenant à différentes gammes de latences, avec l'hypothèse que des latences longues permettraient d'observer les effets de la dominance oculaire alors que des latences courtes permettraient d'observer les effets du biais attentionnel. Cependant, il semblerait au contraire que le biais attentionnel s'intensifie avec l'augmentation des latences. Au final, cette étude a permis de mieux comprendre le biais attentionnel et d'identifier les conditions nécessaires pour l'observer de manière optimale. Malheureusement, elle n'a pas permis d'isoler les effets de la dominance oculaire de ceux du biais attentionnel. Notons toutefois que cela ne vient pas contredire l'interprétation que nous avons formulée dans l'**Article 1**, à savoir l'existence de ces deux phénomènes. Nous proposons que les conditions utilisées dans l'**Article 2** ne soient finalement pas optimales pour dissocier les effets de la dominance oculaire et du biais attentionnel.

En effet, une différence méthodologique importante est que, contrairement à l'**Article 1**, dans l'**Article 2** l'hémichamp d'apparition de la cible était rendu aléatoire au sein de chaque bloc. Cela a grandement augmenté l'incertitude quant à la position de la cible pour la saccade, ayant pour effet (1) d'augmenter drastiquement l'effet global sur l'amplitude des saccades, et (2) d'augmenter considérablement la latence des saccades, et ce même dans le bloc *step* comparable à la procédure de l'**Article 1**. Cet effet global massif pourrait avoir masqué les effets de la dominance oculaire, et expliquer pourquoi les résultats de l'**Article 1** n'ont pas été répliqués dans le bloc *step* de l'**Article 2**. Finalement, la situation de l'**Article 2** engendrant le moins d'incertitude quant à la position de la cible est le bloc *overlap-600*, dans lequel les stimuli sont présentés avant l'exécution de la saccade. Cette situation est donc peut-être plus proche de celle de l'**Article 1** que le bloc *step*. Cependant, le bloc *overlap-600* n'a pas permis non plus de répliquer les résultats obtenus dans l'**Article 1**.

Dans l'**Article 2**, nous avons proposé que l'augmentation des latences favorisait l'observation du biais attentionnel. L'augmentation générale des latences des saccades comparé à l'**Article 1** pourrait ainsi être une autre source de variations entre les deux études. Les essais du bloc *overlap-600* dans lesquels les participants montrent des latences similaires à celles observées dans l'**Article 1** constitueraient alors la situation la plus comparable à celle de l'**Article 1**. Sur ces essais, l'incertitude quant à la localisation de la cible est réduite et le biais attentionnel pourrait ne pas avoir eu le temps d'apparaître pleinement. Nous avons réalisé une analyse supplémentaire sur les quarante-quatre participants (10 avec une forte dominance oculaire droite, 7 avec une forte dominance oculaire gauche, 17 avec une faible dominance oculaire droite et 10 avec une faible dominance oculaire gauche) montrant au minimum cinq essais par condition du bloc *overlap-600* avec des latences inférieures à 210 ms (moyenne : 187 ± 10 ms, contre 182 ± 22 ms dans l'**Article 1**). Les résultats de cette analyse ont cependant confirmé que l'effet global était toujours plus important pour les saccades vers la gauche (PEG moyen = $86 \pm 15\%$) que pour les saccades vers la droite (PEG moyen = $92 \pm 17\%$), quelle que soit la dominance oculaire des participants et son intensité. Ainsi, l'augmentation des latences ne semble pas expliquer à elle seule les différences de résultats entre les deux études. Rappelons toutefois (1) que cette analyse supplémentaire a été réalisée sur un nombre réduit d'essais

et de participants, (2) que les essais analysés faisaient partie d’un bloc en *overlap-600* engendrant des saccades volontaires très précises et différentes des saccades réactives de l’**Article 1**, et (3) que les essais du bloc *overlap-600* contiennent majoritairement des saccades aux latences longues, impliquant le biais attentionnel vers la gauche. Il est très probable qu’une fois en place au sein du bloc le biais attentionnel reste présent, même pour les quelques essais aux latences plus courtes que nous avons analysés séparément.

Dans l’**Article 2**, nous avons par ailleurs montré que si les saccades étaient plus précises vers la droite que vers la gauche en *overlap-600*, elles étaient au contraire plus précises vers la gauche que vers la droite en *gap-200*. Deux interprétations alternatives ont alors été proposées :

1. Le biais attentionnel aurait besoin de temps pour se mettre en place, et ne serait observable que sur les latences les plus longues. Ainsi, il ne se manifesterait qu’en *overlap-600*, et donnerait plus de poids au distracteur dans l’hémichamp visuel gauche que droit.
2. Le biais attentionnel serait au contraire un phénomène rapide, améliorant la précision des saccades vers la gauche dans le bloc *gap-200*. Sur les latences plus longues, la spécialisation hémisphérique pour les traitements local et global viendrait prendre le pas sur le biais attentionnel, engendrant des saccades plus précises vers la droite et donnant plus de poids au distracteur dans l’hémichamp visuel gauche que droit.

Pour conclure, l’**Article 2** aura permis de mieux comprendre le biais attentionnel et les conditions permettant de l’observer de manière optimale. Afin d’isoler plus efficacement les effets de la dominance oculaire et du biais attentionnel sur la précision des saccades, de futures études pourraient modifier la procédure que nous avons utilisée en présentant l’hémichamp en blocs, et en remplaçant l’*overlap-600* par un *overlap-300*. En effet, les saccades étaient de manière générale très précises vers la cible dans ce bloc, avec un effet global très faible. Réduire la durée de l’*overlap* pourrait permettre d’amoinrir la précision des saccades dans ce bloc afin d’empêcher un effet plafond et d’observer plus facilement les effets attendus de la dominance oculaire et du biais attentionnel.

5.3 Effets perceptifs vs. moteurs de la dominance oculaire

Dans l'**Article 1**, nous avons montré que la dominance oculaire améliorait les performances motrices dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant comparé à l'hémichamp ipsilatéral. Par ailleurs, d'après leurs résultats à une tâche type Poffenberger, Chaumillon et al. (2014, 2015, 2017) ont proposé que la dominance oculaire agissait également sur les performances perceptives. Cependant, rappelons que dans ce paradigme, les données analysées sont des temps de réaction manuels, basés sur une réponse motrice. On peut ainsi se demander si les résultats obtenus reflètent un avantage perceptif quant à la détection de la stimulation visuelle, ou un avantage moteur quant à la réponse manuelle. Le premier objectif de l'**Article 3** est d'éclaircir la nature perceptive et/ou motrice de l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant. Pour cela, les participants devaient réaliser une tâche de discrimination visuelle. Les réponses recueillies étaient ainsi des pourcentages de bonnes réponses, de nature purement perceptive. Le deuxième objectif de l'**Article 3** était de mieux comprendre comment la dominance oculaire agit sur la précision des saccades. En effet, pour sélectionner une cible saccadique nous mettons en jeu deux processus simultanés : le rehaussement de la position visée et l'inhibition des positions non visées. L'objectif était ainsi de savoir si la dominance oculaire permettait un meilleur rehaussement de la cible et/ou une inhibition plus efficace des positions non visées dans l'hémichamp controlatéral comparé à l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant. Pour cela, les participants ont réalisé une double-tâche de saccade et discrimination visuelle, dans laquelle la cible à discriminer (DT) pouvait ou non coïncider spatialement avec la cible pour la saccade (ST). Les essais dans lesquels les deux cibles coïncidaient spatialement ($ST=DT$) ont permis de tester l'influence de la dominance oculaire sur le rehaussement de la cible, tandis que les essais dans lesquels les deux cibles ne coïncidaient pas ($ST \neq DT$) permettaient de tester son influence sur l'inhibition des positions non visées.

5.3.1 Article 3 : « Influence de la dominance oculaire sur les sélections oculomotrice et attentionnelle »

en préparation

Résumé de l'Article 3

Afin de clarifier si la dominance oculaire agit sur le rehaussement de la cible visée et/ou sur l'inhibition des positions non visées, 26 participants ont réalisé une double-tâche de saccade et discrimination visuelle. Dans l'expérience 1, ils devaient réaliser une saccade vers une cible périphérique (une barre oblique), et indiquer si elle était orientée dans le sens horaire ou anti-horaire. Dans un bloc séparé, les participants ont également réalisé la tâche de discrimination visuelle seule, sans faire de saccades. Dans l'expérience 2, ils devaient réaliser la double-tâche de saccade et discrimination visuelle sur une cible (barre oblique) parmi cinq distracteurs (barres horizontales et verticales). Selon les essais, la cible à discriminer pouvait alors correspondre ou non à la cible pour la saccade. Les participants ont également réalisé cette tâche sans faire de saccades, dans un bloc séparé. La comparaison de la double-tâche et de la tâche de discrimination visuelle seule a permis d'examiner si la dominance oculaire influençait plutôt les performances motrices et/ou perceptives. Dans les deux expériences, la dominance oculaire des participants et son intensité étaient mesurées. Les résultats montrent (1) que l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant est avant tout de nature perceptive, et (2) que cet avantage perceptif concerne non seulement la position visée par la saccade, mais également les positions non visées de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant. Les résultats suggèrent que dans cet hémichamp, les participants ayant une forte dominance oculaire montrent des processus de rehaussement de la cible et d'inhibition des distracteurs exacerbés par rapport aux participants ayant une faible dominance oculaire, ce afin de sélectionner efficacement la cible. Ces résultats sont discutés au regard de la théorie prémotrice et des théories actuelles de l'attention.

Article 3 (en préparation)

Influence de la dominance oculaire sur les sélections oculomotrice et attentionnelle

Jérôme Tagu¹, Karine Doré-Mazars¹, and Dorine Vergilino-Perez¹

¹*Laboratoire Vision Action Cognition, EA 7326, Institut de Psychologie, Université Paris Descartes, Sorbonne-Paris-Cité, Boulogne-Billancourt, France*

Résumé

L'hémichamp controlatéral à l'œil dominant semble être avantagé sur les plans perceptif (détection visuelle plus rapide) et moteur (précision accrue des saccades). La présente étude cherche (1) à confirmer l'avantage perceptif et/ou moteur de cet hémichamp, et (2) à identifier précisément les mécanismes de sélection d'une cible influencés par la dominance oculaire. Notamment, nous avons cherché à savoir si la dominance oculaire rehaussait la cible visée et/ou inhibait plus efficacement les positions non visées de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant comparé à l'hémichamp ipsilatéral. Pour cela, nous avons utilisé une double-tâche de saccade et de discrimination visuelle, dans laquelle la cible à discriminer pouvait selon les essais correspondre ou non à la cible pour la saccade. Les essais dans lesquelles les cibles saccadique et attentionnelle coïncidaient ont permis de tester l'hypothèse d'un rehaussement de la cible, tandis que ceux dans lesquels elles ne coïncidaient pas ont permis de tester l'hypothèse d'une inhibition des positions non visées. Les résultats suggèrent que l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant est de nature perceptive plutôt que motrice.

1 Introduction

L'œil dominant (OD) est celui choisi pour réaliser une tâche monoculaire. La neuroimagerie a montré que le cortex visuel primaire (V1) ipsilatéral à l'OD était anatomiquement plus large (Erdoğan et al., 2002) et fonctionnellement plus activé lors de la stimulation de l'OD (Shima et al., 2010) comparé au V1 controlatéral. Par ailleurs, le temps de transfert inter-hémisphérique est plus court du V1 ipsilatéral vers le V1 controlatéral à l'OD que dans le sens contraire (Chaumillon et al., 2018). Ces données suggèrent l'existence d'une relation privilégiée entre l'OD et le V1 ipsilatéral.

Chaumillon et al. (2014) ont montré que ces corrélats neuro-anatomiques de la dominance oculaire (DO) avaient des conséquences comportementales. Ils ont demandé à des participants ayant un OD gauche ou droit de réaliser une tâche de Poffenberger (Poffenberger, 1912) : les participants devaient fixer une diode centrale et appuyer le plus rapidement possible sur un bouton-réponse lorsqu'une autre diode s'allumait, à gauche ou à droite de la fixation centrale. Pour répondre, les participants utilisaient alternativement leur main gauche

ou leur main droite dans différents blocs successifs. Les auteurs ont montré que lorsque les participants répondaient avec la main controlatérale à leur OD (*i.e.*, main gauche pour les participants ayant un OD droit et main droite pour ceux ayant un OD gauche), ils montraient des temps de réaction manuels plus courts pour répondre à la diode présentée dans l'hémichamp visuel controlatéral à leur OD (*i.e.*, hémichamp gauche pour les participants ayant un OD droit et hémichamp droit pour ceux ayant un OD gauche) que pour répondre à une diode présentée dans l'hémichamp ipsilatéral. Le contrôle moteur de la main controlatérale à l'OD étant géré initialement par l'hémisphère ipsilatérale à l'OD, les auteurs ont proposé que la situation *main et cible visuelle controlatérales à l'OD* permettait d'éviter un transfert interhémisphérique, expliquant son avantage en terme de temps de réponse manuels. En effet, du fait du croisement des voies optiques, la relation privilégiée entre l'OD et le V1 ipsilatéral permettrait un traitement plus rapide des informations visuelles apparaissant dans l'hémichamp controlatéral. Cependant, bien que la tâche de détection visuelle était de nature perceptive, les participants devaient réaliser une réponse

manuelle motrice. Dans cette expérience, il est donc difficile de déterminer si l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'OD est de nature perceptive ou motrice. La présente étude a pour objectif de mieux caractériser la nature de cet avantage controlatéral.

Chaumillon et al. (2014) ont mesuré la DO de leurs participants grâce au test du « trou dans la carte » (Durand & Gould, 1910), donnant une mesure binaire (OD gauche *vs.* OD droit). Cependant, grâce à l'étude des asymétries des saccades oculaires, il est possible de distinguer les participants ayant une DO *forte* de ceux ayant une DO *faible* (Vergilino-Perez et al., 2012; Tagu et al., 2018a). Il existe en effet une asymétrie naso-temporale sur les pics de vitesse des saccades, plus élevés vers la tempe (*i.e.*, vers la droite avec l'œil droit et vers la gauche avec l'œil gauche) que vers le nez (*i.e.*, vers la gauche avec l'œil droit et vers la droite avec l'œil gauche) (Robinson, 1964; Collewijn et al., 1988; Rafal et al., 1991; Jóhannesson & Kristjánsson, 2013; Tagu et al., 2018b). Bien que l'asymétrie naso-temporale soit robustement trouvée à l'échelle du groupe, il n'est pas rare que certains individus ne présentent pas cette asymétrie sur les pics de vitesse de leurs saccades (Boghen et al., 1974; Galley, 1989). Vergilino-Perez et al. (2012) ont montré que ces participants ne montraient pas l'asymétrie en raison de leur *forte* DO (voir aussi Tagu et al., 2018a). Au contraire, les participants montrant une asymétrie naso-temporale sur les pics de vitesse de leurs saccades auraient une *faible* DO.

En 2017, Chaumillon et al. ont demandé à 50 nouveaux participants de réaliser la tâche de Poffenberger. Les auteurs ont cette fois tenu compte de la DO et de son intensité après analyse des pics de vitesse des saccades. Ils ont montré que l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'OD n'était observé que chez les participants ayant une forte DO. Les participants ayant une faible DO (*i.e.*, présentant une asymétrie naso-temporale sur les pics de vitesse de leurs saccades) montraient un effet Poffenberger classique, *i.e.*, des temps de réponse manuels plus courts quand la cible à détecter apparaissait dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à la main de réponse.

Tagu et al. (2016) ont quant à eux étudié comment la DO agissait sur la programmation d'une saccade. Pour cela, ils ont demandé à leurs participants de réaliser des saccades oculaires vers une cible latéralisée accompagnée d'un distracteur. Le distracteur pouvait soit apparaître dans le même

hémichamp visuel que la cible et affecter alors l'amplitude de la saccade (« effet global », Coren & Hoenig, 1972; Findlay, 1982; Findlay et al., 1993; Vitu, 2008; Van der Stigchel & Nijboer, 2011), soit apparaître dans l'hémichamp opposé afin d'agir sur sa latence (« effet du distracteur éloigné », Walker et al., 1995, 1997; Casteau & Vitu, 2012). Tagu et al. (2016) ont montré que face à une cible accompagnée d'un distracteur proche, les participants ayant une DO *forte* réalisaient des saccades vers la cible plus précises (*i.e.*, moins d'effet global sur l'amplitude de la saccade) dans l'hémichamp controlatéral que dans celui ipsilatéral à leur OD. En revanche, les participants ayant une DO *faible* montraient un effet global similaire dans les hémichamps controlatéral et ipsilatéral à leur OD. Concernant la latence des saccades, les auteurs n'ont observé aucune influence de la DO sur l'effet du distracteur éloigné. Au total, les résultats de Tagu et al. (2016) montrent que la relation entre l'OD et le V1 ipsilatéral engendre des saccades vers la cible plus précises dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'OD, suggérant un avantage moteur lié à la DO. Un avantage perceptif aurait en effet donné plus de poids à l'ensemble des stimuli visuels, et engendré alors un effet global plus important (*i.e.*, des saccades moins précises) dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'OD.

L'objectif de la présente étude était dans un premier temps de clarifier la nature perceptive, motrice, ou perceptivo-motrice de l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'OD. Pour cela, dans l'expérience 1 des participants ayant une DO gauche ou droite, forte ou faible, ont réalisé une double-tâche de saccades oculaires et de discrimination visuelle (voir Figure 1b). Ils devaient indiquer si le stimulus présenté était une barre oblique orientée dans le sens horaire ou anti-horaire. L'examen des pourcentages de bonnes réponses, reflétant une mesure perceptive, et des données oculomotrices, reflétant une mesure motrice, ont permis de confirmer que l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'OD observé par Chaumillon et al. (2014, 2017) lors d'une tâche type Poffenberger était bien de nature perceptive et non motrice.

Dans un deuxième temps, la présente étude avait pour objectif de clarifier l'avantage moteur de l'hémichamp controlatéral à l'OD observé par Tagu et al. (2016) sur la précision des saccades. En effet, pour sélectionner la cible visuelle et initier le programme moteur, deux phénomènes se produisent simultanément : le rehaussement de la po-

sition spatiale visée et l'inhibition des autres positions (Hoffman & Subramaniam, 1995; Kowler et al., 1995; McPeck & Keller, 2002; Awh et al., 2006; Khan et al., 2015). La question est donc de savoir si la DO permet un meilleur rehaussement de la position de la cible ou une inhibition plus efficace des positions des distracteurs dans l'hémichamp contralatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'OD. Khan et al. (2015) ont montré que l'exécution d'une saccade inhibait plus fortement les positions non visées situées dans le même hémichamp que la cible pour la saccade comparées à celles situées dans l'hémichamp opposé. Dans l'expérience 2, nous avons testé si cet effet pourrait varier selon la DO et l'hémichamp vers lequel les participants réalisaient leur saccade. Nous avons pour cela utilisé la même double-tâche que dans l'expérience 1, dans laquelle la cible à discriminer (DT) était accompagnée de distracteurs (voir Figure 1c), et pouvait alors correspondre, ou non, à la cible pour la saccade (ST). Nos hypothèses prévoyaient qu'un meilleur rehaussement de la cible dans l'hémichamp contralatéral à l'OD amènerait à un taux plus élevé de bonnes réponses dans cet hémichamp que dans l'hémichamp ipsilatéral, ce lorsque la DT apparaissait à la position visée par la saccade. Nous prévoyions par ailleurs qu'une inhibition plus efficace des distracteurs dans l'hémichamp contralatéral à l'OD devrait quant à elle être reflétée par un taux de bonnes réponses moins élevé lorsque la DT apparaissait à une position non visée de cet hémichamp plutôt qu'à une position non visée de l'hémichamp ipsilatéral à l'OD. Autrement dit, les essais dans lesquels la DT correspondait à la ST permettaient de tester l'hypothèse d'un meilleur rehaussement de la cible dans l'hémichamp contralatéral à l'OD, tandis que les essais dans lesquels la DT ne correspondait pas à la ST permettaient de tester l'hypothèse d'une inhibition plus efficace des distracteurs dans cet hémichamp.

2 Méthodologie

2.1 Participants

Vingt-six participants ont pris part à cette étude en échange d'un chèque cadeau de 30€ pour la réalisation des deux expériences, réparties en trois sessions d'1h30 réalisées sur trois jours différents (le jour 1 était consacré à l'expérience 1 et les jours 2 et 3 étaient consacrés à l'expérience 2). Leur latéralité manuelle était mesurée grâce au questionnaire de latéralité d'Humphrey modifié par Hécaen & de Ajuriaguerra (1963), et leur DO grâce au test

du trou dans la carte répété trois fois de suite (Durand & Gould, 1910). Les participants ont ensuite été répartis en deux groupes selon l'intensité de leur DO (estimée par l'analyse des pics de vitesse de leurs saccades ; voir la section 2.3.1 de la procédure et la Figure 2 du présent article).

Seize participants avaient une forte DO [11 OD gauche, 14♀, âge moyen : 28 ± 8 ans, score de latéralité moyen : $83 \pm 26\%$ (deux gauchères avec un OD gauche)] et dix avaient une faible DO [0 OD gauche, 8♀, âge moyen : 26 ± 6 ans, score de latéralité moyen : $92 \pm 6\%$ (tous droitiers)].

Avant de commencer l'étude, les participants étaient informés de la procédure et ont donné leur consentement libre et éclairé. La procédure a été approuvée par le comité d'éthique de l'Université Paris Descartes (n° IRB : 20130500001072) et a été réalisée selon les principes d'éthique inscrits dans la Déclaration d'Helsinki de 1964.

2.2 Matériel

Les participants étaient installés devant un écran d'ordinateur (BenQ XL2540, 1920×1080 pixels, 144 Hz) placé dans une pièce faiblement éclairée. Leur tête était maintenue par une mentonnière et un appui-tête de sorte que leurs yeux soient à 57 cm de l'écran. Les mouvements de leurs deux yeux étaient enregistrés par un oculomètre EyeLink 1000 (SR Research, Ontario, Canada) avec une fréquence d'échantillonnage de 500 Hz et une précision spatiale de 0.25° .

Chaque session commençait par une calibration en neuf points. Avant chaque essai, un cercle était présenté au centre de l'écran afin de comparer la position actuelle des yeux aux données de la calibration. Pour démarrer l'essai, les participants devaient fixer le cercle et appuyer sur un bouton. Si les yeux se situaient dans une fenêtre de $1.5^\circ \times 1.5^\circ$ autour du centre du cercle de fixation central, l'essai commençait. Sinon, une nouvelle calibration démarrait et l'essai était relancé. Les saccades étaient détectées en temps réel sur la base d'un critère de vitesse ($>30^\circ/\text{s}$) et d'accélération ($>8000^\circ/\text{s}^2$).

La DT était une barre oblique de 11 pixels apparaissant au sein de deux crochets verticaux (voir Figure 1). Elle était orientée dans le sens horaire pour 50% des essais et dans le sens anti-horaire pour les 50% d'essais restants. La DT était précédée et suivie d'un masque, constitué de 11 pixels organisés en cercle. Au total, les stimuli avaient tous une taille de $0.7^\circ \times 1.2^\circ$ et étaient placés sur un cercle imaginaire de 5.8° de rayon autour du

cercle de fixation central. Ce dernier avait une taille de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$, et se transformait en une flèche de $0.5^\circ \times 0.7^\circ$ afin d'indiquer la position de la ST.

2.3 Procédure

Afin de compléter l'étude dans son intégralité, les participants ont réalisé trois sessions d'environ 1h30 réparties sur trois jours différents.

Le **jour 1** incluait les conditions dans lesquelles un seul stimulus était présenté par essai (pré-tests et Expérience 1, voir Figures 1a et 1b). Les participants commençaient par réaliser une tâche de saccades seule, illustrée en Figure 1a, afin (1) de quantifier l'intensité de leur dominance oculaire par l'analyse des pics de vitesse, et (2) de les entraîner à réaliser des saccades précises aux latences régulières. Cette tâche était suivie d'un entraînement à la double-tâche de saccades et de discrimination visuelle afin notamment d'habituer les participants à la courte durée d'affichage de la DT. Cette phase permettait par ailleurs d'estimer la latence moyenne des saccades des participants. Le dernier pré-test réalisé le jour 1 était une phase d'estimation de seuil de discrimination afin d'estimer pour chaque participant la durée de présentation de la DT amenant à 85% de bonnes réponses. Les phases test démarraient ensuite, dans lesquelles les participants devaient réaliser la double-tâche de saccades et de discrimination visuelle et la tâche de discrimination visuelle seule en présentant la DT pendant la durée obtenue lors de la phase d'estimation de seuil.

Les **jours 2 et 3** étaient quant à eux consacrés à la réalisation de l'expérience 2, comportant six stimuli par essai (voir Figure 1c). Le **jour 2** démarrait par l'entraînement à la double-tâche, en présentant cette fois les six stimuli simultanément. Une phase d'estimation de seuil de discrimination suivait ensuite afin d'estimer la durée de présentation de la DT amenant à 85% de bonnes réponses lorsque six stimuli sont présentés. Les participants réalisaient ensuite l'une des deux phases test, la double-tâche ou la tâche de discrimination visuelle seule, dans laquelle (1) la durée de DT obtenue lors de la phase d'estimation de seuil était utilisée et (2) la DT pouvait cette fois apparaître à la position de la ST dans 50% des essais, ou à une autre position dans les 50% d'essais restants. Lors du **jour 3**, l'entraînement à la double-tâche était rejoué avant de réaliser la phase test de l'expérience 2 non réalisée le jour 2.

2.3.1 Pré-tests

Quantifier l'intensité de la dominance oculaire En vue d'estimer l'intensité de leur DO (forte *vs.* faible, Vergilino-Perez et al., 2012; Tagu et al., 2018a), les participants commençaient par réaliser une tâche de saccades vers le stimulus servant ensuite de masque. Le dérouls temporel de cette tâche est illustré en Figure 1a. Les participants devaient fixer le cercle central tant qu'il était présent à l'écran, et réaliser une saccade vers le stimulus dès que le cercle central se transformait en une flèche. Le stimulus apparaissait seul, aléatoirement à l'une des six positions possibles, illustrées en Figure 1c. Les participants réalisaient 20 essais par position, soit 120 essais présentés dans un ordre aléatoire.

Afin d'estimer l'intensité de la DO, la différence des médianes de pics de vitesse entre les saccades vers la droite et vers la gauche était mesurée, séparément pour les deux yeux. Pour chaque œil, nous avons regroupé les données des saccades réalisées vers les trois cibles de l'hémichamp gauche et celles des saccades réalisées vers les trois cibles de l'hémichamp droit. Dans cette analyse, une différence négative indiquait des pics de vitesse plus élevés vers la gauche que vers la droite tandis qu'une différence positive indiquait le contraire. Ainsi, une DO faible était reflétée par une différence négative avec l'œil gauche et positive avec l'œil droit (*i.e.*, asymétrie naso-temporale), tandis qu'une DO forte était reflétée par des différences de même signe avec les deux yeux, quelle que soit la nature temporelle ou nasale des saccades. La Figure 2 présente les profils des pic de vitesse des saccades de chaque participant.

Entraînement Après avoir complété le bloc permettant d'estimer l'intensité de leur DO, les participants devaient réaliser un entraînement à la double-tâche de saccade et discrimination visuelle. Cet entraînement était réalisé le jour 1 pour l'expérience 1 (avec un seul stimulus, Figure 1b) et le jour 2 pour l'expérience 2 (avec six stimuli, Figure 1c). Dans cet entraînement, les participants devaient réaliser une saccade vers le stimulus indiqué par la flèche centrale dès que celle-ci apparaissait. Pendant la latence de leur saccade, le stimulus visé se transformait en une barre oblique (DT). Après leur saccade, les participants devaient alors indiquer s'ils avaient perçu une barre oblique orientée dans le sens horaire (avec le clic droit de la souris) ou anti-horaire (avec le clic gauche de la souris). En session 2, les six stimuli étaient présents simultanément.

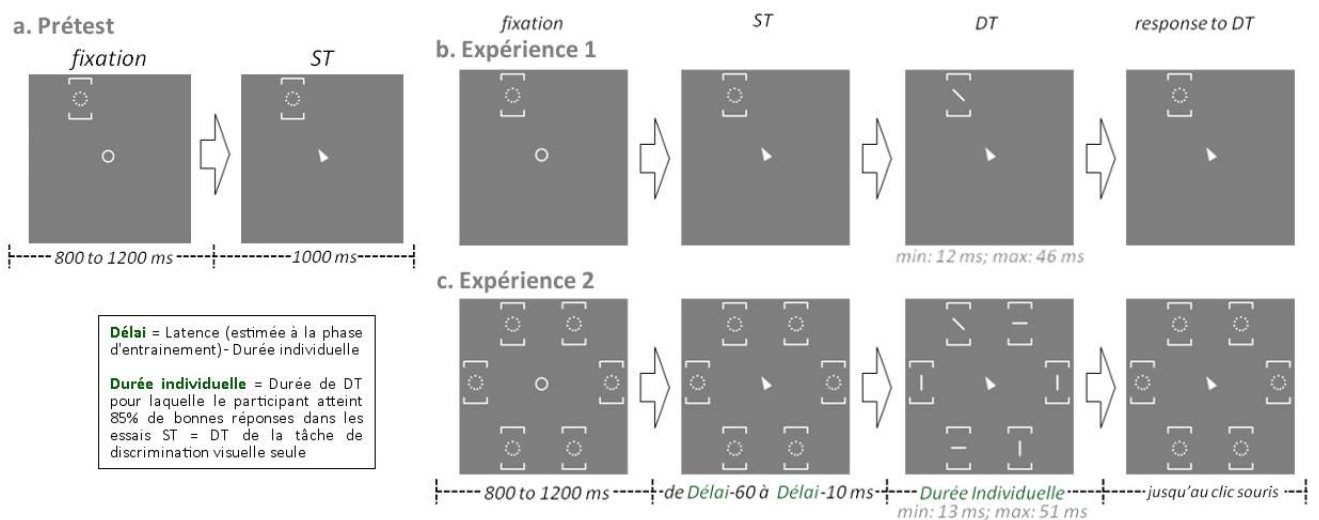


FIGURE 1 – Procédure expérimentale. Les décours temporels des essais de la phase de pré-test permettant de quantifier l'intensité de la dominance oculaire (tâche de saccades seule), de l'expérience 1 et de l'expérience 2 sont illustrés respectivement en (a), (b) et (c). **(a)** Les participants devaient fixer le cercle de fixation jusqu'à ce qu'il se transforme en une flèche. Ils devaient alors réaliser le plus rapidement et le plus précisément possible une saccade vers le stimulus présenté en périphérie. **(b)** Dans l'expérience 1, les participants réalisaient deux tâches test. Dans la double-tâche, en plus de la tâche de saccades les participants devaient réaliser une tâche de discrimination visuelle. A la fin de chaque essai, ils devaient indiquer s'ils avaient perçu une barre oblique orienter dans le sens horaire ou anti-horaire en utilisant respectivement les clics droit et gauche de la souris. Dans la tâche de discrimination visuelle seule, ils devaient maintenir leur regard sur le cercle central puis la flèche centrale durant la totalité de l'expérience. Le même décours temporel était utilisé pour les deux tâches. **(c)** Dans l'expérience 2, les participants devaient réaliser les mêmes tâches que dans l'expérience 1 (double-tâche et discrimination visuelle seule) face à six stimuli présentés simultanément. La DT était entourée de distracteurs (barres verticales et horizontales), et apparaissait dans 50% des essais à la position de la ST et dans 50% des essais à une autre position.

ment mais la DT apparaissait toujours à l'endroit indiqué par la flèche (*i.e.*, sur la ST). Les autres stimuli se transformaient en distracteurs (barres verticales et horizontales). Pour les deux expériences, l'entraînement était composé de 12 essais (deux par position) durant lesquels la DT était présentée 120 ms, de 12 essais avec une DT de 90 ms, puis de 24 essais (4 par position) avec une DT de 60 ms. Durant ces 24 derniers essais, la latence des saccades des participants était mesurée en temps réel et l'expérimentateur en surveillait la régularité. A la fin de l'entraînement, la latence moyenne et son écart-type, ainsi que les performances perceptives du participant pour chaque durée de DT apparaissaient à l'écran. Si la latence moyenne des 24 derniers essais était supérieure à 350 ms ou si son écart-type dépassait 75 ms, ou encore si les performances du participant face à la DT de 60 ms étaient inférieures à 20/24, l'entraînement était relancé. Sinon, la phase d'estimation du seuil de discrimination démarrait.

Phase d'estimation du seuil de discrimination Les participants devaient ensuite réaliser la tâche perceptive seule, en gardant leur regard fixe au centre de l'écran durant la totalité de l'essai. La DT apparaissait à la position indiquée par la flèche, et ce pour les deux expériences. La DT était au départ présentée pendant 20 ms, puis sa durée variait selon les performances du participant afin d'estimer la durée pour laquelle il obtiendrait 85% de bonnes réponses. Pour cela, nous avons utilisé la *weighted up-down method* (Kaernbach, 1991) qui consiste à augmenter la durée de la DT de six millisecondes après une mauvaise réponse, et de la diminuer d'une milliseconde après une bonne réponse. Deux valeurs étaient estimées simultanément, une pour les trois positions de l'hémichamp gauche et une pour les trois positions de l'hémichamp droit. La procédure se terminait après avoir réalisé 30 inversions dans chaque hémichamp (passage d'une bonne à une mauvaise réponse, ou inversement). Pour chaque hémichamp, la moyenne des durées de DT obtenues lors des dix dernières inversions correspondait à la durée de présentation

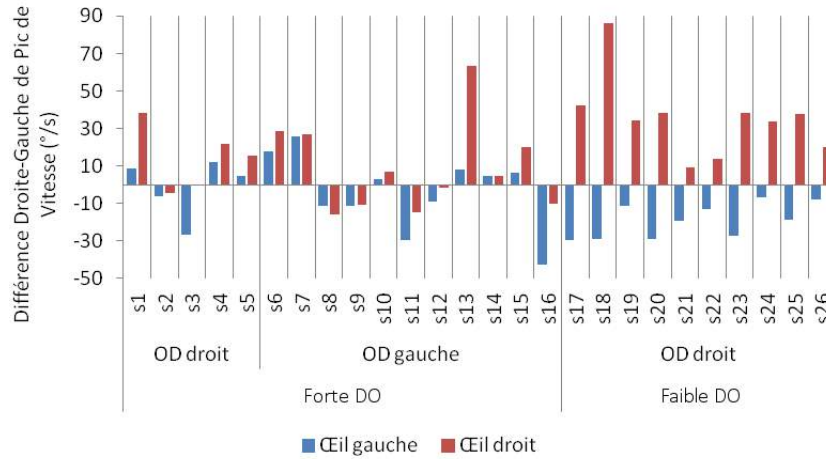


FIGURE 2 – **Différences Droite - Gauche des médianes des pics de vitesse (en °/s) permettant la quantification de la dominance oculaire.** Pour chaque participant, les différences droite-gauche des médianes des pics de vitesse (en °/s) des saccades effectuées par l’œil gauche sont illustrées en bleu et celles des saccades effectuées par l’œil droit sont illustrées en rouge. Une différence négative indique des pics de vitesse plus élevées pour les saccades vers la gauche que vers la droite, et une différence positive indique l’inverse. Ainsi, une faible dominance oculaire (Faible DO) correspond à une différence négative avec l’œil gauche et positive avec l’œil droit, tandis qu’une forte dominance oculaire (Forte DO) correspond à une différence de même signe pour les deux yeux.

de la DT pour laquelle le participant obtiendrait en moyenne 85% de bonnes réponses. La valeur finale utilisée pour chaque participant correspondait à la moyenne des estimations des deux hémichamps.

Sur les 26 participants, les valeurs obtenues allaient de 12 à 46 ms (moyenne = 28 ± 11 ms) pour l’expérience 1 et de 13 à 51 ms (moyenne = 27 ± 12 ms) pour l’expérience 2. Les valeurs obtenues ne variaient pas significativement d’une expérience à l’autre, ni entre les deux hémichamps visuels (tous les $p > .20$). Elles ne variaient pas non plus selon la DO des participants ou son intensité (tous les $p > .30$).

2.3.2 Phases de test

Expérience 1 Après avoir réalisé la tâche de saccades seule, l’entraînement à la double-tâche et la phase d’estimation du seuil de discrimination (lors d’une tâche de discrimination visuelle seule), les participants devaient réaliser deux phases tests. Dans l’une d’elle, ils devaient réaliser une double-tâche de saccade et de discrimination (comme lors de l’entraînement), et dans l’autre ils ne devaient réaliser que la tâche de discrimination visuelle (comme lors de la phase d’estimation de seuil). Ces deux tâches étaient réalisées le jour 1, et leur ordre était contrebalancé entre les participants. Elles comprenaient 120 essais chacune, soit 20 par position, présentés dans un ordre aléatoire. Le dé-

cours temporel de ces phases tests est illustré en Figure 1b. Les participants devaient fixer un cercle central pendant 800 à 1200 ms, accompagné par un symbole en périphérie (masque). Le cercle central se transformait ensuite en une flèche pointant vers le symbole périphérique. Dans la double-tâche, les participants devaient alors réaliser le plus rapidement et le plus précisément possible une saccade vers le symbole. Dans la tâche de discrimination seule, ils devaient maintenir leur regard fixe sur la flèche. La durée de cette phase était calculée à partir de la latence des saccades des participants estimée lors des 24 derniers essais de la phase d’entraînement. Elle était programmée pour que la DT puisse apparaître dans les 50 dernières millisecondes de la latence des saccades, moment auquel le couplage entre sélections oculomotrice et attentionnelle est connu pour être le plus fort (Doré-Mazars et al., 2004; Collins & Doré-Mazars, 2006; Deubel, 2008). La DT apparaissait ensuite pendant la durée estimée lors de la procédure de seuil, puis était immédiatement remplacée par un masque. Ce dernier restait affiché jusqu’à ce que le participant donne sa réponse quant à l’identité de la DT, puis un nouvel essai était lancé. Dans la phase de double-tâche, si la saccade du participant se réalisait avant ou pendant l’affichage de la DT, ou si elle était réalisée dans une direction erronée, l’essai était relancé ultérieurement.

Expérience 2 Dans l'expérience 2, les participants réalisaient l'entraînement, la mesure de seuil, et l'une des deux phases tests (double-tâche ou discrimination visuelle seule) lors du jour 2. La deuxième phase test était réalisée le jour 3, après un bref entraînement. L'ordre des deux phases tests était contrebalancé entre les participants. Chacune était constituée de 480 essais présentés dans un ordre aléatoire, dont 240 (40 par position) dans lesquels la DT apparaissait à la position indiquée par la flèche (essais $ST=DT$), et 240 dans lesquels la DT apparaissait à une autre position (essais $ST \neq DT$). Cela correspondait à 8 essais $ST \neq DT$ par condition (6 positions de $ST \times 5$ positions de DT). Le dérours temporel des phases tests de l'expérience 2, illustré en Figure 1c, était identique à celui des phases tests de l'expérience 1.

2.4 Analyse des données

Nous avons réalisé des ANOVAs sur les pourcentages de bonnes réponses et sur la latence et l'amplitude des saccades. Toutes ces analyses incluaient un facteur inter-sujet à deux modalités : l'intensité de la DO (Forte, Faible). Notre échantillon ne comprenant pas de participants ayant une faible DO gauche, nous n'avons pas inclus la DO (Gauche, Droite) comme facteur inter-sujet dans nos analyses. C'est pourquoi les facteurs intra-sujets comparant les deux hémichamps visuels avaient pour modalités « ipsilatéral à l'OD » et « controlatéral à l'OD » plutôt que « gauche » et « droit ».

2.4.1 Expérience 1

L'objectif de l'expérience 1 était de confirmer que les résultats obtenus par Chaumillon et al. (2014, 2017) dans un paradigme de Poffenberger reflétaient bien un avantage perceptif (et non moteur) de l'hémichamp controlatéral à l'OD. Pour ce faire, nous avons réalisé une ANOVA sur les pourcentages de bonnes réponses selon un plan 2 (Tâche : Saccade+Discrimination, Discrimination seule) $\times$ 2 (Hémichamp : Controlatéral à l'OD, Ipsilatéral à l'OD) $\times$ 3 (Direction indicée : Oblique-haut, Horizontale, Oblique-bas).

Dans ces conditions, de meilleures performances de discrimination dans l'hémichamp controlatéral à l'OD que dans l'hémichamp ipsilatéral refléteraient un avantage perceptif lié à la DO. Au contraire, une absence de différences entre hémichamps indiquerait que les effets liés à la DO trouvés par Chaumillon et al. (2014, 2017)

concernaient principalement la réponse motrice manuelle. De même, dans l'hémichamp controlatéral à l'OD de meilleures performances à la double-tâche de saccades et discrimination visuelle comparé à la tâche de discrimination visuelle seule irait en faveur d'un avantage moteur lié à la DO. Cet avantage moteur pourrait alors faire intervenir un meilleur rehaussement de la cible pour la saccade dans cet hémichamp, engendré par la relation privilégiée entre l'OD et le V1 ipsilatéral. Cette hypothèse est également étudiée dans l'expérience 2.

Ces effets sont attendus pour les participants ayant une forte DO, mais aucune différence entre hémichamps n'est attendue en cas d'une faible DO.

2.4.2 Expérience 2

L'objectif de l'expérience 2 était de mieux comprendre l'avantage moteur de l'hémichamp controlatéral à l'OD mis en évidence dans Tagu et al. (2016), et de déterminer si la DO agit sur le rehaussement de la position visée par la saccade et/ou sur l'inhibition des positions non visées.

Afin d'étudier l'hypothèse d'un rehaussement de la cible pour la saccade dans l'hémichamp controlatéral à l'OD, une ANOVA était réalisée sur les essais $ST=DT$ selon un plan 2 (Tâche : Saccade+Discrimination, Discrimination seule) $\times$ 2 (Hémichamp de la cible : Controlatéral à l'OD, Ipsilatéral à l'OD) $\times$ 3 (Direction indicée : Oblique-haut, Horizontale, Oblique-bas). Des performances de discrimination meilleures dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'OD, ainsi que de meilleures performances à la tâche de saccade+discrimination qu'à la tâche de discrimination seule dans l'hémichamp controlatéral à l'OD seraient des arguments en faveur d'un meilleur rehaussement de la position visée dans cet hémichamp. Une absence de différences de performances entre hémichamps pourrait suggérer (1) une absence d'influence de la DO sur le rehaussement de la cible, ou (2) que l'avantage lié à la DO serait de nature perceptive plutôt que motrice.

L'influence de la DO sur l'inhibition des positions non visées était étudiée par une ANOVA sur les essais $ST \neq DT$, selon un plan 2 (Tâche : Saccade+Discrimination, Discrimination seule) $\times$ 2 (Hémichamp indicé : Controlatéral à l'OD, Ipsilatéral à l'OD) $\times$ 2 (Hémichamp de la DT : Controlatéral à l'OD, Ipsilatéral à l'OD) $\times$ 2 (Distance entre la ST et la DT : 60° d'angle, 120° d'angle). En cas d'influence de la DO sur l'inhibition des positions non visées, la réalisation d'une saccade vers l'hémichamp controlatéral à l'OD devrait en-

gendrer des pourcentages de bonnes réponses plus faibles pour les DT apparaissant dans cet hémichamp que pour celles apparaissant dans l'hémichamp ipsilatéral à l'OD. La relation œil dominant – V1 ipsilatéral étant supposée agir sur les saccades dirigées vers l'hémichamp contralatéral seulement, les performances de discrimination pour les DT contralatérales et ipsilatérales à l'OD des essais $ST \neq DT$ ne devraient pas différer lors d'une saccade dirigée vers l'hémichamp ipsilatéral à l'OD.

Comme dans l'expérience 1, ces effets ne sont attendus que pour les participants ayant une forte DO.

3 Résultats

3.1 Expérience 1

Parmi les 26 participants, 5 (3 droitiers OD droit non marqués, 2 droitiers OD gauche marqués) ont montré un pourcentage de bonnes réponses moyen proche du hasard ($<75\%$) dans plusieurs conditions de l'expérience 1. Leurs données ont donc été exclues des analyses, qui ont été menées sur les 21 participants restants. Ces derniers ont tous montré des performances supérieures au hasard à chacune des conditions testées (tous les $p < .001$).

Performances de discrimination Un effet de la tâche ($F[1,19]=21.9$, $p < .0002$) montre des pourcentages de bonnes réponses plus élevés lors de la tâche de discrimination seule ($90 \pm 8\%$) que lors de la double-tâche saccade+discrimination ($81 \pm 12\%$). L'effet de la direction ($F[2,38]=15.2$, $p < .0001$) montre par ailleurs que les performances sont meilleures lorsque la cible apparaît horizontalement ($92 \pm 7\%$) que lorsqu'elle apparaît en oblique-haut ($82 \pm 11\%$) ou en oblique-bas ($83 \pm 13\%$) (les deux $p < .0002$ aux tests post-hoc de Tukey). Comme indiqué en Figure 3, les effets de la tâche et de la direction interagissent ($F[2,38]=3.9$, $p < .03$) montrant d'une part que l'effet de la tâche n'est valable que pour les directions obliques, et d'autre part que l'avantage de l'indigage horizontal sur les indigages obliques est trouvé pour les deux tâches, mais de manière plus importante dans la double-tâche (différence de 12%, $p < .0002$, d de Cohen = 1.09) que dans la tâche de discrimination seule (différence de 7%, $p < .04$, d de Cohen = 0.78).

Par ailleurs, l'ANOVA révèle un effet marginal de l'hémichamp de la cible ($F[1,19]=3.13$, $p < .09$) montrant que les pourcentages de bonnes réponses

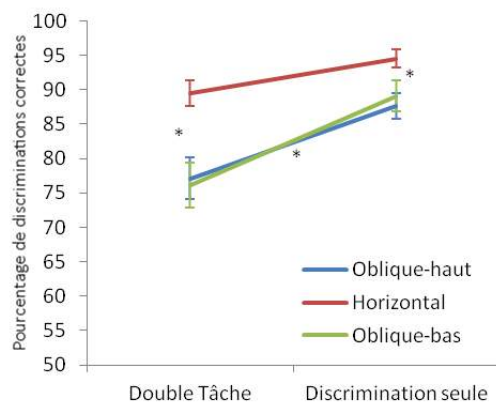


FIGURE 3 – **Interaction entre la Direction de l'indigage et la Tâche (Expérience 1).** Pourcentage moyen de bonnes réponses obtenu à l'expérience 1 en fonction de la direction de l'indigage (bleu : oblique-haut, rouge : horizontal, vert : oblique-bas) et de la tâche (double-tâche *vs.* discrimination seule). Les différences significatives au seuil $p < .05$ sont indiquées par des astérisques, et les barres d'erreur représentent les erreurs standard (SEM).

tendent à être en moyenne plus élevés dans l'hémichamp contralatéral ($87 \pm 10\%$) que dans l'hémichamp ipsilatéral ($84 \pm 11\%$) à l'OD. Bien que cet effet ne soit basé que sur une différence marginale de 3%, il est toutefois important de le considérer au vu de son lien étroit avec nos hypothèses. Cet effet de l'hémichamp n'interagit cependant pas avec l'intensité de la DO ($F < 1$) ni avec la tâche ($p > .20$).

Données oculomotrices En condition de double-tâche, l'ANOVA sur les latences des saccades révèle un effet de la direction ($F[2,38]=11.12$, $p < .0002$) montrant que les saccades horizontales ont des latences plus longues (219 ± 24 ms) que les saccades obliques-bas (213 ± 24 ms), elles-mêmes ayant des latences plus longues que les saccades obliques-haut (208 ± 23 ms) (tous les $p < .05$ aux tests post-hoc de Tukey). Notons toutefois que les différences observées ne sont que de quelques millisecondes.

La direction affecte également l'amplitude des saccades ($F[2,38]=29.6$, $p < .0001$) montrant que les saccades obliques-haut ont des amplitudes plus courtes ($5.2 \pm 0.3^\circ$) que les saccades horizontales ($5.6 \pm 0.3^\circ$) et obliques bas ($5.7 \pm 0.3^\circ$) (les deux $p < .0002$).

Les ANOVAs n'ont révélé aucun autre effet ni interaction sur les latences et amplitudes des saccades (tous les $p > .05$).

3.2 Expérience 2

Parmi les 26 participants, deux (1 droitier OD droit non marqué et 1 droitier OD gauche marqué) n'ont pas complété l'expérience 2 dans son intégralité, et 5 (1 droitiers OD droit marqué, 1 droitier OD gauche marqué et 3 droitiers OD droit non marqués) ont montré un pourcentage de bonnes réponses moyen proche du hasard dans les conditions ST=DT de l'expérience 2. Leurs données ont donc été exclues des analyses, qui ont été menées sur les 19 participants restants. Ces derniers ont tous montré des performances supérieures au hasard à chacune des conditions ST=DT (tous les $p < .001$). Dans les essais ST $\neq$ DT de la double-tâche saccade+discrimination, les performances des participants ayant une forte DO n'étaient cependant que marginalement différentes du hasard ($p < .08$). Dans toutes les autres conditions ST $\neq$ DT, les 19 participants ont montré des performances de discrimination significativement supérieures au hasard (tous les $p < .05$).

3.3 Performances de discrimination

Rehaussement de la position visée (essais ST=DT) L'ANOVA réalisée sur les essais ST=DT a montré un effet marginal de la tâche ($F[1,17]=2.98$, $p < .10$) montrant de meilleures performances aux essais ST=DT lors de la tâche de discrimination seule ($82 \pm 11\%$) que lors de la double-tâche de saccade et discrimination visuelle ($78 \pm 11\%$). L'ANOVA montre également un effet de la direction indiquée ($F[2,34]=27.2$, $p < .0001$), avec de meilleures performances lorsque la position de la ST=DT était sur l'axe horizontal ($89 \pm 9\%$) que lorsqu'elle était sur l'oblique-haut ($74 \pm 13\%$) ou l'oblique-bas ($76 \pm 12\%$) (les deux $p < .0002$).

L'hémichamp et l'intensité de la DO ne semblent pas individuellement influencer les performances de discrimination ($ps > .15$), mais ces deux facteurs interagissent ($F[1,17]=6.02$, $p < .03$) montrant que dans l'hémichamp controlatéral à l'OD, les participants ayant une forte DO semblent montrer de meilleures performances ($83 \pm 10\%$) que ceux dont la DO est faible ($75 \pm 12\%$). Notons toutefois que cette différence n'est que marginalement significative aux tests post-hoc de Tukey ($p < .09$). Cette interaction, présentée en Figure 4, semble par ailleurs montrer que les participants ayant une faible DO présenteraient de meilleures performances dans l'hémichamp ipsilatéral à leur OD ($81 \pm 12\%$) que dans l'hémichamp controlatéral ($75 \pm 12\%$). Ces participants ayant tous un

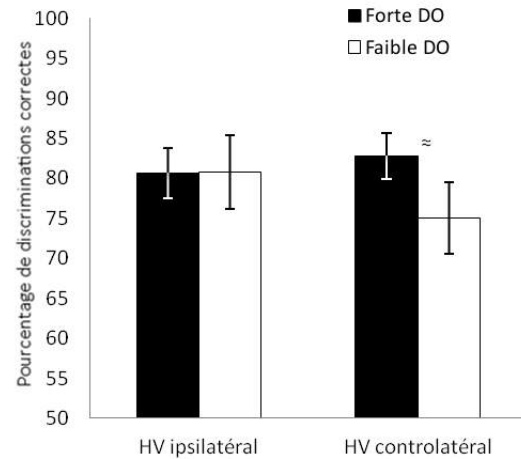


FIGURE 4 – **Interaction entre l'Hémichamp de la cible et l'Intensité de la DO sur les essais ST=DT de l'expérience 2.** Le graphique montre le pourcentage de bonnes réponses moyen obtenu aux essais ST=DT de l'expérience 2 en fonction de l'intensité de la dominance oculaire des participants (noir : forte, blanc : faible) et de l'hémichamp de la cible (ipsilatéral à l'œil dominant, controlatéral à l'œil dominant). Les symboles $\approx$ indiquent les différences proches du seuil de significativité ($p < .10$), et les barres d'erreur représentent les erreurs standard (SEM).

OD droit, cela suggère qu'ils ont de meilleures performances dans l'hémichamp droit que dans l'hémichamp gauche. Cet effet est non significatif ($p > .15$), mais rappelons le faible nombre ($n=7$) de participants ayant une faible DO dans cette analyse.

Inhibition des positions non visées (essais ST $\neq$ DT) L'ANOVA réalisée sur les essais dans lesquels la DT ne coïncidait pas avec la ST montre que dans la double-tâche de saccade et discrimination visuelle, les performances sont meilleures lorsque la distance entre la ST et la DT est de 60° d'angle ($61 \pm 12\%$) que lorsqu'elle est de 120° d'angle ($55 \pm 12\%$, $p < .002$). Cet effet n'est pas observé dans la tâche de discrimination seule ($65 \pm 14\%$ vs. $63 \pm 13\%$, $F < 1$), suggérant qu'il est lié à l'exécution d'une saccade.

L'analyse montre par ailleurs un effet marginal de l'intensité de la DO ($F[1,17]=3.04$, $p < .09$) suggérant de meilleures performances pour les participants ayant une faible DO ($64 \pm 12\%$) que pour ceux dont la DO est forte ($58 \pm 13\%$). L'hémichamp de la position indiquée semble affecter les performances lors de la double-tâche ($F[1,17]=3.3$, $p < .08$), qui sont meilleures lorsque la ST se trouve dans l'hémichamp controlatéral ($60 \pm 9\%$) plutôt

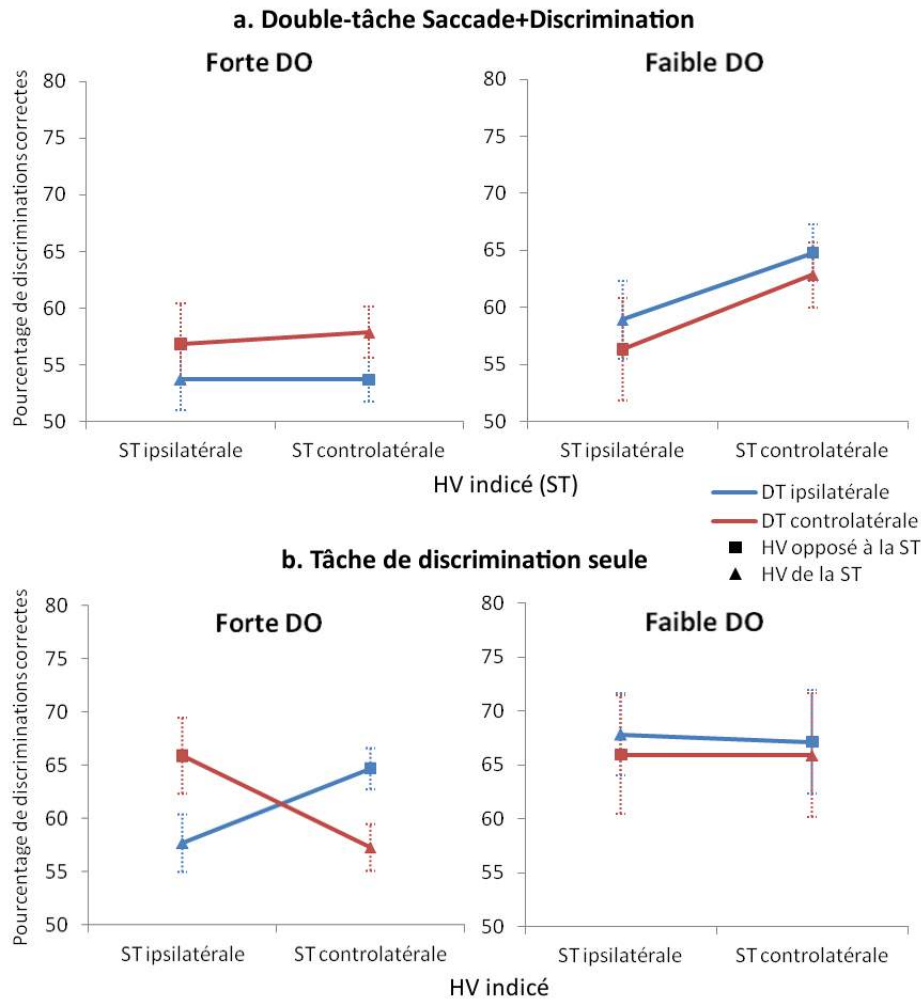


FIGURE 5 – **Interaction entre l'Hémichamp de la ST, l'Hémichamp de la DT et l'Intensité de la dominance oculaire sur les essais ST≠DT de l'expérience 2.** Le graphique montre le pourcentage de bonnes réponses en fonction de l'hémichamp de la ST (ipsilatérale à l'œil dominant, controlatérale à l'œil dominant), de l'hémichamp de la DT (bleu : ipsilatérale à l'œil dominant, rouge : controlatérale à l'œil dominant) et de l'intensité de la dominance oculaire des participants (forte, faible). Les conditions dans lesquelles la ST et la DT sont dans le même hémichamp sont indiquées par des triangles, tandis que celles dans lesquelles elles apparaissent dans des hémichamps opposés sont indiquées par des carrés. Cette interaction est présentée séparément pour la double-tâche de saccade+discrimination (en a) et pour la tâche de discrimination seule (en b). Les barres d'erreur représentent les erreurs standard (SEM).

qu'ipsilatéral ($56 \pm 12\%$) à l'OD. Bien que l'interaction avec l'intensité de la DO ne soit pas significative ($F[1,17]=1.98$, $p=.17$), la Figure 5a semble suggérer que cet effet ne soit observé que chez les participants ayant une faible DO. Par ailleurs, la Figure 5a semble montrer que chez les participants ayant une forte DO, les performances soient meilleures lorsque la DT apparaît dans l'hémichamp controlatéral à l'OD ($57 \pm 15\%$) que dans l'hémichamp ipsilatéral ($54 \pm 9\%$), et ce quelle que soit la position de la ST. A l'inverse, les participants ayant une faible DO semblent montrer de meilleures performances dans l'hémichamp ipsilatéral à leur OD ($62 \pm 10\%$) comparé à l'hémichamp controlatéral ($60 \pm 10\%$). Bien qu'intéressantes au

vu de nos hypothèses, ces différences restent néanmoins très faibles, avec des effets de 2% à 3%.

Dans la tâche de discrimination seule, les performances ne semblent pas affectées par la position indiquée par la flèche ($F < 1$). En revanche, elles semblent amoindries lorsque la DT apparaît dans l'hémichamp indiqué ($62 \pm 12\%$, triangles dans la Figure 5b) que lorsqu'elle apparaît dans l'hémichamp opposé ($66 \pm 14\%$, carrés dans la Figure 5b). Notons toutefois que l'interaction n'est que marginalement significative ($F[1,17]=3.18$, $p < .09$). De manière intéressante, comme le montre la Figure 5b, cet effet ne semble présent que chez les participants ayant une forte DO ($57 \pm 13\%$ vs. $65 \pm 14\%$, $p < .03$) et non chez ceux dont la DO est faible

($67\pm 12\%$ vs. $67\pm 16\%$, $p > .95$).

Rappelons que l'objectif de cette analyse était de tester l'hypothèse selon laquelle les participants ayant une forte DO inhiberaient plus efficacement des positions non visées par la saccade dans l'hémichamp contralatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à leur OD. Cette hypothèse prévoyait que lors d'une saccade dans l'hémichamp contralatéral, les performances de discrimination soient moins bonnes pour une DT apparaissant dans le même hémichamp (contralatéral à l'OD) que pour une DT apparaissant dans l'hémichamp opposé (ipsilatéral à l'OD, qui serait quant à lui inhibé moins efficacement). Les résultats présentés en Figure 5a ne semblent pas corroborer cette hypothèse. Au contraire, c'est dans la tâche de discrimination visuelle seule que la DO semble affecter l'inhibition des positions non indicées (Figure 5b).

3.4 Données oculomotrices

Dans la double-tâche de l'expérience 2, l'interaction entre l'hémichamp de la ST et l'intensité de la DO ($F[1,17]=4.97$, $p < .04$) montre que chez les participants dont la DO est faible, les latences sont plus courtes vers l'hémichamp ipsilatéral/droit (274 ± 39 ms) que vers l'hémichamp contralatéral/gauche (285 ± 47 ms, $p < .05$). Les participants ayant une forte DO ne montrent quant à eux aucune différence de latence entre hémichamps (275 ± 27 ms vs. 275 ± 26 ms, $p > .98$).

L'intensité de la DO semble quant à elle affecter l'amplitude des saccades ($F[1,17]=16.6$, $p < .001$), plus courtes pour les participants ayant une forte DO ($5.3\pm 0.3^\circ$) que pour ceux dont la DO est faible ($5.6\pm 0.2^\circ$).

Aucun autre facteur ni interaction ne semble affecter la latence ou l'amplitude des saccades (tous les $p > .05$).

4 Discussion

La présente étude avait pour objectif de clarifier la nature perceptive et/ou motrice de l'avantage de l'hémichamp contralatéral à l'OD engendré par la relation privilégiée entre l'OD et le V1 ipsilatéral. Les résultats de l'expérience 1 (dans laquelle un seul stimulus était présenté par essai) suggèrent des performances de discrimination plus élevées dans l'hémichamp contralatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'OD. Le fait que cet effet ait été trouvé de manière similaire qu'une saccade soit réalisée vers la cible ou non suggère que l'avantage de l'hémichamp contralatéral à l'OD

ne dépend pas de l'exécution du programme moteur. On pourrait alors supposer que cet avantage soit de nature perceptive plutôt que motrice. Cependant, de nombreuses recherches montrent un lien étroit entre les sélections oculomotrice et attentionnelle, suggérant que ces deux processus soient régis par des mécanismes communs (Rizzolatti et al., 1987; Hoffman & Subramaniam, 1995; Kowler et al., 1995; Deubel & Schneider, 1996; Doré-Mazars et al., 2004; Kristjánsson, 2011). À ce sujet, la théorie prémotrice de l'attention de Rizzolatti et al. (1987) propose que la sélection attentionnelle d'une cible correspond à la préparation du programme moteur pour exécuter une saccade vers cette cible. Kulke et al. (2016) ont d'ailleurs montré que l'attention *covert* demandait des ressources supplémentaires comparée à l'attention *overt*, car elle nécessitait d'inhiber l'exécution du programme moteur vers la cible. Dans la présente étude, le fait que l'avantage de l'hémichamp contralatéral sur les performances de discrimination soit présent que la saccade soit exécutée ou non n'est donc pas un argument suffisant pour affirmer qu'il soit exclusivement de nature perceptive.

Les résultats de l'expérience 2 vont cependant venir étayer l'hypothèse perceptive. En effet, en condition de double-tâche de saccade et discrimination visuelle, les participants ayant une forte DO ont montré de meilleures performances de discrimination dans l'hémichamp contralatéral à leur OD quelle que soit la direction de la saccade. Ainsi, quelle que soit la cible du programme moteur, le faisceau attentionnel semble dirigé vers l'hémichamp contralatéral à l'OD. Cela contraste avec la théorie prémotrice de l'attention qui prévoit un couplage spatial obligatoire entre sélections oculomotrice et attentionnelle. Cependant, des recherches récentes tendent à nuancer cette théorie, en identifiant certaines situations dans lesquelles le couplage est réduit, voire absent. Par exemple, Klapetek et al. (2016) ont montré que dans une tâche d'antisaccades l'attention était dirigée à la fois à la position indicée et à la position visée par l'antisaccade. La théorie prémotrice de l'attention aurait quant à elle prévu que l'attention ne soit déployée que sur la position visée par l'antisaccade. De manière similaire, Collins et al. (2010) ont étudié le déploiement de l'attention par électroencéphalographie lors d'un protocole de double-saut de la cible (McLaughlin, 1967) induisant le phénomène d'adaptation saccadique (voir Pélisson et al., 2010, pour revue). Les participants devaient réali-

ser une saccade vers une cible dont la position était déplacée pendant la saccade, ce qui engendrait une erreur de visée. Après avoir réalisé plusieurs essais, les participants étaient « adaptés » et corrigeaient l'erreur de visée en réalisant une saccade directement vers la position finale de la cible. Dans leur étude, Collins et al. (2010) ont étudié le déploiement de l'attention en enregistrant les potentiels évoqués par des stimuli présentés très brièvement pendant la saccade, soit à la position initiale de la cible (avant le saut intra-saccadique), soit à sa position finale (après le saut intra-saccadique), soit à une autre position du champ visuel. Leurs résultats montrent que les potentiels évoqués étaient modulés par les stimuli apparaissant aux positions initiale et finale de la cible, suggérant que le faisceau attentionnel était porté sur ces deux positions simultanément mais pas aux autres positions de l'espace. Les auteurs en ont alors conclu que contrairement aux prédictions de la théorie pré-motrice de l'attention, les processus de préparation motrice seuls ne suffisaient pas à expliquer les effets attentionnels. Il semblerait ainsi que le couplage entre préparations oculomotrice et attentionnelle puisse être amoindri dans certaines situations. Les résultats de la présente étude vont également dans ce sens, et suggèrent que dans l'hémichamp contralatéral à l'OD le faisceau attentionnel est plus étendu et plus facilement dissociable de la position visée par le programme moteur que dans l'hémichamp ipsilatéral. De manière intéressante, ce résultat n'étant observé que chez les participants ayant une forte DO. Il semblerait qu'il soit directement lié à la relation privilégiée entre l'OD et le V1 ipsilatéral.

Notons toutefois que ces résultats contrastent avec ceux obtenus par Khan et al. (2015). En effet, dans une expérience similaire à la présente étude impliquant une double-tâche de saccades et de discrimination visuelle dans laquelle la DT pouvait ou non apparaître à la position de la ST, les auteurs montrent que dans les essais $ST \neq DT$, les performances étaient toujours plus basses pour les DT apparaissant dans le même hémichamp que la ST comparées à celles apparaissant dans l'hémichamp opposé. Les auteurs ont alors suggéré que l'exécution d'une saccade vers un hémichamp donné engendrait une inhibition des positions non visées, et ce de manière plus importante dans l'hémichamp visé que dans l'hémichamp opposé. Notons cependant que dans leurs analyses, Khan et al. (2015) ont moyenné les données des saccades vers la gauche et vers la droite. Dans l'expérience 2,

bien que nous n'ayons pas répliqué leurs résultats en condition de double-tâche (Figure 5a), nous avons obtenu des résultats similaires à Khan et al. (2015) lors de la tâche de discrimination seule (Figure 5b). Il est cependant important de noter que nous n'avons obtenu ces résultats que pour les participants ayant une forte DO. Cela suggère (1) que ce processus n'est pas toujours lié à l'exécution de la saccade, et (2) que l'inhibition des positions non visées de l'hémichamp indicé est plus forte pour les participants ayant une forte DO que pour ceux ayant une faible DO. Notons d'ailleurs que dans la Figure 5, les performances des participants ayant une faible DO semblent en moyenne meilleures que celles des participants ayant une forte DO. Rappelons qu'en cas d'une forte DO, les résultats en condition de double-tâche ont montré des performances de discrimination visuelle meilleures lorsque la DT apparaissait dans l'hémichamp contralatéral plutôt qu'ipsilatéral à l'OD, quel que soit l'hémichamp de la ST. Cela suggère que le rehaussement perceptif de l'hémichamp contralatéral à l'OD n'est pas restreint à la position visée, mais opère plus largement dans l'hémichamp. Les positions non visées de cet hémichamp sont donc également rehaussées perceptivement, même lorsqu'elles contiennent une information non pertinente pour la tâche, telle qu'un distracteur. Cela pourrait expliquer que les participants ayant une forte DO fassent appel à un processus d'inhibition des positions non visées plus intense que les participants ayant une faible DO.

Dans l'expérience 1 comme dans l'expérience 2, les participants ayant une faible DO semblent montrer de meilleures performances pour les DT apparaissant dans l'hémichamp ipsilatéral à leur OD. Cependant, rappelons que dans notre échantillon tous les participants ayant une faible DO ont un OD droit. L'hémichamp ipsilatéral à leur OD est donc toujours le champ visuel droit. Or, du fait du croisement des voies optiques ce champ visuel est traité initialement par l'hémisphère gauche, spécialisé dans le traitement analytique de l'information (pour revues, voir Serrien et al., 2006; Dien, 2008). La tâche de discrimination que nous avons utilisée pourrait requérir un traitement analytique afin d'identifier l'identité de la DT. Il serait alors probable que cette spécialisation hémisphérique soit à l'origine de l'avantage du champ visuel droit chez les participants non marqués.

Enfin, rappelons que les effets observés dans la présente étude n'étaient pour la plupart que marginalement significatifs, et demandant d'être confir-

més en testant un échantillon plus conséquent. Par ailleurs, dans l'expérience 1 (un seul stimulus) et dans les essais ST=DT de l'expérience 2 (six stimuli), les performances étaient meilleures lors d'un indigage horizontal que lors d'un indigage oblique. Dans la double-tâche, ce facteur affectait non seulement les performances de discrimination, mais également les performances oculomotrices en réduisant la précision des saccades obliques. Cette sous-visée pourrait être due à l'implication des muscles extraoculaires droits et de torsion lors des saccades obliques, alors que les saccades horizontales n'impliquent que les muscles droits. Les mouvements obliques feraient ainsi face à de plus grandes forces visqueuses et élastiques (Sparks, 2002; Leigh & Zee, 2006), et la sous-visée engendrée affecterait les performances de discrimination à ces positions. Notons toutefois que cet effet de la direction était similaire pour les deux hémichamps visuels et pour tous les participants, quelle que soit leur DO et son intensité. Il ne remet donc pas en cause nos résultats principaux précédemment discutés.

En conclusion, nous suggérons que la relation privilégiée entre l'OD et le V1 ipsilatéral engendrerait un meilleur traitement perceptif (plutôt que moteur) de l'hémichamp contralatéral à l'OD. Nous proposons que cet avantage rehausse perceptivement la position visée par la saccade, et améliore également le traitement des positions non visées de l'hémichamp contralatéral à l'OD. Cet avantage perceptif peut cependant affecter la précision des saccades oculaires des participants ayant une forte DO (Tagu et al., 2016), qui initient alors un processus d'inhibition des positions non visées plus intense afin de sélectionner efficacement la cible du programme moteur. Nous reconnaissons cependant que ces résultats doivent être confirmés en testant des échantillons plus larges de toutes les catégories de DO (gauche, droite) et d'intensité de DO (forte, faible).

Références

- Awh, E., Armstrong, K. M., & Moore, T. (2006). Visual and oculomotor selection : links, causes and implications for spatial attention. *Trends Cogn. Sci.*, 10(3), 124–130.
- Boghen, D., Troost, B. T., Daroff, R. B., Dell'osso, L. F., & Birkett, J. E. (1974). Velocity characteristics of normal human saccades. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 13(8), 619–623.
- Casteau, S. & Vitu, F. (2012). On the effect of remote and proximal distractors on saccadic behavior : A challenge to neural-field models. *J. Vis.*, 12(12), 1–33.
- Chaumillon, R., Alahyane, N., Senot, P., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., Blouin, J., Doré-Mazars, K., Guillaume, A., & Vergilino-Perez, D. (2017). Asymmetry in visual information processing depends on the strength of eye dominance. *Neuropsychologia*, 96, 129–136.
- Chaumillon, R., Blouin, J., & Guillaume, A. (2014). Eye dominance influences triggering action : The Poffenberger paradigm revisited. *Cortex*, 58, 86–98.
- Chaumillon, R., Blouin, J., & Guillaume, A. (2018). Interhemispheric transfer time asymmetry of visual information depends on eye dominance : An electrophysiological study. *Frontiers in Neuroscience*, 12, 1–19.
- Collewijn, H., Erkelens, C. J., & Steinman, R. M. (1988). Binocular co-ordination of human horizontal saccadic eye movements. *The Journal of Physiology*, 404, 157–182.
- Collins, T. & Doré-Mazars, K. (2006). Eye movement signals influence perception : Evidence from the adaptation of reactive and volitional saccades. *Vision Research*, 46(21), 3659–3673.
- Collins, T., Heed, T., & Röder, B. (2010). Visual target selection and motor planning define attentional enhancement at perceptual processing stages. *Front. Hum. Neurosci.*, 4, 1–10.
- Coren, S. & Hoenig, P. (1972). Effect of non-target stimuli upon length of voluntary saccades. *Perceptual and Motor Skills*, 34(2), 499–508.
- Deubel, H. (2008). The time course of presaccadic attention shifts. *Psychological Research*, 72(6), 630–640.
- Deubel, H. & Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition : Evidence for a common attentional mechanism. *Vision research*, 36(12), 1827–1837.
- Dien, J. (2008). Looking both ways through time : The Janus model of lateralized cognition. *Brain and Cognition*, 67(3), 292–323.
- Doré-Mazars, K., Pouget, P., & Beauvillain, C. (2004). Attentional selection during preparation

- of eye movements. *Psychological Research*, 69(1-2), 67–76.
- Durand, A. C. & Gould, G. M. (1910). A method of determining ocular dominance. *Journal of the American Medical Association*, 55(5), 369–370.
- Erdogan, A. R., Özdikici, M., Aydin, M. D., Aktas, m., & Dane, S. (2002). Right and left visual cortex areas in healthy subjects with right-and left-eye dominance. *Intern. J. Neurosci.*, 112(5), 517–523.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, 22(8), 1033–1045.
- Findlay, J. M., Brogan, D., & Wenban-Smith, M. G. (1993). The spatial signal for saccadic eye movements emphasizes visual boundaries. *Perception & Psychophysics*, 53(6), 633–641.
- Galley, N. (1989). Saccadic eye movement velocity as an indicator of (de) activation : A review and some speculations. *Journal of Psychophysiology*, 3, 229–244.
- Hécaen, H. & de Ajuriaguerra, J. (1963). *Les Gauchers : Prévalence Manuelle et Dominance Cérébrale*. Paris : Presses Unniversitaires de France.
- Hoffman, J. E. & Subramaniam, B. (1995). The role of visual attention in saccadic eye movements. *Perception & Psychophysics*, 57(6), 787–795.
- Jóhannesson, Ó. I. & Kristjánsson, Á. (2013). Violating the main sequence : asymmetries in saccadic peak velocities for saccades into the temporal versus nasal hemifields. *Exp Brain Res*, 227(1), 101–110.
- Kaernbach, C. (1991). Simple adaptive testing with the weighted up-down method. *Perception & Psychophysics*, 49(3), 227–229.
- Khan, A. Z., Blohm, G., Pisella, L., & Munoz, D. P. (2015). Saccade execution suppresses discrimination at distractor locations rather than enhancing the saccade goal location. *Eur J Neurosci*, 41(12), 1624–1634.
- Klapetek, A., Jonikaitis, D., & Deubel, H. (2016). Attention allocation before antisaccades. *J. Vis.*, 16(1), 1–16.
- Kowler, E., Anderson, E., Doshier, B., Blaser, E., et al. (1995). The role of attention in the programming of saccades. *Vision Res.*, 35(13), 1897–1916.
- Kristjánsson, Á. (2011). The intriguing interactive relationship between visual attention and saccadic eye movements. In S. P. Liversedge, I. D. Gilchrist, & S. Everling (Eds.), *The Oxford Handbook of Eye Movements* (pp. 455–470). New York : Oxford University Press.
- Kulke, L. V., Atkinson, J., & Braddick, O. (2016). Neural differences between covert and overt attention studied using eeg with simultaneous remote eye tracking. *Front. Hum. Neurosci.*, 10, 1–11.
- Leigh, R. J. & Zee, D. S. (2006). *The Neurology of Eye Movements, 4th edition*. New York : Oxford University Press.
- McLaughlin, S. C. (1967). Parametric adjustment in saccadic eye movements. *Perception & Psychophysics*, 2(8), 359–362.
- McPeck, R. M. & Keller, E. L. (2002). Saccade target selection in the superior colliculus during a visual search task. *J. Neurophysiol.*, 88(4), 2019–2034.
- Pélisson, D., Alahyane, N., Panouillères, M., & Tiliakete, C. (2010). Sensorimotor adaptation of saccadic eye movements. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(8), 1103–1120.
- Poffenberger, A. (1912). Reaction time to retinal stimulation with special reference to the time lost in conduction through nerve centers. *Arch. Psychol.*, 23, 1–73.
- Rafal, R., Henik, A., & Smith, J. (1991). Extrageniculate contributions to reflex visual orienting in normal humans : A temporal hemifield advantage. *J. Cogn. Neurosci.*, 3(4), 322–328.
- Rizzolatti, G., Riggio, L., Dascola, I., & Umiltà, C. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians : evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia*, 25(1), 31–40.
- Robinson, D. A. (1964). The mechanics of human saccadic eye movement. *The Journal of Physiology*, 174(2), 245–264.

- Serrien, D. J., Ivry, R. B., & Swinnen, S. P. (2006). Dynamics of hemispheric specialization and integration in the context of motor control. *Nat Rev Neurosci*, 7(2), 160–166.
- Shima, H., Hasegawa, M., Tachibana, O., Nomura, M., Yamashita, J., Ozaki, Y., Kawai, J., Higuchi, M., & Kado, H. (2010). Ocular dominance affects magnitude of dipole moment : an MEG study. *NeuroReport*, 21(12), 817–821.
- Sparks, D. L. (2002). The brainstem control of saccadic eye movements. *Nat Rev Neurosci*, 3(12), 952–964.
- Tagu, J., Doré-Mazars, K., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2016). How eye dominance strength modulates the influence of a distractor on saccade accuracy. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 57(2), 534–543.
- Tagu, J., Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2018a). Quantifying eye dominance strength – New insights into the neurophysiological bases of saccadic asymmetries. *Neuropsychologia*, 117, 530–540.
- Tagu, J., Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2018b). Recentering bias for temporal saccades only : Evidence from binocular recordings of eye movements. *J Vis*, 18(1), 1–16.
- Van der Stigchel, S. & Nijboer, T. C. (2011). The global effect : What determines where the eyes land ? *Journal of Eye Movement Research*, 4(2), 1–13.
- Vergilino-Perez, D., Fayel, A., Lemoine, C., Senot, P., Vergne, J., & Doré-Mazars, K. (2012). Are there any left-right asymmetries in saccade parameters ? Examination of latency, gain, and peak velocity. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 53(7), 3340–3348.
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity : Implications for eye movements in reading. *Journal of Eye Movement Research*, 2(3), 1–18.
- Walker, R., Deubel, H., Schneider, W. X., & Findlay, J. M. (1997). Effect of remote distractors on saccade programming : Evidence for an extended fixation zone. *J. Neurophysiol.*, 78(2), 1108–1119.
- Walker, R., Kentridge, R. W., & Findlay, J. M. (1995). Independent contributions of the orienting of attention, fixation offset and bilateral stimulation on human saccadic latencies. *Exp Brain Res*, 103(2), 294–310.

5.3.2 Article 3 : Conclusions & Perspectives

L'objectif de l'**Article 3** était d'une part de clarifier la nature perceptive et/ou motrice de l'avantage de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant, et d'autre part d'identifier si la dominance oculaire permettait des saccades plus précises vers cet hémichamp en raison d'un rehaussement plus important de la cible et/ou d'une inhibition plus efficace des positions non visées. Les résultats suggèrent que la relation œil dominant – V1 ipsilatéral engendre en premier lieu un avantage *perceptif* dans l'hémichamp controlatéral. Il semblerait que cet avantage ne soit pas restreint à la position visée, mais qu'il concerne également des positions non visées de l'hémichamp visuel. Les participants ayant une forte dominance oculaire devraient ainsi inhiber plus fortement les positions non visées comparés aux participants ayant une faible dominance oculaire, ce afin de sélectionner efficacement la cible saccadique. Bien que ces résultats semblent intéressants, il faut toutefois souligner qu'ils reposent majoritairement sur des effets à la limite du seuil de significativité ($p < .10$), obtenus sur un nombre réduit de participants. Ils méritent donc d'être confirmés en testant un échantillon plus large.

De manière intéressante, ces résultats posent question à la lumière de ceux de l'**Article 1**. En effet, si l'avantage perceptif de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant englobait d'autres positions de l'hémichamp, lors d'un paradigme d'effet global le distracteur devrait alors être mieux traité dans cet hémichamp, et son effet sur l'amplitude des saccades devrait être exacerbé. Chez les participants ayant une forte dominance oculaire, la précision des saccades devrait alors être réduite, et non améliorée, dans cet hémichamp comparé à l'hémichamp ipsilatéral à leur œil dominant. Notons cependant que dans l'**Article 1**, la cible et le distracteur étaient tous deux présentés sur l'axe horizontal et la position du distracteur était maintenue constante à travers les essais (à 3° d'excentricité). Dans l'**Article 3**, la DT et les distracteurs étaient au contraire présentés à une même excentricité (sur un cercle imaginaire de 5.8° de rayon), mais la position de la DT et des distracteurs différait à chaque essai. La tâche des participants requérait alors de porter attention aux différentes positions de l'hémichamp, tandis que dans l'**Article 1** la position du distracteur à ignorer était prédictible. Il se pourrait que dans l'**Article 1** la dominance oculaire ait permis une inhibition du stimulus non pertinent pour la tâche facilement prédictible, tandis que dans l'**Article 3** l'impossibilité de prédire la position de la DT a engendré un traitement global des différentes positions de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant, afin d'améliorer les performances des participants. La zone de l'hémichamp sur laquelle la dominance oculaire influence les performances perceptives et motrices dépendrait alors de la tâche, selon un principe d'économie : lorsque l'inhibition d'une position donnée suffit à améliorer la tâche, elle rend plus efficace l'inhibition des distracteurs, tandis qu'en cas d'une tâche non prédictible elle permet le rehaussement de toutes les positions de l'hémichamp auxquelles la cible peut apparaître.

Cette hypothèse mérite cependant d'être testée dans de futures études. Ces dernières pourraient par exemple utiliser un paradigme d'effet global qui n'agirait non pas sur l'amplitude des saccades mais sur leur direction. Pour cela, la cible et le distracteur seraient présentés à une même excentricité, sur un cercle imaginaire autour du centre de l'écran. L'effet global engendrerait alors des saccades vers la position intermédiaire entre la cible et le distracteur. A travers les essais, la cible

et le distracteur seraient présentés à différentes positions, de sorte que ni la position de la cible ni celle du distracteur ne soit prédictible. D'après le raisonnement énoncé précédemment, les participants ayant une forte dominance oculaire devraient alors porter attention à l'ensemble des positions potentielles de la cible, et la relation œil dominant – V1 ipsilatéral engendrerait alors un rehaussement de l'ensemble des positions de l'hémichamp controlatéral. Ils devraient ainsi montrer un effet global plus important dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à leur œil dominant (*i.e.*, des résultats inverses à ceux obtenus dans l'**Article 1**). Dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant, l'effet global devrait d'ailleurs être plus important pour les participants ayant une forte dominance oculaire, pour qui les positions de la cible comme celles du distracteur sont rehaussées, que pour ceux dont la dominance oculaire est faible.

Une autre manière d'examiner si la dominance oculaire influence plutôt les performances perceptives ou motrices serait d'utiliser un protocole de double-saut de la cible (McLaughlin, 1967) afin d'induire le phénomène d'adaptation saccadique (voir Pélisson et al., 2010, pour revue). Ce protocole consiste à déplacer la cible visuelle pendant la saccade afin d'induire une erreur de visée. Après plusieurs essais, les participants « s'adaptent » et corrigent l'erreur de visée en réalisant une saccade directement sur la position finale de la cible, après le saut intra-saccadique. Ainsi, la réalisation d'une double-tâche de saccades et discrimination visuelle après adaptation saccadique permettrait de dissocier la cible du programme moteur de la cible attentionnelle, et d'examiner la cible préférentiellement rehaussée par la dominance oculaire. La cible à discriminer serait alors présentée pendant la latence des saccades, avant le saut intra-saccadique. La position de la cible à discriminer étant prédictible, avant adaptation la relation entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral devrait engendrer de meilleures performances perceptives dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant pour les participants ayant une forte dominance oculaire. Cependant, après adaptation le programme moteur étant directement dirigé vers la position finale de la cible, la dissociation entre la cible du programme moteur et la cible attentionnelle serait en place. Cela permettrait d'examiner si la dominance oculaire rehausse en priorité la cible motrice afin de réaliser une saccade précise, ou la cible attentionnelle afin d'obtenir les meilleures performances perceptives possibles. De moins bonnes performances de discrimination dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant après comparé à avant adaptation irait en faveur de l'hypothèse motrice. À l'inverse, des performances toujours meilleures dans l'hémichamp controlatéral plutôt qu'ipsilatéral à l'œil dominant, avant comme après adaptation, irait en faveur de l'hypothèse perceptive. Notons cependant que l'étude en électroencéphalographie de Collins et al. (2010) a montré qu'après adaptation saccadique, l'attention visuelle était portée à la fois à la position initiale (avant le saut intra-saccadique) et à la position finale (après le saut intra-saccadique) de la cible visuelle. Ensemble, les résultats de l'**Article 3** et ceux obtenus par Collins et al. (2010) encouragent à étudier les effets de la dominance oculaire et de son intensité lors d'un protocole induisant l'adaptation saccadique. Il est par exemple possible que seuls les participants ayant une faible dominance oculaire montreraient un partage de l'attention sur les positions initiale et finale de la cible.

Chapitre 6

Quantifier la dominance oculaire

Sommaire

6.1	Présentation des articles 4 et 5	153
6.2	Les asymétries des saccades et leurs liens	155
6.2.1	Article 4 : « Recentering bias for temporal saccades only : Evidence from binocular recordings of eye movements »	155
6.2.2	Article 4 : Conclusions & Perspectives	172
6.3	Quantifier la dominance oculaire grâce aux asymétries des saccades	173
6.3.1	Article 5 : « Quantifying eye dominance strength – New insights into the neurophysiological bases of saccadic asymmetries »	175
6.3.2	Article 5 : Conclusions & Perspectives	187

6.1 Présentation des articles 4 et 5

Références des articles présentés

- **Article 4 (page 155)** : Tagu, J., Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2018). Recentering bias for temporal saccades only : Evidence from binocular recordings of eye movements. *Journal of Vision*, 18(1) :10, 1–16. doi :10.1167/18.1.10
- **Article 5 (page 175)** : Tagu, J., Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2018). Quantifying eye dominance strength – New insights into the neurophysiological bases of saccadic asymmetries. *Neuropsychologia*, 117, 530–540. doi :10.1016/j.neuropsychologia.2018.07.020

Après avoir contribué à l'identification des rôles de la dominance oculaire dans les liens entre perception et action, cette thèse a pour deuxième objectif d'élaborer une quantification objective et continue de dominance oculaire. En effet, nous avons vu dans la section 3.1 du Chapitre 3 de l'introduction que les tests actuels de dominance oculaire (1) ne permettent qu'une mesure binaire, *i.e.*, œil dominant gauche vs. œil dominant droit, et (2) donnent une mesure subjective basée sur la perception du sujet, à laquelle l'expérimentateur n'a pas accès.

Vergilino-Perez et al. (2012a) ont montré que les asymétries présentées par le système saccadique pouvaient être utilisées comme indicateurs de l'intensité de la dominance oculaire. Notamment, ils ont mis en évidence que les participants montrant une asymétrie naso-temporale (ANT) sur les pics de vitesse de leurs saccades présentaient une dominance oculaire **faible**, tandis que ceux montrant des pics de vitesse plus élevés vers l'hémichamp ipsilatéral à leur œil dominant pour les deux yeux présentaient une dominance oculaire **forte**. Les **Articles 1, 2 et 3** présentés dans le Chapitre 5 ont montré que l'intensité de la dominance oculaire telle qu'estimée par cette méthode avait des conséquences sur les capacités perceptives et oculomotrices. Cependant, bien que l'estimation proposée par Vergilino-Perez et al. (2012a) soit une avancée considérable vers une quantification continue de la dominance oculaire, elle reste catégorielle dans le sens où elle ne répartit les participants qu'en quatre groupes (dominance oculaire forte gauche, forte droite, faible gauche ou faible droite). Par ailleurs, le lien entre les asymétries des saccades et la dominance oculaire reste obscur, tant sur le plan neurophysiologique que comportemental.

Dans les **Articles 4 et 5**, nous avons cherché à mieux comprendre le lien entre les asymétries saccadiques et la dominance oculaire, et à quantifier finement cette dernière sur un continuum, de l'absence de dominance oculaire à la dominance oculaire très marquée. Ce continuum est établi dans l'**Article 5**, sur la base de l'étude de plusieurs asymétries saccadiques. Notre raisonnement était le suivant : si l'ANT permet une estimation de l'intensité de la dominance oculaire, il n'est pas exclu que d'autres asymétries saccadiques (telles que l'asymétrie centripète-centrifuge, ACC) la permettent également. Ainsi, étudier la dominance oculaire en lien avec plusieurs asymétries saccadiques pourrait amener à une quantification fine de la dominance oculaire. Cependant, avant d'étudier les liens entre asymétries saccadiques et dominance oculaire, il nous fallait dans un premier temps identifier les liens existant déjà entre ces asymétries. Dans l'**Article 4**, nous avons ainsi étudié simultanément l'ANT et l'ACC afin d'examiner leurs liens potentiels. Pour cela, les participants devaient réaliser des saccades horizontales vers la gauche et vers la droite depuis cinq positions de départ différentes, afin d'engendrer des saccades centripètes et centrifuges. Les mouvements des deux yeux étaient enregistrés simultanément, permettant d'étudier également l'ANT. Ainsi au total, quatre types de saccades étaient étudiés : des saccades centripètes-temporales, centripètes-nasales, centrifuges-temporales et centrifuges-nasales. Les résultats de l'**Article 4** montrent que l'ANT sur le pic de vitesse des saccades est présente pour les saccades centripètes comme pour les saccades centrifuges, mais que l'ACC n'est présente que sur les pics de vitesse des saccades temporales, et non nasales. Ce résultat montre un lien étroit entre ces deux asymétries saccadiques, et suggère qu'elles partagent des bases neurophysiologiques communes. Ce lien entre ANT et ACC renforce l'idée que d'autres asymétries que l'ANT pourraient être utilisées comme indicateurs de l'intensité de la dominance oculaire. Et en effet, en utilisant la même procédure expérimentale que celle de l'**Article 4**, nous avons montré dans l'**Article 5** que l'étude simultanée des asymétries naso-temporale et centripète-centrifuge permettait une quantification en continuum de la dominance oculaire, et l'attribution à chaque participant d'un pourcentage de dominance oculaire compris entre -100% (absence de dominance oculaire) et +100% (dominance oculaire très marquée). Cette étude a par ailleurs permis de mieux comprendre les liens entre les différentes asymétries saccadiques et la dominance oculaire.

6.2 Les asymétries des saccades et leurs liens

6.2.1 Article 4 : « Recentering bias for temporal saccades only : Evidence from binocular recordings of eye movements »

Journal of Vision, 18(1) :10, 1–16, doi :10.1167/18.1.10

Résumé de l'Article 4

Dans cette étude, nous avons étudié les liens existant entre deux des asymétries du système saccadique : l'asymétrie naso-temporale et l'asymétrie centripète-centrifuge. La littérature montre que les pics de vitesse des saccades sont plus élevés pour les saccades temporales que pour les saccades nasales, et pour les saccades centripètes que pour les saccades centrifuges. Cependant, ces asymétries n'ayant jamais été étudiées conjointement, aucune étude n'a montré quelle asymétrie prévaudrait pour une saccade à la fois temporale et centrifuge ou à la fois nasale et centripète. En enregistrant simultanément les mouvements des deux yeux lors de la réalisation de saccades horizontales vers la gauche ou vers la droite depuis plusieurs positions de départ, nous avons ainsi étudié conjointement les asymétries naso-temporale et centripète-centrifuge en comparant les pics de vitesse de saccades temporales-centripètes, temporales-centrifuges, nasales-centripètes et nasales-centrifuges. Nos résultats montrent que les saccades temporales ont toujours des pics de vitesse plus élevés que les saccades nasales, mais que l'asymétrie centripète-centrifuge n'est présente que pour les saccades temporales. Les pics de vitesse des saccades centripètes-nasales ne différaient pas de ceux des saccades centrifuges-nasales. Ces résultats suggèrent que les deux asymétries saccadiques sont liées, et qu'elles pourraient présenter des bases neurophysiologiques communes. Ces deux asymétries ayant toutes les deux des corrélats neuro-anatomiques dans V1, nous proposons que ce dernier soit le siège des interactions entre l'asymétrie naso-temporale et l'asymétrie centripète-centrifuge.

Recentering bias for temporal saccades only: Evidence from binocular recordings of eye movements

Jérôme Tagu

Laboratoire Vision Action Cognition, EA 7326, Institut de Psychologie, Institut de Neurosciences et Cognition (INC), Université Paris Descartes, Sorbonne-Paris-Cité, Boulogne-Billancourt, France



Karine Doré-Mazars

Laboratoire Vision Action Cognition, EA 7326, Institut de Psychologie, Institut de Neurosciences et Cognition (INC), Université Paris Descartes, Sorbonne-Paris-Cité, Boulogne-Billancourt, France



Judith Vergne

Laboratoire Vision Action Cognition, EA 7326, Institut de Psychologie, Institut de Neurosciences et Cognition (INC), Université Paris Descartes, Sorbonne-Paris-Cité, Boulogne-Billancourt, France



Christelle Lemoine-Lardennois

Laboratoire Vision Action Cognition, EA 7326, Institut de Psychologie, Institut de Neurosciences et Cognition (INC), Université Paris Descartes, Sorbonne-Paris-Cité, Boulogne-Billancourt, France



Dorine Vergilino-Perez

Laboratoire Vision Action Cognition, EA 7326, Institut de Psychologie, Institut de Neurosciences et Cognition (INC), Université Paris Descartes, Sorbonne-Paris-Cité, Boulogne-Billancourt, France
Institut Universitaire de France, Paris, France



It is well known that the saccadic system presents multiple asymmetries. Notably, temporal (as opposed to nasal) saccades, centripetal (as opposed to centrifugal) saccades (i.e., the recentering bias) and saccades from the abducting eye (as opposed to the concomitant saccades from the adducting eye) exhibit higher peak velocities. However, these naso-temporal and centripetal-centrifugal asymmetries have always been studied separately. It is thus unknown which asymmetry prevails when there is a conflict between both asymmetries, i.e., in case of centripetal nasal saccades or centrifugal temporal saccades. This study involved binocular recordings of eye movements to examine both the naso-temporal and centripetal-centrifugal asymmetries so as to determine how they work together. Twenty-eight participants had to make saccades toward stimuli presented either centrally or in the periphery in binocular conditions. We found that

temporal and abducting saccades always exhibit higher peak velocities than nasal and adducting saccades, irrespective of their centripetal or centrifugal nature. However, we showed that the velocity advantage for centripetal saccades is only found for temporal and not for nasal saccades. Such a result is of importance as it could provide new insights about the physiological origins of the asymmetries found in the saccadic system.

Introduction

Up to now, saccades are typically thought to be conjugated eye movements; thus saccades are generally recorded from one eye or data from the left and right eyes are averaged. However, during the 1980's (Colle-

Citation: Tagu, J., Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2018). Recentering bias for temporal saccades only: Evidence from binocular recordings of eye movements. *Journal of Vision*, 18(1):10, 1–16, <https://doi.org/10.1167/18.1.10>.

<https://doi.org/10.1167/18.1.10>

Received June 27, 2017; published January 22, 2018

ISSN 1534-7362 Copyright 2018 The Authors

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License.



Downloaded From: <http://jov.arvojournals.org/pdfaccess.ashx?url=/data/journals/jov/936669/> on 01/22/2018

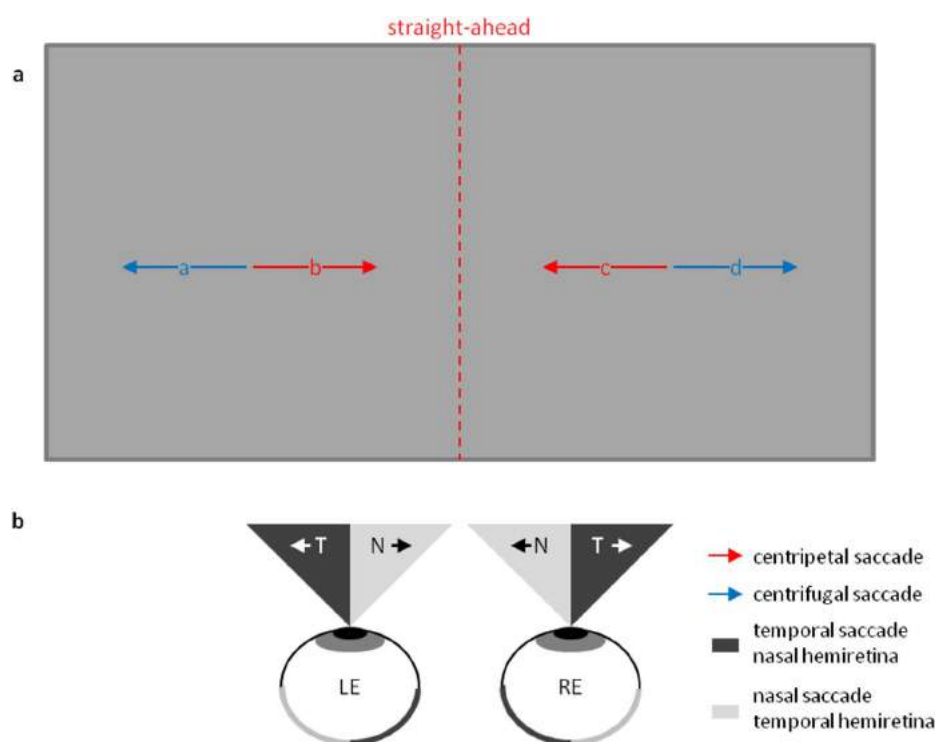


Figure 1. Illustration of the asymmetries of the saccadic system. (a) Illustration of centripetal saccades (in red) and centrifugal saccades (in blue). Centripetal saccades are saccades directed toward the straight-ahead direction (represented by the red dashed line) whereas centrifugal saccades are saccades directed away from the straight-ahead direction. (b) Illustration of the projections of the temporal and nasal hemifields on the nasal and temporal hemiretinas of each eye. For each eye, dark gray represents temporal saccades, directed toward the temporal hemifield and projected on the nasal hemiretina whereas light gray represents nasal saccades, directed toward the nasal hemifield and projected on the temporal hemiretina.

wijn, Erkelens, & Steinman, 1988; Miyoshi, Hiwatashi, Kishimoto, & Tamada, 1981), binocular recordings of eye movements have shown that traces of each eye present asynchronous and asymmetric profiles with the abducting eye (i.e., the eye moving toward the temple: the right eye for rightward saccades and the left eye for leftward saccades) starting a few milliseconds earlier than the adducting one (i.e., the eye moving toward the nose: the left eye for rightward saccades and the right eye for leftward saccades). Saccades of the abducting eye also have larger amplitudes, higher peak velocities, shorter durations as well as shorter acceleration phases than the concomitant adducting saccades of the fellow eye (Collewijn et al., 1988).

Such abducting/adducting differences are consistent with other studies reporting naso-temporal asymmetries (NTAs) on saccadic parameters by using monocular recordings. Note that, in this case, the asymmetries were not apprehended through the differences between the abducting eye and the adducting eye but between the saccades toward the temple (called temporal saccades) and saccades toward the nose (called nasal saccades) performed by one eye, the other eye being sometimes occluded. The temporal saccades are performed toward stimuli presented in the temporal

hemifield and therefore processed by the nasal hemiretina. Similarly, the nasal saccades are performed toward stimuli presented in the nasal hemifield and therefore processed by the temporal hemiretina (see Figure 1b). NTAs have been reported more or less consistently on different saccade parameters. Walker, Mannan, Maurer, Pambakian, and Kennard (2000) found shorter latencies for temporal than for nasal saccades only when a distractor was presented in the contralateral hemifield to the saccade target (no difference in the single target condition). Kristjánsson, Vandenbroucke, and Driver (2004) found shorter latencies for temporal prosaccades in one of their experiments whereas they found shorter latencies for nasal voluntary antisaccades. Finally, others argue for an absence of NTAs on saccade latency (Bompas, Sterling, Rafal, & Sumner, 2008; Honda, 2002; Rafal, Henik, & Smith, 1991). Studies examining NTAs on saccade amplitude also showed contradictory results (Collewijn et al., 1988; Jóhannesson, Ásgeirsson, & Kristjánsson, 2012; Kristjánsson et al., 2004; Walker et al., 2000). Concerning saccade duration, only few studies reported longer nasal than temporal saccades, with weak effects (from 2 to 5 ms) from small sets of participants (Collewijn et al., 1988; Robinson, 1964;

White, Eason, & Bartlett, 1962). Finally, the strongest NTAs were revealed for the saccadic velocity parameters such as the averaged velocity, the peak velocity (corresponding to the highest velocity attained during the saccade), and the skewness (which is a comparison between the acceleration and deceleration phase durations). The averaged velocity does not seem the best indicator of the NTA as it was found either lower (White et al., 1962) or higher (Fricker, 1971) for temporal than for nasal saccades. Only one study reported a NTA on skewness (Collewijn et al., 1988), the acceleration phase being shorter for temporal than for nasal saccades. More consistent are studies reporting higher peak velocities for temporal than for nasal saccades (Collewijn et al., 1988; Cook, Stark, & Zuber, 1966; Fricker, 1971; Hyde, 1959; Jóhannesson & Kristjánsson, 2013; Robinson, 1964), even if two studies reported a reversed NTA in a subset of their experiments or conditions (Boghen, Troost, Daroff, Dell'osso, & Birkett, 1974; Kristjánsson et al., 2004).

NTAs are generally explained by the visual system architecture. In each eye, information seen in the temporal visual hemifield is projected on the nasal hemiretina and information from the nasal hemifield is projected on the temporal hemiretina (see Figure 1b). Then, the ganglion cell axons from the nasal hemiretina cross at the optic chiasma to project on the contralateral hemisphere, whereas the ganglion cell axons from the temporal hemiretina do not cross and thus project in the ipsilateral hemisphere. At the level of the optic tract, 10% of the fibers join the superficial layers of superior colliculus (SC) to form the retinotectal pathway whereas the other part joins the lateral geniculate nucleus (LGN) and then the primary visual cortex (V1) to form the geniculostriate pathway. Anatomical asymmetries were shown as early as the retinal level with a higher density of cones and ganglion cells in the nasal hemiretina than in the temporal hemiretina (Curcio & Allen, 1990). First neurophysiological work on cats and monkeys (Hubel, LeVay, & Wiesel, 1975; Itaya & Van Hoesen, 1983; Sterling, 1973; Tigges & Tigges, 1981) have shown that these anatomical asymmetries are still present in the projections from the retina to the SC with larger and denser projections from the nasal hemiretina than the temporal one, arguing for a retinotectal origin of the NTA. In humans, a neuroimaging study revealed larger activation in the SC for temporal than for nasal visual stimuli and no such difference in the LGN and visual cortex (Sylvester, Josephs, Driver, & Rees, 2007). However, NTAs were also found in projections from the retina to the LGN (Connolly & Van Essen, 1984; Williams, Azzopardi, & Cowey, 1995) and in V1 (Tychsen & Burkhalter, 1997), suggesting multiple origins of the NTA, both in the retinotectal and in the geniculostriate pathways (see also Bompas et al., 2008). Jóhannesson

and Kristjánsson (2013) interpreted the presence of NTAs on saccadic peak velocity and their absence on latency by the larger projections from nasal than temporal retina that may transfer more signals, but with the same transfer time. Finally, the modulation of neural activity of the SC by direct projections from cortical brain areas (e.g., the frontal eye fields, FEF) during saccades (Segraves & Goldberg, 1987; Sommer & Wurtz, 2000) has been proposed to mitigate the NTA in visual pathways (Jóhannesson et al., 2012; Jóhannesson & Kristjánsson, 2013).

Besides NTAs, it is also known that saccades toward the straight-ahead direction (centripetal saccades) have different dynamics than saccades directed away from it (centrifugal saccades). Figure 1a gives some examples of centripetal and centrifugal saccades. As for the NTA, contradictory results were found for the possible presence of a centripetal-centrifugal asymmetry (CCA, also referred to as the recentering bias) on saccade latency. Some studies showed shorter latencies for centripetal than centrifugal saccades (Krebs, Boehler, Zhang, Schoenfeld, & Woldorff, 2012; Krebs, Schoenfeld, Boehler, Song, & Woldorff, 2010) whereas others did not find any CCA on saccade latency (Camors, Trotter, Pouget, Gilardeau, & Durand, 2016; Collewijn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988). Moreover, studies revealed no CCA on saccade amplitude (Camors et al., 2016; Collewijn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988), except one (Kapoula & Robinson, 1986) showing larger centripetal saccades than centrifugal saccades. CCAs on saccade duration have often been found, with longer centrifugal than centripetal saccades (Camors et al., 2016; Collewijn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988). However, Pelisson and Prablanc (1988) and Collewijn et al. (1988) both noted that this discrepancy on saccade duration was due to a longer deceleration phase, centrifugal saccades being more skewed than centripetal saccades. They thus suggest that the CCA found on saccade duration was the reflection of a CCA on saccadic skewness. Finally, there is a wide consensus for higher peak velocities for centripetal than centrifugal saccades (Abel, Dell'Osso, Daroff, & Parker, 1979; Camors et al., 2016; Collewijn et al., 1988; Frost & Pöppel, 1976; Inchingolo, Spanio, & Bianchi, 1987; Jürgens, Becker, & Kornhuber, 1981; Pelisson & Prablanc, 1988), indicating that peak velocity is the most sensible saccadic parameter to asymmetries.

At the muscular level, centripetal saccades seem driven by lower mechanical constraints than centrifugal saccades (Koene & Erkelens, 2002). Indeed, the connections between the paramedian pontine reticular formation (PPRF, pulse generator of horizontal saccades) and extraocular muscles suggest that agonist/antagonist pairs of muscles are organized in a push-pull arrangement (Fuchs, Kaneko, & Scudder, 1985; Ling,

Fuchs, Siebold, & Dean, 2007; Moschovakis & Highstein, 1994; Pelisson & Prablanc, 1988; Robinson, 1989; Van Gisbergen, Robinson, & Gielen, 1981). Therefore, in case of a centripetal saccade, orbital passive elastic forces pull the eyes toward their primary position (Robinson, 1981). Conversely, for a centrifugal saccade, much stronger active forces are involved to pull the eyes away from the straight-ahead direction. Besides these mechanical constraints, at the subcortical level centripetal saccades seem determined by more efficient neural signals than centrifugal saccades (Jürgens et al., 1981), in relation with different preparatory activity in the SC (Krebs et al., 2010; Paré & Munoz, 2001). Moreover, recent studies (Camors et al., 2016; Krebs et al., 2012, 2010) suggest that CCAs are also linked to cortical processes. In particular, an electroencephalography study (Krebs et al., 2012) reported a negative deflection in parieto-occipital regions contralateral to the future gaze location starting around 160 ms prior to saccade onset. Moreover, they show that this presaccadic negativity was shorter in duration and weaker prior to centripetal than to centrifugal saccades. These findings are consistent with the idea that the straight-ahead direction represents a default gaze direction in which the eye-centered and head-centered reference frames are aligned (Durand, Trotter, & Celebrini, 2010; Kardamakis & Moschovakis, 2009; Tatler, 2007) and suggest that the weaker presaccadic negativity for centripetal saccades reflects a diminished need for attentional guidance compared to centrifugal saccades (Krebs et al., 2012).

To sum up, NTAs and CCAs can be observed on saccadic parameters, mostly on peak velocity. However, these asymmetries have always been studied separately, and the relationship between them has never been investigated. Indeed, the large majority of the studies interested in the NTAs involved only centrifugal saccades (Bompas et al., 2008; Honda, 2002; Jóhannesson et al., 2012; Jóhannesson & Kristjánsson, 2013; Kristjánsson et al., 2004; Robinson, 1964) whereas studies examining the CCAs averaged leftward and rightward saccades using monocular recordings of eye movements (Krebs et al., 2012, 2010), or used binocular recordings but averaged the data from both eyes (Abel et al., 1979; Camors et al., 2016; Collewyn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988). To our knowledge, NTA and CCA have never been investigated together.

We therefore do not know which asymmetry prevails in case of a saccade leading to a conflict between the NTA and the CCA, i.e., a centripetal nasal saccade or a centrifugal temporal saccade. For example, the *saccade b* in Figure 1 is a centripetal nasal saccade for the left eye whereas it is a centripetal temporal saccade for the right eye. In the same manner, the *saccade a* is a centrifugal temporal saccade for the left eye and a centrifugal nasal

saccade for the right eye. Indeed, based on the known NTA and CCA we expect higher saccadic peak velocities for centripetal temporal saccades than for centrifugal nasal saccades. However, we don't know what will be going on for centripetal nasal saccades or centrifugal temporal saccades: Are they going to have higher/lower peak velocities because of the NTA or the CCA? Here, we present a study in which leftward and rightward saccades were initiated from five locations on the horizontal axis, thus involving centripetal and centrifugal saccades. Eye movements were binocularly recorded, allowing us to examine, in the same study, both NTAs and CCAs on different saccadic parameters. Moreover, because some contradictory results have been found concerning NTAs on reactive and voluntary saccades (Kristjánsson et al., 2004), we used Step and Overlap-600 procedures to systematically investigate NTAs and CCAs on both types of saccades.

Methods

Subjects

Twenty-eight people (21 females, seven male; mean age 26 ± 6.0 years) participated to this study. Twenty-three of them were naïve undergraduate students of the Institute of Psychology of Paris Descartes University and five of them were nonnaïve members of the Laboratory. All the participants reported normal or corrected to normal vision and no history of psychiatric or neurological disorders. Prior to their inclusion in the study, the procedure was clearly explained to the participants, who then gave their informed consent. The study has been approved by the ethics committee of Paris Descartes University (IRB number 20130500001072), and has therefore been performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki.

Instruments and materials

Stimuli were presented on an Iiyama HM240DT monitor (Iiyama, Nagano, Japan) with a refresh rate of 170 Hz and a resolution of 800×600 pixels. The experimental sessions took place in a dimly lit room. The subjects were seated 57 cm away from the screen, and their heads were kept stable with a chin and forehead rest. Each participant's head was positioned so as to be centered on the screen center.

Binocular recordings of their eye movements were made using an EyeLink 1000® (SR Research, Ontario, Canada), with a temporal resolution of 500 Hz, a spatial resolution of 0.01° and an averaged spatial

accuracy of 0.25° . The online saccade detection corresponded to an above-threshold velocity ($30^\circ/\text{s}$) and acceleration ($8,000^\circ/\text{s}^2$).

Each trial involved a fixation cross and a saccade target, which both were a $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ white “X” (luminance of $35 \text{ cd}/\text{m}^2$) displayed on a medium gray background of $4.5 \text{ cd}/\text{m}^2$.

Procedure

Each session began with a 9-point calibration filling the screen. Before each trial, a small circle was presented at the starting position of the next saccade in order to compare the actual eye position with the previous calibration. The participants had to look at the circle and press a button on a pad. At this stage, the correspondence between the actual eye position on the circle and the position of the preceding calibration was checked. If the eye was outside a window of 0.75° around the position where the eye should be, a new calibration began. Otherwise, the trial began with the presentation of the fixation cross randomly displayed for 400 or 800 ms. During this time, each eye position was checked and if the distance between the eye position and the center of the cross was above 0.75° , the trial was cancelled and repeated later in the session. The fixation cross could randomly appear at five different locations on the horizontal axis: at the center (0°), 5° on the left (-5°), 10° on the left (-10°), 5° on the right ($+5^\circ$) or 10° on the right ($+10^\circ$). The saccade target was always displayed 5° away from the fixation cross, either on its left or on its right. It could thus appear at the following locations: -15° , -10° , -5° , 0° , $+5^\circ$, $+10^\circ$ and $+15^\circ$ (see Figure 2a). The participants were instructed to make a saccade toward the target as soon as the fixation cross disappeared, the saccade target remaining on the screen for 800 ms afterwards. A blank screen followed for 1,000 ms, and then a new trial began.

Each session consisted of one step block followed by one overlap block. In the step block, the fixation cross disappeared and the saccade target appeared simultaneously. In the overlap block, the saccade target appeared 600 ms before the fixation cross disappeared.

In total, each block included 40 trials for each of the ten experimental conditions (5 starting positions $\times 2$ saccade directions) which were randomly displayed inside each block. Each block of 40 trials was preceded by ten training supplementary trials, one per condition.

Data analysis

Saccade amplitude, duration, and peak velocity of both eyes were computed offline. Saccade latency was

defined as the time interval between the fixation cross disappearance and the saccade onset. We also calculated the saccade skewness, by dividing the time between the saccade onset and peak velocity (i.e., the acceleration period) by the total saccade duration. Thereby, a skewness of 0.5 indicates that the acceleration and deceleration phases have the same duration; a skewness inferior or superior to 0.5 indicates that the acceleration phase is shorter or longer than the deceleration phase, respectively. We discarded trials with saccade latency shorter than 80 ms (3.21%) or longer than 800 ms (0.08%), and outliers in latency (4.25%), amplitude (0.65%), duration (1.64%) and peak velocity (0.08%). Overall, 9.91% of the trials were discarded. For each block, the outliers were values that lied below ($Q1 - 2.3 \times \text{IQR}$) or above ($Q3 + 2.3 \times \text{IQR}$), $Q1$ and $Q3$ being the first and third quartiles respectively and IQR the interquartile range (Tukey box plot, Carling, 2000). This method deals with outliers with higher precision and resistance and is less affected by the sample size than the other more common methods (for example, those discarding trials with saccade performance below and above 2.5 SD ; see Carling, 2000).¹ Furthermore, this method is more and more used by researchers from different fields (e.g., Alahyane et al., 2016; Kulesz, Tian, Juranek, Fletcher, & Francis, 2015; Lemoine-Lardenois et al., 2016; Letham & Raij, 2011; Pernet et al., 2015; Tachibana, Namba, & Noguchi, 2014).

The Shapiro-Wilk test showed that all the measured variables were distributed normally (all $p > 0.05$) except the saccade latency ($p < 0.05$). However, the reciprocal of reaction time, called promptness, is known to follow a Gaussian distribution and is therefore more suitable for statistical analysis (Antoniades, Xu, Mason, Carpenter, & Barker, 2010; Camors et al., 2016). Saccadic reaction times have therefore been apprehended through the saccadic promptness (in s^{-1}) which corresponds to the inverse of the latencies. This way of normalization has the advantage of being easy to proceed and to understand as it is negatively related to the saccade latency (Camors et al., 2016). It is therefore easy to get the saccade latency from the saccade promptness and vice versa. All ANOVAs were run on Statistica 12 (Statsoft, Tulsa, USA) and posthoc analyses were done using Tukey's HSD. For each dependent variable, we tested the NTA and CCA.

NTAs were then analyzed by running a repeated-measures ANOVA with the following factors: paradigm (step/overlap), recorded eye (left/right), saccade direction (leftward/rightward), and starting position (-10° , -5° , 0° , $+5^\circ$, $+10^\circ$). This analysis allowed us to apprehend the NTA by comparing data from the abducting (temporal) and adducting (nasal) eyes for each of the ten possible saccades presented in Figure 2a (e.g., saccade s4 for the left/adducting eye and the right/

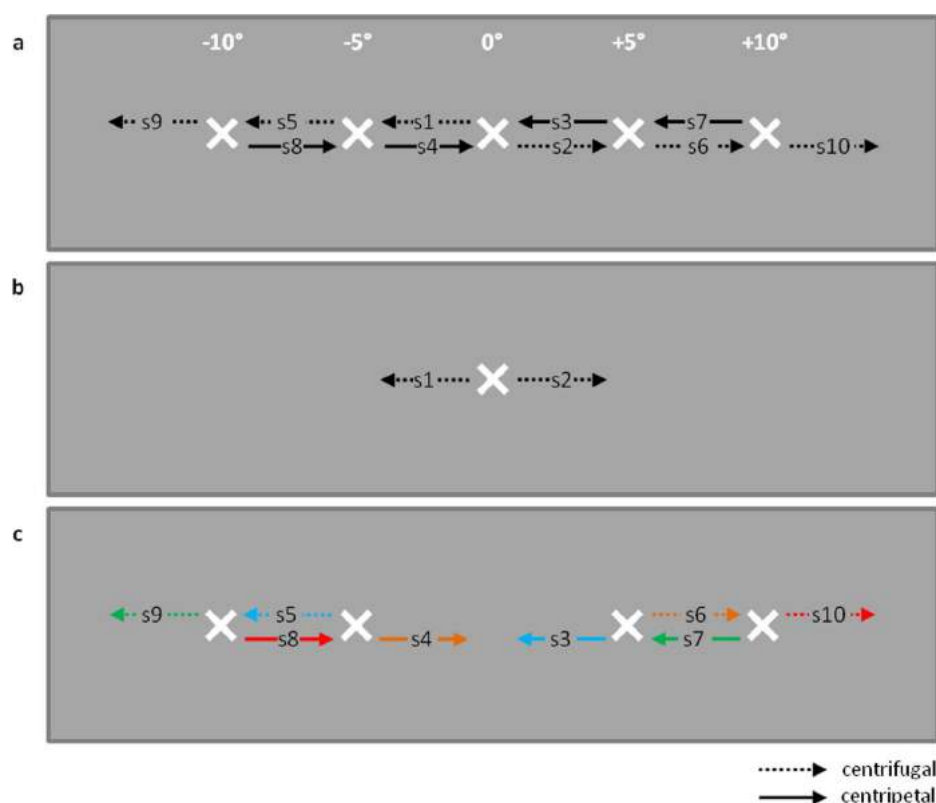


Figure 2. Illustration of the comparisons made to analyze the different asymmetries. Leftward and rightward 5° saccades were initiated from five locations on the horizontal axis. In panels (a) to (c), we present some illustrations of the comparisons made to analyze the different asymmetries. Dotted arrows represent centrifugal saccades. Full line arrows represent centripetal saccades. Even numbers represent rightward saccades whereas odd numbers represent leftward saccades. (a) Naso-temporal asymmetries were measured by comparing data from the left eye (abducting/temporal for leftward saccades, adducting/nasal for rightward saccades) and the right eye (adducting/nasal for leftward saccades, abducting/temporal for rightward saccades) for each of the ten possible saccades. (b) Naso-temporal asymmetries were also analyzed through the comparison of leftward and rightward saccades initiated from the center of the screen, separately for each eye. (c) Centripetal-centrifugal asymmetries were assessed by comparing centripetal saccades to centrifugal saccades executed from eccentric positions (-10° , -5° , $+5^\circ$, $+10^\circ$). Colors represent saccades compared with each other. More precisely, we opposed saccades s3 to s5, s7 to s9, s4 to s6, and s8 to s10, so as to have, in each comparison, only nasal or only temporal saccades, with centripetal and centrifugal saccades initiated from the same eccentricity with respect to the center of the screen. In this way, the naso-temporal asymmetry could not interfere in our measure of the centripetal-centrifugal asymmetry, and vice versa.

abducting eye). This was also done to have a look to complete data (the subsequent analyses were restricted to some of the conditions). The NTAs were also examined by restricting this analysis to the comparison of leftward and rightward saccades initiated from the center of the screen (see Figure 2b). This analysis was done for two reasons: (a) to compare our data with previous studies investigating the NTAs which mostly involved saccades from the center of the screen, and (b) to start from the only position from which leftward and rightward saccades are both centrifugal. Indeed, if we had compared leftward and rightward saccades of one of the eyes from eccentric positions, for instance from -5° (saccades s4 and s5 on Figure 2), we would have compared a temporal and a nasal saccade, but also a centripetal and a centrifugal saccade.

CCAs were analyzed by running a repeated-measures ANOVA with the following factors: paradigm (step/overlap), recorded eye (left/right), target hemifield (temporal/nasal), saccade direction relative to the straight-ahead direction (centrifugal/centripetal), and center proximity (starting position at 5° or 10° away from the central position). As illustrated in Figure 2c, CCAs were thus assessed by comparing centripetal saccades to centrifugal saccades for each eye initiated from a given center proximity. In details, we opposed saccades s3 to s5, s7 to s9, s4 to s6, and s8 to s10 of Figure 2c. Note that this analysis excluded saccades starting from the center of the screen as centripetal saccades cannot be initiated from this location. This analysis allowed us (a) for each eye, to compare centripetal and centrifugal saccades initiated from the

same center proximity (at 5° or 10°) and toward the same hemifield (temporal or nasal), and also (b) to study the relationship between the CCA and the NTA by examining directly the interaction between the direction relative to the straight-ahead direction (centrifugal/centripetal) and the target hemifield (temporal/nasal).

In the Results section, we present results with $M \pm SD$.

Results

Latency, amplitude, and duration as weak indicators of asymmetries in saccades

Because saccadic latencies were not distributed normally, we examined the initiation time of saccades through the promptness of the saccades (in s^{-1}), which corresponds to the inverse of the saccade latencies (Camors et al., 2016). Overall, we found a significant main effect of the paradigm, $F(1, 27) = 4.83$, $p < 0.05$, with promptness of $5.17 \pm 0.77 s^{-1}$ (i.e., latency of 198 ± 30 ms) in the step block and of $4.83 \pm 0.76 s^{-1}$ (i.e., latency of 213 ± 37 ms) in the overlap block. The step and overlap blocks therefore did involve respectively reactive and voluntary saccades. The analyses relative to the NTA, either by comparing temporal and nasal saccades made by the abducting and the adducting eyes (Figure 2a) or by focusing on leftward and rightward saccades initiated from the center of the screen for each eye (Figure 2b), both indicated a significant interaction between the recorded eye (left/right) and the saccade direction (leftward/rightward) respectively, $F(1, 27) = 6.71$, $p < 0.02$ and $F(1, 27) = 8.75$, $p < 0.01$, suggesting higher promptness (hence shorter latencies) for temporal than for nasal saccades. However, because all the observed effects corresponded to latency differences smaller than 2 ms, and thus under the refresh rate of the eye tracker, we concluded to an absence of any NTA on saccade promptness in our data. Similarly, when focusing on saccades initiated from eccentric locations (Figure 2c), centripetal saccades did not differ from centrifugal saccades, $F(1, 27) = 3.33$, $p > 0.05$, and this factor was not involved in any interaction (all $ps > 0.10$). Therefore, our data do not show either CCA on saccade promptness.

For saccade amplitudes, we found no effect of paradigm (step or overlap blocks) and no effect of saccade direction (leftward or rightward saccades), both $F < 1$. The examination of the NTA was done either by comparing temporal and nasal saccades made by the abducting and the adducting eyes (Figure 2a) or by focusing on leftward and rightward saccades initiated from the center of the screen for each eye

(Figure 2b). Both analyses indicated a significant interaction between the recorded eye and saccade direction, respectively $F(1, 27) = 29.1$, $p < 0.0001$ and $F(1, 27) = 12.8$, $p < 0.002$, suggesting larger amplitudes for temporal than for nasal saccades. However, the magnitude of the observed differences was too small (0.1° to 0.2°) to conclude to the existence of a NTA on this variable. Concerning the CCA, the analysis of saccades initiated from eccentric locations (Figure 2c) revealed a significant interaction between the direction relative to the straight-ahead direction (centripetal/centrifugal) and the target hemifield (temporal/nasal), $F(1, 27) = 8.13$, $p < 0.01$, with larger amplitude for centrifugal nasal saccades than for centripetal nasal saccades ($4.68 \pm 0.38^\circ$ vs. $4.55 \pm 0.32^\circ$, $p < 0.001$) but no difference on temporal saccades ($4.80 \pm 0.39^\circ$ vs. $4.79 \pm 0.33^\circ$, $p > 0.98$). Again, even if the reported differences reached the significance threshold and seem to suggest a first modulation of the CCA by the NTA, they have to be interpreted with caution because of their weak magnitude.

Finally, the analyses on saccade duration did not show any NTA. Indeed, no interaction was found between the recorded eye and saccade direction when we compared saccades made by the abducting and the adducting eyes or when we focused on saccades initiated from the center of the screen for each eye (both $F < 1$). However, the analysis on data from the abducting and adducting eyes (Figure 2a) showed a main effect of saccade starting position, $F(4, 108) = 6.32$, $p < 0.0002$, and a significant interaction between this latter factor and saccade direction, $F(4, 108) = 25.1$, $p < 0.0001$. Posthoc comparisons suggest that leftward saccades starting from positions -10° (39.8 ± 4.7 ms) and -5° (40.5 ± 4.3 ms) were longer than rightward saccades starting from the same positions (37.5 ± 3.4 ms and 37.8 ± 3.1 ms, respectively; both $ps < 0.0002$). Note that in this situation, leftward saccades were centrifugal whereas rightward saccades were centripetal. This pattern was reversed for saccades initiated from $+5^\circ$, with rightward saccades (40.0 ± 3.4 ms, centrifugal) longer than leftward saccades (39.0 ± 4.3 ms, centripetal; $p < 0.015$). However, when executed from position $+10^\circ$, leftward saccades were longer (39.4 ± 4.3 ms) than rightward saccades (38.2 ± 3.4 ms; $p < 0.003$), even if the former were centripetal. This interaction could thereby be the reflection of a CCA on saccade duration, but again, the small differences were very close to the temporal resolution of the eye tracker. This CCA has also been found during the analysis of saccades from eccentric locations (Figure 2c) with an effect of the direction of the saccade relative to the straight-ahead direction, $F(1, 27) = 27.1$, $p < 0.0001$. Actually, centrifugal saccades had longer duration (39.7 ± 4 ms) than centripetal saccades (38.5 ± 4 ms). This factor interacted with target hemifield, $F(1, 27) =$

23.7, $p < 0.0001$, showing that the difference between centrifugal and centripetal saccades was actually significant on nasal saccades (40.1 ± 4.2 ms vs. 38.1 ± 3.8 ms; $p < 0.0002$) but not on temporal saccades (39.2 ± 4 ms vs. 38.8 ± 4 ms; $p > 0.15$). Again, the small size of the reported effects recommends interpreting them with caution.

To conclude, the analyses performed on saccade duration did not reveal any clear NTA but showed a small CCA for nasal saccades. Remember that the CCA found on saccade duration by Collewyn et al. (1988) and Pelisson and Prablanc (1988) was actually due to a longer deceleration phase of centrifugal than centripetal saccades. To investigate whether the CCA found in our data was also due to an asymmetry on saccade velocity patterns, we ran an ANOVA on saccade skewness. This analysis did not reveal any difference in the shape of the velocity profiles between centripetal and centrifugal saccades. This suggests that the small differences in saccade duration we observed here were not due to differences in duration of the acceleration and deceleration phases.

Peak velocity as a great indicator of asymmetries in saccades

Overall, our analysis done on the complete set of data (Figure 2a) revealed a main effect of the paradigm, $F(1, 27) = 11.6$, $p < 0.003$, with higher peak velocities in the step block ($229 \pm 35^\circ/\text{s}$) than in the overlap block ($219 \pm 36^\circ/\text{s}$), as well as a main effect of the saccade starting position, $F(4, 108) = 5.02$, $p < 0.001$, but no effect of the recorded eye nor of saccade direction (both $F < 1$). We however found a significant interaction between saccade direction and the recorded eye, $F(1, 27) = 31.23$, $p < 0.0001$, which revealed higher peak velocity for leftward saccades from the left eye ($233 \pm 39^\circ/\text{s}$) than for leftward saccades from the right eye ($216 \pm 30^\circ/\text{s}$) and higher peak velocity for rightward saccades from the right eye ($233 \pm 39^\circ/\text{s}$) than for rightward saccades from the left eye ($215 \pm 31^\circ/\text{s}$, both $ps < 0.005$). In other words, this interaction showed higher peak velocity for saccades from the abducting eye than for saccades from the adducting eye. Importantly, the triple interaction with paradigm (step/overlap) was not significant ($p > 0.05$), suggesting that the velocity advantage for temporal saccades was observed similarly for both reactive and voluntary saccades. The triple interaction between saccade direction (leftward/rightward), recorded eye (left eye/right eye), and saccade starting position (-10° , -5° , 0° , $+5^\circ$, $+10^\circ$) was significant, $F(4, 108) = 3.66$, $p < 0.01$. This interaction is illustrated in Figure 3 and clearly shows that leftward saccades from the left eye and rightward saccades from the right eye (i.e., the temporal

saccades) have higher peak velocity than rightward saccades from the left eye and leftward saccades from the right eye (i.e., the nasal saccades), and this for all the starting positions. This interaction thus confirms that saccade peak velocity shows robust NTA. Note that this asymmetry found between abducting and adducting eyes is reinforced by the analysis restricted to saccades from the center of the screen (Figure 2b), which also exhibits a strongly significant interaction between saccade direction and recorded eye, $F(1, 27) = 26.9$, $p < 0.0001$. Posthoc comparisons showed higher peak velocity for leftward saccades from the left eye ($230 \pm 40^\circ/\text{s}$) than for rightward saccades from the left eye ($215 \pm 31^\circ/\text{s}$) and higher peak velocity for rightward saccades from the right eye ($232 \pm 38^\circ/\text{s}$) than for leftward saccades from the right eye ($216 \pm 31^\circ$), both $ps < 0.01$). In other words, this interaction showed that temporal saccades had consistently higher peak velocity than nasal saccades.

The analysis of the triple interaction between saccade direction (leftward/rightward), recorded eye (left eye/right eye), and saccade starting position, -10° , -5° , 0° , $+5^\circ$, $+10^\circ$ (see above) is particularly interesting as it reveals a modulation of the CCA by the NTA. Indeed, as illustrated in Figure 3, there is a strong CCA on temporal saccades (i.e., leftward saccades from the left eye and rightward saccades from the right eye) with higher peak velocity for centripetal (squares in Figure 3) than centrifugal (triangles in Figure 3) saccades. The CCA observed for temporal saccades seemed stronger when saccades started from a location 10° than 5° away from the center of the screen. The significance threshold was nevertheless reached for both starting locations (all $ps < 0.05$). A very different pattern was found for nasal saccades (i.e., rightward saccades from the left eye and leftward saccades from the right eye). When nasal saccades were initiated at 5° away from the center of the screen, peak velocity never differed between centrifugal and centripetal saccades, neither for the left eye ($p > 0.11$) or for the right eye ($p > 0.99$). Nonetheless, the centripetal nasal saccades initiated at 10° away from the center of the screen have significantly higher peak velocity than centrifugal nasal saccades, for both eyes (all $ps < 0.01$). This latter effect is however much weaker than for temporal saccades.

These results regarding the CCA are corroborated by the analysis restricted to saccades starting from eccentric locations (Figure 2c), which revealed a main effect of saccade direction relative to the straight-ahead direction, $F(1, 27) = 27.6$, $p < 0.0001$, with higher peak velocity for centripetal ($229 \pm 39^\circ/\text{s}$) than centrifugal ($220 \pm 33^\circ/\text{s}$) saccades. This factor interacted with target hemifield (temporal/nasal), $F(1, 27) = 42.8$, $p < 0.0001$, showing that the difference in peak velocity between centripetal and centrifugal saccades is significant for the temporal ($241 \pm 41^\circ/\text{s}$ vs. $225 \pm 35^\circ/\text{s}$; $p <$

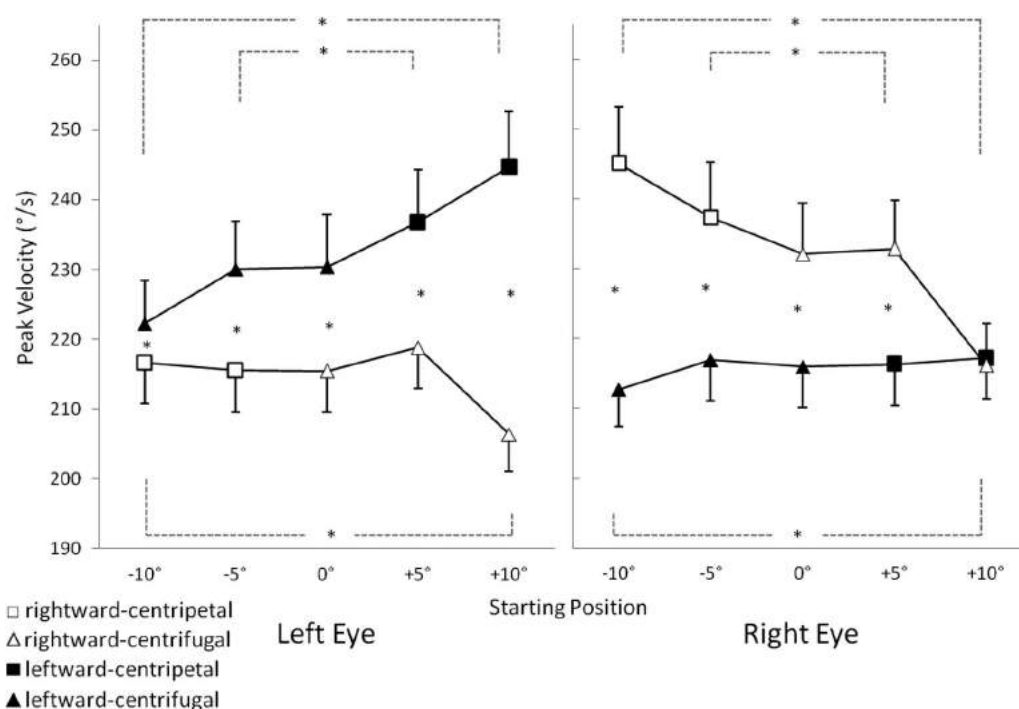


Figure 3. Saccadic peak velocity as a function of starting position, saccadic direction, and recorded eye. Left and right panels refer to data from the left and from the right eye, respectively. Black and white symbols refer to leftward and rightward saccades and squares and triangles refer to centripetal and centrifugal saccades, respectively. Error bars represent standard errors of the mean and asterisks indicate significant differences at $p < 0.05$.

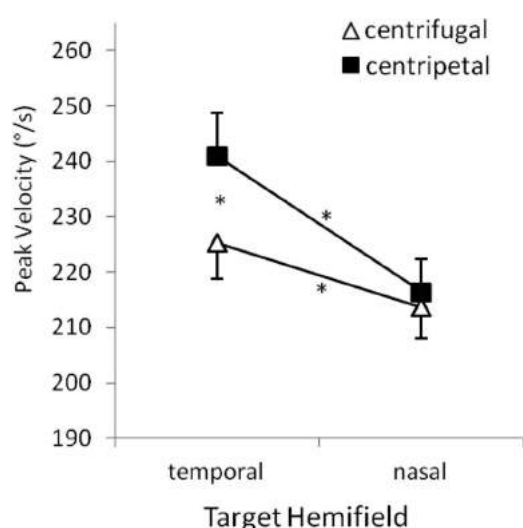


Figure 4. Saccadic peak velocity as a function of target hemifield and direction relative to the straight-ahead direction. For each target hemifield (temporal or nasal), centripetal saccades are indicated by black squares and centrifugal saccades by white triangles. Error bars represent standard errors of the mean, and asterisks indicate significant differences at $p < 0.05$.

0.0002) but not for the nasal saccades ($216 \pm 31^\circ/\text{s}$ vs. $214 \pm 30^\circ/\text{s}$; $p > 0.20$). This interaction, illustrated in Figure 4, confirmed that temporal saccades always have higher peak velocity than nasal saccades, but that the CCA exists only for temporal saccades and not for nasal saccades.

To sum up, our results on saccadic peak velocity indicate a strong NTA with higher peak velocity for temporal than for nasal saccades. We found a CCA with higher peak velocity for centripetal than for centrifugal saccades, but only when saccades were temporal. The CCA seems strongly attenuated when the saccade was made by the adducting eye (i.e., for nasal saccades). Note that the effects observed here were present independently of the saccade type (reactive/voluntary) as they were similar for the step block and for the overlap block.

Importantly, the effects described here at the population level are also observed on individual data. Figure 5 shows the averaged individual differences between peak velocity of centripetal and centrifugal saccades initiated from eccentric positions for each of the 28 participants, for temporal and nasal saccades separately. In order to test each centripetal-centrifugal difference at the individual level, we calculated Cohen's d for nasal and temporal saccades separately. Cohen's d tests were more informative than Student t tests because each comparison involved a very large number

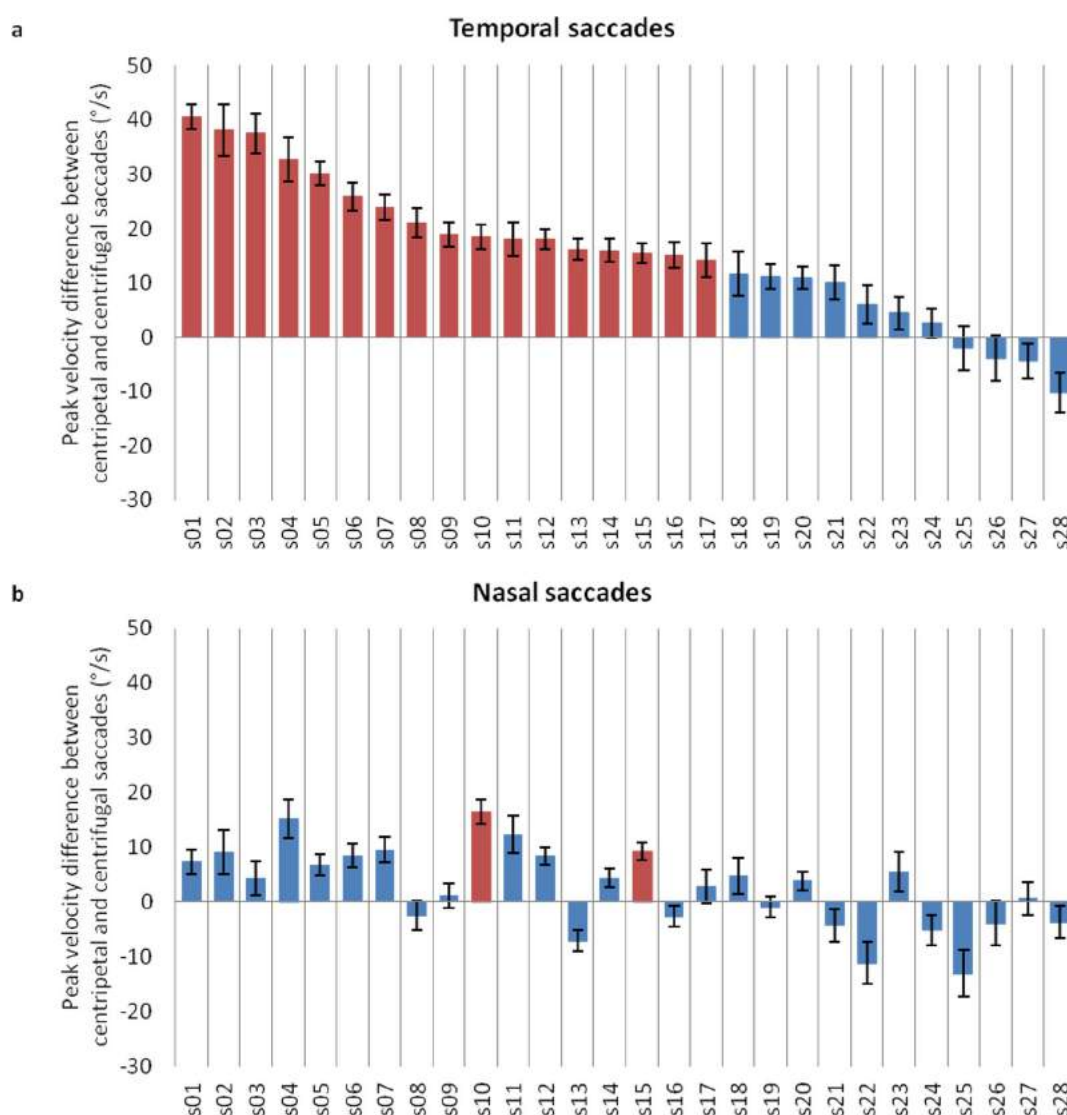


Figure 5. Individual results on peak velocity for the 28 participants. Each bar corresponds to one of the 28 participants and represents the saccadic peak velocity difference between centripetal and centrifugal saccades, separately for temporal (panel a) and nasal (panel b) saccades. Positive differences indicate higher peak velocity for centripetal than for centrifugal saccades whereas negative differences indicate the reverse. Red and blue bars represent differences with Cohen's $d \geq 0.5$ and < 0.5 , respectively.

of saccades (from 236 to 598) and thus the great majority of the comparisons led to significant differences. We considered as reliable the effects associated with a Cohen's $d \geq 0.5$ (indicated in red in Figure 5). This threshold has been chosen (a) because we used small saccades with amplitudes around 5° and the asymmetries of the saccadic system are known to be weakened on small saccades (Becker, 1989; Chen, Hung, Quinet, & Kosek, 2013; Collewyn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988), (b) because an effect of $d = 0.5$ means that the effect magnitude is at least of $1/2$ standard deviation which can be considered as reliable (Cohen, 1992). This analysis shows that on nasal saccades only 2/28 participants exhibit a reliable recentering bias on peak velocity. Conversely, on

temporal saccades 17/28 participants have a reliable velocity advantage for centripetal saccades. Importantly, a χ^2 test ran on these proportions of participants was highly significant ($\chi^2 = 8.96$, $df = 1$, $p < 0.003$), showing that the CCA is present on temporal saccades but not on nasal saccades.

Discussion

The current study involved leftward and rightward saccades initiated from five different locations along the horizontal axis to induce centripetal and centrifugal saccades. Moreover, binocular recordings of eye

movements allowed us to compare saccades from the abducting and adducting eyes, and to compare temporal and nasal saccades initiated from the center of the screen. This procedure was used to systematically investigate the presence of CCA and NTA on saccadic parameters. CCA and NTA are two known asymmetries, usually studied separately in the literature. In other words, previous papers focused either on the CCA or on the NTA. Here, we tested them together. More precisely, our study was aimed at examining which of the two asymmetries takes over the other in case of a contentious situation (i.e., when a saccade is both centripetal and nasal or both centrifugal and temporal). Moreover, we investigated whether NTA and CCA differ between reactive and voluntary saccades by using step and overlap paradigms.

At first sight our results could suggest the presence of NTAs on saccade promptness and amplitude. However, the magnitudes of the effects that we found are too small (2 ms and 0.2° , both under the resolutions of our eye tracker) to conclude to NTAs. This is consistent with studies reporting no NTA on saccade latency (Bompas et al., 2008; Honda, 2002; Rafal et al., 1991) and amplitude (Kristjánsson et al., 2004; Walker et al., 2000). The few studies reporting NTAs on saccadic latency (Walker et al., 2000) or amplitude (Collewijn et al., 1988) also found very small differences close to the resolution limits of the measurements. Similarly, we observed very weak CCAs on saccade amplitude and duration, with centripetal saccades exhibiting higher amplitude and shorter duration than centrifugal saccades. Again, the effects were very small (0.13° and 2 ms) but nonetheless comparable to the ones found in the literature, including studies using the same eye tracker (Camors et al., 2016).

The saccadic parameter on which both the literature and our results exhibit clear and strong asymmetries is peak velocity. Saccadic peak velocity is higher for temporal than for nasal saccades (Collewijn et al., 1988; Cook et al., 1966; Fricker, 1971; Hyde, 1959; Jóhannesson & Kristjánsson, 2013; Robinson, 1964), and higher for centripetal than for centrifugal saccades (Abel et al., 1979; Camors et al., 2016; Collewijn et al., 1988; Frost & Pöppel, 1976; Inchingolo et al., 1987; Jürgens et al., 1981; Pelisson & Prablanc, 1988). Importantly, the magnitude of about $20^\circ/\text{s}$ we found for both the NTA and the CCA is well above the resolution of our eye tracker (about $4^\circ/\text{s}$). Moreover, we observed these asymmetries on peak velocities for both reactive and voluntary saccades, elicited respectively by step and overlap paradigms in separate blocks. This finding confirms that our experimental procedure leads to robust NTA and CCA on peak velocity, whether the saccade is reactive or voluntary. This is consistent with the study of Kristjánsson et al. (2004) reporting NTA on peak velocities both for reactive prosaccades and

voluntary antisaccades. The NTA and CCA therefore seem very robust on saccadic peak velocity whereas they are sometimes found and sometimes not on saccade latency and amplitude (Bompas et al., 2008; Collewijn et al., 1988; Honda, 2002; Kristjánsson et al., 2004; Rafal et al., 1991; Walker et al., 2000). This could be explained by the fact that saccade velocity is less sensitive to top-down influences (attention, decision-making...) than the other saccadic parameters (Galley, 1989; see also Di Stasi, Catena, Canas, Macknik, & Martinez-Conde, 2013; Leigh & Zee, 2006). Indeed, the NTA and CCA may be present on saccade latency and amplitude, but the top-down influences on these parameters may counteract with their observation.

Our results on saccadic peak velocity show that the CCA can be modulated according to the temporal or nasal characteristic of the saccade. Indeed, while we found a quite robust NTA whatever the saccade starting position or the recorded eye (see Figures 3 and 4), the CCA was much weaker for nasal than for temporal saccades (see Figure 4). Therefore, our results show that the velocity advantage of centripetal saccades is only present for temporal (abducting) saccades and not for nasal (adducting) saccades. Note, however, that individual data presented on Figure 5a show that 39% of the participants (11/28) do not show a reliable CCA on temporal saccades. This can be related to the small saccade amplitude tested here (5°). Indeed, the advantage for centripetal saccades has been found higher for large than for small saccades (Becker, 1989; Chen et al., 2013; Collewijn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988). It is thus possible that larger saccades would have led to larger asymmetries between centripetal and centrifugal saccades. Moreover, we know that there is some variability in the asymmetries of the saccadic system (e.g., Boghen et al., 1974; Camors et al., 2016; Collewijn et al., 1988). For instance, the proportion of participants who do not show a CCA on peak velocities is similar in the Camors et al.'s (2016) study involving 8° centripetal and centrifugal saccades (40% of the participants, 8/20). This individual variability on saccadic peak velocities is still to be explained, and further research should be carried out to investigate its origins. Nonetheless, our individual data still show that the majority of the participants exhibit no CCA on peak velocities of nasal saccades while they show a reliable velocity advantage for centripetal compared to centrifugal saccades when the target is presented in the temporal hemifield. Thus, when present, the CCA is only found on temporal saccades.

Our results suggest that the recentering bias (i.e., the CCA) exists only for saccades of the abducting eye, which is the eye closest to the straight-ahead direction before the saccade. This finding is of great importance as research is currently being carried on to understand

the nature and the role of the straight-ahead preference (Camors et al., 2016; Durand et al., 2010; Przybyszewski, Kagan, & Snodderly, 2014; Strappini et al., 2015). Indeed, the straight-ahead direction represents a default gaze location in which the eye-centered and head-centered reference frames are aligned (Durand et al., 2010; Kardamakis & Moschovakis, 2009; Tatler, 2007). The advantage for centripetal saccades has therefore been explained by a return of the gaze to the default coordinate of the eye-centered and head-centered spaces (Krebs et al., 2012, 2010). Another interpretation proposes that the advantage for centripetal saccades is behaviorally driven, to quickly keep one's attention on the stimuli presented straight-ahead, which are potential obstacles for locomotion (Camors et al., 2016; Durand et al., 2010). Indeed, these studies suggest that stimuli presented straight-ahead benefit from a privileged visual processing in V1 compared to stimuli presented at other locations. Note that in the study of Durand et al. (2010), the authors recorded the activity of neurons of V1 in monkeys while they were exposed either to central or eccentric stimuli. The monkeys therefore did not have to make saccades toward the visual stimuli. In a more recent behavioral study, Camors et al. (2016) asked human participants to perform saccades toward (prosaccade task) or away from (antisaccade task) a stimulus either presented straight-ahead or in the periphery. The stimuli presented centrally triggered saccades with shorter latencies than stimuli presented elsewhere (whichever the centripetal or centrifugal nature of the saccade) and centripetal saccades had higher peak velocities and shorter durations than centrifugal saccades (whichever the central or peripheral position of the stimulus triggering the saccade). As their analyses relied on averaged data from the left and right eyes, the CCA could not be investigated separately for the nasal and temporal hemiretinas. Overall, they concluded to a behavioral advantage for stimuli presented straight-ahead on saccade initiation and for centripetal saccades on saccade execution. Our present results suggest that this velocity advantage for centripetal saccades is present only for the execution of temporal saccades. This precision of the CCA can be explained physiologically with two possible hypotheses.

Firstly, based on the known physiological origins of the NTA and the CCA, we could consider that the NTA originates at the level of the visual pathways (Hubel et al., 1975; Itaya & Van Hoesen, 1983; Sterling, 1973; Tigges & Tigges, 1981; Williams et al., 1995) and the CCA at the level of the extraocular muscles (Koene & Erkelens, 2002; Pelisson & Prablanc, 1988). This would mean that the NTA and the CCA are underpinned by independent physiological asymmetries. According to this assumption, the NTA on saccadic peak velocity could be a result from the

anatomical and functional asymmetries found in the retinotectal and geniculostriate pathways between fibers from the nasal hemiretina and the temporal hemiretina while the CCA could be due to lower mechanical constraints for executing centripetal saccades compared to centrifugal ones. The execution of a centripetal temporal saccade would require the lateral rectus contraction and the medial rectus stretching, and vice versa when a centripetal nasal saccade is executed. Similarly, the execution of a centrifugal temporal saccade would require the lateral rectus contraction while a centrifugal saccade the medial rectus contraction. The fact that we found a CCA restricted to temporal saccades could then suggest that when the medial rectus relaxes (and the lateral rectus contracts), saccades are faster than when the lateral rectus relaxes (and the medial rectus contracts). Note that this is consistent with the interpretation of the NTA found on saccadic peak velocity by Jóhannesson & Kristjánsson (2013) who suggest that the stronger signals from the nasal hemiretina than from the temporal hemiretina may lead to faster contraction of the lateral rectus than of the medial rectus.

Secondly, the modulation of the CCA by the NTA could be seen as resulting from the sharing of structures in the physiological origins of these two asymmetries. The NTA has been shown to have a mixed origin, both in the retinotectal (Hubel et al., 1975; Itaya & Van Hoesen, 1983; Sylvester et al., 2007; Tigges & Tigges, 1981) and in the geniculostriate (Bompas et al., 2008; Tychsen & Burkhalter, 1997; Williams et al., 1995) pathways. Indeed, the NTA is present at all the steps of the geniculostriate pathway: from the retina (Curcio & Allen, 1990) to the LGN (Connolly & Van Essen, 1984; Williams et al., 1995) until V1. In V1, ocular dominance columns made from the inputs of the nasal hemiretina are larger and occupy more area compared to the ocular dominance columns made from the inputs of the temporal hemiretina (Tychsen & Burkhalter, 1997). Similarly, the CCA has been linked to cortical processes (Camors et al., 2016; Krebs et al., 2012, 2010). Saccades toward the straight-ahead direction are proposed to be faster because they realign the head-centered and eye-centered reference frames (Krebs et al., 2012, 2010). This results in a negative deflection in parieto-occipital regions contralateral to the future gaze location shorter in duration and weaker prior to centripetal than centrifugal saccades (Krebs et al., 2012, 2010). Moreover, the study of Rieger, Schoenfeld, Heinze, and Bodis-Wollner (2008) shows that the earliest cortical structure coding saccades in a head/body centered egocentric reference frame is V1. Therefore, in agreement with previous studies (Durand et al., 2010; Krebs et al., 2012, 2010; Rieger et al., 2008), we suggest that the recentering bias could be linked to V1. In this case, stimuli presented straight-

ahead induce an enhanced neural activity in V1 (Durand et al., 2010; Przybyszewski et al., 2014; Strappini et al., 2015). Thereby, we speculate that the potential common structure to the proposed origins of both NTA and CCA could be V1 and that the CCA restricted to temporal saccades could be physiologically driven by asymmetries in V1. More precisely, the advantage of centripetal saccades could be present only when saccades are driven by stimuli presented in the temporal hemifield, and thus projected on the nasal hemiretina. So, in V1, the CCA might then be present only for columns receiving inputs from the nasal hemiretina but not for columns receiving inputs from the temporal hemiretina.

One question, however, remains: how asymmetries in V1 can lead to asymmetries on saccadic peak velocities? At the neurophysiological level, saccadic peak velocity corresponds to the peak burst firing frequency of the excitatory burst neurons (EBN) of the PPRF (see Corneil & Munoz, 2014; Galley, 1989; Leigh & Zee, 2006; Sparks, 2002). To trigger a saccade toward a visual target, these premotor neurons receive signals from the intermediate and deeper layers of the SC (SCi) in which an oculocentrically coded motor map codes the amplitude and direction of the saccade in polar coordinates. Importantly, the SCi receive signals from the parietal and frontal eye fields (PEF and FEF, respectively), two cortical structures involved in the generation of reactive and voluntary saccades (Corneil & Munoz, 2014; Leigh & Zee, 2006; Sparks, 2002; White & Munoz, 2011). The FEF also receives signals from the PEF, which directly receives the visual information from V1. Overall, the generation of reactive saccades is controlled by the V1-PEF-SCi pathway, and the generation of voluntary saccades by the V1-PEF-FEF-SCi pathway. The SCi then send the motor command to the brainstem saccadic generator. We propose that the asymmetries found in the geniculostriate pathway, from the retina to V1, might also be present in the projections from V1 to the PEF, FEF, and SCi, and therefore reflected on the peak velocity of the upcoming saccade. Note that Jóhannesson and Kristjánsson (2013) have already proposed that the NTA could be present in the projections from the FEF to the SC. Moreover, Bompas et al. (2008) suggested that NTA found in the geniculostriate pathway could also be present after V1, in the cortical pathway involved in the saccade target selection. However, as the authors pointed out in their discussion, there is no evidence that information from the left and the right eyes are dissociated in signals reaching the target selection level. This is why the presence of NTA and CCA after V1 still has to be demonstrated.

Further research is needed to test the different physiological interpretations we proposed here to

account for the modulation of CCA by the NTA. Physiological recordings of extraocular muscles activity or/and of V1 activity during centripetal temporal saccades and centripetal nasal saccades could clarify the physiological explanations of the CCA restricted to temporal saccades we revealed here.

Keywords: saccadic eye movements, asymmetries, naso-temporal, centripetal-centrifugal, binocular

Acknowledgments

The authors thank the two anonymous reviewers for their helpful comments and suggestions. The authors also gratefully acknowledge their colleague Dr. Nadia Alahyane for proofreading.

Commercial relationships: none.

Corresponding author: Jérôme Tagu.

Email: jerome.tagu@parisdescartes.fr.

Address: Laboratoire Vision Action Cognition, Institut de Psychologie, Université Paris Descartes, Boulogne-Billancourt, France.

Footnote

¹ Note that we reanalyzed our data by filtering outliers (1) with a more conventional method (discarding trials above and below 2.5 *SD*, for a total of 8.64% of the trials) and (2) without applying any filter of the outliers (discarding only anticipatory trials with latency <80 ms and trials with latency >800 ms, for a total of 3.29% of the trials). The results were similar whichever the filtering method. Overall, these follow-up analyses show that our main results on peak velocity showing that the CCA is found for temporal saccades only is very robust because it is observed whichever the filtering method.

References

- Abel, L. A., Dell'Osso, L. F., Daroff, R. B., & Parker, L. (1979). Saccades in extremes of lateral gaze. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 18(3), 324–327. [PubMed] [Article]
- Alahyane, N., Lemoine-Lardennois, C., Tailhefer, C., Collins, T., Fagard, J., & Doré-Mazars, K. (2016). Development and learning of saccadic eye movements in 7-to 42-month-old children. *Journal of Vision*, 16(1):6, 1–12, doi:10.1167/16.1.6. [PubMed] [Article]

- Antoniades, C. A., Xu, Z., Mason, S. L., Carpenter, R. H. S., & Barker, R. A. (2010). Huntington's disease: Changes in saccades and hand-tapping over 3 years. *Journal of Neurology*, 257(11), 1890–1898, doi.org/10.1007/s00415-010-5632-2.
- Becker, W. (1989). The neurobiology of saccadic eye movements. Metrics. In R. H. Wurtz & M. E. Goldberg (Eds.), *Reviews of oculomotor research*, 3, (pp. 13–66). Michigan: Elsevier.
- Boghen, D., Troost, B. T., Daroff, R. B., Dell'osso, L. F., & Birkett, J. E. (1974). Velocity characteristics of normal human saccades. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 13(8), 619–623. [PubMed] [Article]
- Bompas, A., Sterling, T., Rafal, R. D., & Sumner, P. (2008). Naso-temporal asymmetry for signals invisible to the retinotectal pathway. *Journal of Neurophysiology*, 100(1), 412–421, doi.org/10.1152/jn.90312.2008.
- Camors, D., Trotter, Y., Pouget, P., Gilardeau, S., & Durand, J.-B. (2016). Visual straight-ahead preference in saccadic eye movements. *Scientific Reports*, 6, 23124, doi.org/10.1038/srep23124.
- Carling, K. (2000). Resistant outlier rules and the non-Gaussian case. *Computational Statistics & Data Analysis*, 33(3), 249–258, doi.org/10.1016/S0167-9473(99)00057-2.
- Chen, L. L., Hung, L. Y., Quinet, J., & Kosek, K. (2013). Cognitive regulation of saccadic velocity by reward prospect. *European Journal of Neuroscience*, 38(3), 2434–2444, doi.org/10.1111/ejn.12247.
- Cohen, J. (1992). Statistical power analysis. *Current Directions in Psychological Science*, 1(3), 98–101, doi.org/10.1111/1467-8721.ep10768783.
- Collewijn, H., Erkelens, C. J., & Steinman, R. M. (1988). Binocular co-ordination of human horizontal saccadic eye movements. *The Journal of Physiology*, 404, 157–182.
- Connolly, M., & Van Essen, D. (1984). The representation of the visual field in parvocellular and magnocellular layers of the lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *The Journal of Comparative Neurology*, 226(4), 544–564, doi.org/10.1002/cne.902260408.
- Cook, G., Stark, L., & Zuber, B. L. (1966). Horizontal eye movements studied with the on-line computer. *Archives of Ophthalmology*, 76(4), 589–595.
- Corneil, B. D., & Munoz, D. P. (2014). Overt responses during covert orienting. *Neuron*, 82(6), 1230–1243, doi.org/10.1016/j.neuron.2014.05.040.
- Curcio, C. A., & Allen, K. A. (1990). Topography of ganglion cells in human retina. *The Journal of Comparative Neurology*, 300(1), 5–25, doi.org/10.1002/cne.903000103.
- Di Stasi, L. L., Catena, A., Canas, J. J., Macknik, S. L., & Martinez-Conde, S. (2013). Saccadic velocity as an arousal index in naturalistic tasks. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 37(5), 968–975, doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.03.011.
- Durand, J.-B., Trotter, Y., & Celebrini, S. (2010). Privileged processing of the straight-ahead direction in primate area V1. *Neuron*, 66(1), 126–137.
- Fricke, S. J. (1971). Dynamic measurements of horizontal eye motion I. Acceleration and velocity matrices. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 10(9), 724–732. [PubMed] [Article]
- Frost, D., & Pöppel, E. (1976). Different programming modes of human saccadic eye movements as a function of stimulus eccentricity: Indications of a functional subdivision of the visual field. *Biological Cybernetics*, 23(1), 39–48, doi.org/10.1007/BF00344150.
- Fuchs, A. F., Kaneko, C. R. S., & Scudder, C. A. (1985). Brainstem control of saccadic eye movements. *Annual Review of Neuroscience*, 8(1), 307–337, doi.org/10.1146/annurev.ne.08.030185.001515.
- Galley, N. (1989). Saccadic eye movement velocity as an indicator of (de) activation: A review and some speculations. *Journal of Psychophysiology*, 3, 229–244.
- Honda, H. (2002). Idiosyncratic left–right asymmetries of saccadic latencies: Examination in a gap paradigm. *Vision Research*, 42(11), 1437–1445, doi.org/10.1016/S0042-6989(02)00050-0.
- Hubel, D. H., LeVay, S., & Wiesel, T. N. (1975). Mode of termination of retinotectal fibers in macaque monkey: An autoradiographic study. *Brain Research*, 96(1), 25–40, doi.org/10.1016/0006-8993(75)90567-3.
- Hyde, J. E. (1959). Some characteristics of voluntary human ocular movements in the horizontal plane. *American Journal of Ophthalmology*, 48(1), 85–94, doi.org/10.1016/0002-9394(59)90290-9.
- Inchingolo, P., Spanio, M., & Bianchi, M. (1987). The characteristic peak velocity—Mean velocity of saccadic eye movements in man. In J. K. O'Regan & A. Lévy-Schoen (Eds.), *Eye Movements from Physiology to Cognition: Selected/Edited Proceedings of the Third European Conference on Eye Movements*, Dourdan, France (pp. 17–26). North-Holland: Elsevier.
- Itaya, S. K., & Van Hoesen, G. W. (1983). Retinal projections to the inferior and medial pulvinar nuclei in the old-world monkey. *Brain Research*,

- 269(2), 223–230, doi.org/10.1016/0006-8993(83)90131-2.
- Jóhannesson, O. I., Ásgeirsson, A. G., & Kristjánsson, A. (2012). Saccade performance in the nasal and temporal hemifields. *Experimental Brain Research*, 219(1), 107–120. https://doi.org/10.1007/s00221-012-3071-2
- Jóhannesson, O. I., & Kristjánsson, A. (2013). Violating the main sequence: Asymmetries in saccadic peak velocities for saccades into the temporal versus nasal hemifields. *Experimental Brain Research*, 227(1), 101–110, doi.org/10.1007/s00221-013-3490-8.
- Jürgens, R., Becker, W., & Kornhuber, H. H. (1981). Natural and drug-induced variations of velocity and duration of human saccadic eye movements: Evidence for a control of the neural pulse generator by local feedback. *Biological Cybernetics*, 39(2), 87–96, doi.org/10.1007/BF00336734.
- Kapoula, Z., & Robinson, D. A. (1986). Saccadic undershoot is not inevitable: Saccades can be accurate. *Vision Research*, 26(5), 735–743, doi.org/10.1016/0042-6989(86)90087-8.
- Kardamakis, A. A., & Moschovakis, A. K. (2009). Optimal control of gaze shifts. *Journal of Neuroscience*, 29(24), 7723–7730, doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5518-08.2009.
- Koene, A. R., & Erkelens, C. J. (2002). Cause of kinematic differences during centrifugal and centripetal saccades. *Vision Research*, 42(14), 1797–1808.
- Krebs, R. M., Boehler, C. N., Zhang, H. H., Schoenfeld, M. A., & Woldorff, M. G. (2012). Electrophysiological recordings in humans reveal reduced location-specific attentional-shift activity prior to recentering saccades. *Journal of Neurophysiology*, 107(5), 1393–1402, doi.org/10.1152/jn.00912.2010.
- Krebs, R. M., Schoenfeld, M. A., Boehler, C. N., Song, A. W., & Woldorff, M. G. (2010). The saccadic recentering bias is associated with activity changes in the human superior colliculus. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4:193, 1–12, doi.org/10.3389/fnhum.2010.00193.
- Kristjánsson, Á., Vandenbroucke, M. W. G., & Driver, J. (2004). When pros become cons for anti- versus prosaccades: Factors with opposite or common effects on different saccade types. *Experimental Brain Research*, 155(2), 231–244, doi.org/10.1007/s00221-003-1717-9.
- Kulesz, P. A., Tian, S., Juranek, J., Fletcher, J. M., & Francis, D. J. (2015). Relations between volumetric measures of brain structure and attentional function in spina bifida: Utilization of robust statistical approaches. *Neuropsychology*, 29(2), 212–225, doi.org/10.1037/neu0000166.
- Leigh, R. J., & Zee, D. S. (2006). The saccadic system. In R. J. Leigh & D. S. Zee (Eds.), *The neurology of eye movements* (4th ed., pp. 108–187). New York: Oxford University Press.
- Lemoine-Lardennois, C., Alahyane, N., Tailhefer, C., Collins, T., Fagard, J., & Doré-Mazars, K. (2016). Saccadic Adaptation in 10–41 Month-Old Children. *Frontiers in human neuroscience*, 10, doi.org/10.3389/fnhum.2016.00241.
- Letham, B., & Raij, T. (2011). Statistically robust measurement of evoked response onset latencies. *Journal of Neuroscience Methods*, 194(2), 374–379, doi.org/10.1016/j.jneumeth.2010.10.016.
- Ling, L., Fuchs, A., Siebold, C., & Dean, P. (2007). Effects of initial eye position on saccade-related behavior of abducens nucleus neurons in the primate. *Journal of Neurophysiology*, 98(6), 3581–3599, doi.org/10.1152/jn.00992.2007.
- Miyoshi, T., Hiwatashi, S., Kishimoto, S., & Tamada, A. (1981). Dissociation of the eyes in saccadic movement. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 374(1), 731–743.
- Moschovakis, A. K., & Highstein, S. M. (1994). The anatomy and physiology of primate neurons that control rapid eye movements. *Annual Review of Neuroscience*, 17(1), 465–488, doi.org/10.1146/annurev.ne.17.030194.002341.
- Paré, M., & Munoz, D. P. (2001). Expression of a recentering bias in saccade regulation by superior colliculus neurons. *Experimental Brain Research*, 137, 354–368.
- Pelisson, D., & Prablanc, C. (1988). Kinematics of centrifugal and centripetal saccadic eye movements in man. *Vision Research*, 28(1), 87–94, doi.org/10.1016/S0042-6989(88)80009-9.
- Pernet, C. R., McAleer, P., Latinus, M., Gorgolewski, K. J., Charest, I., Bestelmeyer, P. E. G., ... Belin, P. (2015). The human voice areas: Spatial organization and inter-individual variability in temporal and extra-temporal cortices. *Neuroimage*, 119, 164–174, doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.06.050.
- Przybylski, A. W., Kagan, I., & Snodderly, D. M. (2014). Primate area V1: Largest response gain for receptive fields in the straight-ahead direction. *Neuroreport*, 25(14), 1109–1115.
- Rafal, R., Henik, A., & Smith, J. (1991). Extrageniculate contributions to reflex visual orienting in normal humans: A temporal hemifield advantage. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3(4), 322–328, doi.org/10.1162/jocn.1991.3.4.322.

- Rieger, J. W., Schoenfeld, M. A., Heinze, H.-J., & Bodis-Wollner, I. (2008). Different spatial organizations of saccade related BOLD-activation in parietal and striate cortex. *Brain Research*, 1233, 89–97, doi.org/10.1016/j.brainres.2008.07.108.
- Robinson, D. A. (1964). The mechanics of human saccadic eye movement. *The Journal of physiology*, 174(2), 245–264.
- Robinson, D. A. (1981). Control of eye movements. In V. B. Brooks (Ed.), *Handbook of physiology—the nervous system* (Vol. 2, part 2, pp. 1275–1320). Baltimore, MD: Williams and Wilkins.
- Robinson, D. A. (1989). Integrating with Neurons. *Annual Review of Neuroscience*, 12(1), 33–45, doi.org/10.1146/annurev.ne.12.030189.000341.
- Segraves, M. A., & Goldberg, M. E. (1987). Functional properties of corticotectal neurons in the monkey's frontal eye field. *Journal of Neurophysiology*, 58(6), 1387–1419.
- Sommer, M. A., & Wurtz, R. H. (2000). Composition and topographic organization of signals sent from the frontal eye field to the superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 83(4), 1979–2001.
- Sparks, D. L. (2002). The brainstem control of saccadic eye movements. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(12), 952–964, doi.org/10.1038/nrn986.
- Sterling, P. (1973). Quantitative mapping with the electron microscope: Retinal terminals in the superior colliculus. *Brain Research*, 54, 347–354.
- Strappini, F., Pitzalis, S., Snyder, A. Z., McAvoy, M. P., Sereno, M. I., Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2015). Eye position modulates retinotopic responses in early visual areas: A bias for the straight-ahead direction. *Brain Structure and Function*, 220(5), 2587–2601.
- Sylvester, R., Josephs, O., Driver, J., & Rees, G. (2007). Visual fMRI responses in human superior colliculus show a temporal–nasal asymmetry that is absent in lateral geniculate and visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 97(2), 1495–1502, doi.org/10.1152/jn.00835.2006.
- Tachibana, R., Namba, Y., & Noguchi, Y. (2014). Two speed factors of visual recognition independently correlated with fluid intelligence. *PloS One*, 9(5), e97429, doi.org/10.1371/journal.pone.0097429.
- Tatler, B. W. (2007). The central fixation bias in scene viewing: Selecting an optimal viewing position independently of motor biases and image feature distributions. *Journal of Vision*, 7(14):4, 1–17, doi:10.1167/7.14.4. [PubMed] [Article]
- Tigges, J., & Tigges, M. (1981). Distribution of retinofugal and corticofugal axon terminals in the superior colliculus of squirrel monkey. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 20(2), 149–158. [PubMed] [Article]
- Tychsen, L., & Burkhalter, A. (1997). Nasotemporal asymmetries in V1: Ocular dominance columns of infant, adult, and strabismic macaque monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, 388(1), 32–46, doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19971110)388:1<32::AID-CNE3>3.0.CO;2-P.
- Van Gisbergen, J. A., Robinson, D. A., & Gielen, S. (1981). A quantitative analysis of generation of saccadic eye movements by burst neurons. *Journal of Neurophysiology*, 45(3), 417–442.
- Walker, R., Mannan, S., Maurer, D., Pambakian, A. L. M., & Kennard, C. (2000). The oculomotor distractor effect in normal and hemianopic vision. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1442), 431–438.
- White, B. J., & Munoz, D. P. (2011). The superior colliculus. In S. P. Liversedge, I. D. Gilchrist, & S. Everling (Eds.), *The Oxford handbook of eye movements* (pp.195–213). New York: Oxford University Press.
- White, C. T., Eason, R. G., & Bartlett, N. R. (1962). Latency and duration of eye movements in the horizontal plane. *Journal of the Optical Society of America*, 52(2), 210–213.
- Williams, C., Azzopardi, P., & Cowey, A. (1995). Nasal and temporal retinal ganglion cells projecting to the midbrain: Implications for “blindsight.” *Neuroscience*, 65(2), 577–586, doi.org/10.1016/0306-4522(94)00489-R.

6.2.2 Article 4 : Conclusions & Perspectives

Dans l'**Article 4**, nous avons montré que l'ANT et l'ACC étaient intrinsèquement liées, et que la seconde n'était présente que pour les pics de vitesse des saccades dirigées vers la tempe (*i.e.*, saccades vers la droite de l'œil droit et saccades vers la gauche de l'œil gauche). Ce résultat nous a conduit à considérer que si ces deux asymétries étaient liées, elles devaient alors avoir une origine neurophysiologique commune. V1 étant une structure commune aux origines de l'ANT et de l'ACC, nous avons proposé qu'il soit le siège de ces deux asymétries saccadiques. Afin d'expliquer comment des asymétries au niveau de V1 influencent les pics de vitesse des saccades, nous proposons qu'elles se répercutent sur les structures du réseau saccadique auxquelles V1 transmet l'information visuelle, et ce jusqu'au générateur de saccades (voir aussi Bompas et al., 2008; Jóhannesson & Kristjánsson, 2013). Ainsi, des ANT et ACC devraient également être présentes dans les champs oculomoteurs pariétaux et frontaux et dans les colliculi supérieurs pour *in fine* impacter la fréquence maximale de décharge des neurones phasiques excitateurs du générateur des saccades (la formation réticulée pontique paramédiane dans le cas des saccades horizontales), que reflète le pic de vitesse des saccades (voir la section 1.1.2 du Chapitre 1 de l'introduction; Galley, 1989; Sparks, 2002; Leigh & Zee, 2006; White & Munoz, 2011; Corneil & Munoz, 2014). Cette explication neurophysiologique des ANT et ACC reste néanmoins à confirmer par des études en neuroimagerie ou impliquant des enregistrements physiologiques dans la mesure où après V1, aucune dissociation entre les projections de l'œil gauche et de l'œil droit n'a à ce jour été mise en évidence.

Le lien entre ANT et ACC est d'autant plus intéressant au vu des bases neurophysiologiques de la dominance oculaire. En effet, rappelons que le V1 ipsilatéral à l'œil dominant est plus étendu (Erdogan et al., 2002) et plus activé (Shima et al., 2010) que le V1 controlatéral. Cette relation privilégiée entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral pourrait ainsi expliquer l'absence d'ANT chez les participants ayant une forte dominance oculaire. Il se pourrait que chez ces participants, le lien œil dominant – V1 ipsilatéral soit tellement important qu'il « masque » l'ANT dans V1. Ces hypothèses seront traitées dans l'**Article 5** présenté en section 6.3. Dans l'**Article 4** nous avons testé la relation entre l'ANT et l'ACC dans un paradigme *step*, engendrant des saccades réactives et dans un paradigme *overlap-600*, engendrant des saccades volontaires. Malgré les réseaux cortico-sous-corticaux différents empruntés par ces deux types de saccades, les mêmes résultats ont été observés dans les deux types de bloc. Cela confirme que l'ACC n'est présente que pour les saccades dirigées vers la tempe, et montre la robustesse du lien entre ANT et ACC. Cependant, malgré le caractère robuste de ce résultat, 39% (11/28) de nos participants ne présentent pas d'ACC sur leurs saccades temporales (voir la Figure 5 de l'**Article 4**). Le protocole que nous avons utilisé engendrait des petites saccades d'environ 5° d'amplitude, sur lesquelles les asymétries saccadiques sont moins systématiquement observées (Becker, 1989; Chen et al., 2013). Cela pourrait expliquer les différences individuelles observées. 5° était l'excentricité maximale à laquelle nous pouvions présenter les cibles visuelles en testant cinq positions de départ différentes sur l'écran utilisé et à une distance de 57 cm. Néanmoins, de futures études vérifiant le lien entre ANT et ACC sur de plus grandes saccades pourraient donner plus de poids à nos résultats.

Notons que d'autres études ont montré une certaine variabilité des asymétries du système sac-

cadique (Boghen et al., 1974; Collewyn et al., 1988; Galley, 1989; Camors et al., 2016). Par exemple, dans l'étude de Camors et al. (2016), 40% (8/20) des participants ne montraient pas d'ACC sur les pics de vitesse de leurs saccades. De manière intéressante, cette proportion est très proche de la proportion de personnes ayant une forte dominance oculaire d'après les critères de Vergilino-Perez et al. (2012a). En effet, les participants ayant une forte dominance oculaire étaient au nombre de 6 sur un total de 18 dans Vergilino-Perez et al. (2012a), de 32/92 dans Tagu et al. (2016) et de 15/50 dans l'étude de Chaumillon et al. (2017). Au total, il semblerait donc qu'il y ait environ 33% de personnes ayant une forte dominance oculaire dans la population. L'intensité de la dominance oculaire étant liée à l'ANT (Vergilino-Perez et al., 2012a), et l'ACC étant étroitement liée à l'ANT (**Article 4**, Tagu et al., 2018b), nous proposons que l'intensité de la dominance oculaire pourrait être une des origines de la variabilité inter-individuelle observée dans l'ANT et l'ACC. L'**Article 5** teste cette hypothèse, en étudiant l'influence de la dominance oculaire sur l'ANT et l'ACC simultanément. Pour cela, nous avons utilisé le même paradigme que dans l'**Article 4** en augmentant la taille de l'échantillon testé afin de séparer les participants selon leur dominance oculaire et son intensité.

6.3 Quantifier la dominance oculaire grâce aux asymétries des saccades

Le fait que d'une part l'intensité de la dominance oculaire module l'ANT, et que d'autre part l'ACC dépende du caractère temporal ou nasal de la saccade suggère que l'intensité de la dominance oculaire, l'ANT et l'ACC pourraient toutes trois être liées. De plus, les données de la neurophysiologie montrent que la dominance oculaire et les deux asymétries ont toutes trois des corrélats anatomiques dans V1. Il se pourrait donc que, de même que pour l'ANT, l'étude des variabilités inter- et intra-individuelles de l'ACC permette une quantification objective de l'intensité de la dominance oculaire. Les tentatives antérieures de quantification de l'intensité de la dominance oculaire (*e.g.*, Carey & Hutchinson, 2013; Ho et al., 2018) n'ont en effet pas été toujours satisfaisantes. La mesure obtenue variait tantôt selon la latéralité manuelle de l'individu (Carey & Hutchinson, 2013) ou selon la distance utilisée pour réaliser le test (Ho et al., 2018). Mais l'inconvénient majeur de ces méthodes était l'impossibilité pour l'expérimentateur de vérifier la validité de la mesure obtenue. Les participants devant approcher un anneau de leur visage ou aligner un objet proche avec un objet lointain, la vérification objective du bon déroulement de la procédure est impossible, et des erreurs d'estimation peuvent se produire. Dans le test de Ho et al. (2018) par exemple (illustré dans la Figure 3.1c de l'introduction, page 72), il n'est pas rare que les participants rencontrent des difficultés pour aligner l'objet proche avec l'objet lointain sans percevoir deux images. La quantification de l'intensité de la dominance oculaire grâce aux caractéristiques des saccades oculaires permettrait donc d'établir une mesure objective et facilement vérifiable par l'expérimentateur. C'est l'objet de l'**Article 5**, dans lequel nous utilisons la même procédure expérimentale que dans l'**Article 4** afin d'étudier les liens potentiels entre la dominance oculaire, l'ANT et l'ACC. Sur la base de l'étude conjointe de l'ANT et de l'ACC et grâce à un échantillon plus important permettant l'analyse des variabilités intra- et inter-individuelles des asymétries saccadiques, nous proposons une mesure en continuum de la

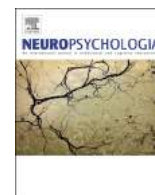
dominance oculaire allant de -100% (absence de dominance oculaire) à +100% (dominance oculaire très marquée). L'absence de dominance oculaire correspondrait alors à l'observation d'asymétries saccadiques très présentes, tandis qu'une dominance oculaire d'intensité maximale correspondrait à l'absence d'asymétries saccadiques.

6.3.1 Article 5 : « Quantifying eye dominance strength – New insights into the neurophysiological bases of saccadic asymmetries »

Neuropsychologia, 117, 530–540, doi :10.1016/j.neuropsychologia.2018.07.020

Résumé de l'Article 5

Vergilino-Perez et al. (2012a) ont montré que l'asymétrie naso-temporale pouvait être utilisée pour distinguer les participants ayant une *forte* dominance oculaire de ceux ayant une *faible* dominance oculaire. Cependant, cette quantification de l'intensité de la dominance oculaire reste catégorielle, et ne permet pas de placer les individus sur une échelle continue. Dans l'**Article 4**, nous avons montré que l'asymétrie naso-temporale et l'asymétrie centripète-centrifuge étaient liées. Dans ce nouvel article, nous avons utilisé le même paradigme que dans l'**Article 4** afin de montrer (1) que l'asymétrie centripète-centrifuge permet également une évaluation de l'intensité de la dominance oculaire, suggérant que cette dernière influence toutes les asymétries du système saccadique (et pas seulement l'asymétrie naso-temporale), et (2) qu'étudier conjointement l'asymétrie naso-temporale et l'asymétrie centripète-centrifuge permet de placer les individus sur un continuum, de -100% (absence de dominance oculaire) à +100% (dominance oculaire très marquée). Pour la première fois, nous proposons une mesure objective et continue de l'intensité de la dominance oculaire, sur la base des performances oculomotrices. De plus, les liens existant entre la dominance oculaire, l'ANT et l'ACC renforcent l'idée que V1 soit une structure clé dans les bases neurophysiologiques des asymétries saccadiques.



Quantifying eye dominance strength – New insights into the neurophysiological bases of saccadic asymmetries

Jérôme Tagu^{a,*}, Karine Doré-Mazars^a, Judith Vergne^a, Christelle Lemoine-Lardennois^a,
Dorine Vergilino-Perez^{a,b}

^a Laboratoire Vision Action Cognition (EA no 7326), Institut de Psychologie, Institut de Neurosciences et Cognition, Université Paris Descartes, Sorbonne-Paris-Cité, Boulogne-Billancourt, France

^b Institut Universitaire de France, Paris, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Eye dominance
Quantification
Asymmetries
Saccadic eye movements
Peak velocity
V1

ABSTRACT

The saccadic system presents asymmetries. Notably, saccadic peak velocity is higher in temporal than in nasal saccades, and in centripetal than in centrifugal saccades. It has already been shown that eye dominance strength relates to naso-temporal asymmetry, but its links with centripetal-centrifugal asymmetry has never been tested. The current study tested both naso-temporal and centripetal-centrifugal asymmetries simultaneously to provide a finer and continuous measure of eye dominance strength. We asked 63 participants to make centripetal and centrifugal saccades from five different locations. Analysis of saccadic peak velocity shows that eye dominance strength modulates every saccadic asymmetry tested. For the first time, we propose a graduated measure of eye dominance strength on a continuum model. The model ranges from weak to very strong eye dominance. Weak eye dominance corresponds to increased saccadic asymmetries whereas strong eye dominance corresponds to no asymmetries. Furthermore, our results provide new insights into the neurophysiological origins of saccadic asymmetries. Modulation of both naso-temporal and centripetal-centrifugal asymmetries by eye dominance strength supports the involvement of V1 in these saccadic asymmetries.

1. Introduction

When someone is asked to report his dominant hand, she/he unhesitatingly knows what to answer, but few people are able to indicate their eye dominance (ED). This is probably because ED is a complex property that can take several forms. By evaluating thirteen different ED tests, Coren and Kaplan (1973) indeed revealed three types of ED: the *sighting* dominant eye is the eye preferentially used when performing a monocular task; the *sensory* dominant eye is the eye for which the percept is stronger during binocular rivalry; and the *acuity* dominant eye is the eye with the best visual acuity. As the authors showed that the most robust and less variable ED within participants and between tests is *sighting* ED, we decided to focus on this ED type. Sighting ED is usually assessed with tests providing a binary categorization (dominant left vs. dominant right eye). One of the most commonly used tests to assess sighting ED is the “hole-in-card-test” (Durand and Gould, 1910; Miles, 1930), in which participants sight a dot through a hole in a cardboard held at arm's length, and bring the cardboard close to their face. In this situation, the cardboard is preferentially moved toward the

dominant eye. This test is very robust and has great test-retest reliability (Coren and Kaplan, 1973; Crider, 1944; Ho et al., 2018; Seijas et al., 2007). However, by comparing four sighting ED tests, Rice et al. (2008) and Seijas et al. (2007) have shown that while each individual test has great test-retest reliability, these tests do not globally correlate very well with each other. Contrary to handedness questionnaires - which provide a continuous percentage-based measure - tests of sighting ED only provide binary information, as they merely force participants to favor one eye. Moreover, while handedness questionnaires have revealed that some people have no hand preference, current sighting ED tests provide no opportunity to identify participants with no ED. However, a number of recent studies have been carried out to develop a continuous measure of ED strength (Carey and Hutchinson, 2013; Chaumillon et al., 2015; Dalton et al., 2015; Ho et al., 2018; Johansson et al., 2015; Vergilino-Perez et al., 2012).

Interestingly, Khan and Crawford (2001) have shown that sighting ED varies as a function of gaze angle. Using a paradigm adapted from the hole-in-card test, they showed that ED switches from gaze angle of 15.5° from the straight-ahead direction. On the basis of these findings,

* Correspondence to: Laboratoire Vision Action Cognition, EA no 7326, Institut de Psychologie, Université Paris Descartes, 71 av. Edouard Vaillant, 92774 Boulogne-Billancourt-Cedex, France.

E-mail address: jerome.tagu@parisdescartes.fr (J. Tagu).

<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.07.020>

Received 9 March 2018; Received in revised form 10 July 2018; Accepted 16 July 2018

Available online 17 July 2018

0028-3932/ © 2018 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Carey and Hutchinson (2013) proposed an estimation of sighting ED strength. They suggested that the gaze angle from which the participant's sighting eye begins to switch could be used as an estimate of ED strength - the higher the gaze angle, the greater the ED strength. In their study, participants were seated in front of a semi-circular array of rings arranged at 10° intervals from 50° in both directions from the straight-ahead. Each trial required participants to use either their left or right hand to bring the target close to their face, forcing them to sight from one eye only. However, the authors found that their estimate of ED strength depended on the hand used to perform the task: in fact, participants tended to use their left eye when using their left hand and vice-versa. In their studies, Dalton and colleagues (Dalton et al., 2015; Ho et al., 2018) proposed to measure ED strength based on the near-far alignment test, another test of sighting ED. Participants were exposed to a graduated chart and had to align their joined forefingers with a cross situated at the center of the chart. As participants used both hands, any possible influence of the hand used on the ED strength measure was excluded. Then, participants had to close one eye and report the graduation on which their fingers had moved on the chart. Indeed, when one closes one's dominant eye, one is under the impression that one's fingers have moved ipsilaterally on the chart. The authors suggested that greater deviation reflected stronger ED, but they have shown that their ED strength measure varied as a function of the testing distance (Dalton et al., 2015; Ho et al., 2018; see also Rice et al., 2008).

Vergilino-Perez et al. (2012) proposed to quantify sighting ED strength based on asymmetric saccadic peak velocities between leftward and rightward saccades. It is well known that peak velocity is higher when saccades are directed toward the temple (i.e., leftward for the left eye and rightward for the right eye) than toward the nose (i.e., rightward for the left eye and leftward for the right eye) (Collewin et al., 1988; Cook et al., 1966; Fricker, 1971; Hyde, 1959; Jóhannesson and Kristjánsson, 2013; Robinson, 1964; Tagu et al., 2018). This asymmetry is referred to as naso-temporal asymmetry (NTA). Examples of temporal and nasal saccades are illustrated in Fig. 1 by solid and dotted arrows, respectively. Note that while NTA has been widely found in peak velocity, its expression in other saccadic parameters is not so clear (Bompas et al., 2008; Honda, 2002; Jóhannesson et al., 2012; Rafal et al., 1991). A possible explanation is that peak velocity is less sensitive to top-down influences than other parameters such as saccade latency (Galley, 1989; see also: Di Stasi et al., 2013; Leigh and Zee, 2006). Therefore, asymmetries may exist in other saccadic parameters;

but their presence may be masked by other massive effects linked to top-down influences (for similar arguments, see discussions in Bompas et al., 2008; Tagu et al., 2018). Vergilino-Perez et al. (2012) have shown that while some participants exhibited the standard NTA, others exhibited higher peak velocities toward the hemifield ipsilateral to their dominant eye (as measured using the hole-in-card test). They suggested that the former participants had a weak ED whereas the latter ones had a strong ED. Note that this initial criterion based on the data from eighteen participants has recently been refined thanks to studies involving larger samples of participants (Chaumillon et al., 2017; Tagu et al., 2016). Strong ED would be reflected in higher peak velocities toward the same hemifield, regardless of the eye, not just toward the hemifield ipsilateral to the dominant eye. In other words, participants with strong ED are those who do not exhibit NTA in saccadic peak velocity. Importantly, ED strength, as measured via this criterion, has been shown to affect perceptual (Chaumillon et al., 2017) and visuo-motor (Tagu et al., 2016) processes. Indeed, Chaumillon et al. (2017) used a Poffenberger task (Poffenberger, 1912) to show that participants with strong ED, i.e., with no NTA in saccadic peak velocity, detected a lateralized target in the hemifield contralateral to their dominant eye faster than in the other hemifield. Interestingly, this asymmetry was not found in participants with weak ED, i.e., with NTA in saccadic peak velocity. Similarly, Tagu et al. (2016) found that participants with strong ED made more accurate saccades toward the hemifield contralateral to their dominant eye than toward the ipsilateral hemifield. Again, this result was not found in participants with weak ED. Taken together, these studies suggest (1) that ED strength as estimated by the criterion proposed by Vergilino-Perez et al. (2012) clearly affects perceptual and visuo-motor abilities and (2) that the hemifield contralateral to the dominant eye is processed in a privileged manner by participants with strong ED. This can be explained in terms of neural correlates of sighting ED. Indeed, using functional magnetic resonance imaging (MRI), Rombouts et al. (1996) have shown that stimulating the dominant eye led to enhanced activation of the primary visual cortex (V1) than stimulating the non dominant eye. Moreover, anatomical MRI has led Erdogan et al. (2002) to notice that the visual cortex ipsilateral to the dominant eye was larger than the contralateral one. Functional imaging using magneto-encephalography (MEG) has corroborated this structural asymmetry: Shima et al. (2010) found that presenting a diode to the dominant eye led to greater activation of its contralateral V1 than of its ipsilateral one. On the other hand, stimulating the non dominant

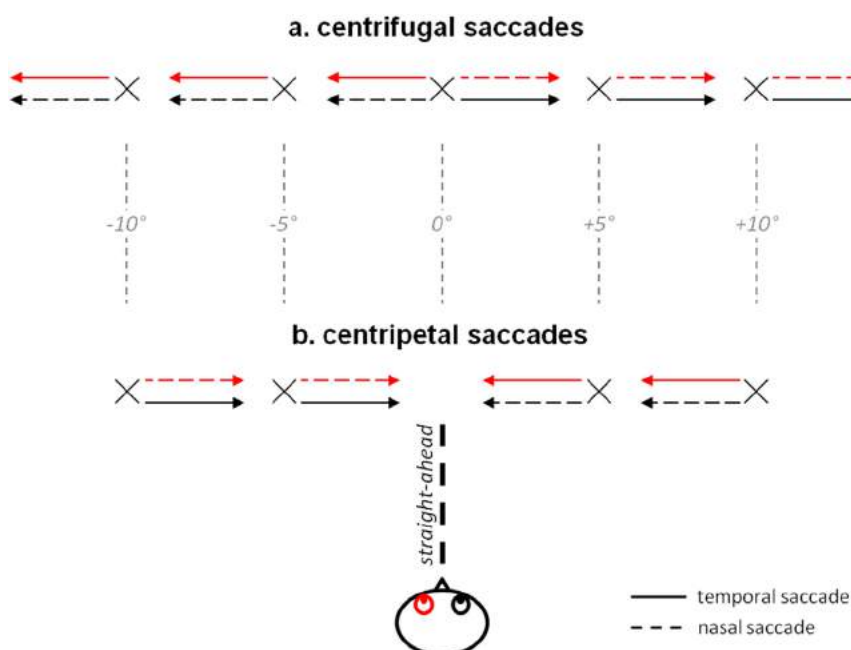


Fig. 1. Illustration of temporal, nasal, centripetal and centrifugal saccades. Panel (a) presents centrifugal saccades, directed away from the straight-ahead direction (location 0°), and panel (b) presents centripetal saccades, directed toward the straight-ahead direction. Red arrows are saccades from the left eye and black arrows are saccades from the right eye. Solid arrows are temporal saccades whereas dotted arrows are nasal saccades. Thereby, in panel (a) solid arrows are centrifugal-temporal saccades and dotted arrows are centrifugal-nasal saccades; and in panel (b) solid arrows are centripetal-temporal saccades and dotted arrows are centripetal-nasal saccades. The five showed starting positions (-10° , -5° , 0° , $+5^\circ$, $+10^\circ$) are the one used in Tagu et al. (2018) and in the current study. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

eye did not result into such an asymmetry. These studies suggest a special relationship between the dominant eye and the ipsilateral V1. We propose that this relationship induces better perceptual (Chaumillon et al., 2017) and visuo-motor (Tagu et al., 2016) performance in the hemifield contralateral to the dominant eye in participants with strong ED. This implies that participants with weak ED should not show such a relationship between their dominant eye and its ipsilateral V1. This hypothesis deserves to be tested using neuroimaging techniques.

ED strength, as estimated by Vergilino-Perez et al. (2012), could therefore have neural correlates in V1. Indeed, this estimation is based on the presence or absence of NTAs, NTA being known to be present in the retinotectal pathway (Hubel et al., 1975) as well as at every step of the geniculostriate pathway. The nasal hemiretina - which receives information from the temporal hemifield - presents a higher density of cones and ganglion cells than the temporal hemiretina - which receives information from the nasal hemifield (Curcio and Allen, 1990). This asymmetry is also observed in the projections from the retina to the lateral geniculate nucleus of the thalamus (Connolly and Van Essen, 1984; Williams et al., 1995) and in V1 (Toosy et al., 2001; Tychsen and Burkhalter, 1997).

However, this estimation of ED strength lacks continuity. Coupled with the hole-in-card test, it merely allows distinguishing between left/strong, left/weak, right/strong, and right/weak ED. To provide a continuous measure, we propose to study the influence of ED strength on other asymmetries of the saccadic system. Indeed, if ED strength modulates NTA (Vergilino-Perez et al., 2012), it should also modulate other asymmetries. For instance, peak velocity is also known to be higher in centripetal saccades, i.e., directed toward the straight-ahead direction, than in centrifugal saccades, i.e., directed away from the straight-ahead direction (Abel et al., 1979; Camors et al., 2016; Collewijn et al., 1988; Frost and Pöppel, 1976; Inchingolo et al., 1987; Jürgens et al., 1981; Pelisson and Prablanc, 1988; Tagu et al., 2018). Examples of centrifugal and centripetal saccades are shown in Figs. 1a and 1b, respectively. In Tagu et al. (2018), participants were asked to make saccades from five different starting positions on the horizontal axis (as illustrated in Fig. 1). This allowed us to examine centripetal (Fig. 1b) as well as centrifugal (Fig. 1a) saccades. Moreover, by using binocular recordings of eye movements, saccades could also be compared according to their temporal (solid lines in Fig. 1) or nasal (dotted lines in Fig. 1) nature. Hence, four saccade directions were examined: centripetal-temporal saccades (solid lines in Fig. 1b), centripetal-nasal saccades (dotted lines in Fig. 1b), centrifugal-temporal saccades (solid lines in Fig. 1a) and centrifugal-nasal saccades (dotted lines in Fig. 1a). Using this paradigm, we showed (Tagu et al., 2018) that centripetal saccades (Fig. 1b) had higher peak velocity than centrifugal ones (Fig. 1a) only for temporal saccades (solid lines in Fig. 1), not for nasal ones (dotted lines in Fig. 1). Based on the well-known neurophysiological correlates of NTA and centripetal-centrifugal asymmetry (CCA), we assumed that the link between NTA and CCA might be due to asymmetries in V1. One of the explanations for CCA is that centripetal saccades bring the gaze back to the straight-ahead direction, which represents a default gaze direction in which eye-centered and head-centered reference frames are aligned (Durand et al., 2010; Kardamakis and Moschovakis, 2009; Tatler, 2007). Moreover, stimuli presented straight-ahead have been shown to induce higher activity in V1 than stimuli presented elsewhere (Durand et al., 2010). The connection between NTA and CCA (Tagu et al., 2018) and their common neurophysiological origins in V1 jointly support the view that ED strength may also modulate CCA. This modulation could help to compute an even finer quantification of ED strength. In the present study, we tested the influence of ED strength on NTA and CCA by using the same paradigm as in Tagu et al. (2018, illustrated in Fig. 1) to induce centripetal-nasal, centripetal-temporal, centrifugal-nasal, and centrifugal-temporal saccades. Note that NTA has been shown to sometimes vary between reactive and voluntary saccades elicited by different paradigms

(Kristjánsson et al., 2004). This is the reason why we here tested NTA and CCA in both reactive and voluntary saccades elicited in step- and overlap paradigms, respectively. Moreover, we tested the influence of ED strength on saccadic asymmetries over a large range of conditions (2 saccade direction x 2 recorded eyes x 2 block types x 5 starting position) and a large number of trials per condition (40) to identify the main factors on which ED strength had the greater influence (i.e., the ones that should be used to measure ED) and those that were unaffected by ED strength.

2. Methods

2.1. Subjects

Sixty-three subjects participated in this study, including fifty-eight naive undergraduate students from the Institute of Psychology at Paris Descartes University, and five non-naive members of the Laboratory, with twenty-eight of them having already participated in the study by Tagu et al. (2018). All the participants reported normal or corrected-to-normal vision and no history of psychiatric or neurological disorders. They were classified based on handedness (Humphrey's questionnaire modified by Hécaen and de Ajuriaguerra, 1963) and on ED (hole-in-card test repeated three times, Durand and Gould, 1910; Miles, 1930). Each group was subdivided into two ED strength subgroups (strong and weak) based on saccadic peak velocity as proposed by Vergilino-Perez et al. (2012). This was done by analyzing leftward and rightward saccades made from the central starting position (0°). We only chose these saccades because previous studies using this classification (Chaumillon et al., 2015, 2017; Tagu et al., 2016; Vergilino-Perez et al., 2012) did not test saccades made from locations other than the center. Participants exhibiting NTA in the peak velocity of these saccades (i.e., showing higher peak velocity for leftward compared to rightward saccades of the left eye and for rightward compared to leftward saccades of the right eye) were included in the weak ED group; whereas participants exhibiting no NTA (i.e., showing higher peak velocity for leftward compared to rightward saccades for both eyes or higher peak velocity for rightward compared to leftward saccades for both eyes) were included in the strong ED group. So in the end, participants were divided into eight groups: (1) nine Right-handed with strong Right ED (RR+, eight females, mean age: 22 ± 2.2 years, mean laterality score: $91 \pm 4\%$), (2) twelve Right-handed with weak Right ED (RR-, eight females, mean age: 24 ± 4.9 years, mean laterality score: $92 \pm 6\%$), (3) thirteen Right-handed with strong Left ED (RL+, 13 females, mean age: 21 ± 2.6 years, mean laterality score: $89 \pm 6\%$), (4) ten Right-handed with weak Left ED (RL-, seven females, mean age: 31 ± 12.8 years, mean laterality score: $88 \pm 7\%$), (5) four Left-handed with strong Right ED (LR+, three females, mean age: 22 ± 3.6 years, mean laterality score: $44 \pm 25\%$), (6) five Left-handed with weak Right ED (LR-, four females, mean age: 23 ± 3.6 years, mean laterality score: $38 \pm 24\%$), (7) three Left-handed with strong Left ED (LL+, two females, mean age: 29 ± 7.8 years, mean laterality score: $25 \pm 18\%$), and (8) seven Left-handed with weak Left ED (LL-, five females, mean age: 26 ± 5.4 years, mean laterality score: $30 \pm 23\%$). The smaller size of the left-handed and left ED groups is due to their low frequency in the population: 10% of the population is left-handed and 33% of the population is left eye dominant (Bourassa et al., 1996).

Prior to their inclusion in the study, the experimental procedure was clearly explained to the participants and they gave informed consent. The study was approved by the Paris Descartes University ethics committee (IRB number 20130500001072), and was completed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki.

2.2. Instruments and materials

Stimuli were displayed on an Iiyama HM240DT monitor (Iiyama,

Nagano, Japan) with a refresh rate of 170 Hz and a resolution of 800×600 pixels. The experimental sessions took place in a dimly lit room. Subjects were seated 57 cm away from the screen and their heads were immobilized using a chin and forehead rest.

Binocular recordings of eye movements were made using an Eyelink 1000[®] (SR Research, Ontario, Canada) sampled at 500 Hz. Online saccade detection corresponded to above-threshold velocity ($30^\circ/\text{s}$) and acceleration ($8000^\circ/\text{s}^2$).

Each trial involved a fixation cross and a saccade target. Both were a $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ white cross (luminance of $35 \text{ cd}/\text{m}^2$) displayed on a medium-grey background of $4.5 \text{ cd}/\text{m}^2$.

2.3. Procedure

The procedure was the same as in Tagu et al. (2018). Each session began with a 9-point calibration filling the screen. Before each trial, eye position was checked and if the eye was outside a 0.75° window around the starting position of the next saccade, a new calibration began. The trial began with the fixation cross displayed pseudo-randomly for 400 or 800 ms. During this time, if eye position was more than 0.75° away from the center of the fixation cross, the trial was cancelled and repeated later in the session. As illustrated in Fig. 1, the fixation cross could appear at five random locations on the horizontal axis: at the center (0°), 5° to the left (-5°), 10° to the left (-10°), 5° to the right ($+5^\circ$) or 10° to the right ($+10^\circ$). The saccade target appeared five degrees to the left or to the right of the fixation cross. Thus, the target could appear at the following locations: -15° , -10° , -5° , 0° , $+5^\circ$, $+10^\circ$ and $+15^\circ$. This led to ten different saccades, which could be either centripetal-temporal, or centripetal-nasal, or centrifugal-temporal or centrifugal-nasal. The time course of a trial is presented in Fig. 2. Participants were requested to make a saccade toward the target as soon as the fixation-cross disappeared. The target remained on the screen for 800 ms after the fixation-cross disappeared, then a blank screen was displayed for 1000 ms between each trial.

The ten different saccades were tested in a step block followed by an overlap block so as to explore saccadic asymmetries in both reactive and voluntary saccades. In the step block (Fig. 2a), the target appeared as soon as the fixation-cross disappeared. In the overlap block (Fig. 2b), the target appeared 600 ms before the fixation-cross disappeared. Each block included 400 trials (40 for each experimental condition: 5 starting positions $\times$ 2 saccade directions) randomly distributed within each block. Ten additional training trials - one for each condition - preceded each block. Note that 6 out of the 63 participants completed the step block only (1 RR+, 1 RR-, 1 RL+, 1 LR-, 1 LL+ and 1 LL-); they were not included in the ANOVAs presented below but their data were examined in the individual analyses.

2.4. Data analysis

Firstly, to examine how NTA and CCA were related and whether they were globally modulated by ED strength, we performed repeated-

measure ANOVAs in two experimental designs:

- A first ANOVA was conducted over the ten different saccades tested in the experiment, in a 2 (Saccade direction: leftward, rightward) by 2 (Recorded eye: left, right) by 2 (Block type: Step, Overlap) by 5 (Starting position: -10° , -5° , 0° , $+5^\circ$, $+10^\circ$) design;
- A second ANOVA, designed to directly compare NTA and CCA, was only focused on saccades starting from eccentric locations (saccades from $\pm 5^\circ$ and from $\pm 10^\circ$ in Fig. 1). Saccades from the center of the screen were excluded because they can only be centrifugal. This ANOVA was conducted in a 2 (Recorded eye: left, right) by 2 (Block type: step, overlap) by 2 (Target hemifield: temporal, nasal) by 2 (Saccade direction relative to the straight-ahead: centripetal, centrifugal) by 2 (Eccentricity of starting position relative to the straight-ahead: 5° , 10°) design.

For both ANOVAs, post-hoc comparisons were based on Tukey's HSD. Note that these ANOVAs were performed on latency, amplitude, duration, average velocity and peak velocity, but NTA and CCA were significantly observed in peak velocity only. Hence, the result section only presents the peak velocity data, with mean $\pm$ standard deviations. Moreover, the analyses described above initially included three between-subject factors: handedness (left/right), ED (left/right), and ED strength (strong/weak). However, as no effect of handedness reached significance (all $p > .25$), the data from left-handed and right-handed participants have been averaged so that between-subject factors included ED and ED strength only.

Secondly, to provide a continuous measure of ED strength, we computed a percentage of ED based on the analysis of each individual's peak velocity data: for each starting position and each block type, the presence of NTA was assessed by comparing peak velocities of leftward and rightward saccades for each eye. In this analysis, standard NTA corresponds to higher peak velocity in leftward saccades for the left eye and in rightward saccades for the right one. Importantly, for each eye and each starting-position eccentricity relative to the straight-ahead (0° , 5° and 10° from the straight-ahead), we compared centrifugal-temporal saccades (solid arrows in Fig. 1a) to centrifugal-nasal ones (dotted arrows in Fig. 1a), as well as centripetal-temporal saccades (solid arrows in Fig. 1b) to centripetal-nasal ones (dotted arrows in Fig. 1b). These comparisons were designed to compare temporal and nasal saccades for centripetal and centrifugal saccades separately. Accordingly, our measure of NTA did not include any CCA measure. Similarly, for each eye and each eccentricity, the presence of CCA was assessed by comparing centripetal-temporal saccades (solid arrows in Fig. 1b) to centrifugal-temporal saccades (solid arrows in Fig. 1a) and by comparing centripetal-nasal saccades (dotted arrows in Fig. 1b) to centrifugal-nasal ones (dotted arrows in Fig. 1a). Accordingly, our measure of CCA involved no measure of NTA. All these comparisons were conducted separately for reactive and voluntary saccades, respectively elicited by the step block and the overlap block.

For each participant, we discarded trials with saccade latency

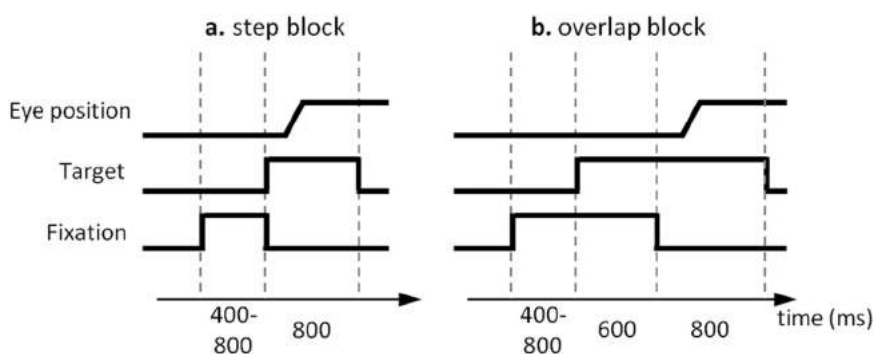


Fig. 2. Time course of a trial in each block type. (a) In the step block, each trial started with the presentation of a fixation-cross for 400 or 800 ms. It was immediately followed by the presentation of the saccade target. The target remained on the screen for 800 ms, and was followed by an inter-trial 1000 ms blank screen. (b) In the overlap block, the fixation was followed by a 600 ms overlap during which participants were asked go on fixating. Then, the fixation-cross disappeared and participants had to make a saccade toward the target. The latter remained 800 ms on the screen, and was followed by a 1000 ms inter-trial blank screen.

shorter than 80 ms (2.57%) or longer than 800 ms (0.15%), and outliers in latency (4.10%), amplitude (1.06%), duration (2.24%), and peak velocity (0.09%). Overall, 10.2% of the trials were discarded. For each block, the outliers were values below ($Q1 - 2.3 \times IQR$) or above ($Q3 + 2.3 \times IQR$), where $Q1$ and $Q3$ are the first and third quartiles respectively, and IQR the interquartile range (Tukey boxplot, Carling, 2000).

3. Results

3.1. Group analyses: asymmetries of the saccadic system

Analysis of the whole set of data over the ten different saccades showed a main effect of block type ($F[1,53] = 21.54, p < .0001$) with higher peak velocity in the step block ($227 \pm 37^\circ/s$) than in the overlap block ($217 \pm 37^\circ/s$). Analysis showed neither effect of the recorded eye ($F[1,53] = 1.42, p = .24$), nor effect of saccade direction ($F < 1$). The between-subject factors (ED and ED strength) did not show any significant main effect either (both $p > .14$). The main effect of starting position ($F[4,212] = 9.83, p < .0001$) showed that saccades initiated from $+10^\circ$ had lower peak velocity than saccades starting from other locations. However, the observed differences are very close to the resolution limits of our eyetracker (about $4^\circ/s$).

More importantly we found NTA, signed by the interaction between recorded eye (left/right) and saccade direction (leftward/rightward) ($F[1,53] = 54.93, p < .0001$): peak velocity was higher in temporal than nasal saccades (i.e., left eye: $228 \pm 39^\circ/s$ leftward vs. $215 \pm 35^\circ/s$ rightward; right eye: $230 \pm 39^\circ/s$ rightward vs. $215 \pm 32^\circ/s$ leftward; both $p < .0002$). Note that ED did not interact with these factors ($F < 1$), suggesting that NTA was found similarly in both ED groups.

The investigation of CCA via the interaction between saccade direction and starting position ($F[4,212] = 46.35, p < .0001$) showed higher peak velocity in centripetal- than centrifugal saccades, but only for saccades initiated at locations 10° away from the straight-ahead (leftward: $227 \pm 39^\circ/s$ centripetal vs. $216 \pm 34^\circ/s$ centrifugal; rightward: $229 \pm 39^\circ/s$ centripetal vs. $211 \pm 33^\circ/s$ centrifugal, both $p < .0002$). No CCA was found for saccades starting at locations 5° away from the straight-ahead (all $p > .05$). Saccade direction and starting position interacted with ED ($F[4,212] = 2.99, p < .02$), but post-hoc comparisons showed that CCA did not differ between participants with left- and right ED (all $p > .05$). Interestingly however, the triple interaction between starting position, saccade direction, and ED strength ($F[4,212] = 5.71, p < .0002$) showed that CCA depended on ED strength: indeed, CCA was present in participants with weak ED (all $p < .0001$) but not in participants with strong ED (all $p > .40$). Therefore, just as NTA, CCA co-occurs with weak ED.

Interestingly, as in Tagu et al. (2018) we found that NTA and CCA interacted. Indeed, the significant interaction between recorded eye, saccade direction, and starting position ($F[4,212] = 3.98, p < .004$; see Fig. 3a) confirmed that CCA only appears in temporal saccades. Specifically, Fig. 3a shows that temporal saccades (leftward for the left eye and rightward for the right eye) show higher peak velocity when they are centripetal rather than centrifugal; both when starting at 5° (left eye: $230 \pm 39^\circ/s$ vs. $226 \pm 37^\circ/s, p < .0005$; right eye: $234 \pm 40^\circ/s$ vs. $231 \pm 38^\circ/s, p < .001$) and at 10° (left eye: $238 \pm 42^\circ/s$ vs. $219 \pm 36^\circ/s$; right eye: $241 \pm 40^\circ/s$ vs. $214 \pm 33^\circ/s$; both $p < .0005$) away from the straight-ahead. However, in nasal saccades (rightward for the left eye and leftward for the right eye) CCA is not as clear-cut. Indeed, centripetal saccades reach higher peak velocity than centrifugal saccades when their starting point is 10° away from the straight-ahead (left eye: $217 \pm 34^\circ/s$ vs. $207 \pm 33^\circ/s, p < .0005$; right eye: $216 \pm 33^\circ/s$ vs. $213 \pm 32^\circ/s, p < .002$); but the effect is reversed for a 5° eccentricity (left eye: $215 \pm 34^\circ/s$ vs. $219 \pm 36^\circ/s, p < .0005$; right eye: $214 \pm 32^\circ/s$ vs. $217 \pm 33^\circ/s, p < .02$).

Interestingly, when strong and weak ED groups are examined separately, it turns out that this interaction between recorded eye, saccade direction, and starting position is significant for the weak ED group ($F[4,116] = 3.20, p < .01$, Fig. 3b) but not for the strong ED one ($F[4,96] = 2.33, p = .06$; Fig. 3c). These results therefore suggest that all of the saccadic system asymmetries are strongly linked to weak ED.

A second analysis, restricted to saccades starting from peripheral positions, allowed to directly assess the effect of NTA [target hemifield (temporal vs. nasal) factor] and CCA [saccade direction relative to the straight-ahead (centripetal vs. centrifugal) factor]. It confirmed the presence of NTA ($F[1,53] = 56.54, p < .0001$) and CCA ($F[1,53] = 26.02, p < .0001$) and their modulation by ED strength ($F[1,53] = 7.02, p < .01$), as both these asymmetries co-occur with weak ED ($p < .0001$), not with strong ED ($p = .29$). Again, ED did not modulate NTA ($F < 1$) nor CCA ($F[1,53] = 3.31, p > .07$).

The significant interaction between target hemifield and saccade direction relative to the straight-ahead ($F[1,53] = 69.92, p < .0001$, Fig. 4a) confirms that among temporal saccades, peak velocity is higher for centripetal saccades than for centrifugal ones ($236 \pm 40^\circ/s$ vs. $223 \pm 40^\circ/s, p < .0002$), while nasal saccades do not exhibit this CCA ($216 \pm 33^\circ/s$ vs. $214 \pm 34^\circ/s, p > .63$). It is worth noting that although this interaction is significant in both weak and strong ED groups (both $p < .0001$, Figs. 4b and 4c respectively), the magnitude of the CCA observed in temporal saccades is much higher for the weak ED group (difference of $17^\circ/s$, Cohen's $d = 0.51$, Fig. 4b) than for the strong ED one (difference of $8^\circ/s$, Cohen's $d = 0.2$, Fig. 4c).

Altogether, group analyses have shown that both NTA and CCA are found only with weak ED, while strong ED seems to “immunize against” the saccadic system asymmetries. Such a result suggests a relationship between the two saccadic asymmetries, a relationship that we investigated by analyzing the correlation between the magnitude of NTA (averaged temporal-nasal peak velocity difference) and the magnitude of CCA (averaged centripetal-centrifugal peak velocity difference) of each participant. As shown in Fig. 5, the significant positive correlation ($r = 0.42, p < .0006$) confirms that the higher the NTA, the higher the CCA.

Interestingly, Fig. 5 shows that some participants exhibiting no NTA however show CCA. This may be related to the findings (Fig. 4b-c) that participants with strong ED (who show no NTA) still display CCA in temporal saccades, although the magnitude of this asymmetry is weaker than that of participants with weak ED (who show NTA). The variability in CCA between participants with the same NTA profile may help refine the quantification of ED strength. While ED strength has previously been known to modulate NTA (Chaumillon et al., 2017; Tagu et al., 2016; Vergilino-Perez et al., 2012), the present study shows, for the first time, that it also modulates CCA. We contend that studying NTA and CCA jointly should help compute a more precise measure of ED strength.

3.2. Individual analyses: toward a continuum of eye dominance strength

To compute a continuous measure of ED strength and assign each individual a percentage of ED strength, we computed a precise NTA and CCA profile for each of the 63 participants. To do so, participants were individually tested for rightward-leftward difference in peak velocity for each eye and each starting-position eccentricity relative to the straight-ahead. This was meant to determine the number of conditions¹

¹ We chose the number of conditions showing NTA rather than the magnitude of the NTA in peak velocity as an indicator of ED strength because the primary factor leading to strong ED is the consistency of the peak velocity pattern between the left eye and the right eye. We argue that a participant with small but consistent NTA across all conditions exhibits weaker ED than a participant exhibiting high NTA in one condition only but consistently showing higher peak velocity toward a same visual hemifield with both eyes in all other conditions.

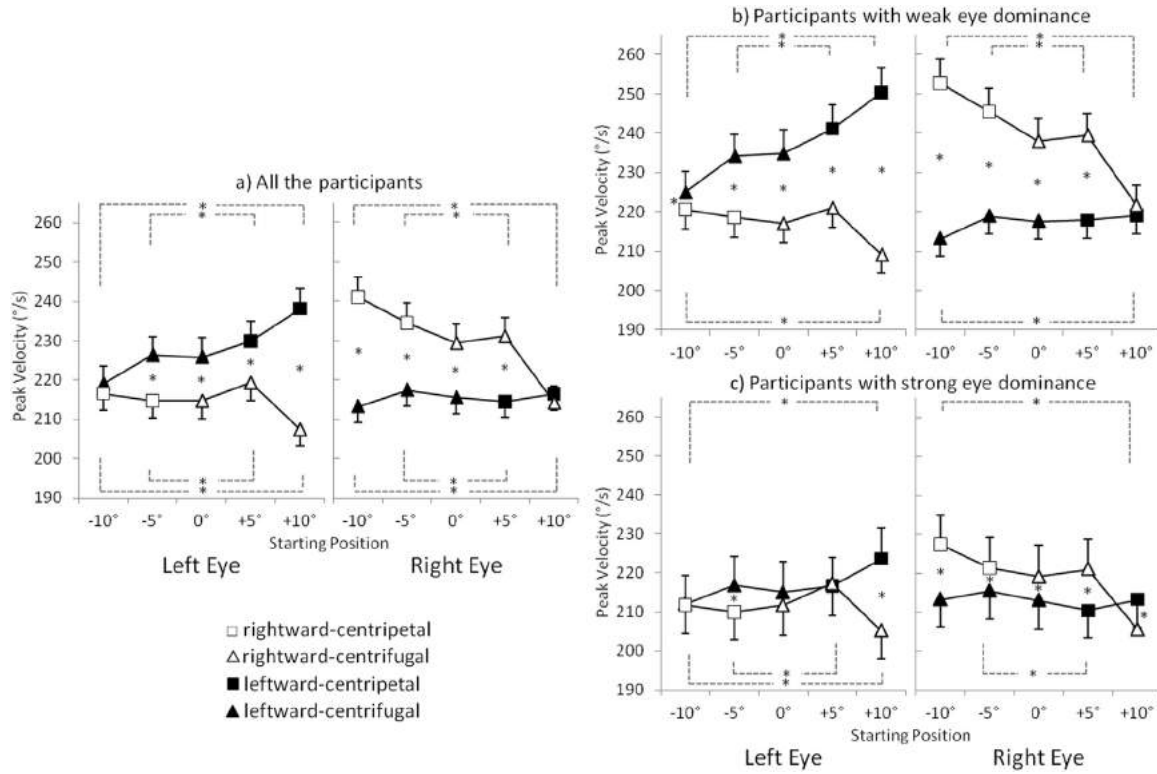


Fig. 3. Saccadic peak velocity as a function of starting position, saccadic direction, and recorded eye. Panel (a) presents the interaction for all the 57 participants who completed both step- and overlap blocks. Panel (b) presents the same interaction for the 31 participants with weak ED and panel (c) for the 26 participants with strong ED. Error bars represent standard errors of the mean and asterisks indicate significant differences at $p < .05$.

in which NTA was higher than the resolution limits of the eyetracker we used (examples are given in Fig. 6). Such an analysis revealed that the 63 participants could be divided into three ED profiles. (1) The weak ED profile includes twenty-five participants displaying NTA in almost all the conditions (a representative subject is presented in Fig. 6a). (2) The strong ED profile includes seventeen participants displaying no NTA in almost all the conditions; instead, both their eyes showed higher peak velocities for saccades toward the same visual hemifield (Fig. 6b). (3) The intermediate ED profile includes twenty-one participants displaying NTA in a few conditions (Fig. 6c).

In order to rank participants according to their ED strength, we propose to compute a percentage of ED strength based on NTA (%EDS_{NTA}), (1) by subtracting the number of conditions in which a participant exhibits NTA (Fig. 6a), reflecting weak ED (Nb_{Weak}) from the number of conditions in which she/he exhibits higher peak velocity toward a same visual hemifield with both eyes (Fig. 6b), reflecting strong ED (Nb_{Strong}); and (2) by dividing the previous result by the total number of conditions in which NTA is tested ($Total_{NTA}$, here equal to ten):

$$\%EDS_{NTA} = \frac{Nb_{Strong} - Nb_{Weak}}{Total_{NTA}} \times 100$$

Based on this formula, a value of +100% corresponds to very strong ED, -100% corresponds to very weak ED, and values around 0% correspond to intermediate ED. The key point is that, as shown in Fig. 7, the 63 participants are consistently distributed along the possible values of %EDS_{NTA}.

However, this measure is only based on NTA, and as group analyses have revealed that ED strength modulated both NTA and CCA, we propose to refine the %EDS_{NTA} by taking the CCA profile of participants into account. We quantified individual CCA by counting the number of conditions (Nb_{CCA}) in which CCA was found above the resolution limits of the eyetracker we used. Note however that this does not involve the

same number of conditions than for NTA, because (1) unlike NTA, CCA can be assessed for each eye separately, and (2) CCA cannot be assessed in saccades starting from position 0°. In the current study, we tested NTA over ten conditions (5 starting positions $\times$ 2 block types) while CCA was tested over sixteen conditions (4 starting positions $\times$ 2 block types $\times$ 2 recorded eyes). This Nb_{CCA} should be used to modulate ED strength between two successive graduations of %EDS_{NTA}. Therefore, Nb_{CCA} has to be weighted by $100/(Total_{NTA} \times Total_{CCA})$ where $Total_{NTA}$ and $Total_{CCA}$ correspond to the number of conditions in which NTA and CCA are respectively tested. Then, the final measure of ED strength, integrating both NTA and CCA (%EDS), is obtained by adding or subtracting the weighted Nb_{CCA} to/from the participant's %EDS_{NTA}. The formula depends on the sign of the %EDS_{NTA}, which has a negative lower bound and a positive upper bound. Consequently, the weighted Nb_{CCA} decreases positive %EDS_{NTA} and increases negative %EDS_{NTA}. An adjustment of the formula is also necessary to deal with the central value of the scale (%EDS_{NTA} = 0%) because in this case, the %EDS values can be either negative or positive. Ultimately, if %EDS_{NTA} is (1) > 0%, (2) < 0%, or (3) equal to 0%, then %EDS equals:

$$\%EDS = \%EDS_{NTA} - \left[Nb_{CCA} \times \left(\frac{100}{Total_{NTA} \times Total_{CCA}} \right) \right] \quad (1)$$

$$\%EDS = \%EDS_{NTA} + \left[(Total_{CCA} - Nb_{CCA}) \times \left(\frac{100}{Total_{NTA} \times Total_{CCA}} \right) \right] \quad (2)$$

$$\%EDS = \frac{100}{2 \times Total_{NTA}} - \left[Nb_{CCA} \times \left(\frac{100}{Total_{NTA} \times Total_{CCA}} \right) \right] \quad (3)$$

For example, the participant presented in Fig. 6a shows a %EDS_{NTA} of -100%. By integrating his Nb_{CCA} (13 out of 16), we obtain his precise %EDS between -100% and -90%: $[-100 + [(16 - 13)$

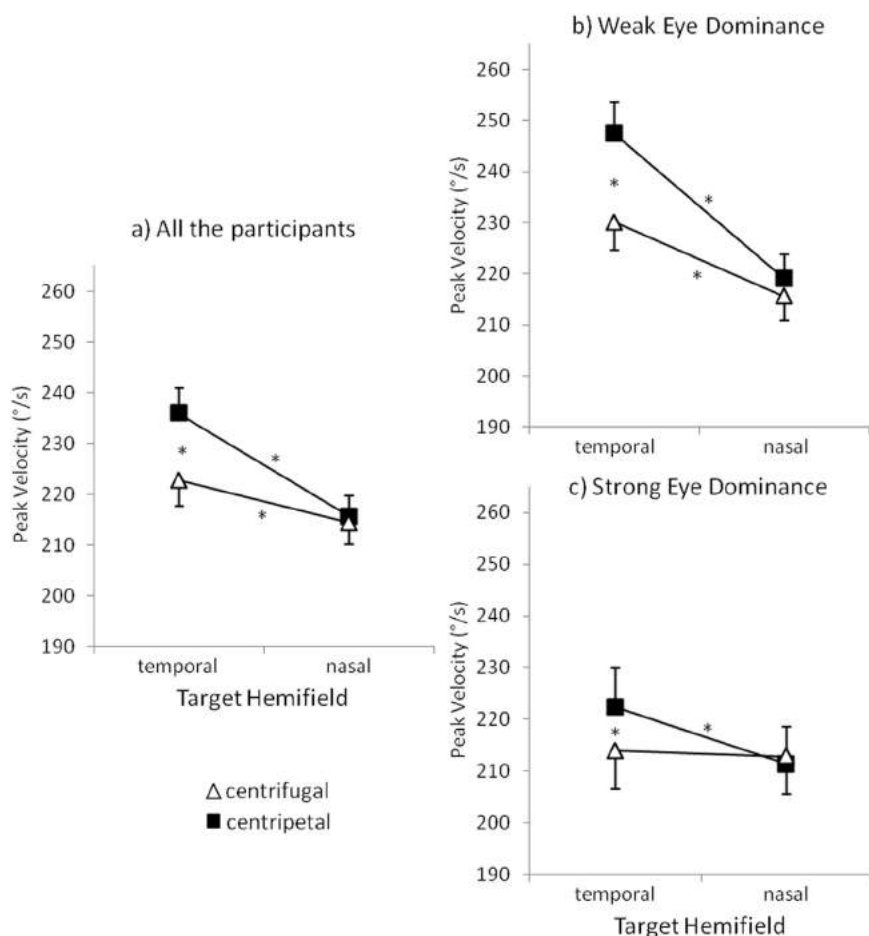


Fig. 4. Saccadic peak velocity as a function of target hemifield and direction relative to the straight-ahead. Black squares represent centripetal saccades and white triangles represent centrifugal saccades for each target hemifield (temporal or nasal). Panel (a) presents data from all the 57 participants. Panel (b) presents the data from the 31 weak ED participants, and panel (c) presents the data from the 26 strong ED participants. In each panel, error bars represent standard errors of the mean and asterisks indicate significant differences at $p < .05$.

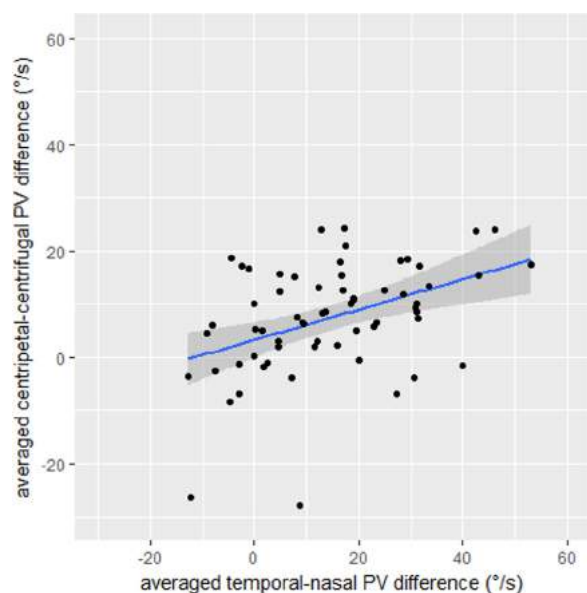


Fig. 5. Correlation between NTA magnitude and CCA magnitude. Each point represents one of the 63 participants. Participants are plotted according to their averaged temporal-nasal peak velocity (PV) difference, and their averaged centripetal-centrifugal peak velocity (PV) difference. The blue line corresponds to the linear regression slope, and the shaded area delimits the 95% confidence interval. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

$\times (100/(10 \times 16))] = -98.125\%$. Likewise, participants in Fig. 6b (%EDS_{NTA}: + 100%; Nb_{CCA}: 3/16) and Fig. 6c (%EDS_{NTA}: + 10%; Nb_{CCA}: 8/16) have %EDS of + 98.125% and + 5%, respectively. In conclusion, what we propose here is a new way to measure ED strength based on oculomotor performance.

4. Discussion

In the present study, we confirmed that participants with weak ED show NTA in saccadic peak velocity whereas no NTA is observed in participants with strong ED (Chaumillon et al., 2017; Tagu et al., 2016; Vergilino-Perez et al., 2012). Moreover, our data indicate that ED strength also affects another asymmetry in saccadic peak velocity: indeed, while CCA was observed in participants with weak ED, all the asymmetries of the saccadic system are reduced - if not suppressed - in participants with strong ED. These results suggest that ED strength, NTA and CCA are all related, but the nature of physiological mechanisms underlying this relationship remains an open issue.

4.1. On the links between eye dominance strength and saccadic asymmetries

On the one hand, neuroimaging studies have uncovered the existence of a special relationship between the dominant eye and its ipsilateral V1, the latter being both larger (Erdogan et al., 2002) and more strongly activated than the contralateral V1 when the dominant eye is stimulated (Shima et al., 2010). Importantly, Shima et al. (2010) observed this asymmetry in V1 after stimulating the temporal hemiretina (i.e., the nasal hemifield) of the dominant eye; but stimulating the nasal hemiretina (i.e., the temporal hemifield) of the dominant eye produced no difference in the activation levels of the ipsi- and the contralateral

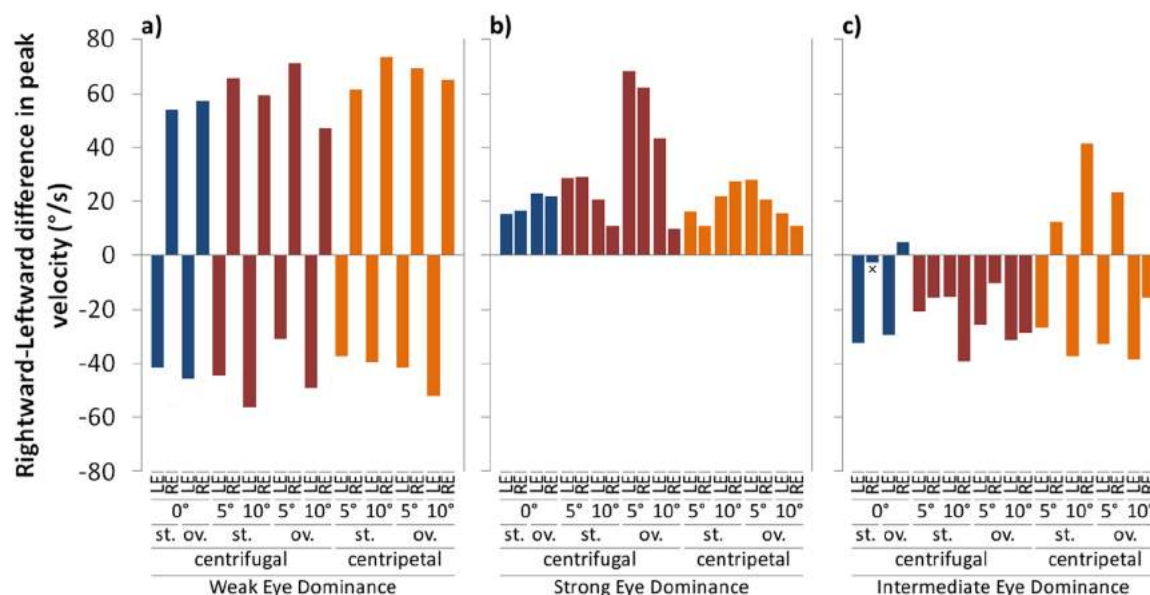


Fig. 6. Rightward-Leftward differences in peak velocity showing weak, strong, and intermediate eye dominance. (a), (b) and (c) correspond to representative participants with weak, strong, and intermediate ED profiles, respectively. Colored bars represent the difference in peak velocity between rightward and leftward saccades. Positive differences indicate higher peak velocity in rightward than in leftward saccades whereas negative differences indicate the reverse. Therefore, standard naso-temporal asymmetry corresponds to a negative difference for the left eye and a positive difference for the right eye. Blue bars correspond to (centrifugal) saccades starting from the central position, red bars to centrifugal saccades starting from peripheral positions, and orange bars to centripetal saccades. In (a), the representative participant with weak ED exhibits NTA for all the saccades. In (b), the representative participant with strong ED exhibits no NTA at all. In (c), the representative participant with intermediate ED exhibits NTA in centripetal saccades only. For all panels: LE = Left Eye, RE = Right Eye; 0°, 5° and 10° correspond to starting positions; st. = Step block, ov. = Overlap block. × indicate differences below the resolution limits of the used eyetracker ($< 4^\circ/\text{s}$). (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

V1. Thus, it seems that the special relationship between the dominant eye and its ipsilateral V1 is closely linked to the temporal hemiretina.

On the other hand, NTA is generally explained with reference to the architecture of the visual pathways. For each eye, the information presented in the temporal hemifield is projected on the nasal hemiretina and the information presented in the nasal hemifield is projected on the temporal hemiretina. Then, at the optic chiasm, the axons from the nasal hemiretina (i.e., temporal hemifield) cross to project onto the contralateral hemisphere whereas the axons from the temporal hemiretina (i.e., nasal hemifield) do not cross and project onto the ipsilateral hemisphere. It has been shown that there is greater retinal density of cones and ganglion cells in the nasal hemiretina than in the temporal hemiretina (Curcio and Allen, 1990). Importantly, this retinal asymmetry - present at every step of the geniculostriate pathway - leads to NTAs in the projections from the retina to the lateral geniculate nucleus (Connolly and Van Essen, 1984; Williams et al., 1995) and in V1 (Toosy et al., 2001; Tytsen and Burkhalter, 1997). Tytsen and Burkhalter (1997) have shown that in V1, ocular dominance columns formed by the inputs of the nasal hemiretina are larger, and occupy more space than the ocular dominance columns made from the inputs of the temporal hemiretina.

NTA in saccadic parameters has therefore been attributed to

asymmetries in the geniculostriate pathway, from the retina to V1 (Tagu et al., 2018; see also Bompas et al., 2008). This might account for the pattern we found in weak ED. We propose that for strong ED, the relationship between the temporal hemiretina of the dominant eye and the ipsilateral V1 strengthens the signals from the temporal hemiretina, possibly mitigating the advantage of inputs from the nasal hemiretina in V1 (i.e., counteract the NTA). Therefore, for strong ED, the absence of NTA in saccadic peak velocity could result from the fact that in V1, the advantage of ocular dominance columns receiving inputs from the nasal hemiretina is masked by the relationship between inputs from the temporal hemiretina of the dominant eye and the ipsilateral V1. This assumption predicts that the stronger the relationship between the dominant eye and the ipsilateral V1 (and thus ED strength), the weaker the NTA. This physiological interpretation would be congruent with the ED strength index we have computed here; but of course, it should be tested using neuroimaging techniques.

The saccadic peak velocity corresponds to the peak burst firing frequency of the premotor neurons of the brainstem saccadic generator (Corneil and Munoz, 2014; Sparks, 2002). When triggering a saccade, V1 sends the visual information to the parietal and frontal eye fields, which both project onto the superior colliculus. The latter then transmits the motor command to the brainstem saccadic generator (Corneil

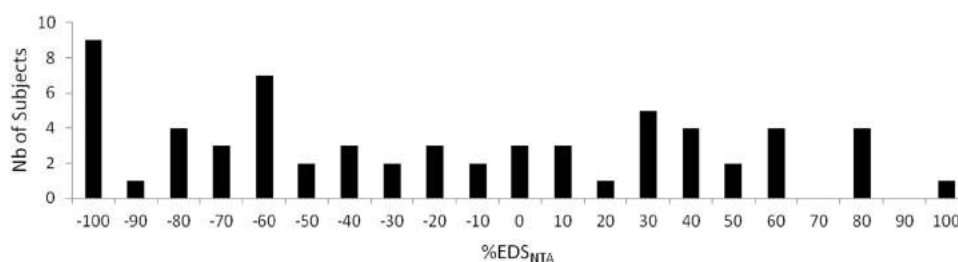


Fig. 7. Distribution of the 63 participants over the different values of %EDS_{NTA}. Each bar represents the number of subjects showing the corresponding percentage of eye dominance strength based on naso-temporal asymmetry in saccadic peak velocity (%EDS_{NTA}).

and Munoz, 2014; Leigh and Zee, 2006; Sparks, 2002; White and Munoz, 2011). Our assumption is that asymmetries in V1 probably spread across the upcoming saccade generation network, and *in fine*, lead to asymmetries in peak velocity. One could however expect that asymmetries in V1 should more directly affect saccade latency. However, as saccade latency is more sensitive to cortical influences than peak velocity (Pierrot-Deseilligny et al., 1995; Sommer and Wurtz, 2000; Leigh and Zee, 2006), it is accordingly strongly modulated by top-down influences such as decision making or visual attention which may compete with NTAs and CCAs (see also Bompas et al., 2008; Tagu et al., 2018 for similar arguments). In contrast with saccade latency, peak velocity is not affected by top-down influences (Galley, 1989; see also Di Stasi et al., 2013; Leigh and Zee, 2006), which explains why saccadic asymmetries are observed in this parameter.

In the present study, we also found that NTA (and therefore ED strength) modulates CCA, and that the higher the NTA (i.e., the weaker the ED strength), the higher the CCA. As evidenced in previous studies (Krebs et al., 2012, 2010), centripetal saccades directed toward the straight-ahead direction are faster than centrifugal ones because they re-align the head-centered and the eye-centered reference frames. Moreover, the speed advantage of centripetal saccades is supposed to be behaviorally driven by the necessity to quickly focus one's attention on stimuli appearing straight-ahead, as they may be obstacles during locomotion (Camors et al., 2016; Durand et al., 2012). Using electroencephalography, Krebs et al. (2012) have shown a negative deflection in parieto-occipital regions contralateral to the future gaze location. The deflection is weaker and its duration is shorter before centripetal saccades than before centrifugal saccades. As V1 is the earliest structure in which saccades are coded in a head/body-centered reference frame (Rieger et al., 2008), it seems that the CCA is driven by asymmetries in V1. This is consistent with the findings of Durand et al. (2010). Using single- and multiunit recordings in macaques, they have shown that stimuli presented straight-ahead benefit from privileged processing in V1 compared to stimuli presented from other locations.

Having recently shown that CCA in peak velocity is only present in temporal saccades (not in nasal ones), Tagu et al. (2018) proposed two physiological explanations to this result. First, NTA and CCA have different neurophysiological origins - NTA would originate from asymmetries in the visual pathways while CCA would originate from asymmetries in the extra-ocular muscles. Second, the two asymmetries have a common structure in their physiological origin, which could explain their relationship. As discussed above, we assume that this common structure might well be V1. Here, we have shown (1) that NTA and CCA are closely linked and (2) that this relationship could be modulated by ED strength. The data from our weak ED group replicated the results of Tagu et al. (2018), with the presence of CCA in temporal saccades only, a restriction probably driven by asymmetries in the visual pathways up to V1. However, no consistent NTA and CCA in peak velocity could be found among individuals with strong ED, reinforcing the assumption that ED, NTA and CCA share the same common structure V1. In previous research, we have shown that the relationship between the dominant eye and ipsilateral V1 led to better perceptual (Chaumillon et al., 2017) and visuo-motor (Tagu et al., 2016) processing in its contralateral than in its ipsilateral hemifield. This dissimilar processing of the visual fields might conceal the privileged processing of the straight-ahead direction. Indeed, before centripetal saccades, as the eyes are not aligned on the straight-ahead direction, the latter coincides with one of the visual hemifields. Presenting the straight-ahead direction in the hemifield ipsilateral to the dominant eye may create a conflict between the privileged processing of the straight-ahead direction and the privileged processing of the hemifield contralateral to the dominant eye. This conflict could possibly result in weaker CCA or no CCA in participants with strong ED. Note, however, that our data cannot provide evidence for such a conflict. Indeed, the two participants with the highest ED strength do not present any asymmetry in CCA between contralateral and ipsilateral hemifields. Still, it should be

emphasized that (1) this observation is based on two participants only, and that (2) our paradigm was not designed to explore this conflict. Indeed, we only included small 5° saccades, and there is evidence that for small saccades, saccadic asymmetries are reduced (Becker, 1989; Chen et al., 2013; Collewijn et al., 1988; Pelisson and Prablanc, 1988). We therefore believe that additional studies are needed to test the hypothesis of a conflict in V1 (between the processing of the hemifield contralateral to the dominant eye and the processing of the straight-ahead direction) among strong ED individuals, and that these studies should use a paradigm including larger leftward and rightward centripetal and centrifugal saccades.

It should be noted that from an evolutionary perspective, having strong rather than weak ED might appear to be a disadvantage. Indeed, CCA - which enables better processing of potential obstacles during locomotion in the straight-ahead direction - is not detected among strong ED individuals, while it is exacerbated among weak ED ones. Nevertheless, this is consistent with the number of participants with either weak or strong ED. In all our studies focused on the quantification of ED strength, participants with strong ED have always been less numerous than participants with weak ED. 6 out of 18 participants, 32 out of 92 participants, and 15 out of 50 participants elicited strong ED in Vergilino-Perez et al. (2012), Tagu et al. (2016), and Chaumillon et al. (2017), respectively. Thus, it seems that the proportion of strong ED in the population is around 33%.

It is worth noting that contrary to ED strength (strong vs. weak ED); ED laterality (left vs. right ED) does not impact saccadic asymmetries. This result is not surprising given that participants with weak ED are unlikely to present a dominant eye. Thus, ED strength and ED laterality should not be measured in the same way. First, a test of ED strength should be administrated to identify participants who actually have a dominant eye, and only then, ED laterality of these participants should be assessed.

4.2. Toward a continuum of eye dominance strength

In the current study, individual analyses have confirmed that the measurement of ED strength based on NTA in peak velocity proposed in Vergilino-Perez et al. (2012) was quite robust. Moreover, we have shown that the joint study of several asymmetries in the saccadic system made it possible to compute a continuous numerical index of ED strength. By using binocular recordings of eye movements during leftward and rightward saccades from different starting positions, we could jointly assess NTA and CCA. Moreover, the potential variability of saccadic asymmetries between reactive and voluntary saccades was tested using step- and overlap paradigms. Based on their NTA and CCA profiles, each participant was assigned his specific percentage of ED strength, from - 100% (very weak ED) to + 100% (very strong ED). Moreover, in previous measures of sighting ED strength (e.g., Carey and Hutchinson, 2013; Dalton et al., 2015; Ho et al., 2018) experimenters often have no direct access to the percept experienced by participants, and ED strength measures are often based on oral responses impossible to substantiate objectively. For the first time, we propose an objective continuous ED scale, based on oculomotor performance. The availability of an accurate measure of ED strength is of particular importance with regards to clinical ophthalmology. Indeed, the precise measurement of ED strength being extremely difficult, it is hard for physicians to make clinical decision to correct differently the dominant and non-dominant eyes - e.g., monovision correction in presbyopic patients (Evans, 2007; Greenbaum, 2002; Handa et al., 2004; Jain et al., 1996; Papas et al., 1990; Wright et al., 1999). The monovision technique, frequently used to correct presbyopia, consists in jointly correcting distal and proximal visions in the dominant and in the non-dominant eye respectively. Monovision can be carried out with contact lenses, glasses, refractive surgery, or intraocular lens implantation (typically performed during cataract surgery), but patient satisfaction after monovision is only about 70–80% (Finkelman et al., 2009; Jain et al.,

1996; Zhang et al., 2011). Today, more than one billion people in the world suffer from presbyopia, including more than 500 million with no appropriate optical correction (Holden et al., 2008). Thus, identifying the factors leading to patients' tolerance of monovision is critical to prevent surgery failures. It seems that one of the factors leading to successful monovision is weak ED strength (Handa et al., 2004; Seijas et al., 2007). Indeed, in their 2004 study, Handa et al. asked twenty formerly presbyopic patients having benefited from monovision intraocular lens implantation during cataract surgery to give some feedback on monovision. They found that sixteen patients were satisfied with monovision, while four were dissatisfied. Moreover, the authors measured participants' ED using the hole-in-card test (Durand and Gould, 1910; Miles, 1930) and assessed "ED strength" with a binocular rivalry paradigm, in other words with a measure of sensory ED strength (not of sighting ED strength). They found that the four patients dissatisfied with monovision had very high sensory ED compared to the other patients. The authors concluded that weak sensory ED predicted successful monovision, whereas strong sensory ED should contraindicate monovision. Indeed, monovision requires constant switching between the inputs from each eye to explore distal and proximal visual environments. But individuals with strong ED may possibly be unable to suppress the input from their dominant eye and explore their proximal environment with their non-dominant one. To our knowledge, the impact of sighting ED strength on the success of monovision has not yet been tested (maybe due to the lack of testing methods). This is all the more surprising since in monovision, the eye chosen to correct distal vision is the sighting dominant eye, not the sensory one. We are convinced that an accurate measurement of sighting ED strength is necessary to improve the success of monovision, and the percentage-based continuous scale we propose is a significant step toward the achievement of this project. However, we acknowledge that in its current form the quantification we developed here is hardly accessible to physicians and ophthalmologists. Although our measure takes into account the resolution limits of the eyetracker we used, it still has to be tested with more accessible (but less accurate) eyetrackers. Moreover, the very large number of conditions and of trials per condition included in the current study made it highly time-consuming. It allowed us identifying the main factors impacting the ED strength measure. Further studies might use a less time-consuming procedure, so that physicians and ophthalmologists could easily use our ED-strength scale in their practice. As a matter of fact, we have shown that ED strength value was not affected by block type (step vs. overlap). Besides, analyses have shown that CCA was more consistently present at starting position 10° away than 5° away from the straight-ahead direction. Involving only one block type and one eccentricity would considerably reduce the test duration. Note however that as our ED strength index includes the number of trials in which NTA and CCA are tested ($Total_{NTA}$ and $Total_{CCA}$), reducing the number of tested conditions would lessen the accuracy of the obtained ED quantification.

4.3. Conclusions and future directions

Altogether, the present study reveals that NTA and CCA were strongly related, suggesting that they may share common neurophysiological origins. Moreover, it shows that ED strength modulates both NTA and CCA, and that observing how these asymmetries are organized in an individual provides a means to measure his ED strength. Our assumption is that V1 is probably the key structure for the relationship between ED strength, NTA and CCA, but research is needed to support this hypothesis using neuroimaging techniques. Moreover, by analyzing how NTA and CCA varied within and between individuals, we were able to propose a precise evaluation of ED strength, on a continuum from -100% to $+100\%$. We are convinced that future studies may adapt this ED test, allowing physicians and ophthalmologists to include this tool in their clinical practice. Lastly, the calculation formula we propose here is designed to measure ED strength (i.e., from weak to

strong ED), but it provides no information about ED laterality (i.e., dominant left or right eye); but after all, ED laterality information only makes sense for participants with strong ED. Therefore, our study represents the first but necessary step toward an objective measurement of ED based on oculomotor performance, the second step being the measurement of ED laterality, based on the oculomotor performance of individuals with very high ED strength scores.

Funding

This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Declaration of interest

None.

Acknowledgements

The authors warmly thank the two anonymous reviewers for their comments and suggestions that have strengthened the manuscript. They also gratefully acknowledge Agnès Charvillat for proofreading.

References

- Abel, L.A., Dell'Osso, L.F., Daroff, R.B., Parker, L., 1979. Saccades in extremes of lateral gaze. *Investig. Ophthalmol. Vis. Sci.* 18 (3), 324–327.
- Becker, W., 1989. The neurobiology of saccadic eye movements. Metrics. In: Wurtz, R.H., Goldberg, M.E. (Eds.), *Reviews of Oculomotor Research* 3. Elsevier, Michigan, pp. 13–66.
- Bompas, A., Sterling, T., Rafal, R.D., Sumner, P., 2008. Naso-temporal asymmetry for signals invisible to the retinotectal pathway. *J. Neurophysiol.* 100 (1), 412–421. <https://doi.org/10.1152/jn.90312.2008>.
- Bourassa, D.C., McManus, I.C., Bryden, M.P., 1996. Handedness and eye-dominance: a meta-analysis of their relationship. *Lateral: Asym. Body Brain Cogn.* 1 (1), 5–34. <https://doi.org/10.1080/713754206>.
- Camors, D., Trotter, Y., Pouget, P., Gilardeau, S., Durand, J.-B., 2016. Visual straight-ahead preference in saccadic eye movements. *Sci. Rep.* 6 (23124), 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep23124>.
- Carey, D.P., Hutchinson, C.V., 2013. Looking at eye dominance from a different angle: is sighting strength related to hand preference? *Cortex* 49 (9), 2542–2552. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2012.11.011>.
- Carling, K., 2000. Resistant outlier rules and the non-Gaussian case. *Comput. Stat. Data Anal.* 33 (3), 249–258. [https://doi.org/10.1016/S0167-9473\(99\)00057-2](https://doi.org/10.1016/S0167-9473(99)00057-2).
- Chaumillon, R., Alahyane, N., Senot, P., Vergne, J., Lemoine, C., Doré-Mazars, K., Blouin, J., Vergilino-Perez, D., Guillaume, A., 2015. Vers une quantification de la dominance oculaire pour une meilleure prise en charge des pathologies de l'œil. *J. Fr. d'Ophtalmologie* 38 (4), 322–332. <https://doi.org/10.1016/j.jfo.2014.10.009>.
- Chaumillon, R., Alahyane, N., Senot, P., Vergne, J., Lemoine-Lardenois, C., Blouin, J., Doré-Mazars, K., Guillaume, A., Vergilino-Perez, D., 2017. Asymmetry in visual information processing depends on the strength of eye dominance. *Neuropsychologia* 96, 129–136. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.01.015>.
- Chen, L.L., Hung, L.Y., Quinet, J., Kosek, K., 2013. Cognitive regulation of saccadic velocity by reward prospect. *Eur. J. Neurosci.* 38 (3), 2434–2444. <https://doi.org/10.1111/ejn.12247>.
- Collewin, H., Erkelens, C.J., Steinman, R.M., 1988. Binocular co-ordination of human horizontal saccadic eye movements. *J. Physiol.* 404, 157–182.
- Connolly, M., Van Essen, D., 1984. The representation of the visual field in parvocellular and magnocellular layers of the lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.* 226 (4), 544–564. <https://doi.org/10.1002/cne.902260408>.
- Cook, G., Stark, L., Zuber, B.L., 1966. Horizontal eye movements studied with the on-line computer. *Arch. Ophthalmol.* 76 (4), 589–595.
- Coren, S., Kaplan, C.P., 1973. Patterns of ocular dominance. *Optom. Vision Sci.* 50 (4), 283–292.
- Corneil, B.D., Munoz, D.P., 2014. Overt responses during covert orienting. *Neuron* 82 (6), 1230–1243. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.05.040>.
- Crider, B., 1944. A battery of tests for the dominant eye. *J. Gen. Psychol.* 31 (2), 179–190.
- Curcio, C.A., Allen, K.A., 1990. Topography of ganglion cells in human retina. *J. Comp. Neurol.* 300 (1), 5–25. <https://doi.org/10.1002/cne.903000103>.
- Dalton, K., Guillon, M., Naroo, S.A., 2015. Ocular dominance and handedness in golf putting. *Optom. Vision Sci.* 92 (10), 968–975. <https://doi.org/10.1097/OPX.0000000000000690>.
- Di Stasi, L.L., Catena, A., Canas, J.J., Macknik, S.L., Martinez-Conde, S., 2013. Saccadic velocity as an arousal index in naturalistic tasks. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 37 (5), 968–975. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.03.011>.
- Durand, A.C., Gould, G.M., 1910. A method of determining ocular dominance. *J. Am. Med. Assoc.* 55 (5), 369–370. <https://doi.org/10.1001/jama.1910.04330050007004>.
- Durand, J.-B., Camors, D., Trotter, Y., Celebrini, S., 2012. Privileged visual processing of

- the straight-ahead direction in humans. *J. Vision* 12 (6), 1–13 (34).
- Durand, J.-B., Trotter, Y., Celebrini, S., 2010. Privileged processing of the straight-ahead direction in primate area V1. *Neuron* 66 (1), 126–137.
- Erdogan, A.R., Özdikici, M., Aydin, M.D., Aktas, Ö., Dane, S., 2002. Right and left visual cortex areas in healthy subjects with right-and left-eye dominance. *Int. J. Neurosci.* 112 (5), 517–523.
- Evans, B.J.W., 2007. Monovision: a review. *Ophthalmic Physiol. Opt.* 27 (5), 417–439. <https://doi.org/10.1111/j.1475-1313.2007.00488.x>.
- Finkelman, Y.M., Ng, J.Q., Barrett, G.D., 2009. Patient satisfaction and visual function after pseudophakic monovision. *J. Cataract Refract. Surg.* 35 (6), 998–1002. <https://doi.org/10.1016/j.jcrs.2009.01.035>.
- Fricker, S.J., 1971. Dynamic measurements of horizontal eye motion I. Acceleration and velocity matrices. *Investig. Ophthalmol. Vis. Sci.* 10 (9), 724–732.
- Frost, D., Pöppel, E., 1976. Different programming modes of human saccadic eye movements as a function of stimulus eccentricity: indications of a functional sub-division of the visual field. *Biol. Cybern.* 23 (1), 39–48. <https://doi.org/10.1007/BF00344150>.
- Galley, N., 1989. Saccadic eye movement velocity as an indicator of (de) activation: a review and some speculations. *J. Psychophysiol.* 3, 229–244.
- Greenbaum, S., 2002. Monovision pseudophakia. *J. Cataract Refract. Surg.* 28 (8), 1439–1443. [https://doi.org/10.1016/S0886-3350\(02\)01218-X](https://doi.org/10.1016/S0886-3350(02)01218-X).
- Handa, T., Mukuno, K., Uozato, H., Niida, T., Shoji, N., Minei, R., Shimizu, K., 2004. Ocular dominance and patient satisfaction after monovision induced by intraocular lens implantation. *J. Cataract Refract. Surg.* 30 (4), 769–774. <https://doi.org/10.1016/j.jcrs.2003.07.013>.
- Hécaen, H., de Ajuriaguerra, J., 1963. *Les gauchers: prévalence manuelle et dominance cérébrale*. Presses Universitaires de France, Paris.
- Ho, R., Thompson, B., Babu, R.J., Dalton, K., 2018. Sighting ocular dominance magnitude varies with test distance. *Clin. Exp. Optom.* 101 (2), 276–280. <https://doi.org/10.1111/cxo.12627>.
- Holden, B.A., Fricke, T.R., Ho, S.M., Wong, R., Schlenker, G., Cronjé, S., Frick, K.D., 2008. Global vision impairment due to uncorrected presbyopia. *Arch. Ophthalmol.* 126 (12), 1731–1739.
- Honda, H., 2002. Idiosyncratic left–right asymmetries of saccadic latencies: examination in a gap paradigm. *Vision Res.* 42 (11), 1437–1445. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(02\)00050-0](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(02)00050-0).
- Hubel, D.H., LeVay, S., Wiesel, T.N., 1975. Mode of termination of retinotectal fibers in macaque monkey: an autoradiographic study. *Brain Res.* 96 (1), 25–40. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(75\)90567-3](https://doi.org/10.1016/0006-8993(75)90567-3).
- Hyde, J.E., 1959. Some characteristics of voluntary human ocular movements in the horizontal plane. *Am. J. Ophthalmol.* 48 (1), 85–94. [https://doi.org/10.1016/0002-9394\(59\)90290-9](https://doi.org/10.1016/0002-9394(59)90290-9).
- Inchingolo, P., Spanio, M., Bianchi, M., 1987. The characteristic peak velocity—mean velocity of saccadic eye movements in man. In: O'Regan, J.K., Lévy-Schoen, A. (Eds.), *Eye Movements from Physiology to Cognition: Selected/Edited Proceedings of the Third European Conference on Eye Movements*, Dordrecht, France. Elsevier, North-Holland, pp. 17–26.
- Jain, S., Arora, I., Azar, D.T., 1996. Success of monovision in presbyopes: review of the literature and potential applications to refractive surgery. *Surv. Ophthalmol.* 40 (6), 491–499. [https://doi.org/10.1016/S0039-6257\(96\)82015-7](https://doi.org/10.1016/S0039-6257(96)82015-7).
- Jóhannesson, O.I., Ásgeirsson, A.G., Kristjánsson, A., 2012. Saccade performance in the nasal and temporal hemifields. *Exp. Brain Res.* 219 (1), 107–120. <https://doi.org/10.1007/s00221-012-3071-2>.
- Jóhannesson, O.I., Kristjánsson, A., 2013. Violating the main sequence: asymmetries in saccadic peak velocities for saccades into the temporal versus nasal hemifields. *Exp. Brain Res.* 227 (1), 101–110. <https://doi.org/10.1007/s00221-013-3490-8>.
- Johansson, J., Seimyr, G.Ö., Pansell, T., 2015. Eye dominance in binocular viewing conditions. *J. Vision* 15 (9), 1–17. <https://doi.org/10.1167/15.9.21>.
- Jürgens, R., Becker, W., Kornhuber, H.H., 1981. Natural and drug-induced variations of velocity and duration of human saccadic eye movements: evidence for a control of the neural pulse generator by local feedback. *Biol. Cybern.* 39 (2), 87–96. <https://doi.org/10.1007/BF00336734>.
- Kardamakis, A.A., Moschovakis, A.K., 2009. Optimal control of gaze shifts. *J. Neurosci.* 29 (24), 7723–7730. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5518-08.2009>.
- Khan, A.Z., Crawford, J.D., 2001. Ocular dominance reverses as a function of horizontal gaze angle. *Vision Res.* 41 (14), 1743–1748. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00079-7](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00079-7).
- Krebs, R.M., Boehler, C.N., Zhang, H.H., Schoenfeld, M.A., Woldorff, M.G., 2012. Electrophysiological recordings in humans reveal reduced location-specific attentional-shift activity prior to recentering saccades. *J. Neurophysiol.* 107 (5), 1393–1402. <https://doi.org/10.1152/jn.00912.2010>.
- Krebs, R.M., Schoenfeld, M.A., Boehler, C.N., Song, A.W., Woldorff, M.G., 2010. The saccadic re-centering bias is associated with activity changes in the human superior colliculus. *Front. Hum. Neurosci.* 4 (193), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00193>.
- Kristjánsson, Á., Vandenbroucke, M.W., Driver, J., 2004. When pros become cons for anti-versus prosaccades: factors with opposite or common effects on different saccade types. *Exp. Brain Res.* 155 (2), 231–244. <https://doi.org/10.1007/s00221-003-1717-9>.
- Leigh, R.J., Zee, D.S., 2006. *The saccadic system*. In: Leigh, R.J., Zee, D.S. (Eds.), *The Neurology of Eye Movements*, 4th ed. Oxford University Press, New York, pp. 108–187.
- Miles, W.R., 1930. Ocular dominance in human adults. *J. Gen. Psychol.* 3 (3), 412–430. <https://doi.org/10.1080/00221309.1930.9918218>.
- Papas, E., Young, G., Hearn, K., 1990. Monovision vs. soft diffractive bifocal contact lenses: a crossover study. *Int. Contact Lens Clin.* 17 (7), 181–187. [https://doi.org/10.1016/0892-8967\(90\)90005-Z](https://doi.org/10.1016/0892-8967(90)90005-Z).
- Pelissou, D., Prablanc, C., 1988. Kinematics of centrifugal and centripetal saccadic eye movements in man. *Vision Res.* 28 (1), 87–94. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(88\)80009-9](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(88)80009-9).
- Pierrot-Deseilligny, C., Rivaud, S., Gaymard, B., Müri, R., Vermersch, A.I., 1995. Cortical control of saccades. *Ann. Neurol.* 37 (5), 557–567.
- Poffenberger, A.T., 1912. Reaction time to retinal stimulation with special reference to the time lost in conduction through nerve centers. *Arch. Psychol.* 23, 1–73.
- Rafal, R., Henik, A., Smith, J., 1991. Extrageniculate contributions to reflex visual orienting in normal humans: a temporal hemifield advantage. *J. Cogn. Neurosci.* 3 (4), 322–328. <https://doi.org/10.1162/jocn.1991.3.4.322>.
- Rice, M.L., Leske, D.A., Smestad, C.E., Holmes, J.M., 2008. Results of ocular dominance testing depend on assessment method. *J. Am. Assoc. Pediatr. Ophthalmol. Strabismus* 12 (4), 365–369. <https://doi.org/10.1016/j.jaapos.2008.01.017>.
- Rieger, J.W., Schoenfeld, M.A., Heinze, H.-J., Bodis-Wollner, I., 2008. Different spatial organizations of saccade related BOLD-activation in parietal and striate cortex. *Brain Res.* 1233, 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.07.108>.
- Robinson, D.A., 1964. The mechanics of human saccadic eye movement. *J. Physiol.* 174 (2), 245–264.
- Rombouts, S.A.R.B., Barkhof, F., Sprenger, M., Valk, J., Scheltens, P., 1996. The functional basis of ocular dominance: functional MRI (fMRI) findings. *Neurosci. Lett.* 221 (1), 1–4. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(96\)13260-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(96)13260-2).
- Seijas, O., Gómez de Liaño, P., Gómez de Liaño, R., Roberts, C.J., Piedrahita, E., Díaz, E., 2007. Ocular dominance diagnosis and its influence in monovision. *Am. J. Ophthalmol.* 144 (2), 209–216. <https://doi.org/10.1016/j.ajo.2007.03.053>.
- Shima, H., Hasegawa, M., Tachibana, O., Nomura, M., Yamashita, J., Ozaki, Y., Kawai, J., Higuchi, M., Kado, H., 2010. Ocular dominance affects magnitude of dipole moment: an MEG study. *NeuroReport* 21 (12), 817–821. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e32833c5d7>.
- Sommer, M.A., Wurtz, R.H., 2000. Composition and topographic organization of signals sent from the frontal eye field to the superior colliculus. *J. Neurophysiol.* 83 (4), 1979–2001.
- Sparks, D.L., 2002. The brainstem control of saccadic eye movements. *Nat. Rev. Neurosci.* 3 (12), 952–964. <https://doi.org/10.1038/nrn986>.
- Tagu, J., Doré-Mazars, K., Lemoine-Lardennois, C., Vergilino-Perez, D., 2016. How eye dominance strength modulates the influence of a distractor on saccade accuracy. *Investig. Ophthalmol. Vis. Sci.* 57 (2), 534–543. <https://doi.org/10.1167/10.1167/15-18428>.
- Tagu, J., Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., Vergilino-Perez, D., 2018. Recentering bias for temporal saccades only: evidence from binocular recordings of eye movements. *J. Vision* 18 (1), 1–16. <https://doi.org/10.1167/18.1.10>.
- Tatler, B.W., 2007. The central fixation bias in scene viewing: selecting an optimal viewing position independently of motor biases and image feature distributions. *J. Vision* 7 (14), 1–17. <https://doi.org/10.1167/7.14.4>.
- Toosy, A.T., Werring, D.J., Plant, G.T., Bullmore, E.T., Miller, D.H., Thompson, A.J., 2001. Asymmetrical activation of human visual cortex demonstrated by functional MRI with monocular stimulation. *NeuroImage* 14 (3), 632–641. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0851>.
- Tychsen, L., Burkhalter, A., 1997. Nasotemporal asymmetries in V1: ocular dominance columns of infant, adult, and strabismic macaque monkeys. *J. Comp. Neurol.* 388 (1), 32–46. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19971110\)388:1<32::AID-CNE3>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19971110)388:1<32::AID-CNE3>3.0.CO;2-P).
- Vergilino-Perez, D., Fayel, A., Lemoine, C., Senot, P., Vergne, J., Doré-Mazars, K., 2012. Are there any left-right asymmetries in saccade parameters? Examination of latency, gain, and peak velocity. *Investig. Ophthalmol. Vis. Sci.* 53 (7), 3340–3348. <https://doi.org/10.1167/10.1167/15-19273>.
- White, B.J., Munoz, D.P., 2011. The superior colliculus. In: Liversedge, S.P., Gilchrist, I.D., Everling, S. (Eds.), *The Oxford Handbook of Eye Movements*. Oxford University Press, New York, pp. 195–213.
- Williams, C., Azzopardi, P., Cowey, A., 1995. Nasal and temporal retinal ganglion cells projecting to the midbrain: implications for “blindsight”. *Neuroscience* 65 (2), 577–586. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(94\)00489-R](https://doi.org/10.1016/0306-4522(94)00489-R).
- Wright, K.W., Guemes, A., Kapadia, M.S., Wilson, S.E., 1999. Binocular function and patient satisfaction after monovision induced by myopic photorefractive keratectomy. *J. Cataract Refract. Surg.* 25 (2), 177–182. [https://doi.org/10.1016/S0886-3350\(99\)80123-0](https://doi.org/10.1016/S0886-3350(99)80123-0).
- Zhang, F., Sugar, A., Jacobsen, G., Collins, M., 2011. Visual function and patient satisfaction: comparison between bilateral diffractive multifocal intraocular lenses and monovision pseudophakia. *J. Cataract Refract. Surg.* 37 (3), 446–453. <https://doi.org/10.1016/j.jcrs.2010.10.045>.

6.3.2 Article 5 : Conclusions & Perspectives

L'**Article 5** a (1) confirmé les liens existant d'une part entre l'ANT et l'ACC et d'autre part entre l'ANT et l'intensité de la dominance oculaire, et (2) montré que l'intensité de la dominance oculaire partageait également des liens avec l'ACC, et que l'étude conjointe de l'ANT et de l'ACC permettait de mesurer la dominance oculaire sur un continuum en attribuant à chaque participant un pourcentage de dominance oculaire. Ces résultats renforcent l'idée d'un corrélât neurophysiologique commun à la dominance oculaire et aux asymétries saccadiques. La relation privilégiée de l'œil dominant avec le V1 qui lui est ipsilatéral étant principalement régie par les projections de son hémirétine temporale (Shima et al., 2010), nous avons proposé que chez les participants ayant une forte dominance oculaire cette relation vienne interférer avec l'ANT présente dans V1 (avantageant quant à elle les projections de l'hémirétine nasale ; Tychsen & Burkhalter, 1997; Toosy et al., 2001). Cela expliquerait l'absence d'ANT observée dans cette population. Ayant montré dans l'**Article 4** que l'ACC n'était présente que pour les saccades temporales, et donc pour les projections des hémirétines nasales, il n'est par ailleurs pas étonnant qu'une dominance oculaire forte empêche également l'observation de l'ACC (en raison d'un avantage donné aux projections de l'hémirétine temporale, pour lesquelles l'ACC est absente). En conclusion, V1 serait une structure clé pour l'expression des asymétries saccadiques et pour l'expression du lien entre dominance oculaire et asymétries saccadiques. De futures études en neuroimagerie examinant l'ANT et/ou l'ACC dans V1 selon l'intensité de la dominance oculaire des participants sont cependant nécessaires afin d'étayer cette hypothèse.

Il est à noter que des avantages comportementaux ayant été proposés à l'ACC (Durand et al., 2012; Camors et al., 2016), qui permettrait de traiter plus rapidement les stimuli présentés droit-devant qui sont de potentiels obstacles lors des déplacements, avoir une forte dominance oculaire (et donc ne pas présenter d'ACC) serait un inconvénient. Dans les différentes études réalisées au sein du laboratoire (Vergilino-Perez et al., 2012a; Chaumillon et al., 2017; Tagu et al., 2016, 2018a, **Article 2**; **Article 3**), nous avons d'ailleurs pu établir qu'environ un tiers de la population seulement présentait une forte dominance oculaire. La plus grande proportion d'individus ayant une faible dominance oculaire pourrait donc avoir des explications évolutionnistes. A l'heure actuelle, il y a désormais six études ayant utilisé la quantification de l'intensité de la dominance oculaire par l'ANT sur les pics de vitesse des saccades qui ont été réalisées au sein de notre laboratoire (Vergilino-Perez et al., 2012a; Chaumillon et al., 2017; Tagu et al., 2016, 2018a, **Article 2**; **Article 3**). Nous avons identifié neuf individus qui ont participé entre deux et cinq fois à ces études. Parmi eux, les quatre personnes ayant montré une forte dominance oculaire (*i.e.*, absence d'ANT sur les pics de vitesse de leurs saccades) dans l'une des études montraient également une forte dominance oculaire dans les autres études. Notons cependant que selon les études les pics de vitesse n'étaient pas toujours plus élevés vers le même hémichamp visuel. Autrement dit, ces participants montraient des pics de vitesse toujours plus élevés vers un même hémichamp quel que soit l'œil, *i.e.* plus élevés vers la droite pour les deux yeux ou vers la gauche pour les deux yeux, mais l'hémichamp en question pouvait varier selon l'étude, et donc au cours du temps. Il semblerait ainsi que, comme proposé dans la discussion de l'**Article 1**, le critère d'une forte dominance oculaire ne soit pas de présenter des pics de vitesse plus élevés vers l'hémichamp *ipsilatéral* à l'œil dominant, mais de montrer des

pics de vitesse plus élevés vers un même hémichamp (quel qu'il soit) avec les deux yeux. Les cinq individus ayant montré une faible dominance oculaire (*i.e.*, une ANT sur les pics de vitesse de leurs saccades) dans l'une des études ont quant à eux également montré une faible dominance oculaire dans les autres études. Ces études ont parfois été réalisées à plusieurs années d'intervalle, montrant le caractère robuste de l'estimation de l'intensité de la dominance oculaire par l'ANT sur les pics de vitesse des saccades et indiquant une bonne fidélité test-retest.

Nous avons proposé que le continuum de dominance oculaire que nous avons élaboré dans l'**Article 5** pourrait être utilisé par les ophtalmologistes afin d'évaluer si un patient presbyte pourra ou non supporter une correction par *monovision*. Cette technique, consistant à corriger l'œil dominant pour la vision de loin et l'œil non dominant pour la vision de près (Papas et al., 1990; Wright et al., 1999; Jain et al., 2001; Greenbaum, 2002; Evans, 2007), est en effet de plus en plus utilisée afin de prendre en charge les plus de 500 millions de patients presbytes n'ayant pas une correction optique adaptée (Holden et al., 2008). La *monovision* n'est cependant pas toujours supportée par les patients, qui ont parfois du mal à alterner entre les percepts de leurs deux yeux lors du passage de la vision de loin à la vision de près (Jain et al., 1996; Finkelman et al., 2009; Zhang et al., 2011). Avoir une *faible* dominance oculaire semble être l'un des pré-requis pour qu'un patient supporte la *monovision* (Handa et al., 2004a; Seijas et al., 2007). Cependant, les tests actuels de dominance oculaire de visée ne permettent pas d'estimer précisément son intensité. Bien qu'elle permette une quantification en pourcentages de dominance oculaire, la procédure expérimentale que nous avons utilisée est longue (deux fois deux heures) et nécessite un matériel onéreux (oculomètre EyeLink 1000 SR Research et écran à taux de rafraichissement élevé). De futures études sont ainsi à réaliser afin d'adapter notre test à une procédure moins longue et un matériel plus accessible par les ophtalmologistes. Grâce à notre procédure complète, nous avons identifié les facteurs étant liés à la dominance oculaire et ceux ne l'étant pas. Ainsi, nous avons par exemple montré que la nature de la saccade (réactive vs. volontaire) et la latéralité manuelle des participants (gaucher vs. droitier) ne modifiaient pas la mesure de l'intensité de la dominance oculaire. Afin de réduire la longueur de la procédure expérimentale, de futures études cherchant à quantifier la dominance oculaire pourront par exemple se passer d'évaluer la latéralité manuelle de leurs participants et de tester plusieurs types de saccades.

Force est de constater que la quantification que nous proposons dans l'**Article 5** ne permet pas de rendre compte de la « latéralité » oculaire (œil dominant gauche ou droit) des participants. Pour cela, la réalisation du test du trou dans la carte (Durand & Gould, 1910) est toujours nécessaire. Nous pensons cependant que la latéralité oculaire devrait être mesurée uniquement chez les participants ayant *réellement* un œil dominant, *i.e.*, présentant une dominance oculaire forte ou intermédiaire. Les participants ayant une dominance oculaire faible n'auraient pas à proprement parler d'œil dominant, et il ne serait alors pas pertinent de mesurer leur latéralité oculaire. Ainsi, la quantification de l'intensité de la dominance oculaire que nous proposons constituait la première étape, permettant d'identifier les participants ayant réellement un œil dominant. La deuxième étape sera de quantifier objectivement la latéralité oculaire de ces participants grâce à leurs performances oculomotrices. Les analyses des paramètres saccadiques que nous avons réalisées au cours des cinq études expérimentales présentées dans cette thèse n'ont pas permis d'identifier les facteurs permettant d'évaluer la

latéralité oculaire. A cet effet, les résultats présentés dans l'**Article 1** pourraient alors être utilisés. Nous avons montré que les saccades des participants ayant une forte dominance oculaire étaient plus précises vers l'hémichamp controlatéral que vers l'hémichamp ipsialtéral à leur œil dominant. La comparaison de la précision des saccades oculaires entre hémichamps gauche et droit pourrait alors être utilisée comme indicateur de la latéralité oculaire des individus. Notons cependant que dans l'**Article 2**, nous avons montré que l'observation de cet effet dépendait des conditions utilisées, et notamment du temps alloué à la préparation du programme moteur. Avant d'utiliser la précision des saccades comme indicateur de la latéralité oculaire, il est donc nécessaire de définir précisément les conditions optimales pour observer l'effet de la dominance oculaire sur ce paramètre saccadique. Par ailleurs, de futures études pourraient examiner d'autres mouvements oculaires, tels que les saccades de fixation (microsaccades) ou la poursuite oculaire. Hafed (2013) propose par exemple que les microsaccades agissent sur la localisation des objets dans l'espace. Il montre que juste avant le départ de la microsaccade, les stimuli présentés en fovéa sont perçus plus excentrés, et que les stimuli présentés en périphérie sont perçus plus proches de la fovéa qu'ils ne le sont en réalité. Ces influences des microsaccades sur les capacités perceptives pourraient par exemple différer selon que le stimulus est présenté dans l'hémichamp ipsilatéral ou controlatéral à l'œil dominant, et alors informer quant à la latéralité oculaire des individus.

Troisième partie

Discussion Générale

Chapitre 7

Rappel des objectifs de la thèse et des résultats

Sommaire

7.1 La place de la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action	193
7.2 La quantification en continuum de la dominance oculaire	195

7.1 La place de la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action

Afin de traiter l'information visuelle et d'agir sur les objets de notre environnement, les aires sensorielles de notre cerveau communiquent avec les aires motrices (e.g., Kalaska, 1991; Rizzolatti & Luppino, 2001; Buneo & Andersen, 2006). Certaines zones, telles que les colliculi supérieurs, vont d'ailleurs réaliser une *transformation sensori-motrice*, c'est à dire convertir les coordonnées spatiales d'un objet visuel de l'environnement en coordonnées motrices (Wurtz, 2009; White & Munoz, 2011) afin de réaliser une action (en l'occurrence une saccade oculaire) vers celui-ci. Si ces relations Perception–Action sont très documentées dans la littérature, peu d'études se sont intéressées à la place que pouvait occuper la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action. L'œil dominant étant en lien étroit avec le cortex visuel primaire qui lui est ipsilatéral (Seyal et al., 1981; Erdogan et al., 2002; Shima et al., 2010; Chaumillon et al., 2018), des asymétries perceptives et motrices pourraient émerger entre les hémichamps ipsilatéral et controlatéral à l'œil dominant. Cette possibilité a été examinée dans les **Articles 1, 2 et 3** de cette thèse, et auparavant par Chaumillon et al. (2014, 2017). Ces derniers ont demandé à des participants ayant une dominance oculaire gauche ou droite, forte ou faible, de détecter une cible visuelle présentée dans l'hémichamp gauche ou droit en répondant alternativement avec la main gauche ou droite (paradigme de Poffenberger). Les auteurs ont montré que les temps de réaction manuels étaient plus courts lorsque la cible visuelle était présentée dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant que dans l'hémichamp ipsilatéral. Ces résultats étaient observés seulement pour les participants ayant une forte dominance oculaire. Les participants ayant une faible dominance oculaire ont montré les résultats classiquement observés dans

une tâche de Poffenberger (*i.e.*, des temps de réaction manuels plus courts lorsque la cible apparaissait dans l'hémichamp visuel ipsilatéral à la main de réponse). Chaumillon et al. (2014, 2017) ont alors proposé que la relation entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral permettait un traitement plus rapide de l'information visuelle présentée dans l'hémichamp controlatéral comparé à l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant.

Dans l'**Article 1**, nous avons étudié comment la relation œil dominant – V1 ipsilatéral pouvait modifier les paramètres d'une saccade réalisée vers l'hémichamp controlatéral. Pour cela, nous avons utilisé une tâche de saccades oculaires vers une cible accompagnée d'un distracteur. Ce dernier pouvait être présenté proche de la cible afin d'induire un *effet global* sur l'amplitude de la saccade, ou éloigné de la cible afin d'induire un *effet du distracteur éloigné* sur la latence de la saccade. Ces effets des distracteurs sur les saccades dirigées vers l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant ont été comparés à ceux sur les saccades dirigées vers l'hémichamp ipsilatéral. Les résultats ont montré qu'en cas d'une forte dominance oculaire, l'effet global était réduit (*i.e.*, la saccade vers la cible était plus précise) dans l'hémichamp controlatéral comparé à l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant. Les participants ayant une faible dominance oculaire n'ont quant à eux pas montré cet avantage. Par ailleurs, nous n'avons observé aucune influence de la dominance oculaire sur l'effet du distracteur éloigné sur la latence des saccades. Autrement dit, nous avons mis en évidence une influence du lien entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral sur la métrique des saccades, mais pas sur leurs paramètres temporels. Chez les participants ayant une forte dominance oculaire, il permettrait une meilleure sélection de la cible pour la saccade dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant.

Dans cette étude, les effets de la dominance oculaire étaient significatifs pour les participants ayant une forte dominance gauche, mais seulement marginalement significatifs pour ceux ayant une forte dominance oculaire droite. Nous avons alors proposé qu'un deuxième phénomène intervenait, contrecarrant les effets de la dominance oculaire dans l'hémichamp visuel gauche (*i.e.*, controlatéral à l'œil dominant des participants ayant une forte dominance oculaire droite). Ce phénomène pourrait être un biais attentionnel donnant plus de poids aux stimuli présentés dans l'hémichamp visuel gauche, et donc augmentant l'effet global (*i.e.*, réduisant la précision des saccades) en raison de la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale (Mesulam, 1999; Thiebaut de Schotten et al., 2011; Toba et al., 2011). Les participants ayant une forte dominance oculaire gauche auraient alors des saccades précises vers la droite (car vers l'hémichamp controlatéral à leur œil dominant) et imprécises vers la gauche (en raison du biais attentionnel), expliquant la très nette différence d'effet global entre hémichamps observée dans cette population. Au contraire, chez les participants ayant une forte dominance oculaire droite les deux phénomènes se manifesteraient dans l'hémichamp gauche, controlatéral à leur œil dominant. Dans cet hémichamp, les saccades seraient alors à la fois plus précises en raison du lien œil dominant – V1 ipsilatéral et moins précises en raison du biais attentionnel. Cette compétition entre les deux phénomènes pourrait expliquer que la différence d'effet global entre hémichamps était seulement marginalement significative pour cette population. Afin de confirmer cette interprétation, nous avons tenté de dissocier ces deux phénomènes (influence de la dominance oculaire et biais attentionnel) dans l'**Article 2**. Pour cela, nous avons de

nouveau réalisé un paradigme d'effet global, cette fois sous trois conditions de latences différentes. Les paradigmes *gap-200*, *step* et *overlap-600* ont permis d'engendrer respectivement des saccades aux latences très courtes, courtes et longues (Becker, 1989; Leigh & Zee, 2006). Nous avons montré que le biais attentionnel donnant plus de poids au distracteur dans l'hémichamp visuel gauche n'était observable que pour les saccades aux latences longues, déclenchées par le bloc *overlap-600*. Dans l'**Article 2**, nous n'avons pas répliqué les effets de la dominance oculaire sur l'effet global obtenus dans l'**Article 1**. Cependant, cela peut justement être expliqué par la dépendance au temps du biais attentionnel. Dans l'**Article 2**, la prédictibilité de la position de la cible pour la saccade était considérablement réduite par rapport à l'**Article 1**, ce qui a engendré une augmentation globale des latences des saccades. Ainsi, il est possible que cette augmentation des latences ait intensifié les effets du biais attentionnel, empêchant l'observation de ceux de la dominance oculaire.

L'objectif de l'**Article 3** était de préciser les effets de la dominance oculaire sur les processus de sélection de la cible pour la saccade. Notamment, nous avons examiné si la relation entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral permettait un rehaussement plus important de la cible et/ou une inhibition plus efficace des distracteurs (Hoffman & Subramaniam, 1995; Kowler et al., 1995; Awh et al., 2006; Khan et al., 2015) dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant comparé à l'hémichamp ipsilatéral. L'implication d'une double-tâche de saccades et de discrimination visuelle a par ailleurs permis d'examiner si cet avantage était plutôt de nature perceptive ou motrice. Les participants ayant une forte dominance oculaire ont montré de meilleures performances de discrimination dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant, et ce quelle que soit la direction de la saccade. Autrement dit, dans les essais dans lesquels la cible à discriminer apparaissait à une autre position que celle visée par la saccade, les performances de discrimination étaient toujours meilleures pour les cibles controlatérales à l'œil dominant, indépendamment du programme moteur. Nous avons alors proposé que la dominance oculaire agirait principalement sur les performances perceptives plutôt que motrices. Les résultats suggèrent ainsi que cet avantage perceptif se traduit par un rehaussement de la cible pour la saccade dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant plutôt que par une inhibition des positions non visées.

Au total, les **Articles 1, 2 et 3** ont permis de mieux comprendre le rôle de la dominance oculaire dans la boucle Perception–Action. Nous n'avons pas observé d'influence de la relation œil dominant – V1 ipsilatéral sur la latence des saccades, mais nos résultats suggèrent qu'elle permette une sélection plus efficace de la cible dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant que dans l'hémichamp ipsilatéral, ce grâce à un processus de rehaussement perceptif.

7.2 La quantification en continuum de la dominance oculaire

Les **Articles 4 et 5** étaient quant à eux consacrés à l'établissement d'une quantification en continuum de l'intensité de la dominance oculaire. En effet, les tests actuels de dominance oculaire tels que le test du trou dans la carte (Durand & Gould, 1910) ne permettent qu'une mesure binaire, dissociant les participants ayant un œil dominant gauche de ceux ayant un œil dominant droit. Cependant, ces tests ne permettent aucune mesure de l'*intensité* (forte ou faible) de la dominance

oculaire. En 2012a, Vergilino-Perez et al. ont proposé une nouvelle quantification de la dominance oculaire basée sur l'asymétrie naso-temporale (ANT) du pic de vitesse des saccades. Les auteurs ont proposé que les participants montrant une ANT (*i.e.*, des pics de vitesse plus élevés pour les saccades vers la droite que vers la gauche avec l'œil droit et pour les saccades vers la gauche que vers la droite avec l'œil gauche) pouvaient être catégorisés comme ayant une dominance oculaire *faible*, tandis que ceux ne montrant pas d'ANT mais des pics de vitesse plus élevés vers l'hémichamp ipsilatéral à leur œil dominant (quelle que soit la nature temporelle ou nasale des saccades) pouvaient être catégorisés comme ayant une dominance oculaire *forte*. L'objectif de l'**Article 5** était (1) de mieux comprendre le lien entre les asymétries saccadiques et l'intensité de la dominance oculaire, et (2) d'améliorer la quantification basée sur l'ANT afin d'obtenir une mesure en continuum et d'attribuer à chaque individu un pourcentage de dominance oculaire. Mais avant d'étudier en détail les relations entre la dominance oculaire et l'ANT, il était nécessaire d'examiner scrupuleusement les liens pré-existant déjà entre les différentes asymétries du système saccadique, indépendamment de la dominance oculaire. C'était l'objet de l'**Article 4**, dans lequel nous avons étudié les relations potentielles entre l'ANT et l'asymétrie centripète-centrifuge (ACC, Collewyn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988).

En plus de l'ANT, les pics de vitesse sont en effet plus élevés pour les saccades centripètes (dirigées vers le droit-devant, *e.g.*, le centre de l'écran) que centrifuges (dirigées vers l'extérieur). Bien que ces deux asymétries aient chacune été démontrées de nombreuses fois, elles n'ont jamais été étudiées simultanément. Il est donc impossible de prédire quelle asymétrie prévaudrait dans le cas de saccades centripètes-nasales ou centrifuges-temporelles, *i.e.*, dans le cas d'un conflit entre l'ANT et l'ACC. Pourtant, mieux comprendre les manifestations comportementales de ces asymétries pourrait permettre d'apporter de nouvelles connaissances quant à leurs bases neurophysiologiques. Dans l'**Article 4**, nous avons ainsi étudié l'ANT et l'ACC simultanément. L'enregistrement binoculaire pendant la réalisation de saccades vers la gauche ou vers la droite depuis cinq positions de départ différentes pour la saccade permettait l'analyse de saccades temporelles et nasales, centripètes et centrifuges. Les résultats ont montré que les saccades temporelles avaient toujours des pics de vitesse plus élevés que les saccades nasales, qu'elles soient centripètes ou centrifuges, mais que l'ACC n'était observée que pour les saccades temporelles. Les pics de vitesse des saccades centripètes et centrifuges ne différaient pas lorsque la saccade était dirigée vers une cible de l'hémichamp nasal. Cette relation entre les deux asymétries saccadiques suggère qu'elles partagent une structure commune dans leurs bases neurophysiologiques. Au vu des bases neurophysiologiques de chacune de ces deux asymétries, nous avons proposé que cette structure commune pourrait être V1. L'implication de V1 pourrait par ailleurs expliquer la modulation de l'ANT par l'intensité de la dominance oculaire, puisque cette dernière possède aussi des corrélats neuro-anatomiques dans V1. Cette hypothèse a été renforcée par les résultats de l'**Article 5**, dans lequel nous montrons que la dominance oculaire est liée à la fois à l'ANT et à l'ACC.

En effet, l'objectif de l'**Article 5** était d'affiner la quantification de la dominance oculaire par l'ANT afin d'élaborer une mesure en continuum. Notre raisonnement était que si la dominance oculaire modulait l'ANT, et que l'ANT était liée à l'ACC, alors la dominance oculaire pourrait également

moduler l'ACC. L'étude simultanée des influences de la dominance oculaire sur l'ANT et sur l'ACC pourrait permettre une quantification plus fine de l'intensité de la dominance oculaire. Nous avons réalisé le même protocole que dans l'**Article 4** en recrutant un échantillon plus large et en tenant compte de la dominance oculaire des participants. Comme prédit par nos hypothèses, les résultats montrent que la dominance oculaire influence les deux asymétries saccadiques testées. De plus, nous avons utilisé les profils individuels d'ANT et d'ACC comme indicateurs de l'intensité de la dominance oculaire. Pour cela, nous avons attribué à chaque individu un « score » d'asymétries, qui a permis une quantification graduelle de l'intensité de la dominance oculaire, de -100% (absence de dominance oculaire) à +100% (dominance oculaire très marquée). Par ailleurs, les liens entre la dominance oculaire, l'ANT et l'ACC ont renforcé l'idée que ces trois propriétés partageraient des bases neurophysiologiques communes, incluant notamment V1. Ce dernier serait ainsi une structure clé des bases neurophysiologiques des asymétries du système saccadique et de la dominance oculaire.

En résumé, les cinq études expérimentales présentées dans la présente thèse ont permis (1) de mieux comprendre la place de la dominance oculaire dans les relations perception–action (**Articles 1, 2 et 3**), et (2) d'établir une quantification en continuum de l'intensité de la dominance oculaire (**Articles 4 et 5**).

Chapitre 8

Influences de la dominance oculaire sur la perception et l'action

Sommaire

8.1 Dominance oculaire et contrôle oculomoteur	199
8.2 Dominance oculaire et biais attentionnel	201
8.3 Dominance oculaire et discrimination visuelle	203

8.1 Dominance oculaire et contrôle oculomoteur

Dans l'**Article 1**, nous avons montré que la dominance oculaire influençait l'effet global sur l'amplitude et non l'effet du distracteur éloigné sur la latence des saccades. Pourtant, d'autres études ont montré que les latences des saccades dirigées vers une cible isolée étaient modulées par la dominance oculaire (Lazarev & Kirenskaya, 2008; Kolesnikova et al., 2010). Les résultats divergeaient néanmoins entre ces études, montrant des latences plus courtes pour les saccades vers la gauche que vers la droite tantôt pour les participants ayant un œil dominant droit (Lazarev & Kirenskaya, 2008), tantôt pour ceux ayant un œil dominant gauche (Kolesnikova et al., 2010). Ces deux études impliquaient un enregistrement binoculaire en électro-oculographie, mais il n'était cependant pas indiqué si les effets étaient obtenus pour les latences des saccades de l'œil gauche, de l'œil droit ou pour une moyenne des latences des saccades des deux yeux. Il est donc possible que ces divergences de résultats soient dues à des proportions différentes de participants ayant une forte ou faible dominance oculaire dans chacun des groupes et chacune des études (notons cependant que l'ANT permettant de distinguer les dominances oculaires forte et faible est principalement observée sur le pic de vitesse des saccades et non sur leur latence). Une autre explication serait que ces différences de résultats soient engendrées par les fortes influences *top-down* agissant sur les latences saccadiques (Sommer & Wurtz, 2000; Leigh & Zee, 2006, voir aussi les **Articles 4 et 5**), et non par une quelconque influence de la dominance oculaire. Honda (2002) propose par exemple d'analyser les asymétries droite-gauche des latences des saccades au niveau individuel plutôt qu'au niveau du groupe, car ces asymétries seraient liées au degré de latéralisation de l'attention visuo-spatiale de

l'individu.

En résumé, à la lumière des résultats des études précédentes et de l'**Article 1**, il semblerait que la dominance oculaire influence plutôt la métrique que la latence des saccades. La relation entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral engendrerait des saccades plus précises vers l'hémichamp controlatéral que vers l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant. Ainsi, elle n'impacterait pas la voie du *when* du modèle de génération des saccades de Findlay & Walker (1999), mais la voie du *where* (voir la Figure 1.11c du Chapitre 1 page 41). Plus précisément, il semblerait que la dominance oculaire agisse sur le niveau 4 du modèle, correspondant aux processus de sélection de la cible pour la saccade. Cela serait d'ailleurs cohérent avec les influences corticales agissant sur les mécanismes des niveaux 4 et 5 du modèle. La dominance oculaire ayant des corrélats neuro-anatomiques dans V1 (Seyal et al., 1981; Rombouts et al., 1996; Erdogan et al., 2002; Shima et al., 2010), elle pourrait faire partie de ces influences corticales et impacter la sélection de la cible pour la saccade. Dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant, elle permettrait alors d'intensifier l'activité sur la carte de saillance correspondant à la position de la cible pour la saccade, réduisant alors le poids des stimuli présentés aux autres positions (et donc réduisant l'*effet global* sur l'amplitude des saccades). L'œil dominant est en lien avec le V1 ipsilatéral par l'intermédiaire de son hémirétine temporale (Shima et al., 2010), dont les afférences forment des colonnes de dominance oculaire dans V1. Ces colonnes sont organisées de manière rétinotopique, de sorte que les colonnes adjacentes vont traiter deux informations adjacentes de l'environnement visuel (Hubel & Wiesel, 1962, 1969, 1977, voir la section 1.1.1 du Chapitre 1). Ainsi, dans le V1 ipsilatéral à l'œil dominant, l'avantage des colonnes de dominance oculaire en provenance de l'œil dominant pourrait se traduire par une décomposition rétinotopique plus fine de l'hémichamp controlatéral que de l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant. Cela expliquerait alors que la dominance oculaire impacte majoritairement les caractéristiques spatiales des comportements visuo-moteurs (voie du *where*) plutôt que leurs caractéristiques temporelles (voie du *when*).

L'étude des temps de réaction manuels a cependant montré que la dominance oculaire pouvait également agir sur les caractéristiques temporelles du mouvement, engendrant notamment des temps de réaction manuels plus courts pour la détection d'une cible visuelle présentée dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant (Chaumillon et al., 2014, 2017). Les auteurs ont alors proposé que la relation entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral permettait un traitement plus rapide de l'information visuelle présentée dans l'hémichamp controlatéral. Dans une étude récente (Chaumillon et al., 2018), ils ont d'ailleurs montré par électroencéphalographie que le transfert interhémisphérique de l'information visuelle était plus rapide de l'hémichamp ipsilatéral vers l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant que dans le sens inverse. Bien que l'effecteur utilisé (main) soit différent de celui utilisé dans l'**Article 1** de cette thèse (œil), il semblerait que la dominance oculaire puisse également agir sur les caractéristiques temporelles des processus visuo-moteurs. L'influence de la dominance oculaire sur la voie du *when* du modèle de génération des saccades de Findlay & Walker (1999) n'est donc pas totalement exclue, et de futures études sont nécessaires afin d'approfondir cette question. Notons d'ailleurs que dans l'**Article 1**, les conditions utilisées n'étaient peut-être pas optimales pour observer un effet de la dominance oculaire sur l'effet

du distracteur éloigné sur la latence des saccades. Nous avons en effet présenté de petits stimuli ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$) à de petites excentricités (3° , 5° et 7°), engendrant des petites saccades et des petits effets sur les paramètres saccadiques. D'ailleurs, dans cette étude l'augmentation de la luminance du distracteur par rapport à celle de la cible n'a pas augmenté les effets des distracteurs sur la latence et l'amplitude, contrairement à ce qui a pu être montré précédemment dans la littérature (Findlay, 1982; Deubel et al., 1984). Dans de futures études, l'influence de la dominance oculaire sur la latence des saccades ou sur l'effet du distracteur éloigné pourrait être examiné sur des saccades plus grandes, dirigées vers des stimuli de taille plus importante. Par ailleurs, afin d'induire un effet du distracteur éloigné nous avons dans l'**Article 1** toujours présenté le distracteur dans l'hémichamp opposé à celui de la cible pour la saccade. Ainsi, lorsque les participants réalisaient une saccade vers l'hémichamp controlatéral à leur œil dominant, le distracteur était présenté dans l'hémichamp ipsilatéral, non lié à la dominance oculaire. Cela pourrait être une autre source d'explication à l'absence d'influence de la dominance oculaire sur la voie du *when* reportée dans l'**Article 1**. Les futures études examinant l'influence possible de la dominance oculaire sur la voie du *when* pourraient ainsi contraster les effets du distracteur éloigné induits par un distracteur présenté dans le même hémichamp que la cible saccadique (mais en dehors de la fenêtre de 20° induisant un effet global) et par un distracteur présenté dans l'hémichamp opposé.

Dans l'**Article 3**, nous avons cherché à préciser comment la dominance oculaire agissait sur les mécanismes de sélection de la cible pour la saccade, en examinant si elle influençait plutôt les processus de rehaussement de la position visée et/ou d'inhibition des positions non visées de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant (concernant les mécanismes de sélection de la cible, voir Hoffman & Subramaniam, 1995; Kowler et al., 1995; Awh et al., 2006; Khan et al., 2015). Les résultats semblent indiquer que la dominance oculaire agit sur le rehaussement des cibles saccadiques de l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant plutôt que sur l'inhibition des positions non visées. Cependant, comme discuté ultérieurement dans la section 8.3, ce rehaussement semble être de nature perceptive plutôt que motrice.

8.2 Dominance oculaire et biais attentionnel

Bien que les résultats de l'**Article 1** montrent une sélection plus efficace de la cible pour la saccade dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant, ces effets semblaient parfois masqués par un phénomène agissant en parallèle donnant plus de poids au distracteur dans l'hémichamp visuel gauche (voir la Figure 4 de l'**Article 1** page 104). En effet, la différence d'effet global entre hémichamps était significative pour les participants ayant une forte dominance oculaire gauche, mais seulement marginalement significative pour ceux ayant une forte dominance oculaire droite. Chez ces derniers, le distracteur aurait plus de poids dans l'hémichamp gauche controlatéral à leur œil dominant, et viendrait alors contrecarrer les effets de la dominance oculaire sur la sélection de la cible. Cela pourrait expliquer les effets plus petits observés dans cette population. Nous avons proposé que le phénomène donnant plus de poids au distracteur dans l'hémichamp gauche que dans l'hémichamp droit serait un biais attentionnel lié à la spécialisation de

l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale (Bowers & Heilman, 1980; Mesulam, 1999; Thiebaut de Schotten et al., 2011; Toba et al., 2011). Nous avons tenté de confirmer cette interprétation dans l'**Article 2**, dans lequel nous proposons d'isoler ces deux phénomènes en examinant l'*effet global* sur des saccades appartenant à différentes gammes de latences. Cependant, même dans le bloc *step* de l'**Article 2** similaire au protocole utilisé dans l'**Article 1**, nous n'avons pas répliqué l'influence de la dominance oculaire sur la sélection de la cible pour la saccade. Nous avons proposé que cette non-réplication était due à des différences méthodologiques. En effet, dans l'**Article 1** l'hémichamp de présentation des stimuli était maintenu constant au sein de chaque bloc d'essais alors qu'il était rendu aléatoire dans l'**Article 2**. D'un essai à l'autre, la position de la cible pour la saccade était donc beaucoup moins prédictible dans l'étude de l'**Article 2** que dans celle de l'**Article 1**, ce qui a eu pour conséquence (1) d'engendrer un *effet global* massif sur l'amplitude des saccades (PEG d'environ 50% dans le bloc *step*, contre environ 70% dans l'**Article 1**), et (2) d'augmenter d'environ 20 ms la latence des saccades du bloc *step* de l'**Article 2** par rapport à la latence des saccades de l'**Article 1**. L'*effet global* important observé sur l'amplitude des saccades a ainsi pu empêcher toute manifestation possible des effets de la dominance oculaire. Par ailleurs, l'augmentation des latences saccadiques a également pu participer à la non-réplication des résultats de l'**Article 1** dans la mesure où nous avons proposé que le biais attentionnel vers la gauche lié à la spécialisation de l'hémisphère droit pour l'attention visuo-spatiale dépendrait du temps disponible pour préparer le programme moteur.

En effet, les résultats de l'**Article 2** indiquent que le biais attentionnel donnant plus de poids au distracteur dans l'hémichamp visuel gauche n'est observable que dans le bloc *overlap-600*, engendrant des saccades aux latences longues. Aussi, les latences des saccades étant globalement plus longues dans l'**Article 2** que dans l'**Article 1** quel que soit le bloc, le biais attentionnel a pu être amplifié, masquant les effets de la dominance oculaire. Cela suggérerait que dans l'**Article 1** les latences des saccades étaient trop courtes pour que le biais attentionnel soit tout à fait en place, ce qui a permis l'observation des effets de la dominance oculaire sur l'effet global. Cette dépendance au temps du biais attentionnel est cohérente avec l'étude récente de Thomas & Nicholls (2018) dans laquelle le biais attentionnel n'apparaissait que pour la tâche plus complexe engendrant les temps de réaction les plus longs. Notons cependant que dans leur étude le biais attentionnel (1) était mis en évidence sur des temps de réaction manuels et non saccadiques, et (2) améliorait plutôt que détériorait les performances dans l'hémichamp visuel gauche comparé à l'hémichamp droit. Ce dernier point pourrait toutefois indiquer que ce que nous appelions biais attentionnel dans l'**Article 1** ne soit pas exactement le même phénomène que celui observé par Thomas & Nicholls (2018). En effet, le désavantage de l'hémichamp visuel gauche en terme de précision des saccades observé dans notre étude pourrait également être en lien avec la spécialisation hémisphérique pour les traitements local (hémisphère gauche) et global (hémisphère droit; voir Martin, 1979; Van Kleeck, 1989; Fink et al., 1996; Brederoo et al., 2017). La scène visuelle serait alors traitée dans sa globalité dans l'hémichamp visuel gauche, engendrant un effet global plus important sur l'amplitude des saccades que dans l'hémichamp visuel droit, dans lequel la cible serait traitée localement de par l'intervention de l'hémisphère gauche.

Quelle qu'en soit la nature, nos résultats semblent dans tous les cas indiquer que le biais attentionnel donnant plus de poids au distracteur dans l'hémichamp gauche dépend du temps disponible pour la préparation de la commande motrice. Ce serait ainsi un phénomène lent, probablement guidé par des structures corticales intervenant dans les derniers stades de la préparation du mouvement telles que les cortex pariétaux et frontaux (voir par exemple Jeong & Xu, 2016).

8.3 Dominance oculaire et discrimination visuelle

Afin de préciser si la dominance oculaire permettait des saccades plus précises vers la cible dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant, l'**Article 3** comportait une double-tâche de saccades et de discrimination visuelle dans laquelle la cible à discriminer (DT) pouvait ou non correspondre à la cible pour la saccade (ST). Lors des essais dans lesquels la DT apparaissait au même endroit que la ST, les performances des participants ayant une forte dominance oculaire semblaient meilleures dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à leur œil dominant. Par ailleurs, dans l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant leurs performances étaient meilleures que celles des participants ayant une faible dominance oculaire. Ces résultats suggèrent que la relation entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral permettrait un rehaussement plus efficace de la cible visuelle dans l'hémichamp controlatéral que dans l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant. Ces résultats sur les performances de discrimination étaient observés que les participants réalisent une saccade (double-tâche) ou non (tâche de discrimination visuelle seule), suggérant que l'influence de la dominance oculaire est présente que le programme moteur soit exécuté ou non. La dominance oculaire agirait alors sur les performances *perceptives* plutôt que motrices. Notons cependant que la théorie prémotrice de l'attention (Rizzolatti et al., 1987) propose que la sélection attentionnelle d'une cible (attention *covert*) corresponde à la préparation du programme moteur vers cette cible (attention *overt*). Les sélections oculomotrice et attentionnelle seraient alors indissociables et reflèteraient un seul et même mécanisme (voir aussi Hoffman & Subramaniam, 1995; Kowler et al., 1995; Deubel & Schneider, 1996; Doré-Mazars et al., 2004; Kristjánsson, 2011).

Les résultats obtenus lorsque la cible à discriminer apparaissait à une autre position que celle visée par la saccade ont toutefois étayé l'hypothèse perceptive plutôt que motrice, en montrant des performances de discrimination toujours meilleures pour les DT controlatérales que pour les DT ipsilatérales à l'œil dominant, quelle que soit la position de la ST (*i.e.*, quelle que soit la direction du programme moteur). Ces résultats suggèrent donc une dissociation entre les sélections oculomotrice (action) et attentionnelle (perception), apportant des arguments en faveur d'un mécanisme de rehaussement des cibles controlatérales à l'œil dominant de nature *perceptive* plutôt que motrice. D'autres études récentes mettent en évidence une telle « rupture » du couplage entre sélections oculomotrice et attentionnelle (Collins et al., 2010; Klapetek et al., 2016) en montrant qu'il pouvait être amoindri voire supprimé sous certaines conditions. Ces études proposent alors une révision de la théorie prémotrice de l'attention, dans laquelle le couplage pourrait être modulé par des facteurs tels que la tâche à réaliser ou la position de la DT par rapport à la ST. Klapetek et al. (2016) proposent par exemple que lors d'une tâche d'antisaccades le faisceau attentionnel serait déployé à la fois sur

position d'arrivée de l'antisaccade et sur la position opposée, *i.e.*, sur le stimulus visuel déclenchant l'antisaccade.

En résumé, chez les participants ayant une forte dominance oculaire, le mécanisme de rehaussement perceptif serait plus efficace pour les cibles visuelles présentées dans l'hémichamp controlatéral à leur œil dominant que dans pour celles présentées dans l'hémichamp ipsilatéral. Notons que les résultats à la tâche de discrimination visuelle seule (sans saccades) suggèrent par ailleurs que ce rehaussement des cibles controlatérales génère une inhibition accrue des positions non visées par rapport aux participants ayant une faible dominance oculaire (voir la Figure 5b de l'**Article 3** page 134). Nous proposons que ce processus d'inhibition permette de « compenser » le rehaussement important des cibles controlatérales lorsque la DT est identifiée à une autre position de l'environnement visuel. Ainsi, les participants ayant une forte dominance oculaire présenteraient des processus de rehaussement de la position visée et d'inhibition des positions non visées exacerbés par rapport aux participants ayant une faible dominance oculaire. Notons toutefois que ces résultats reposent sur les données d'un nombre restreint de participants, et que notre échantillon ne comprenait pas de participants ayant une faible dominance oculaire gauche. Ils nécessitent donc d'être étayés en testant un échantillon plus large comprenant des participants ayant une dominance oculaire gauche ou droite, forte ou faible.

Chapitre 9

Quantifier la dominance oculaire grâce aux asymétries saccadiques

Sommaire

9.1 Liens entre les asymétries saccadiques et la dominance oculaire	205
9.2 De l'intérêt clinique d'estimer l'intensité de la dominance oculaire	208

9.1 Liens entre les asymétries saccadiques et la dominance oculaire

Avant d'élaborer une quantification de l'intensité de la dominance oculaire basée sur les asymétries saccadiques, nous avons dans un premier temps examiné les liens existant déjà entre les différentes asymétries des saccades, sans tenir compte de la dominance oculaire (**Article 4**). Ensuite, dans un second temps, nous avons analysé comment ces asymétries interagissaient avec l'intensité de la dominance oculaire (**Article 5**).

Dans l'**Article 4**, nous avons examiné les liens entre l'asymétrie naso-temporale (ANT) et l'asymétrie centripète-centrifuge (ACC) des saccades. Bien que l'ANT était présente quelle que soit la nature centripète ou centrifuge des saccades, l'ACC n'était observée que pour les saccades temporales et non pour les saccades nasales. Nous avons alors proposé deux interprétations neurophysiologiques à ce résultat.

La première interprétation proposait que les deux asymétries aient chacune des corrélats neurophysiologiques différents, et que leurs liens seraient simplement exprimés au niveau comportemental. L'ANT proviendrait des asymétries observées dans les voies visuelles rétino-tectale (Sterling, 1973; Hubel et al., 1975; Tigges & Tigges, 1981; Itaya & Van Hoesen, 1983; Sylvester et al., 2007) et rétino-géniculo-striée (Connolly & Van Essen, 1984; Williams et al., 1995; Tychsen & Burkhalter, 1997; Toosy et al., 2001), dans lesquelles les projections des hémirétines nasales sont plus larges et plus denses que celles des hémirétines temporales; tandis que l'ACC proviendrait de contraintes mécaniques différentes agissant sur les muscles extra-oculaires médiaux et latéraux (Koene & Erkelens,

2002). L'ACC restreinte aux saccades temporelles suggérerait alors que la contraction des muscles latéraux soit facilitée (*i.e.*, forces visqueuses et élastiques plus faibles) par rapport à la contraction des muscles médiaux. Jóhannesson & Kristjánsson (2013) ont d'ailleurs proposé que les signaux plus forts émanant des hémirétines nasales par rapport à ceux émanant des hémirétines temporelles entraînaient une contraction plus rapide des muscles extra-oculaires latéraux comparés aux muscles extra-oculaires médiaux.

La deuxième interprétation proposait au contraire que les deux asymétries partagent des corrélats neurophysiologiques communs. Au delà de l'hypothèse musculaire, l'ACC pourrait en effet avoir également des corrélats corticaux. Krebs et al. (2010, 2012) ont par exemple proposé que les saccades centripètes étaient plus rapides car elles permettaient de ré-aligner les centres de référence égo-centré et oculo-centré. Leur étude en EEG de 2012 montrait en effet une déflexion négative dans les aires occipito-pariétales contralatérales à la direction de la saccade plus courte et plus faible pour les saccades centripètes que pour les saccades centrifuges. Notons que cette déflexion était observée pendant la préparation de la saccade, *avant* le départ de l'œil. De plus, il semblerait que la première structure corticale dans laquelle les saccades sont à la fois codées dans un référentiel égo-centré et oculo-centré soit V1 (Rieger et al., 2008). V1 serait alors une des bases neurophysiologiques de l'ACC. Les stimuli présentés droit-devant engendrent d'ailleurs une activité neurale plus importante dans V1 que les stimuli présentés dans une autre direction (Durand et al., 2010; Przybyszewski et al., 2014; Strappini et al., 2015). L'ANT étant quant à elle présente à toutes les étapes de la voie rétino-géniculo-striée jusqu'à V1, dans lequel les colonnes de dominance oculaire recevant les projections des hémirétines nasales sont plus larges que celles recevant les projections des hémirétines temporelles (Tyksen & Burkhalter, 1997; Toosy et al., 2001), nous avons proposé que la structure commune aux bases neurophysiologiques de l'ACC et de l'ANT pourrait être V1.

Bien que l'explication d'une origine commune aux différentes asymétries saccadiques semble plausible, il reste à expliquer comment des asymétries trouvées dans V1 peuvent s'exprimer ensuite sur les pics de vitesse des saccades. Dans la section 1.1.2 du Chapitre 1, nous avons vu que les pics de vitesse des saccades correspondaient à la fréquence maximale de la décharge envoyée par les neurones phasiques excitateurs de la FRPP et de la FRM (Galley, 1989; Sparks, 2002; Leigh & Zee, 2006; Corneil & Munoz, 2014). Ces neurones prémoteurs envoient leur décharge suite à une commande motrice envoyée par les colliculi supérieurs indiquant le vecteur moteur selon lequel la saccade doit être exécutée (Sparks, 2002; Wurtz, 2009; White & Munoz, 2011; Corneil & Munoz, 2014). Les informations visuelles quant à la cible pour la saccade arrivent aux colliculi supérieurs par les champs oculomoteurs frontaux et pariétaux, qui reçoivent eux-mêmes directement des projections émanant de V1 (Pierrot-Deseilligny et al., 1995; White & Munoz, 2011). Ainsi, pour que les asymétries observées dans V1 soient visibles sur les pics de vitesse des saccades, elles doivent se répercuter à toutes les étapes du système saccadique jusqu'à ce que la commande motrice soit exécutée. La présence d'ANT après V1 a d'ailleurs déjà été proposée par Bompas et al. (2008) et Jóhannesson & Kristjánsson (2013). Cependant, comme noté par Bompas et al. (2008) dans leur discussion et comme indiqué dans le Chapitre 1 de cette thèse, les informations provenant des deux yeux semblent être fusionnées après avoir quitté la couche IVC de V1. De futures études en neuroimagerie sont donc

nécessaires afin (1) de confirmer que V1 est une structure commune aux bases neurophysiologiques de l'ANT et de l'ACC, et (2) de clarifier comment les asymétries observées dans V1 s'expriment ensuite sur les pics de vitesse des saccades.

Dans les **Articles 4 et 5**, les liens entre ANT et ACC ont été montrés sur le pic de vitesse mais pas sur les autres paramètres saccadiques. Cette restriction est étonnante dans la mesure où le pic de vitesse reflète l'un des derniers stades de l'exécution du programme moteur. Des répercussions des asymétries de V1 sur des paramètres tels que la latence qui reflètent des stades plus précoces de la préparation du programme moteur pourraient en effet être attendues. Nous proposons que cette restriction au pic de vitesse puisse être expliquée par la plus faible sensibilité de ce paramètre aux influences top-down que la latence ou l'amplitude des saccades (Galley, 1989; Leigh & Zee, 2006; Di Stasi et al., 2013). Sur des paramètres tels que la latence qui sont très sensibles aux influences top-down comme la prise de décision ou la charge attentionnelle (Pierrot-Deseilligny et al., 1995; Sommer & Wurtz, 2000; Leigh & Zee, 2006), les asymétries saccadiques pourraient être présentes mais « masquées » par ces mêmes influences top-down. Notons d'ailleurs que si l'ANT semble absente sur la latence des saccades réactives et volontaires (e.g., Collewyn et al., 1988; Jóhannesson & Kristjánsson, 2013), elle semble présente sur la latence des saccades express (Jóhannesson et al., 2018; Koller & Rafal, 2018). Les saccades express seraient en effet en partie guidées par la voie rétino-tectale (Fischer & Ramsperger, 1984; Dorris et al., 1997; Hall & Lee, 1997), beaucoup moins sensible aux influences top-down que la voie rétino-géniculo-striée (Pierrot-Deseilligny et al., 1995; Sommer & Wurtz, 2000; Leigh & Zee, 2006) impliquée lors de la génération des saccades réactives et volontaires. Une autre explication à l'absence d'asymétries saccadiques sur la latence et l'amplitude des saccades dans les **Articles 4 et 5** pourrait provenir du protocole que nous avons utilisé. En effet, afin de pouvoir faire varier le départ des saccades sur cinq positions différentes de l'axe horizontal, nous avons présenté la cible visuelle à seulement 5° d'excentricité, engendrant des saccades de petite amplitude. Or les asymétries saccadiques sont connues pour être plus variables et moins robustes pour les saccades inférieures à 10° que pour les saccades d'amplitudes plus élevées (Collewyn et al., 1988; Pelisson & Prablanc, 1988; Becker, 1989; Chen et al., 2013). La présence d'un lien entre ANT et ACC sur la latence, l'amplitude et la durée de saccades supérieures à 10° reste donc à confirmer par de futures études.

Au delà de leurs liens avec l'ACC, les effets de l'ANT sur le pic de vitesse semblent également liés à l'intensité de la dominance oculaire, dans la mesure où ils ne s'expriment que dans le cas d'une dominance oculaire *faible* (Vergilino-Perez et al., 2012a; Chaumillon et al., 2015, 2017; Tagu et al., 2016, 2018a). De plus, dans l'**Article 5** nous avons montré que non seulement l'ANT mais aussi l'ACC n'étaient observées qu'en cas d'une dominance oculaire faible. La dominance oculaire ayant des corrélats neuro-anatomiques dans V1 (Seyal et al., 1981; Rombouts et al., 1996; Erdogan et al., 2002; Shima et al., 2010; Chaumillon et al., 2018), cela renforce l'idée que les asymétries saccadiques auraient des origines neurophysiologiques communes dans V1. Plus précisément, il semblerait que la relation privilégiée entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral (Erdogan et al., 2002; Shima et al., 2010) se mette en place par les projections de l'hémirétine temporale de l'œil dominant (Shima et al., 2010). Ainsi, dans le V1 ipsilatéral à l'œil dominant les colonnes de dominance oculaire recevant les

projections de l'hémirétine temporale seraient avantagées. C'est précisément de cet avantage que pourrait provenir le lien entre la dominance oculaire et les asymétries saccadiques. En effet, l'ANT dans V1 favorise quant à elle les projections de l'hémirétine nasale, et non temporale (Tychsen & Burkhalter, 1997; Toosy et al., 2001). Chez les individus ayant une forte dominance oculaire, l'avantage donné aux projections de l'hémirétine temporale de l'œil dominant viendrait alors contrecarrer l'ANT. Chez les participants ayant une faible dominance oculaire, l'avantage de l'hémirétine nasale du fait de l'ANT s'exprimerait pleinement car ces participants ne montreraient pas de relation particulière entre leur œil dominant et le V1 ipsilatéral. De même, l'ACC n'étant présente que pour les projections de l'hémirétine nasale, elle est contrecarrée également chez les participants ayant une forte dominance oculaire par l'avantage donné aux projections de l'hémirétine temporale de l'œil dominant. Bien évidemment, une étude en neuroimagerie des ANT et ACC de V1 en fonction de l'intensité de la dominance oculaire est nécessaire pour confirmer ces interprétations. Nous avons néanmoins montré dans l'**Article 5** que les liens entre la dominance oculaire, l'ANT et l'ACC étaient suffisamment puissants pour permettre une quantification continue de la dominance oculaire et attribuer à chaque individu un pourcentage de dominance oculaire.

9.2 De l'intérêt clinique d'estimer l'intensité de la dominance oculaire

En 2012a, Vergilino-Perez et al. proposaient pour la première fois une estimation de l'intensité de la dominance oculaire basée sur l'ANT trouvée sur le pic de vitesse des saccades. Toutefois, cette estimation restait catégorielle dans la mesure où elle ne permettait que de contraster les dominances oculaires forte et faible. Dans l'**Article 5**, nous avons examiné l'influence de la dominance oculaire sur deux asymétries saccadiques simultanément, l'ANT et l'ACC. Nos résultats ont (1) confirmé les liens entre dominance oculaire et ANT, (2) confirmé les liens entre ANT et ACC, et (3) montré que la dominance oculaire était également liée à l'ACC, cette dernière ne s'exprimant que chez les participants ayant une faible dominance oculaire. Les liens entre ANT, ACC et dominance oculaire nous ont permis d'établir une quantification continue de l'intensité de la dominance oculaire sur une échelle en pourcentages, allant de -100% (absence de dominance oculaire) à +100% (dominance oculaire très forte).

Non seulement la quantification que nous proposons permet une estimation très précise de l'intensité de la dominance oculaire, mais cette estimation est de plus mesurée objectivement sur la base des performances oculomotrices des participants, auxquelles l'expérimentateur a directement accès. Cela contraste avec les autres tentatives de quantification (e.g., Carey & Hutchinson, 2013; Ho et al., 2018) dans lesquelles l'estimation est basée sur des réponses orales données par les participants quant à leur perception, à laquelle ils sont les seuls à avoir accès. Il est donc parfois difficile pour l'expérimentateur de s'assurer du bon déroulement du test (voir Dalton et al., 2015; Ho et al., 2018). Pourtant, la quantification de l'intensité de la dominance oculaire peut revêtir une importance cruciale pour la clinique neuro-ophtalmologique. Elle pourrait par exemple informer le chirurgien quant à la capacité du patient à supporter le traitement de la presbytie par *monovision* (Handa et al., 2004a;

Seijas et al., 2007; Yang et al., 2010; Zhang, 2016). Le traitement de la presbytie est un des enjeux majeurs de notre époque, avec plus d'un milliard de personnes atteintes de presbytie dans le monde, dont 517 millions n'ont pas une correction optique adaptée (Holden et al., 2008). La monovision est une technique consistant à corriger l'œil dominant pour la vision de loin et l'œil non dominant pour la vision de près (pour revue, voir Evans, 2007). Elle peut être induite par des lentilles de contact, mais également chirurgicalement par implantation de lentilles intra-oculaires ou par chirurgie réfractive. Il est rare de réaliser une intervention chirurgicale uniquement pour l'implantation d'une correction par monovision, mais ces deux dernières solutions sont souvent réalisées pendant une chirurgie de la cataracte. Cependant, selon la technique utilisée, le taux de succès de la monovision n'est estimé qu'à 70-80% (Jain et al., 1996; Finkelman et al., 2009; Zhang et al., 2011). Il paraît ainsi primordial d'identifier les facteurs amenant un patient à supporter ou non la correction par monovision. Il semblerait qu'un de ces facteurs soit de présenter une dominance oculaire de *faible intensité* (Handa et al., 2004a; Seijas et al., 2007; Yang et al., 2010; Zhang, 2016). Handa et al. (2004a) ont en effet montré que parmi les vingt patients anciennement presbytes qui ont participé à leur étude, les quatre n'ayant pas supporté la correction par monovision étaient ceux montrant les scores de dominance oculaire les plus élevés. Néanmoins, les auteurs ont estimé l'intensité de la dominance oculaire *perceptive* (grâce à des tests tels que ceux présentés dans la section 3.1 du Chapitre 3), et non de la dominance oculaire de visée. Pourtant, l'œil choisi pour la correction de la vision de loin par monovision est l'œil dominant de visée, et non perceptif. Si les auteurs ont choisi de quantifier la dominance oculaire perceptive, c'est probablement en raison du manque de moyens pour quantifier finement la dominance oculaire de visée.

Nous proposons que l'estimation continue de dominance oculaire établie dans l'**Article 5** pourrait être utilisée comme indicateur pré-opératoire de la capacité du patient à supporter la monovision. Une dominance oculaire forte (e.g., un pourcentage de dominance supérieur à 0%) serait alors une contre-indication à la correction de la presbytie par monovision. Notons cependant que la méthode utilisée dans l'**Article 5** était longue à réaliser (deux fois deux heures) et impliquait l'utilisation d'un matériel coûteux (EyeLink 1000 SR Research® et écran à taux de rafraîchissement élevé). De futures études sont donc nécessaires afin d'adapter ce protocole à une procédure moins longue et un matériel auquel les ophtalmologistes ont plus facilement accès. Dans l'**Article 5**, nous avons identifié certains facteurs (e.g., nature réactive ou volontaire des saccades) n'affectant pas l'estimation de l'intensité de la dominance oculaire. Une manière de réduire la durée de l'expérience serait donc par exemple de réduire le nombre de facteurs testés. Notons cependant que nous avons établi le pourcentage de dominance oculaire de telle manière que la réduction du nombre de facteurs testés altérerait la précision de la mesure obtenue. En cas de doute quant à l'intensité de la dominance oculaire d'un patient, il pourrait alors s'avérer nécessaire de réaliser des analyses supplémentaires en réintroduisant ces facteurs afin d'obtenir la mesure de dominance oculaire la plus fine possible.

Nous avons identifié neuf individus ayant participé à plusieurs des études réalisées au sein de notre laboratoire impliquant l'estimation de la dominance oculaire par les asymétries saccadiques (Vergilino-Perez et al., 2012a; Chaumillon et al., 2017; Tagu et al., 2016, 2018a, **Article 2**; **Article 3**). De manière intéressante, l'intensité de la dominance oculaire de ces individus était toujours cohé-

rente entre les études, et ce même pour les deux personnes dont l'intensité de la dominance oculaire a été estimée cinq fois. Des analyses plus poussées sur un échantillon plus large sont nécessaires afin de confirmer la bonne fidélité test-retest de cette méthode, mais ces premiers résultats sont encourageants et vont en ce sens.

Bien que les asymétries saccadiques permettent une estimation de l'intensité de la dominance oculaire, elles ne semblent pas permettre d'estimer la *latéralité* oculaire, *i.e.*, œil dominant gauche ou droit. Pour cela, la réalisation du test du trou dans la carte (Durand & Gould, 1910) reste nécessaire. Toutefois, nous sommes convaincus que la quantification de l'intensité de la dominance oculaire était la première étape nécessaire à l'estimation objective de la dominance oculaire. En effet, les individus identifiés comme ayant une *faible* dominance oculaire n'auraient pas à proprement parler d'œil dominant, et il serait alors incohérent d'estimer leur latéralité oculaire. D'après les différentes études réalisées au sein de notre laboratoire, il semblerait que les individus ayant une faible dominance oculaire, chez qui la pratique de la monovision est possible, représentent environ 67% de la population. S'ils ne présentent pas d'œil dominant à proprement parler, le critère communément utilisé pour choisir l'œil qui sera corrigé pour la vision de loin (l'œil dominant) et celui qui sera corrigé pour la vision de près (l'œil non dominant) lors de la correction par monovision ne peut s'appliquer. De futures restent alors à réaliser afin d'élaborer un nouveau critère permettant de choisir l'œil le plus adapté pour la vision de loin et celui le plus adapté pour la vision de près. L'asymétrie fonctionnelle proposée par Weiss et al. (2000) entre l'hémisphère gauche spécialisé pour le traitement des informations de l'espace proche et l'hémisphère droit spécialisé pour le traitement des informations de l'espace lointain pourrait donner une première piste, et suggérerait que l'œil droit serait plus adapté pour la vision de loin et l'œil gauche pour la vision de près. La première étape nécessaire était de connaître l'intensité de la dominance oculaire des individus, afin d'identifier ceux n'ayant pas réellement d'œil dominant et pouvant supporter la correction par monovision, et ceux ayant une dominance oculaire forte ou intermédiaire chez qui la correction par monovision est déconseillée. La deuxième étape sera d'estimer la latéralité oculaire, et ce uniquement pour ces derniers. A cet effet, les résultats obtenus dans l'**Article 1** pourraient être d'une grande aide. Nous avons montré que les participants ayant une forte dominance oculaire montraient des saccades plus précises vers l'hémichamp controlatéral que vers l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant. La comparaison de la précision des saccades vers les hémichamps gauche et droit pourrait donc informer quant à la latéralité oculaire des participants. Cependant, l'**Article 2** a montré que les effets de la dominance oculaire sur la précision des saccades pouvaient être masqués par d'autres phénomènes latéralisés telles que l'attention visuo-spatiale ou les traitements global/local. Avant d'utiliser la précision des saccades comme indicateur de la latéralité oculaire, il est nécessaire d'identifier au préalable les conditions optimales permettant d'observer les effets de la dominance oculaire sur la précision des saccades.

Une autre piste pour évaluer la latéralité oculaire serait de se baser sur les liens entre dominance oculaire et ACC. En effet, une des explications de l'ACC est que les stimuli présentés droit-devant sont avantagés dans V1 par rapport aux stimuli présentés à une autre position (Durand et al., 2010; Przybyszewski et al., 2014; Strappini et al., 2015). Or, avant une saccade centripète le droit-devant est présenté dans l'un ou l'autre des hémichamps. Ainsi, lorsqu'il est situé dans l'hémichamp ipsilatéral

à l'œil dominant, un conflit pourrait intervenir entre d'une part l'avantage de l'hémichamp controlatéral lié à la relation œil dominant – V1 ipsilatéral et d'autre part l'avantage du droit-devant situé dans l'hémichamp ipsilatéral à l'œil dominant. L'analyse des résultats des participants de l'**Article 5** ayant une forte dominance oculaire n'a pas permis de montrer une expression comportementale de ce conflit sur les paramètres des saccades. Cependant, notons (1) que l'étude n'était pas construite pour tester ce conflit, et (2) qu'elle impliquait des petites saccades, avec mécaniquement des effets réduits sur les paramètres saccadiques. De futures études pourraient ainsi examiner ce conflit en testant des saccades de plus grandes amplitudes. Il est par ailleurs possible que pour estimer objectivement la latéralité oculaire, l'examen d'autres types de mouvements oculaires que les saccades soit nécessaire. Hafed (2013) a par exemple montré que la perception visuelle était modifiée juste avant les microsaccades (micro-mouvements de l'œil en fixation ; pour revue, voir Martinez-Conde et al., 2009). Avant l'exécution de chaque microsaccade, les objets visuels présentés en fovéa paraîtraient plus excentrés et les objets en périphérie paraîtraient plus proches de la fovéa qu'ils ne le sont en réalité (Hafed, 2013). Il serait intéressant d'examiner ces effets en fonction de l'hémichamp dans lequel est présenté l'objet visuel périphérique et en fonction de la dominance oculaire des participants telle que mesurée par le test du trou dans la carte. Nous pourrions alors ré-analyser les données des différentes études présentées dans cette thèse, en se focalisant sur les microsaccades réalisées par les participants lorsqu'ils devaient garder leur regard en fixation. Dans certaines conditions de **Article 3**, les participants devaient par exemple rester en fixation pendant qu'ils réalisaient une tâche de discrimination visuelle sur un (expérience 1) ou six (expérience 2) stimuli. L'analyse des microsaccades pour ces différentes conditions en comparant les essais dans lesquels la cible à discriminer apparaissait à gauche et à droite pourrait peut-être informer quant à la latéralité oculaire des individus. De même, dans le bloc *overlap-600* de l'**Article 2**, les participants devaient continuer de fixer la croix de fixation lorsque la cible (conditions contrôles) ou la cible et le distracteur (conditions expérimentales) apparaissait. Bien que la période d'*overlap* ne durait que 600 ms, il serait intéressant d'analyser les microsaccades réalisées par les participants ayant une forte dominance oculaire en comparant les essais dans lesquels les stimuli apparaissaient dans l'hémichamp visuel droit à ceux dans lesquels ils apparaissaient dans l'hémichamp gauche. De plus, la cible pour la saccade pouvait apparaître à différentes excentricités, permettant d'analyser les effets de plusieurs régions plus ou moins proches de la fovéa sur les paramètres des microsaccades. Les microsaccades pourraient alors permettre l'estimation objective de la latéralité oculaire des participants ayant une forte dominance oculaire, et permettre de se soustraire du test du trou dans la carte.

Conclusion générale

En conclusion, les études présentées dans cette thèse auront contribué d'une part à la compréhension du rôle de la dominance oculaire dans la boucle perception-action, et d'autre part à la quantification objective et continue de l'intensité de la dominance oculaire.

Si les études précédentes ont montré que l'hémichamp controlatéral à l'œil dominant était avantage par la relation existant entre l'œil dominant et le V1 ipsilatéral, cette thèse aura permis de définir précisément la nature de cet avantage. Nous avons montré que cet avantage était de nature perceptive plutôt que motrice, et qu'il permettait un rehaussement des cibles visuelles d'intérêt présentées dans l'hémichamp controlatéral comparé à celles présentées dans l'hémichamp ipsilatéral. Les études précédentes et celles présentées dans cette thèse montrent que ce rehaussement perceptif a deux conséquences comportementales majeures sur les programmes moteurs ensuite exécutés : il va (1) permettre une initiation plus rapide des actions manuelles visuellement guidées par des stimuli controlatéraux comparés à des stimuli ipsilatéraux à l'œil dominant, et (2) permettre l'exécution de saccades oculaires plus précises vers des cibles visuelles controlatérales comparées aux cibles ipsilatérales à l'œil dominant.

Nous avons par ailleurs montré que les différentes asymétries saccadiques étaient liées entre elles, et liées à l'intensité de la dominance oculaire. V1 pourrait être une des structures neurophysiologiques à l'origine de ce lien. Nous avons montré que l'examen simultané de plusieurs asymétries saccadiques permettait une mesure fine de l'intensité de la dominance oculaire, et d'attribuer à chaque individu un pourcentage de dominance, de -100% (pas de dominance oculaire) à +100% (dominance oculaire très forte). Cette mesure objective de l'intensité de la dominance oculaire de visée pourrait avoir de fortes implications pour la clinique neuro-ophtalmologique, et constituer la base d'un examen pré-opératoire en vue d'une correction de la presbytie par monovision.

Bibliographie

- Abel, L. A., Dell'Osso, L. F., Daroff, R. B., & Parker, L. (1979). Saccades in extremes of lateral gaze. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 18(3), 324–327.
- Abel, L. A., Troost, B. T., & Dell'Osso, L. F. (1983). The effects of age on normal saccadic characteristics and their variability. *Vision Research*, 23(1), 33–37.
- Alahyane, N., Lemoine-Lardennois, C., Tailhefer, C., Collins, T., Fagard, J., & Doré-Mazars, K. (2016). Development and learning of saccadic eye movements in 7- to 42-month-old children. *J Vis*, 16(1), 1–12.
- Andersen, R. A. (1989). Visual and eye movement functions of the posterior parietal cortex. *Ann Rev Neurosci*, 12, 377–403.
- Annett, M. (2000). Predicting combinations of left and right asymmetries. *Cortex*, 36(4), 485–505.
- Antoniades, C. A., Xu, Z., Mason, S. L., Carpenter, R. H. S., & Barker, R. A. (2010). Huntington's disease : changes in saccades and hand-tapping over 3 years. *J Neurol*, 257(11), 1890–1898.
- Augustyn, C. & Peters, M. (1986). On the relation between footedness and handedness. *Perceptual and Motor Skills*, 63(3), 1115–1118.
- Awh, E., Armstrong, K. M., & Moore, T. (2006). Visual and oculomotor selection : links, causes and implications for spatial attention. *Trends Cogn. Sci.*, 10(3), 124–130.
- Azémar, G. (2003). *L'Homme Asymétrique : Gauchers et Droitiers face à face*. Paris : CNRS éditions.
- Azémar, G., Stein, J.-F., & Ripoll, H. (2008). Effets de la dominance oculaire sur la coordination œil-main dans les duels sportifs. *Science & Sports*, 23(6), 263–277.
- Bach, M. (1996). The freiburg visual acuity test – automatic measurement of visual acuity. *Optom Vis Sci*, 73(1), 49–53.
- Bach, M. (2006). The freiburg visual acuity test – variability unchanged by post-hoc re-analysis. *Graefe's Arch Clin Exp Ophthalmol*, 245(7), 965–971.
- Bagot, J.-D. (1999). *Information, Sensation et Perception*. Cursus Psychologie. Paris : Armand Colin.
- Bahill, A. T., Clark, M. R., & Stark, L. (1975). The main sequence, a tool for studying human eye movements. *Mathematical Biosciences*, 24(3-4), 191–204.

- Banich, M. T. (1998). Integration of information between the cerebral hemispheres. *Current Directions in Psychological Science*, 7(1), 32–37.
- Banich, M. T. (2003). Interaction between the hemispheres and its implications for the processing capacity of the brain. In K. Hugdahl & R. J. Davidson (Eds.), *The Asymmetrical Brain* (pp. 261–302). Cambridge, MA, USA : MIT Press.
- Bartolomeo, P., Thiebaut de Schotten, M., & Doricchi, F. (2007). Left unilateral neglect as a disconnection syndrome. *Cerebral Cortex*, 17(11), 2479–2490.
- Bear, M. F., Connors, B. W., & Paradiso, M. A. (2007). *Neurosciences. A la Découverte du Cerveau. 3e édition*. Paris : Pradel Editions.
- Beauvillain, C., Doré, K., & Baudouin, V. (1996). The ‘center of gravity’ of words : evidence for an effect of the word-initial letters. *Vision Research*, 36(4), 589–603.
- Becker, W. (1989). The neurobiology of saccadic eye movements. Metrics. In R. H. Wurtz & M. E. Goldberg (Eds.), *Reviews of Oculomotor Research, Vol. 3* (pp. 13–66). Michigan : Elsevier.
- Ben Hamed, S., Duhamel, J.-R., Bremmer, F., & Graf, W. (2001). Representation of the visual field in the lateral intraparietal area of macaque monkeys : a quantitative receptive field analysis. *Exp Brain Res*, 140(2), 127–144.
- Binder, J. R., Swanson, S. J., Hammeke, T. A., Morris, G. L., Mueller, W. M., Fischer, M., Benbadis, S., Frost, J. A., Rao, S. M., & Haughton, V. M. (1996). Determination of language dominance using functional mri. a comparison with the wada test. *Neurology*, 46(4), 978–984.
- Blatt, G. J., Andersen, R. A., & Stoner, G. R. (1990). Visual receptive field organization and cortico-cortical connections of the lateral intraparietal area (area lip) in the macaque. *J. Comp. Neurol.*, 299, 421–445.
- Boghen, D., Troost, B. T., Daroff, R. B., Dell’osso, L. F., & Birkett, J. E. (1974). Velocity characteristics of normal human saccades. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 13(8), 619–623.
- Bollimunta, A., Bogadhi, A. R., & Krauzlis, R. J. (2018). Comparing frontal eye field and superior colliculus contributions to covert spatial attention. *Nature Communications*, 9(1), 1–11.
- Bompas, A., Sterling, T., Rafal, R. D., & Sumner, P. (2008). Naso-temporal asymmetry for signals invisible to the retinotectal pathway. *J. Neurophysiol.*, 100(1), 412–421.
- Bompas, A. & Sumner, P. (2008). Sensory sluggishness dissociates saccadic, manual, and perceptual responses : An s-cone study. *Journal of Vision*, 8(8), 1–13.
- Bourassa, D. C., McManus, I. C., & Bryden, M. P. (1996). Handedness and eye-dominance : A meta-analysis of their relationship. *Laterality : Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 1(1), 5–34.

- Bowers, D. & Heilman, K. M. (1980). Pseudoneglect : Effects of hemispace on a tactile line bisection task. *Neuropsychologia*, 18(4–5), 491–498.
- Brackenridge, C. J. (1982). The contribution of genetic factors to ocular dominance. *Behavior genetics*, 12(3), 319–325.
- Bradshaw, J. L. (1980). Right-hemisphere language : familial and nonfamilial sinistrals, cognitive deficits and writing hand position in sinistrals, and concrete-abstract, imageable-nonimageable dimensions in word recognition. A review of interrelated issues. *Brain and Language*, 10(1), 172–188.
- Bradshaw, J. L. & Nettleton, N. C. (1981). The nature of hemispheric specialization in man. *Behavioral and Brain Sciences*, 4(1), 51–91.
- Brederoo, S. G., Nieuwenstein, M. R., Lorist, M. M., & Cornelissen, F. W. (2017). Hemispheric specialization for global and local processing : A direct comparison of linguistic and non-linguistic stimuli. *Brain and Cognition*, 119, 10–16.
- Broca, P. (1861). New observations of aphemia produced by a lesion of the posterior half of the second and third frontal convolutions. *Bull Mem Soc Anat Paris*, 6, 398–407.
- Brysbaert, M. (1994). Lateral preferences and visual field asymmetries : Appearances may have been overstated. *Cortex*, 30(3), 413–429.
- Büttner-Ennever, J. A., Cohen, B., Pause, M., & Fries, W. (1988). Raphe nucleus of the pons containing omnipause neurons of the oculomotor system in the monkey, and its homologue in man. *Journal of Comparative Neurology*, 267(3), 307–321.
- Bullier, J. (2001). Integrated model of visual processing. *Brain Research Reviews*, 36(2), 96–107.
- Bullier, J., Schall, J. D., & Morel, A. (1996). Functional streams in occipito-frontal connections in the monkey. *Behavioural Brain Research*, 76(1), 89–97.
- Buneo, C. A. & Andersen, R. A. (2006). The posterior parietal cortex : sensorimotor interface for the planning and online control of visually guided movements. *Neuropsychologia*, 44(13), 2594–2606.
- Camors, D., Trotter, Y., Pouget, P., Gilardeau, S., & Durand, J.-B. (2016). Visual straight-ahead preference in saccadic eye movements. *Scientific Reports*, 6(23124), 1–9.
- Carey, D. P. (2001). Vision research : Losing sight of eye dominance. *Current Biology*, 11(20), 828–830.
- Carey, D. P. & Hutchinson, C. V. (2013). Looking at eye dominance from a different angle : Is sighting strength related to hand preference ? *Cortex*, 49(9), 2542–2552.
- Carey, S. & Diamond, R. (1977). From piecemeal to configurational representation of faces. *Science*, 195(4275), 312–314.

- Carling, K. (2000). Resistant outlier rules and the non-Gaussian case. *Computational Statistics & Data Analysis*, 33(3), 249–258.
- Casteau, S. & Vitu, F. (2012). On the effect of remote and proximal distractors on saccadic behavior : A challenge to neural-field models. *J. Vis.*, 12(12), 1–33.
- Chapman, J. P., Chapman, L. J., & Allen, J. J. (1987). The measurement of foot preference. *Neuropsychologia*, 25(3), 579–584.
- Chaumillon, R., Alahyane, N., Senot, P., Vergne, J., Lemoine, C., Doré-Mazars, K., Blouin, J., Vergilino-Perez, D., & Guillaume, A. (2015). Vers une quantification de la dominance oculaire pour une meilleure prise en charge des pathologies de l'œil. *Journal Français d'Ophtalmologie*, 38(4), 322–332.
- Chaumillon, R., Alahyane, N., Senot, P., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., Blouin, J., Doré-Mazars, K., Guillaume, A., & Vergilino-Perez, D. (2017). Asymmetry in visual information processing depends on the strength of eye dominance. *Neuropsychologia*, 96, 129–136.
- Chaumillon, R., Blouin, J., & Guillaume, A. (2014). Eye dominance influences triggering action : The Poffenberger paradigm revisited. *Cortex*, 58, 86–98.
- Chaumillon, R., Blouin, J., & Guillaume, A. (2018). Interhemispheric transfer time asymmetry of visual information depends on eye dominance : An electrophysiological study. *Frontiers in Neuroscience*, 12, 1–19.
- Chen, L. L., Hung, L. Y., Quinet, J., & Kosek, K. (2013). Cognitive regulation of saccadic velocity by reward prospect. *Eur J Neurosci*, 38(3), 2434–2444.
- Coëffé, C. & O'Regan, J. K. (1987). Reducing the influence of non-target stimuli on saccade accuracy : predictability and latency effects. *Vision Research*, 27(2), 227–240.
- Cohen, J. (1992). Statistical power analysis. *Curr Dir Psychol Sci*, 1(3), 98–101.
- Collewijn, H., Erkelens, C. J., & Steinman, R. M. (1988). Binocular co-ordination of human horizontal saccadic eye movements. *The Journal of Physiology*, 404, 157–182.
- Collins, T. & Doré-Mazars, K. (2006). Eye movement signals influence perception : Evidence from the adaptation of reactive and volitional saccades. *Vision Research*, 46(21), 3659–3673.
- Collins, T., Heed, T., & Röder, B. (2010). Visual target selection and motor planning define attentional enhancement at perceptual processing stages. *Front. Hum. Neurosci.*, 4, 1–10.
- Connolly, M. & Van Essen, D. (1984). The representation of the visual field in parvicellular and magnocellular layers of the lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.*, 226(4), 544–564.

- Constantinidis, T. S., Smyrnis, N., Evdokimidis, I., Stefanis, N. C., Avramopoulos, D., Giouzelis, I., & Stefanis, C. N. (2003). Effects of direction on saccadic performance in relation to lateral preferences. *Exp Brain Res*, 150(4), 443–448.
- Cook, G., Stark, L., & Zuber, B. L. (1966). Horizontal eye movements studied with the on-line computer. *Arch. Ophthalmol.*, 76(4), 589–595.
- Corballis, M. C. (1994). Split decisions : Problems in the interpretation of results from commissurotomized subjects. *Behavioural Brain Research*, 64(1-2), 163–172.
- Corballis, P. M., Funnell, M. G., & Gazzaniga, M. S. (1999). A dissociation between spatial and identity matching in callosotomy patients. *NeuroReport*, 10(10), 2183–2187.
- Corbetta, M. (1998). Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations : Identical, independent, or overlapping neural systems ? *Proc Natl Acad Sci US A*, 95(3), 831–838.
- Corbetta, M., Akbudak, E., Conturo, T. E., Snyder, A. Z., Ollinger, J. M., Drury, H. A., Linenweber, M. R., Petersen, S. E., Raichle, M. E., Van Essen, D. C., & Shulman, G. L. (1998). A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron*, 21(4), 761–773.
- Corbetta, M. & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 215–229.
- Coren, S. (1993). The lateral preference inventory for measurement of handedness, footedness, eyedness, and earedness : Norms for young adults. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 31(1), 1–3.
- Coren, S. & Hoenig, P. (1972). Effect of non-target stimuli upon length of voluntary saccades. *Perceptual and Motor Skills*, 34(2), 499–508.
- Coren, S. & Kaplan, C. P. (1973). Patterns of ocular dominance. *Optom. Vis. Sci.*, 50(4), 283–292.
- Coren, S., Porac, C., & Duncan, P. (1981). Lateral preference behaviors in preschool children and young adults. *Child Development*, 52(2), 443–450.
- Corneil, B. D. & Munoz, D. P. (2014). Overt responses during covert orienting. *Neuron*, 82(6), 1230–1243.
- Cowey, A. (1964). Projection of the retina on to striate and prestriate cortex in the squirrel monkey, *saimiri sciureus*. *J Neurophysiol*, 27(3), 366–393.
- Crider, B. (1944). A battery of tests for the dominant eye. *The Journal of General Psychology*, 31(2), 179–190.
- Curcio, C. A. & Allen, K. A. (1990). Topography of ganglion cells in human retina. *J. Comp. Neurol.*, 300(1), 5–25.

- Curcio, C. A., Sloan, K. R., Kalina, R. E., & Hendrickson, A. E. (1990). Human photoreceptor topography. *J Comp Neurol*, 292(4), 497–523.
- Curcio, C. A., Sloan, K. R., Packer, O., Hendrickson, A. E., & Kalina, R. E. (1987). Distribution of cones in human and monkey retina : individual variability and radial asymmetry. *Science*, 236(4801), 579–582.
- Dalton, K., Guillon, M., & Naroo, S. A. (2015). Ocular dominance and handedness in golf putting. *Optom. Vis. Sci.*, 92(10), 968–975.
- Dane, S. & Gümüstekin, K. (2002). Correlation between hand preference and distance of focusing points of two eyes in the horizontal plane. *Intern. J. Neurosci.*, 112(10), 1141–1147.
- Dax, M. (1836). Lésions de la moitié gauche de l'encéphale coïncident avec l'oubli des signes de la pensée. *Gaz Hebdomadaire Med Chir Paris*, Tome 2, 259.
- De Clerck, M., Crevits, L., & Van Maele, G. (2000). Saccades : is there a difference between right and left? *Neuro-Ophthalmology*, 24(2), 327–330.
- Dellatolas, G., Curt, F., Dargent-Paré, C., & De Agostini, M. (1998). Eye dominance in children : a longitudinal study. *Behavior Genetics*, 28(3), 187–195.
- Deubel, H. (2008). The time course of presaccadic attention shifts. *Psychological Research*, 72(6), 630–640.
- Deubel, H. & Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition : Evidence for a common attentional mechanism. *Vision research*, 36(12), 1827–1837.
- Deubel, H., Wolf, W., & Hauske, G. (1984). The evaluation of the oculomotor error signal. In A. G. Gale & F. Johnson (Eds.), *Advances in Psychology : Theoretical and Applied Aspects of Eye Movement Research*, volume 22 (pp. 55–62). Nottingham, England : Elsevier.
- Di Stasi, L. L., Catena, A., Cañas, J. J., Macknik, S. L., & Martinez-Conde, S. (2013). Saccadic velocity as an arousal index in naturalistic tasks. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 37(5), 968–975.
- Dien, J. (2008). Looking both ways through time : The Janus model of lateralized cognition. *Brain and Cognition*, 67(3), 292–323.
- Dominguez-Ballesteros, E. & Arrizabalaga, A. (2015). Laterality in the first Neolithic and Chalcolithic farming communities in northern Iberia. *Laterality : Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 20(3), 371–387.
- Doré-Mazars, K., Pouget, P., & Beauvillain, C. (2004). Attentional selection during preparation of eye movements. *Psychological Research*, 69(1-2), 67–76.
- Dorris, M. C., Paré, M., & Munoz, D. P. (1997). Neuronal activity in monkey superior colliculus related to the initiation of saccadic eye movements. *J Neurosci*, 17(21), 8566–8579.

- Durand, A. C. & Gould, G. M. (1910). A method of determining ocular dominance. *Journal of the American Medical Association*, 55(5), 369–370.
- Durand, J.-B., Camors, D., Trotter, Y., & Celebrini, S. (2012). Privileged visual processing of the straight-ahead direction in humans. *J. Vis.*, 12(6), 1–13.
- Durand, J.-B., Trotter, Y., & Celebrini, S. (2010). Privileged processing of the straight-ahead direction in primate area V1. *Neuron*, 66(1), 126–137.
- Edelman, J. A. & Keller, E. L. (1996). Activity of visuomotor burst neurons in the superior colliculus accompanying express saccades. *Journal of Neurophysiology*, 76(2), 908–926.
- Edlin, J. M., Leppanen, M. L., Fain, R. J., Hackländer, R. P., Hanaver-Torrez, S. D., & Lyle, K. B. (2015). On the use (and misuse ?) of the Edinburgh Handedness Inventory. *Brain and Cognition*, 94, 44–51.
- Ehrenstein, W. H., Arnold-Schulz-Gahmen, B. E., & Jaschinski, W. (2005). Eye preference within the context of binocular functions. *Graefe's Archive for Clinical and Experimental Ophthalmology*, 243(9), 926–932.
- Elias, L. J. & Bryden, M. P. (1998). Footedness is a better predictor of language lateralisation than handedness. *Laterality : Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 3(1), 41–52.
- Elias, L. J., Bryden, M. P., & Bulman-Fleming, M. B. (1998). Footedness is a better predictor than is handedness of emotional lateralization. *Neuropsychologia*, 36(1), 37–43.
- Ellis, A. W. & Brysbaert, M. (2010). Split fovea theory and the role of the two cerebral hemispheres in reading : A review of the evidence. *Neuropsychologia*, 48(2), 353–365.
- Erdogan, A. R., Özdikici, M., Aydin, M. D., Aktas, m., & Dane, S. (2002). Right and left visual cortex areas in healthy subjects with right-and left-eye dominance. *Intern. J. Neurosci.*, 112(5), 517–523.
- Ettinger, U., Kumari, V., Chitnis, X. A., Corr, P. J., Sumich, A. L., Rabe-Hesketh, S., Crawford, T. J., & Sharma, T. (2002). Relationship between brain structure and saccadic eye movements in healthy humans. *Neuroscience Letters*, 328(3), 225–228.
- Evans, B. J. W. (2007). Monovision : a review. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 27(5), 417–439.
- Fagard, J. (2004). *Droitiers/Gauchers : des Asymétries dans tous les Sens*. Marseille : SOLAL.
- Fagard, J., Monzalvo-Lopez, K., & Mamassian, P. (2008). Relationship between eye preference and binocular rivalry, and between eye-hand preference and reading ability in children. *Developmental Psychobiology*, 50(8), 789–798.
- Fagot, J. & Vauclair, J. (1988a). Handedness and bimanual coordination in the lowland gorilla. *Brain, Behavior and Evolution*, 32(2), 89–95.
- Fagot, J. & Vauclair, J. (1988b). Handedness and manual specialization in the baboon. *Neuropsychologia*, 26(6), 795–804.

- Feinberg, E. H. & Meister, M. (2015). Orientation columns in the mouse superior colliculus. *Nature*, 519(7542), 229–232.
- Felleman, D. J. & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex*, 1(1), 1–47.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, 22(8), 1033–1045.
- Findlay, J. M. & Blythe, H. I. (2009). Saccade target selection : Do distractors affect saccade accuracy? *Vision Research*, 49(10), 1267–1274.
- Findlay, J. M., Brogan, D., & Wenban-Smith, M. G. (1993). The spatial signal for saccadic eye movements emphasizes visual boundaries. *Perception & Psychophysics*, 53(6), 633–641.
- Findlay, J. M. & Kapoula, Z. (1992). Scrutinization, spatial attention, and the spatial programming of saccadic eye movements. *Q J Exp Psychol A*, 45(4), 633–647.
- Findlay, J. M. & Walker, R. (1999). A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. *Behavioral and Brain Sciences*, 22(4), 661–721.
- Fink, G. R., Halligan, P. W., Marshall, J. C., Frith, C. D., Frackowiak, R. S. J., & Dolan, R. J. (1996). Where in the brain does visual attention select the forest and the trees? *Nature*, 382(6592), 626–628.
- Finkelman, Y. M., Ng, J. Q., & Barrett, G. D. (2009). Patient satisfaction and visual function after pseudophakic monovision. *J Cataract Refract Surg*, 35(6), 998–1002.
- Fischer, B., Gezeck, S., & Hartnegg, K. (1997). The analysis of saccadic eye movements from gap and overlap paradigms. *Brain Research Protocols*, 2(1), 47–52.
- Fischer, B. & Ramsperger, E. (1984). Human express saccades : extremely short reaction times of goal directed eye movements. *Experimental Brain Research*, 57(1), 191–195.
- Fourtassi, M., Hajjioui, A., Urquizar, C., Rossetti, Y., Rode, G., & Pisella, L. (2013). Iterative fragmentation of cognitive maps in a visual imagery task. *PloS One*, 8(7), e68560.
- Fourtassi, M., Rode, G., & Pisella, L. (2017). Using eye movements to explore mental representations of space. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 60(3), 160–163.
- Fricker, S. J. (1971). Dynamic measurements of horizontal eye motion I. Acceleration and velocity matrices. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 10(9), 724–732.
- Frost, D. & Pöppel, E. (1976). Different programming modes of human saccadic eye movements as a function of stimulus eccentricity : Indications of a functional subdivision of the visual field. *Biol. Cybernetics*, 23(1), 39–48.

- Fuchs, A. F. (1967). Saccadic and smooth pursuit eye movements in the monkey. *The Journal of Physiology*, 191(3), 609–631.
- Fuchs, A. F., Kaneko, C. R. S., & Scudder, C. A. (1985). Brainstem control of saccadic eye movements. *Annual Review of Neuroscience*, 8(1), 307–337.
- Fujikake, H., Higuchi, T., Imanaka, K., & Maloney, L. T. (2011). Directional bias in the body while walking through a doorway : its association with attentional and motor factors. *Experimental Brain Research*, 210(2), 195–206.
- Galletti, C., Fattori, P., Kutz, D. F., & Gamberini, M. (1999). Brain location and visual topography of cortical area v6a in the macaque monkey. *European Journal of Neuroscience*, 11(2), 575–582.
- Galley, N. (1989). Saccadic eye movement velocity as an indicator of (de) activation : A review and some speculations. *Journal of Psychophysiology*, 3, 229–244.
- Gamberini, M., Galletti, C., Bosco, A., Breveglieri, R., & Fattori, P. (2011). Is the medial posterior parietal area v6a a single functional area? *Journal of Neuroscience*, 31(13), 5145–5157.
- Gazzaniga, M. S. (1982). Split brain research : a personal history. *Cornell Univ Alumni Q*, 45, 2–12.
- Gazzaniga, M. S. (2005). Forty-five years of split-brain research and still going strong. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(8), 653–659.
- Gazzaniga, M. S., Ivry, R. B., & Mangun, G. R. (2001). *Neurosciences Cognitives - La Biologie de l'Esprit*. Paris : De Boeck Université.
- Ghirlanda, S. & Vallortigara, G. (2004). The evolution of brain lateralization : a game-theoretical analysis of population structure. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 271(1541), 853–857.
- Gilchrist, I. D. (2011). Saccades. In S. P. Liversedge, I. D. Gilchrist, & S. Everling (Eds.), *The Oxford Handbook of Eye Movements* (pp. 85–94). New York : Oxford University Press.
- Goettker, A., Braun, D. I., Schütz, A. C., & Gegenfurtner, K. R. (2018). Execution of saccadic eye movements affects speed perception. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 115(9), 2240–2245.
- Goldberg, E., Podell, K., & Lovell, M. (1994). Lateralization of frontal lobe functions and cognitive novelty. *J. Neuropsychiatry Clin. Neurosci.*, 6(4), 371–378.
- Goodale, M. A., Meenan, J. P., Bäckhoff, H. H., Nicolle, D. A., Murphy, K. J., & Racicot, C. I. (1994). Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Current Biology*, 4(7), 604–610.
- Goodale, M. A. & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, 15(1), 20–25.
- Green, D. M. & Swets, J. A. (1966). *Signal detection theory and psychophysics*. Oxford : John Wiley.

- Greenbaum, S. (2002). Monovision pseudophakia. *J Cataract Refract Surg*, 28(8), 1439–1443.
- Groenen, M. (1988). Les représentations de mains négatives dans les grottes de gargas et de tibiran (hautes-pyrénées). approche méthodologique. *Bull Soc Roy Belge Anthropol Préhist*, 99, 81–113.
- Haaland, K. Y., Elsinger, C. L., Mayer, A. R., Durgerian, S., & Rao, S. M. (2004). Motor sequence complexity and performing hand produce differential patterns of hemispheric lateralization. *J. Cogn. Neurosci.*, 16(4), 621–636.
- Hafed, Z. M. (2013). Alteration of visual perception prior to microsaccades. *Neuron*, 77(4), 775–786.
- Hall, W. C. & Lee, P. (1997). Interlaminar connections of the superior colliculus in the tree shrew. iii : The optic layer. *Visual Neuroscience*, 14(4), 647–661.
- Halligan, P. W. & Marshall, J. C. (1989). Is neglect (only) lateral ? a quadrant analysis of line cancellation. *J Clin Exp Neuropsychol*, 11(6), 793–798.
- Handa, T., Mukuno, K., Uozato, H., Niida, T., Shoji, N., Minei, R., Nitta, M., & Shimizu, K. (2004a). Ocular dominance and patient satisfaction after monovision induced by intraocular lens implantation. *J Cataract Refract Surg*, 30(4), 769–774.
- Handa, T., Mukuno, K., Uozato, H., Niida, T., Shoji, N., & Shimizu, K. (2004b). Effects of dominant and nondominant eyes in binocular rivalry. *Optometry and Vision Science*, 81(5), 377–383.
- Handa, T., Shimizu, K., Mukuno, K., Kawamorita, T., & Uozato, H. (2005). Effects of ocular dominance on binocular summation after monocular reading adds. *Journal of Cataract & Refractive Surgery*, 31(8), 1588–1592.
- Handa, T., Uozato, H., Higa, R., Nitta, M., Kawamorita, T., Ishikawa, H., Shoji, N., & Shimizu, K. (2006). Quantitative measurement of ocular dominance using binocular rivalry induced by retinometers. *Journal of Cataract & Refractive Surgery*, 32(5), 831–836.
- Harris, C. M. & Wolpert, D. M. (2006). The main sequence of saccades optimizes speed-accuracy trade-off. *Biological Cybernetics*, 95(1), 21–29.
- Harris, L. R. (1980). The superior colliculus and movements of the head and eyes in cats. *The Journal of Physiology*, 300(1), 367–391.
- Harwood, M. R., Mezey, L. E., & Harris, C. M. (1999). The spectral main sequence of human saccades. *J Neurosci*, 19(20), 9098–9106.
- Hatin, B., Tottenham, L. S., & Oriet, C. (2012). The relationship between collisions and pseudoneglect : Is it right ? *Cortex*, 48(8), 997–1008.
- Hécaen, H. & de Ajuriaguerra, J. (1963). *Les Gauchers : Prévalence Manuelle et Dominance Cérébrale*. Paris : Presses Unniversitaires de France.

- He, P. & Kowler, E. (1989). The role of location probability in the programming of saccades : Implications for “center-of-gravity” tendencies. *Vision Research*, 29(9), 1165–1181.
- Heeman, J., Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2017). The influence of distractors on express saccades. *Journal of Vision*, 17(1), 1–17.
- Hepper, P. G., Shahidullah, S., & White, R. (1991). Handedness in the human fetus. *Neuropsychologia*, 29(11), 1107–1111.
- Hepper, P. G., Wells, D. L., & Lynch, C. (2005). Prenatal thumb sucking is related to postnatal handedness. *Neuropsychologia*, 43(3), 313–315.
- Hervé, P.-Y., Zago, L., Petit, L., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2013). Revisiting human hemispheric specialization with neuroimaging. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(2), 69–80.
- Hikosaka, O., Sakamoto, M., & Usui, S. (1989). Functional properties of monkey caudate neurons. i. activities related to saccadic eye movements. *Journal of Neurophysiology*, 61(4), 780–798.
- Himmelbach, M. & Karnath, H.-O. (2003). Goal-directed hand movements are not affected by the biased space representation in spatial neglect. *J. Cogn. Neurosci.*, 15(7), 972–980.
- Ho, R., Thompson, B., Babu, R. J., & Dalton, K. (2018). Sighting ocular dominance magnitude varies with test distance. *Clin Exp Optom*, 101(2), 276–280.
- Hoffman, J. E. & Subramaniam, B. (1995). The role of visual attention in saccadic eye movements. *Perception & Psychophysics*, 57(6), 787–795.
- Holden, B. A., Fricke, T. R., Ho, S. M., Wong, R., Schlenther, G., Cronjé, S., Burnett, A., Papas, E., Naidoo, K. S., & Frick, K. D. (2008). Global vision impairment due to uncorrected presbyopia. *Archives of ophthalmology*, 126(12), 1731–1739.
- Honda, H. (2002). Idiosyncratic left–right asymmetries of saccadic latencies : examination in a gap paradigm. *Vision Research*, 42(11), 1437–1445.
- Howard, I. P. (2002). *Seeing in Depth, Vol. 1 : Basic Mechanisms*. Toronto : University of Toronto Press.
- Hubel, D. (1988). *Eye, Brain and Vision*. New York : WH Freeman.
- Hubel, D. H., LeVay, S., & Wiesel, T. N. (1975). Mode of termination of retinotectal fibers in macaque monkey : An autoradiographic study. *Brain Research*, 96(1), 25–40.
- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat’s visual cortex. *The Journal of Physiology*, 160(1), 106–154.
- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1969). Anatomical demonstration of columns in the monkey striate cortex. *Nature*, 221(5182), 747–750.

- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1977). Ferrier lecture : Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.*, 198(1130), 1–59.
- Hunter, Z. R. & Brysbaert, M. (2008). Visual half-field experiments are a good measure of cerebral language dominance if used properly : Evidence from fmri. *Neuropsychologia*, 46(1), 316–325.
- Hutton, J. T. & Palet, J. (1986). Lateral saccadic latencies and handedness. *Neuropsychologia*, 24(3), 449–451.
- Hyde, J. E. (1959). Some characteristics of voluntary human ocular movements in the horizontal plane. *American Journal of Ophthalmology*, 48(1), 85–94.
- Inchingolo, P., Spanio, M., & Bianchi, M. (1987). The characteristic peak velocity—mean velocity of saccadic eye movements in man. In J. K. O'Regan & A. Lévy-Schoen (Eds.), *Eye Movements from Physiology to Cognition : Selected/Edited Proceedings of the Third European Conference on Eye Movements, Dourdan, France* (pp. 17–26). North-Holland : Elsevier.
- Itaya, S. K. & Van Hoesen, G. W. (1983). Retinal projections to the inferior and medial pulvinar nuclei in the old-world monkey. *Brain Research*, 269(2), 223–230.
- Itti, L. & Koch, C. (2000). A saliency-based search mechanism for overt and covert shifts of visual attention. *Vision Research*, 40(10-12), 1489–1506.
- Itti, L. & Koch, C. (2001). Computational modelling of visual attention. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(3), 194–203.
- Jager, G. & Postma, A. (2003). On the hemispheric specialization for categorical and coordinate spatial relations : A review of the current evidence. *Neuropsychologia*, 41(4), 504–515.
- Jain, S., Arora, I., & Azar, D. T. (1996). Success of monovision in presbyopes : Review of the literature and potential applications to refractive surgery. *Survey of Ophthalmology*, 40(6), 491–499.
- Jain, S., Ou, R., & Azar, D. T. (2001). Monovision outcomes in presbyopic individuals after refractive surgery. *Ophthalmology*, 108(8), 1430–1433.
- James, W. (1890). A saliency-based search mechanism for overt and covert shifts of visual attention. *Principles of Psychology*, 2.
- Jeong, S. K. & Xu, Y. (2016). The impact of top-down spatial attention on laterality and hemispheric asymmetry in the human parietal cortex. *J. Vis.*, 16(10), 1–21.
- Jewell, G. & McCourt, M. E. (2000). Pseudoneglect : a review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia*, 38(1), 93–110.
- Jóhannesson, Ó. I. & Kristjánsson, Á. (2013). Violating the main sequence : asymmetries in saccadic peak velocities for saccades into the temporal versus nasal hemifields. *Exp Brain Res*, 227(1), 101–110.

- Jóhannesson, Ó. I., Ásgeirsson, Á. G., & Kristjánsson, Á. (2012). Saccade performance in the nasal and temporal hemifields. *Exp Brain Res*, 219(1), 107–120.
- Jóhannesson, Ó. I., Edelman, J. A., Sigurþórsson, B. D., & Kristjánsson, Á. (2018). Effects of saccade training on express saccade proportions, saccade latencies, and peak velocities : an investigation of nasal/temporal differences. *Exp brain Res*, 236(5), 1251–1262.
- Johansson, J., Pansell, T., Ygge, J., & Seimyr, G. O. (2014). Monocular and binocular reading performance in subjects with normal binocular vision. *Clin Exp Optom*, 97(4), 341–348.
- Johansson, J., Seimyr, G. q., & Pansell, T. (2015). Eye dominance in binocular viewing conditions. *J. Vis.*, 15(9), 1–17.
- Jürgens, R., Becker, W., & Kornhuber, H. H. (1981). Natural and drug-induced variations of velocity and duration of human saccadic eye movements : Evidence for a control of the neural pulse generator by local feedback. *Biol. Cybern.*, 39(2), 87–96.
- Kaernbach, C. (1991). Simple adaptive testing with the weighted up-down method. *Perception & Psychophysics*, 49(3), 227–229.
- Kalaska, J. (1991). Reaching movements to visual targets : Neuronal representations of sensori-motor transformations. In *Seminars in Neuroscience*, volume 3 (pp. 67–80). : Elsevier.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., & Jessell, T. M. (2000). *Principles of Neural Science, 4th Edition*. New York, USA : Appleton & Lange.
- Kaplan, E. & Shapley, R. M. (1986). The primate retina contains two types of ganglion cells, with high and low contrast sensitivity. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 83(8), 2755–2757.
- Kapoula, Z. & Robinson, D. A. (1986). Saccadic undershoot is not inevitable : Saccades can be accurate. *Vision Research*, 26(5), 735–743.
- Kardamakis, A. A. & Moschovakis, A. K. (2009). Optimal control of gaze shifts. *J. Neurosci.*, 29(24), 7723–7730.
- Kerkhoff, G. (2001). Spatial hemineglect in humans. *Progress in Neurobiology*, 63(1), 1–27.
- Khan, A. Z., Blohm, G., Pisella, L., & Munoz, D. P. (2015). Saccade execution suppresses discrimination at distractor locations rather than enhancing the saccade goal location. *Eur J Neurosci*, 41(12), 1624–1634.
- Khan, A. Z. & Crawford, J. D. (2001). Ocular dominance reverses as a function of horizontal gaze angle. *Vision Research*, 41(14), 1743–1748.
- Khedr, E. M., Hamed, E., Said, A., & Basahi, J. (2002). Handedness and language cerebral lateralization. *Eur J Appl Physiol*, 87(4-5), 469–473.
- Kimura, D. (1973). The asymmetry of the human brain. *Scientific American*, 228(3), 70–80.

- Kinsbourne, M. (1970). The cerebral basis of lateral asymmetries in attention. *Acta Psychologica*, 33, 193–201.
- Kitayama, S., Fujikake, H., Kokubu, M., & Higuchi, T. (2015). The relationship between spatial cognition and walking trajectory for passing through a doorway : Evident in individuals with dominant right eye? *Exp Brain Res*, 233(3), 797–807.
- Klapetek, A., Jonikaitis, D., & Deubel, H. (2016). Attention allocation before antisaccades. *J. Vis.*, 16(1), 1–16.
- Knecht, S., Deppe, M., Dräger, B., Bobe, L., Lohmann, H., Ringelstein, E.-B., & Henningsen, H. (2000a). Language lateralization in healthy right-handers. *Brain*, 123(1), 74–81.
- Knecht, S., Dräger, B., Deppe, M., Bobe, L., Lohmann, H., Flöel, A., Ringelstein, E.-B., & Henningsen, H. (2000b). Handedness and hemispheric language dominance in healthy humans. *Brain*, 123(12), 2512–2518.
- Koch, C. & Ullman, S. (1987). Shifts in selective visual attention : towards the underlying neural circuitry. In L. M. Vaina (Ed.), *Matters of Intelligence* (pp. 115–141). Dordrecht, Netherlands : Springer.
- Koçtekin, B., Gündoğan, N. Ü., Altıntaş, A. G. K., & Yazıcı, A. C. (2013). Relation of eye dominance with color vision discrimination performance ability in normal subjects. *Int J Ophthalmol*, 6(5), 733–738.
- Koene, A. R. & Erkelens, C. J. (2002). Cause of kinematic differences during centrifugal and centripetal saccades. *Vision Research*, 42(14), 1797–1808.
- Kolesnikova, O. V., Tereshchenko, L. V., Latanov, A. V., & Shulgovskii, V. V. (2010). Effects of visual environment complexity on saccade performance in humans with different functional asymmetry profiles. *Neurosci Behav Physi*, 40(8), 869–876.
- Koller, K. & Rafal, R. D. (2018). Saccade latency bias toward temporal hemifield : evidence for role of retinotectal tract in mediating reflexive saccades. *Neuropsychologia*, in press.
- Kommerell, G., Schmitt, C., Kromeier, M., & Bach, M. (2003). Ocular prevalence versus ocular dominance. *Vision Research*, 43(12), 1397–1403.
- Kosslyn, S. M., Koenig, O., Barrett, A., Cave, C. B., Tang, J., & Gabrieli, J. D. E. (1989). Evidence for two types of spatial representations : hemispheric specialization for categorical and coordinate relations. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 15(4), 723–735.
- Kosslyn, S. M., Thompson, W. L., Gitelman, D. R., & Alpert, N. M. (1998). Neural systems that encode categorical versus coordinate spatial relations : Pet investigations. *Psychobiology*, 26(4), 333–347.
- Kowler, E., Anderson, E., Doshier, B., Blaser, E., et al. (1995). The role of attention in the programming of saccades. *Vision Res.*, 35(13), 1897–1916.

- Krebs, R. M., Boehler, C. N., Zhang, H. H., Schoenfeld, M. A., & Woldorff, M. G. (2012). Electrophysiological recordings in humans reveal reduced location-specific attentional-shift activity prior to recentering saccades. *J. Neurophysiol.*, 107(5), 1393–1402.
- Krebs, R. M., Schoenfeld, M. A., Boehler, C. N., Song, A. W., & Woldorff, M. G. (2010). The saccadic re-centering bias is associated with activity changes in the human superior colliculus. *Front. Hum. Neurosci.*, 4(193), 1–12.
- Kristjánsson, Á. (2011). The intriguing interactive relationship between visual attention and saccadic eye movements. In S. P. Liversedge, I. D. Gilchrist, & S. Everling (Eds.), *The Oxford Handbook of Eye Movements* (pp. 455–470). New York : Oxford University Press.
- Kristjánsson, Á., Vandenbroucke, M. W. G., & Driver, J. (2004). When pros become cons for anti-versus prosaccades : factors with opposite or common effects on different saccade types. *Exp Brain Res*, 155(2), 231–244.
- Kulesz, P. A., Tian, S., Juraneck, J., Fletcher, J. M., & Francis, D. J. (2015). Relations between volumetric measures of brain structure and attentional function in spina bifida : Utilization of robust statistical approaches. *Neuropsychology*, 29(2), 212–225.
- Kulke, L. V., Atkinson, J., & Braddick, O. (2016). Neural differences between covert and overt attention studied using eeg with simultaneous remote eye tracking. *Front. Hum. Neurosci.*, 10, 1–11.
- Lambert, A. J. (1991). Interhemispheric interaction in the split-brain. *Neuropsychologia*, 29(10), 941–948.
- Lazarev, I. E. & Kirenskaya, A. V. (2008). The influence of eye dominance on saccade characteristics and slow presaccadic potentials. *Human Physiology*, 34(2), 150–160.
- Leigh, R. J. & Zee, D. S. (2006). *The Neurology of Eye Movements, 4th edition*. New York : Oxford University Press.
- Lemoine-Lardennois, C., Alahyane, N., Tailhefer, C., Collins, T., Fagard, J., & Doré-Mazars, K. (2016). Saccadic adaptation in 10-41 month-old children. *Front. Hum. Neurosci.*, 10(241), 1–13.
- Letham, B. & Raij, T. (2011). Statistically robust measurement of evoked response onset latencies. *J Neurosci Methods*, 194(2), 374–379.
- Li, J., Lam, C. S. Y., Yu, M., Hess, R. F., Chan, L. Y. L., Maehara, G., Woo, G. C., & Thompson, B. (2010). Quantifying sensory eye dominance in the normal visual system : A new technique and insights into variation across traditional tests. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 51(12), 6875–6881.
- Ling, L., Fuchs, A., Siebold, C., & Dean, P. (2007). Effects of initial eye position on saccade-related behavior of abducens nucleus neurons in the primate. *J. Neurophysiol.*, 98(6), 3581–3599.
- Livingstone, M. & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth : anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240(4853), 740–749.

- Lévy-Schoen, A. (1969). Détermination et latence de la réponse oculomotrice à deux stimulus simultanés ou successifs selon leur excentricité relative. *L'Année Psychologique*, 69(2), 373–392.
- Makashvili, M. & Nikoleishvili, S. (2017). Left hemineglect after ischemic stroke to the left brain hemisphere : a case study. *American Journal of Applied Psychology*, 6(4), 83–87.
- Mapp, A. P., Ono, H., & Barbeito, R. (2003). What does the dominant eye dominate? A brief and somewhat contentious review. *Perception & Psychophysics*, 65(2), 310–317.
- Marsolek, C. J., Nicholas, C. D., & Andresen, D. R. (2002). Interhemispheric communication of abstract and specific visual-form information. *Neuropsychologia*, 40(12), 1983–1999.
- Martin, M. (1979). Hemispheric specialization for local and global processing. *Neuropsychologia*, 17(1), 33–40.
- Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., Troncoso, X. G., & Hubel, D. H. (2009). Microsaccades : a neurophysiological analysis. *Trends in Neurosciences*, 32(9), 463–475.
- Marzi, C. A. (1999). The poffenberger paradigm : a first, simple, behavioural tool to study interhemispheric transmission in humans. *Behavioural Research Bulletin*, 50(5-6), 421–422.
- Marzi, C. A. (2010). Asymmetry of interhemispheric communication. *Wiley Interdiscip Rev Cogn Sci*, 1(3), 433–438.
- Marzi, C. A., Bisiacchi, P., & Nicoletti, R. (1991). Is interhemispheric transfer of visuomotor information asymmetric? evidence from a meta-analysis. *Neuropsychologia*, 29(12), 1163–1177.
- Matsuda, T., Matsuura, M., Ohkubo, T., Ohkubo, H., Matsushima, E., Inoue, K., Taira, M., & Kojima, T. (2004). Functional mri mapping of brain activation during visually guided saccades and anti-saccades : cortical and subcortical networks. *Psychiatry Research : Neuroimaging*, 131(2), 147–155.
- McDowell, J. E., Dyckman, K. A., Austin, B. P., & Clementz, B. A. (2008). Neurophysiology and neuroanatomy of reflexive and volitional saccades : Evidence from studies of humans. *Brain and Cognition*, 68(3), 255–270.
- McLaughlin, S. C. (1967). Parametric adjustment in saccadic eye movements. *Perception & Psychophysics*, 2(8), 359–362.
- McManus, I. C. & Bryden, M. P. (1992). The genetics of handedness, cerebral dominance and lateralization. In I. Rapin & S. J. Segalowitz (Eds.), *Handbook of Neuropsychology*, Vol. 6 : *Child Neuropsychology* (pp. 115–144). Elsevier.
- McManus, I. C., Porac, C., Bryden, M. P., & Boucher, R. (1999). Eye-dominance, writing hand, and throwing hand. *Laterality : Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 4(2), 173–192.
- McPeck, R. M. & Keller, E. L. (2002). Saccade target selection in the superior colliculus during a visual search task. *J. Neurophysiol.*, 88(4), 2019–2034.

- McSorley, E. & Findlay, J. M. (2003). Saccade target selection in visual search : Accuracy improves when more distractors are present. *J Vis*, 3(11), 877–892.
- McSorley, E., McCloy, R., & Lyne, C. (2012). The spatial impact of visual distractors on saccade latency. *Vision Research*, 60, 61–72.
- Melamed, E. & Larsen, B. (1979). Cortical activation pattern during saccadic eye movements in humans : localization by focal cerebral blood flow increases. *Ann Neurol*, 5(1), 79–88.
- Mellet, E., Jobard, G., Zago, L., Crivello, F., Petit, L., Joliot, M., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2014). Relationships between hand laterality and verbal and spatial skills in 436 healthy adults balanced for handedness. *Laterality : Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 19(4), 383–404.
- Mennemeier, M., Wertman, E., & Heilman, K. M. (1992). Neglect of near peripersonal space. evidence for multidirectional attentional systems in humans. *Brain*, 115, 37–50.
- Mesulam, M.-M. (1981). A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Ann Neurol.*, 10(4), 309–325.
- Mesulam, M.-M. (1999). Spatial attention and neglect : parietal, frontal and cingulate contributions to the mental representation and attentional targeting of salient extrapersonal events. *Phil Trans R Soc B*, 354(1387), 1325–1346.
- Miles, W. R. (1930). Ocular dominance in human adults. *The Journal of General Psychology*, 3(3), 412–430.
- Milner, A. D. (2017). How do the two visual streams interact with each other ? *Exp Brain Res*, 235(5), 1297–1308.
- Milner, B. (1971). Interhemispheric differences in the localization of psychological processes in man. *British medical bulletin*, 27(3), 272–277.
- Mishkin, M. & Forgays, D. G. (1952). Word recognition as a function of retinal locus. *Journal of Experimental Psychology*, 43(1), 43–48.
- Miyoshi, T., Hiwatashi, S., Kishimoto, S., & Tamada, A. (1981). Dissociation of the eyes in saccadic movement. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 374(1), 731–743.
- Morel, A. & Bullier, J. (1990). Anatomical segregation of two cortical visual pathways in the macaque monkey. *Visual Neuroscience*, 4(6), 555–578.
- Moschovakis, A. K. & Highstein, S. M. (1994). The anatomy and physiology of primate neurons that control rapid eye movements. *Ann Rev Neurosci*, 17(1), 465–488.
- Mulckhuyse, M. & Theeuwes, J. (2010). Unconscious cueing effects in saccadic eye movements – facilitation and inhibition in temporal and nasal hemifield. *Vision Research*, 50(6), 606–613.

- Munoz, D. P., Pelisson, D., & Guitton, D. (1991). Movement of neural activity on the superior colliculus motor map during gaze shifts. *Science*, 251(4999), 1358–1360.
- Musel, B., Bordier, C., Dojat, M., Pichat, C., Chokron, S., Le Bas, J.-F., & Peyrin, C. (2013). Retinotopic and lateralized processing of spatial frequencies in human visual cortex during scene categorization. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25(8), 1315–1331.
- Nebes, R. (2005). Perception of spatial relationships by the right and left hemispheres of a commissurotomized man. *Neuropsychologia*, 7(3), 285–289.
- Nicholls, M. E. & Roberts, G. R. (2002). Can free-viewing perceptual asymmetries be explained by scanning, pre-motor or attentional biases? *Cortex*, 38(2), 113–136.
- Nicholls, M. E. R., Hadgraft, N. T., Chapman, H. L., Loftus, A. M., Robertson, J., & Bradshaw, J. L. (2010). A hit-and-miss investigation of asymmetries in wheelchair navigation. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 72(6), 1576–1590.
- Nicholls, M. E. R., Loftus, A., Mayer, K., & Mattingley, J. B. (2007). Things that go bump in the right : The effect of unimanual activity on rightward collisions. *Neuropsychologia*, 45(5), 1122–1126.
- Nicholls, M. E. R., Loftus, A. M., Orr, C. A., & Barre, N. (2008). Rightward collisions and their association with pseudoneglect. *Brain and Cognition*, 68(2), 166–170.
- Nicholls, M. E. R., Mattingley, J. B., Berberovic, N., Smith, A., & Bradshaw, J. L. (2004). An investigation of the relationship between free-viewing perceptual asymmetries for vertical and horizontal stimuli. *Cognitive Brain Research*, 19(3), 289–301.
- Nicholls, M. E. R., Wood, A. G., & Hayes, L. (2001). Cerebral asymmetries in the level of attention required for word recognition. *Laterality : Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 6(2), 97–110.
- Nitta, M., Shimizu, K., & Niida, T. (2007). The influence of ocular dominance on monovision—the influence of strength of ocular dominance on visual functions. *Nippon Ganka Gakkai Zasshi*, 111(6), 441–446.
- Ochando, A. & Zago, L. (2018). What are the contributions of handedness, sighting dominance, hand used to bisect and visuospatial line processing to the behavioral line bisection bias? *Frontiers in Psychology*, 9(1688), 1–8.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness : The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97–113.
- Ooi, T. L. & He, Z. J. (2001). Sensory eye dominance. *Optometry*, 72(3), 168–178.
- Osterberg, G. (1935). Topography of the layer of the rods and cones in the human retina. *Acta Ophthalmol*, 13(6), 1–102.

- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., & Eggermont, J. J. (1984). Metrics of saccade responses to visual double stimuli : two different modes. *Vision research*, 24(10), 1169–1179.
- Papas, E., Young, G., & Hearn, K. (1990). Monovision vs. soft diffractive bifocal contact lenses : A crossover study. *International Contact Lens Clinic*, 17(7), 181–187.
- Paré, M. & Dorris, M. C. (2011). The role of posterior parietal cortex in the regulation of saccadic eye movements. In S. P. Livsedge, I. D. Gilchrist, & S. Everling (Eds.), *The Oxford Handbook of Eye Movements* (pp. 257–278). New York : Oxford University Press.
- Paré, M. & Munoz, D. P. (2001). Expression of a re-centering bias in saccade regulation by superior colliculus neurons. *Exp Brain Res*, 137(3-4), 354–368.
- Parson, G. (1925). Eye-testing apparatus. In *U.S. Patent No. 1 551 114*. Washington DC : Patent and Trademark Office.
- Pelisson, D. & Prablanc, C. (1988). Kinematics of centrifugal and centripetal saccadic eye movements in man. *Vision Research*, 28(1), 87–94.
- Perelle, I. B. & Ehrman, L. (1994). An international study of human handedness : The data. *Behavior Genetics*, 24(3), 217–227.
- Pernet, C. R., McAleer, P., Latinus, M., Gorgolewski, K. J., Charest, I., Bestelmeyer, P. E. G., Watson, R. H., Fleming, D., Crabbe, F., Valdes-Sosa, M., & Belin, P. (2015). The human voice areas : Spatial organization and inter-individual variability in temporal and extra-temporal cortices. *NeuroImage*, 119, 164–174.
- Peters, M. & Durning, B. M. (1979). Footedness of left-and right-handers. *The American Journal of Psychology*, (pp. 133–142).
- Petit, L., Orssaud, C., Tzourio, N., Salamon, G., Mazoyer, B., & Berthoz, A. (1993). PET study of voluntary saccadic eye movements in humans : basal ganglia-thalamocortical system and cingulate cortex involvement. *J Neurophysiol*, 69(4), 1009–1017.
- Petit, L., Tzourio, N., Orssaud, C., Pietrzyk, U., Berthoz, A., & Mazoyer, B. (1995). Functional neuroanatomy of the human visual fixation system. *Eur J Neurosci*, 7(1), 169–174.
- Petit, L., Zago, L., Mellet, E., Jobard, G., Crivello, F., Joliot, M., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2015). Strong rightward lateralization of the dorsal attentional network in left-handers with right sighting-eye : An evolutionary advantage : Spatial Attention, Handedness, and Eyedness. *Human Brain Mapping*, 36(3), 1151–1164.
- Petit, L., Zago, L., Vigneau, M., Andersson, F., Crivello, F., Mazoyer, B., Mellet, E., & Tzourio-Mazoyer, N. (2009). Functional Asymmetries Revealed in Visually Guided Saccades : An fMRI Study. *J. Neurophysiol.*, 102(5), 2994–3003.

- Peyrin, C., Chauvin, A., Chokron, S., & Marendaz, C. (2003). Hemispheric specialization for spatial frequency processing in the analysis of natural scenes. *Brain and Cognition*, 53(2), 278–282.
- Pierrot-Deseilligny, C., Rivaud, S., Gaymard, B., & Agid, Y. (1991a). Cortical control of memory-guided saccades in man. *Exp Brain Res*, 83(3), 607–617.
- Pierrot-Deseilligny, C., Rivaud, S., Gaymard, B., & Agid, Y. (1991b). Cortical control of reflexive visually-guided saccades. *Brain*, 114(3), 1473–1485.
- Pierrot-Deseilligny, C., Rivaud, S., Gaymard, B., Müri, R., & Vermersch, A.-I. (1995). Cortical control of saccades. *Annals of neurology*, 37(5), 557–567.
- Pierrot-Deseilligny, C., Rivaud, S., Penet, C., & Rigolet, M.-H. (1987). Latencies of visually guided saccades in unilateral hemispheric cerebral lesions. *Annn Neurol*, 21(2), 138–148.
- Pirozzolo, F. J. & Rayner, K. (1980). Handedness, hemispheric specialization and saccadic eye movement latencies. *Neuropsychologia*, 18(2), 225–229.
- Pisella, L. (2017). Visual perception is dependent on visuospatial working memory and thus on the posterior parietal cortex. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 60(3), 141–147.
- Pisella, L., Biotti, D., & Vighetto, A. (2015). Combination of attentional and spatial working memory deficits in Balint–Holmes syndrome. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1339(1), 165–175.
- Pélisson, D., Alahyane, N., Panouillères, M., & Tilikete, C. (2010). Sensorimotor adaptation of saccadic eye movements. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(8), 1103–1120.
- Poffenberger, A. (1912). Reaction time to retinal stimulation with special reference to the time lost in conduction through nerve centers. *Arch. Psychol.*, 23, 1–73.
- Pointer, J. S. (2001). Sighting dominance, handedness, and visual acuity preference : three mutually exclusive modalities ? *Ophthalmic and Physiological Optics*, 21(2), 117–126.
- Pointer, J. S. (2007). The absence of lateral congruency between sighting dominance and the eye with better visual acuity. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 27(1), 106–110.
- Pointer, J. S. (2012). Sighting versus sensory ocular dominance. *Journal of Optometry*, 5(2), 52–55.
- Porac, C. & Coren, S. (1975). Is eye dominance a part of generalized laterality ? *Perceptual and Motor Skills*, 40(3), 763–769.
- Porta, G. D. (1593). *De Refractione. Optices Parte. Libri Novem*. Napoli : Ex officina Horatii Salviani, Apud Jo Jacobum Carlinum & Antonium Pacem.
- Porter, J. D., Baker, R. S., Ragusa, R. J., & Brueckner, J. K. (1995). Extraocular muscles : basic and clinical aspects of structure and function. *Surv Ophthalmol*, 39(6), 451–484.

- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32(1), 3–25.
- Posner, M. I. & Cohen, Y. (1980). Attention and the control of movements. In G. E. Stelmach & J. Requin (Eds.), *Advances in Psychology : Tutorials in Motor Control* (pp. 243–258). Amsterdam : North-Holland Publishing.
- Posner, M. I. & Cohen, Y. (1984). Components of visual orienting. In D. Bouwhuis & H. Bouma (Eds.), *Attention and Performance, vol. X* (pp. 531–556). Lawrence Erlbaum : Hillsdale.
- Previc, F. H. (1990). Functional specialization in the lower and upper visual fields in humans : Its ecological origins and neurophysiological implications. *Behavioral and Brain Sciences*, 13(3), 519–542.
- Przybylszewski, A. W., Kagan, I., & Snodderly, D. M. (2014). Primate area V1 : largest response gain for receptive fields in the straight-ahead direction. *Neuroreport*, 25(14), 1109–1115.
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., LaMantia, A.-S., McNamara, J. O., & Williams, S. M. (2005). *Neurosciences, 3e édition*. Paris : De Boeck Université.
- Purves, D. & White, L. E. (1994). Monocular preferences in binocular viewing. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 91(18), 8339–8342.
- Quaia, C., Lefèvre, P., & Optican, L. M. (1999). Model of the control of saccades by superior colliculus and cerebellum. *Journal of Neurophysiology*, 82(2), 999–1018.
- Rafal, R., Henik, A., & Smith, J. (1991). Extrageniculate contributions to reflex visual orienting in normal humans : A temporal hemifield advantage. *J. Cogn. Neurosci.*, 3(4), 322–328.
- Rafal, R. D., Calabresi, P. A., Brennan, C. W., & Sciolto, T. K. (1989). Saccade preparation inhibits reorienting to recently attended locations. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 15(4), 673–685.
- Reiss, M. & Reiss, G. (1997). Ocular Dominance : Some Family Data. *Laterality : Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 2(1), 7–16.
- Rice, M. L., Leske, D. A., Smestad, C. E., & Holmes, J. M. (2008). Results of ocular dominance testing depend on assessment method. *Journal of American Association for Pediatric Ophthalmology and Strabismus*, 12(4), 365–369.
- Rieger, J. W., Schoenfeld, M. A., Heinze, H.-J., & Bodis-Wollner, I. (2008). Different spatial organizations of saccade related BOLD-activation in parietal and striate cortex. *Brain Research*, 1233, 89–97.
- Rivaud, S., Müri, R., Gaymard, B., Vermersch, A., & Pierrot-Deseilligny, C. (1994). Eye movement disorders after frontal eye field lesions in humans. *Exp Brain Res*, 102(1), 110–120.
- Rizzolatti, G. & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*, 31(6), 889–901.

- Rizzolatti, G., Riggio, L., Dascola, I., & Umiltá, C. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians : evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia*, 25(1), 31–40.
- Robinson, D. A. (1964). The mechanics of human saccadic eye movement. *The Journal of Physiology*, 174(2), 245–264.
- Robinson, D. A. (1981). Control of eye movements. In V. B. Brooks (Ed.), *Handbook of Physiology - The nervous system*, volume II part 2 (pp. 1275–1320). Baltimore : Williams and Wilkins.
- Robinson, D. A. (1989). Integrating with neurons. *Annual Review of Neuroscience*, 12(1), 33–45.
- Robinson, F. R. & Fuchs, A. F. (2001). The role of the cerebellum in voluntary eye movements. *Annual Review of Neuroscience*, 24(1), 981–1004.
- Rombouts, S. A. R. B., Barkhof, F., Sprenger, M., Valk, J., & Scheltens, P. (1996). The functional basis of ocular dominance : functional MRI (fMRI) findings. *Neuroscience Letters*, 221(1), 1–4.
- Ross, J., Morrone, M. C., Goldberg, M. E., & Burr, D. C. (2001). Changes in visual perception at the time of saccades. *Trends in Neurosciences*, 24(2), 113–121.
- Rossetti, Y., Pisella, L., & McIntosh, R. D. (2017). Rise and fall of the two visual systems theory. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 60(3), 130–140.
- Rossit, S., McAdam, T., Mclean, D. A., Goodale, M. A., & Culham, J. C. (2013). fmri reveals a lower visual field preference for hand actions in human superior parieto-occipital cortex (spoc) and precuneus. *Cortex*, 49(9), 2525–2541.
- Roth, H. L., Lora, A. N., & Heilman, K. M. (2002). Effects of monocular viewing and eye dominance on spatial attention. *Brain*, 125(9), 2023–2035.
- Rovamo, J. & Virsu, V. (1979). An estimation and application of the human cortical magnification factor. *Exp Brain Res*, 37(3), 495–510.
- Rugg, G. & Mullane, M. (2001). Inferring handedness from lithic evidence. *Laterality : Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 6(3), 247–259.
- Sainburg, R. L. (2014). Convergent models of handedness and brain lateralization. *Frontiers in Psychology*, 5, 1–14.
- Sasaki, Y., Hadjikhani, N., Fischl, B., Liu, A. K., Marret, S., Dale, A. M., & Tootell, R. B. H. (2001). Local and global attention are mapped retinotopically in human occipital cortex. *Proc Natl Acad Sci US A*, 98(4), 2077–2082.
- Saslow, M. (1967). Effects of components of displacement-step stimuli upon latency for saccadic eye movement. *J. Opt. Soc. Am.*, 57(8), 1024–1029.

- Schein, S. J. & de Monasterio, F. M. (1987). Mapping of retinal and geniculate neurons onto striate cortex of macaque. *Journal of Neuroscience*, 7(4), 996–1009.
- Segraves, M. A. & Goldberg, M. E. (1987). Functional properties of corticotectal neurons in the monkey's frontal eye field. *J. Neurophysiol.*, 58(6), 1387–1419.
- Seijas, O., Gómez de Liaño, P., Gómez de Liaño, R., Roberts, C. J., Piedrahita, E., & Diaz, E. (2007). Ocular dominance diagnosis and its influence in monovision. *Am J Ophthalmol*, 144(2), 209–216.
- Semmes, J. (1968). Hemispheric specialization : A possible clue to mechanism. *Neuropsychologia*, 6(1), 11–26.
- Sergent, J. (1982). The cerebral balance of power : Confrontation or cooperation ? *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 8(2), 253–272.
- Sergent, J. (1983). Role of the input in visual hemispheric asymmetries. *Psychological Bulletin*, 93(3), 481–512.
- Serrien, D. J., Ivry, R. B., & Swinnen, S. P. (2006). Dynamics of hemispheric specialization and integration in the context of motor control. *Nat Rev Neurosci*, 7(2), 160–166.
- Seyal, M., Sato, S., White, B. G., & Porter, R. J. (1981). Visual evoked potentials and eye dominance. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 52(5), 424–428.
- Shapley, R. & Perry, V. H. (1986). Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles. *Trends in Neurosciences*, 9, 229–235.
- Sheehan, E. P. & Smith, H. V. (1986). Cerebral lateralization and handedness and their effects on verbal and spatial reasoning. *Neuropsychologia*, 24(4), 531–540.
- Shelton, P., Bowers, D., & Heilman, K. M. (1990). Peripersonal and vertical neglect. *Brain*, 113, 191–205.
- Shima, H., Hasegawa, M., Tachibana, O., Nomura, M., Yamashita, J., Ozaki, Y., Kawai, J., Higuchi, M., & Kado, H. (2010). Ocular dominance affects magnitude of dipole moment : an MEG study. *NeuroReport*, 21(12), 817–821.
- Shneur, E. & Hochstein, S. (2005). Effects of eye dominance in visual perception. *International Congress Series*, 1282, 719–723.
- Shneur, E. & Hochstein, S. (2006). Eye dominance effects in feature search. *Vision Research*, 46(25), 4258–4269.
- Shneur, E. & Hochstein, S. (2008). Eye dominance effects in conjunction search. *Vision Research*, 48(15), 1592–1602.
- Sommer, M. A. & Wurtz, R. H. (2000). Composition and topographic organization of signals sent from the frontal eye field to the superior colliculus. *J. Neurophysiol.*, 83(4), 1979–2001.

- Sparks, D. L. (2002). The brainstem control of saccadic eye movements. *Nat Rev Neurosci*, 3(12), 952–964.
- Sperry, R. W. (1981). Some effects of disconnecting the cerebral hemispheres. nobel lecture. In *Les Prix Nobel*. Stockholm, Sweden : Almqvist and Wiksell.
- Steinberg, R. H., Reid, M., & Lacy, P. L. (1973). The distribution of rods and cones in the retina of the cat (*felis domesticus*). *J Comp Neurol*, 148(2), 229–248.
- Sterling, P. (1973). Quantitative mapping with the electron microscope : retinal terminals in the superior colliculus. *Brain Research*, 54, 347–354.
- Strappini, F., Pitzalis, S., Snyder, A. Z., McAvoy, M. P., Sereno, M. I., Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2015). Eye position modulates retinotopic responses in early visual areas : a bias for the straight-ahead direction. *Brain Structure and Function*, 220(5), 2587–2601.
- Stryker, M. P. & Schiller, P. H. (1975). Eye and head movements evoked by electrical stimulation of monkey superior colliculus. *Exp Brain Res*, 23(1), 103–112.
- Stucchi, N. & Viviani, P. (1993). Cerebral dominance and asynchrony between bimanual two-dimensional movements. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 19(6), 1200–1220.
- Sylvester, R., Josephs, O., Driver, J., & Rees, G. (2007). Visual fMRI responses in human superior colliculus show a temporal–nasal asymmetry that is absent in lateral geniculate and visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 97(2), 1495–1502.
- Szczepanski, S. M. & Kastner, S. (2013). Shifting Attentional Priorities : Control of Spatial Attention through Hemispheric Competition. *J. Neurosci.*, 33(12), 5411–5421.
- Tachibana, R., Namba, Y., & Noguchi, Y. (2014). Two speed factors of visual recognition independently correlated with fluid intelligence. *PloS one*, 9(5), e97429.
- Tagu, J., Doré-Mazars, K., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2016). How eye dominance strength modulates the influence of a distractor on saccade accuracy. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 57(2), 534–543.
- Tagu, J., Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2018a). Quantifying eye dominance strength – New insights into the neurophysiological bases of saccadic asymmetries. *Neuropsychologia*, 117, 530–540.
- Tagu, J., Doré-Mazars, K., Vergne, J., Lemoine-Lardennois, C., & Vergilino-Perez, D. (2018b). Recentering bias for temporal saccades only : Evidence from binocular recordings of eye movements. *J Vis*, 18(1), 1–16.
- Tatler, B. W. (2007). The central fixation bias in scene viewing : Selecting an optimal viewing position independently of motor biases and image feature distributions. *J Vis*, 7(14), 1–17.

- Thiebaut de Schotten, M., Dell'Acqua, F., Forkel, S. J., Simmons, A., Vergani, F., Murphy, D. G. M., & Catani, M. (2011). A lateralized brain network for visuospatial attention. *Nature Neuroscience*, 14(10), 1245–1246.
- Thomas, N. A. & Nicholls, M. E. R. (2018). Asymmetries in distractibility : Left distractors improve reaction time performance. *Scientific Reports*, 8(5157), 1–9.
- Tigges, J. & Tigges, M. (1981). Distribution of retinofugal and corticofugal axon terminals in the superior colliculus of squirrel monkey. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 20(2), 149–158.
- Toba, M.-N., Cavanagh, P., & Bartolomeo, P. (2011). Attention biases the perceived midpoint of horizontal lines. *Neuropsychologia*, 49(2), 238–246.
- Toosy, A., Werring, D., Plant, G., Bullmore, E., Miller, D., & Thompson, A. (2001). Asymmetrical activation of human visual cortex demonstrated by functional MRI with monocular stimulation. *NeuroImage*, 14(3), 632–641.
- Tran, U. S., Stieger, S., & Voracek, M. (2014). Evidence for general right-, mixed-, and left-sidedness in self-reported handedness, footedness, eyedness, and earedness, and a primacy of footedness in a large-sample latent variable analysis. *Neuropsychologia*, 62, 220–232.
- Tran, U. S. & Voracek, M. (2015). Evidence of sex-linked familial transmission of lateral preferences for hand, foot, eye, ear, and overall sidedness in a latent variable analysis. *Behavior Genetics*, 45(5), 537–546.
- Täumer, R., Lemb, M., & Namislo, M. (1976). Characteristics of human saccadic eye movements in different directions. *Albrecht v. Graefes Arch. Klin. Exp. Ophthalm.*, 200(2), 163–174.
- Tychsen, L. & Burkhalter, A. (1997). Nasotemporal asymmetries in V1 : Ocular dominance columns of infant, adult, and strabismic macaque monkeys. *J. Comp. Neurol.*, 388(1), 32–46.
- Ungerleider, L. G. & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In *Analysis of Visual Behavior*. Cambridge : MIT Press.
- Updegraff, R. (1932). Ocular dominance in young children. *J Exp Psychol*, 15(6), 758–766.
- Vallar, G. (1993). The anatomical basis of spatial hemineglect in humans. In J. Marshall & I. Robertson (Eds.), *Unilateral Neglect : Clinical and Experimental Studies* (pp. 27–60). London, UK : Taylor & Francis.
- Vallar, G. (1998). Spatial hemineglect in humans. *Trends in Cognitive Sciences*, 2(3), 87–97.
- van der Knaap, L. J. & van der Ham, I. J. M. (2011). How does the corpus callosum mediate interhemispheric transfer ? a review. *Behavioural Brain Research*, 223(1), 211–221.
- Van der Stigchel, S., Heeman, J., & Nijboer, T. C. W. (2012). Averaging is not everything : The saccade global effect weakens with increasing stimulus size. *Vision Research*, 62, 108–115.

- Van der Stigchel, S. & Nijboer, T. (2013). How global is the global effect ? The spatial characteristics of saccade averaging. *Vision Research*, 84, 6–15.
- Van der Stigchel, S. & Nijboer, T. C. (2011). The global effect : What determines where the eyes land ? *Journal of Eye Movement Research*, 4(2), 1–13.
- Van der Stoep, N., Visser-Meily, J. M. A., Kappelle, L. J., de Kort, P. L. M., Huisman, K. D., Eijsackers, A. L. H., Kouwenhoven, M., Van der Stigchel, S., & Nijboer, T. C. W. (2013). Exploring near and far regions of space : distance-specific visuospatial neglect after stroke. *J Clin Exp Neuropsychol*, 35(8), 799–811.
- Van Essen, D. C., Newsome, W. T., & Maunsell, J. H. R. (1984). The visual field representation in striate cortex of the macaque monkey : asymmetries, anisotropies, and individual variability. *Vision Research*, 24(5), 429–448.
- Van Essen, D. C., Newsome, W. T., Maunsell, J. H. R., & Bixby, J. L. (1986). The projections from striate cortex (v1) to areas v2 and v3 in the macaque monkey : asymmetries, areal boundaries, and patchy connections. *Journal of Comparative Neurology*, 244(4), 451–480.
- Van Gisbergen, J. A., Robinson, D. A., & Gielen, S. (1981). A quantitative analysis of generation of saccadic eye movements by burst neurons. *J. Neurophysiol.*, 45(3), 417–442.
- Van Kleeck, M. H. (1989). Hemispheric differences in global versus local processing of hierarchical visual stimuli by normal subjects : New data and a meta-analysis of previous studies. *Neuropsychologia*, 27(9), 1165–1178.
- Verbrugge, A. R. (1976). L'orant n'est pas un thème religieux. In J. Guilaïne & H. de Lumley (Eds.), *Actes du IXe Congrès de l'UISPP : Chronologie et Synchronisme dans la Préhistoire Circum-Méditerranéenne* (pp. 382). Nice : CNRS éditions.
- Vergilino-Perez, D., Fayel, A., Lemoine, C., Senot, P., Vergne, J., & Doré-Mazars, K. (2012a). Are there any left-right asymmetries in saccade parameters ? Examination of latency, gain, and peak velocity. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 53(7), 3340–3348.
- Vergilino-Perez, D., Lemoine, C., Siéoff, E., Ergis, A.-M., Bouhired, R., Rigault, E., & Doré-Mazars, K. (2012b). The role of saccade preparation in lateralized word recognition : Evidence for the attentional bias theory. *Neuropsychologia*, 50(12), 2796–2804.
- Verstynen, T., Diedrichsen, J., Albert, N., Aparicio, P., & Ivry, R. B. (2005). Ipsilateral motor cortex activity during unimanual hand movements relates to task complexity. *J Neurophysiol*, 93(3), 1209–1222.
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity : Implications for eye movements in reading. *Journal of Eye Movement Research*, 2(3), 1–18.
- Vitu, F., Lancelin, D., Jean, A., & Farioli, F. (2006). Influence of foveal distractors on saccadic eye movements : A dead zone for the global effect. *Vision Research*, 46(28), 4684–4708.

- Walker, R., Deubel, H., Schneider, W. X., & Findlay, J. M. (1997). Effect of remote distractors on saccade programming : Evidence for an extended fixation zone. *J. Neurophysiol.*, 78(2), 1108–1119.
- Walker, R., Kentridge, R. W., & Findlay, J. M. (1995). Independent contributions of the orienting of attention, fixation offset and bilateral stimulation on human saccadic latencies. *Exp Brain Res*, 103(2), 294–310.
- Walker, R., Mannan, S., Maurer, D., Pambakian, A. L. M., & Kennard, C. (2000). The oculomotor distractor effect in normal and hemianopic vision. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.*, 267(1442), 431–438.
- Weiss, P. H., Marshall, J. C., Wunderlich, G., Tellmann, L., Halligan, P. W., Freund, H.-J., Zilles, K., & Fink, G. R. (2000). Neural consequences of acting in near versus far space : a physiological basis for clinical dissociations. *Brain*, 123(12), 2531–2541.
- Weissman, D. H. & Banich, M. T. (2000). The cerebral hemispheres cooperate to perform complex but not simple tasks. *Neuropsychology*, 14(1), 41–59.
- Wernicke, C. (1900). *Grundriss der Psychiatrie*. Thieme, Leipzig.
- White, B. J., Kan, J. Y., Levy, R., Itti, L., & Munoz, D. P. (2017). Superior colliculus encodes visual saliency before the primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(35), 9451–9456.
- White, B. J. & Munoz, D. P. (2011). The superior colliculus. In S. P. Liversedge, I. D. Gilchrist, & S. Everling (Eds.), *The Oxford Handbook of Eye Movements* (pp. 195–213). New York : Oxford University Press.
- White, C. T., Eason, R. G., & Bartlett, N. R. (1962). Latency and duration of eye movements in the horizontal plane. *J. Opt. Soc. Am.*, 52(2), 210–213.
- Williams, C., Azzopardi, P., & Cowey, A. (1995). Nasal and temporal retinal ganglion cells projecting to the midbrain : Implications for “blindsight”. *Neuroscience*, 65(2), 577–586.
- Wright, K. W., Guemes, A., Kapadia, M. S., & Wilson, S. E. (1999). Binocular function and patient satisfaction after monovision induced by myopic photorefractive keratectomy. *J Cataract Refract Surg*, 25(2), 177–182.
- Wurtz, R. H. (2009). Superior colliculus. In L. R. Squire (Ed.), *Encyclopedia of Neuroscience* (pp. 627–634). Oxford : Academia Press.
- Yang, E., Blake, R., & McDonald, J. E. (2010). A new interocular suppression technique for measuring sensory eye dominance. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 51(1), 588–593.
- Yoshizaki, K., Weissman, D. H., & Banich, M. T. (2007). A hemispheric division of labor aids mental rotation. *Neuropsychology*, 21(3), 326–336.

- Zago, L., Petit, L., Jobard, G., Hay, J., Mazoyer, B., Tzourio-Mazoyer, N., Karnath, H.-O., & Mellet, E. (2017). Pseudoneglect in line bisection judgement is associated with a modulation of right hemispheric spatial attention dominance in right-handers. *Neuropsychologia*, 94, 75–83.
- Zago, L., Petit, L., Mellet, E., Jobard, G., Crivello, F., Joliot, M., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2016). The association between hemispheric specialization for language production and for spatial attention depends on left-hand preference strength. *Neuropsychologia*, 93, Part B, 394–406.
- Zhang, F. (2016). Potential concerns and contraindications for iol monovision. *Clinics in Surgery*, 1(1084), 1–6.
- Zhang, F., Sugar, A., Jacobsen, G., & Collins, M. (2011). Visual function and patient satisfaction : Comparison between bilateral diffractive multifocal intraocular lenses and monovision pseudophakia. *J Cataract Refract Surg*, 37(3), 446–453.
- Zhou, Y., Yu, G., Yu, X., Wu, S., & Zhang, M. (2017). Asymmetric representations of upper and lower visual fields in egocentric and allocentric references. *Journal of Vision*, 17(1), 1–11.