



# Comportamento e neurofisiologia da visão ativa em humanos e primatas não humanos.

*Behavior and neurophysiology of active vision in humans and nonhumans primates.*

Luan Zimmermann Bortoluzzi<sup>1\*</sup>; Gabriela Mueller de Melo<sup>1</sup>; Richard Barana Block Moura<sup>1</sup>; Isabella de Oliveira Pitorri<sup>1</sup>; Gustavo Rohenkohl<sup>1\*</sup>.

<sup>1</sup> Laboratório de Visão Ativa, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

## Correspondência

Rua do Matão, 321, CEP 05508-900, São Paulo-SP, Universidade de São Paulo.

+55 11 3091-7504. luanbortoluzzi@alumni.usp.br

+55 11 2648-8431. grohenkohl@usp.br

## Como Citar Esse Documento

Bortoluzzi, L.Z., de Melo, G.M., Moura, R.B.B., Pitorri, I. de O. & Rohenkohl, G. (2024) Comportamento e neurofisiologia da visão ativa em humanos e primatas não humanos. *Revista Neurociências e Comportamento*. v.2, 1-32 DOI: 10.5281/zenodo.10815628

## Apoio Financeiro

Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). Processos nº 2017/10429-5, 2018/16635-9, 2019/02047-0, 2019/15213-6, e 2019/14145-7, e 2020/09284-5.

## Contribuição dos autores

Concepção do estudo: LZB; GR.

Escrita da primeira versão: LZB; GMM; RBBM; IOP; GR.

Revisão da versão final: LZB; GMM; RBBM; GR

## Declaração de conflitos

Os autores declaram não haver conflitos de interesse.

## RESUMO

A relação entre a percepção visual e o movimento dos olhos talvez seja o exemplo mais evidente de interação entre diferentes sistemas (perceptual e motor) em nosso cérebro. Nós movemos nossos olhos cerca de três vezes por segundo, constantemente trazendo objetos de interesse para o centro do campo visual, onde eles são analisados mais eficientemente. Esse tipo de movimento ocular brusco é conhecido por sacada. Há quase três décadas, estudos têm demonstrado que as sacadas são intrinsecamente ligadas ao processo de seleção atencional. Aqui, discutiremos evidências comportamentais e neurofisiológicas das correspondências entre atenção e sacadas, e apontaremos questões que ainda precisam ser respondidas para que possamos elucidar melhor os mecanismos dessas interações e seus impactos na percepção visual.

**Palavras-Chave:** Visão ativa; Sacadas; Atenção; Percepção visual; Neurociência de sistemas.

## ABSTRACT

The relationship between visual perception and eye movements is perhaps the clearest example of interaction between different systems (perceptual and motor) in our brain. We move our eyes about three times per second, constantly bringing objects of interest to the center of the visual field, where they can be processed more efficiently. This type of jerk eye movement is known as saccade. For nearly three decades, studies have shown that saccades are intrinsically linked to attentional selection. Here, we discuss behavioral and neurophysiological evidence of the relationship between saccades and attention, and discuss unknowns that still need to be answered to understand how this interaction modulates visual perception.

**Keywords:** Active vision; saccades; Attention; Visual perception; Systems neuroscience.

Nosso sistema visual é constantemente inundado com uma quantidade enorme de informação. Longe de ser uma representação perfeita do mundo, o que percebemos é uma versão da realidade construída pelo nosso cérebro. Desde o primeiro estágio do processamento - na retina -, estímulos presentes em algumas partes de uma cena visual são processados mais eficientemente que outros. Um exemplo claro dessa assimetria pode ser observado na densidade de células cone, principais responsáveis pela nossa percepção visual em condições de alta luminosidade, como durante o dia. A densidade das células cone na retina é 200 vezes maior no centro do nosso campo visual - região chamada de fóvea - do que na periferia (Purves et al., 2004). Esse padrão também é observado no córtex visual primário (V1), onde o número de neurônios decai drasticamente das regiões que processam informações do centro do campo visual para outras regiões que processam informações da periferia do campo visual (Harvey & Dumoulin, 2011). Consequentemente, nossa percepção visual é muito mais eficiente no centro do campo visual (DiCarlo et al., 2012). Em virtude disso, nossos olhos estão em constante movimento, continuamente trazendo objetos de interesse em uma cena para o centro do campo visual (Ibbotson & Krekelberg, 2011). Por exemplo, quando estamos dirigindo um carro em uma estrada, com os olhos fixos no horizonte, e subitamente percebemos algo “no canto do olho” - como um animal pulando na pista - imediatamente olhamos para o local em que o animal se encontra. Essa reação a um estímulo inesperado em nosso campo visual periférico ocorre muito rapidamente, em menos de um décimo de segundo (Hall & Colby, 2016). Esse exemplo do cotidiano explicita um fator central no nosso comportamento visual: a relação íntima e orquestrada entre a percepção visual, atenção e ação oculomotora (Deubel, 2014).

Existem diversos tipos de movimentos oculares (para uma revisão, ver Martinez-Conde et al., 2004; Kowler, 2011). Dois deles, conhecidos como movimentos que trazem/mantêm a informação visual no centro do campo de visão, têm como objetivo principal facilitar a análise visual de objetos relevantes em uma cena (Bruce & Friedman, 2002). Um tipo são os movimentos oculares de perseguição lenta (do inglês,

*smooth pursuit*), são movimentos que fazemos para manter um objeto de interesse no centro do campo visual. O outro tipo, chamado de sacada, é caracterizado por movimentos rápidos e balísticos dos olhos (Missal & Keller, 2002), em que abruptamente mudamos o ponto de fixação dos olhos de um local para o outro. Esse tipo de movimento é corriqueiro em nosso comportamento visual, não só como resposta às alterações inesperadas no campo visual (como no exemplo da estrada descrito acima), mas também predominante em qualquer situação de busca visual, como procurar por um amigo em um lugar lotado, ou pelas chaves na sala de casa (Eckstein, 2011). Mesmo sem percebermos, durante uma busca visual, nós executamos cerca de três a quatro sacadas por segundo (Otero-Millan et al., 2008; Chen et al., 2021).

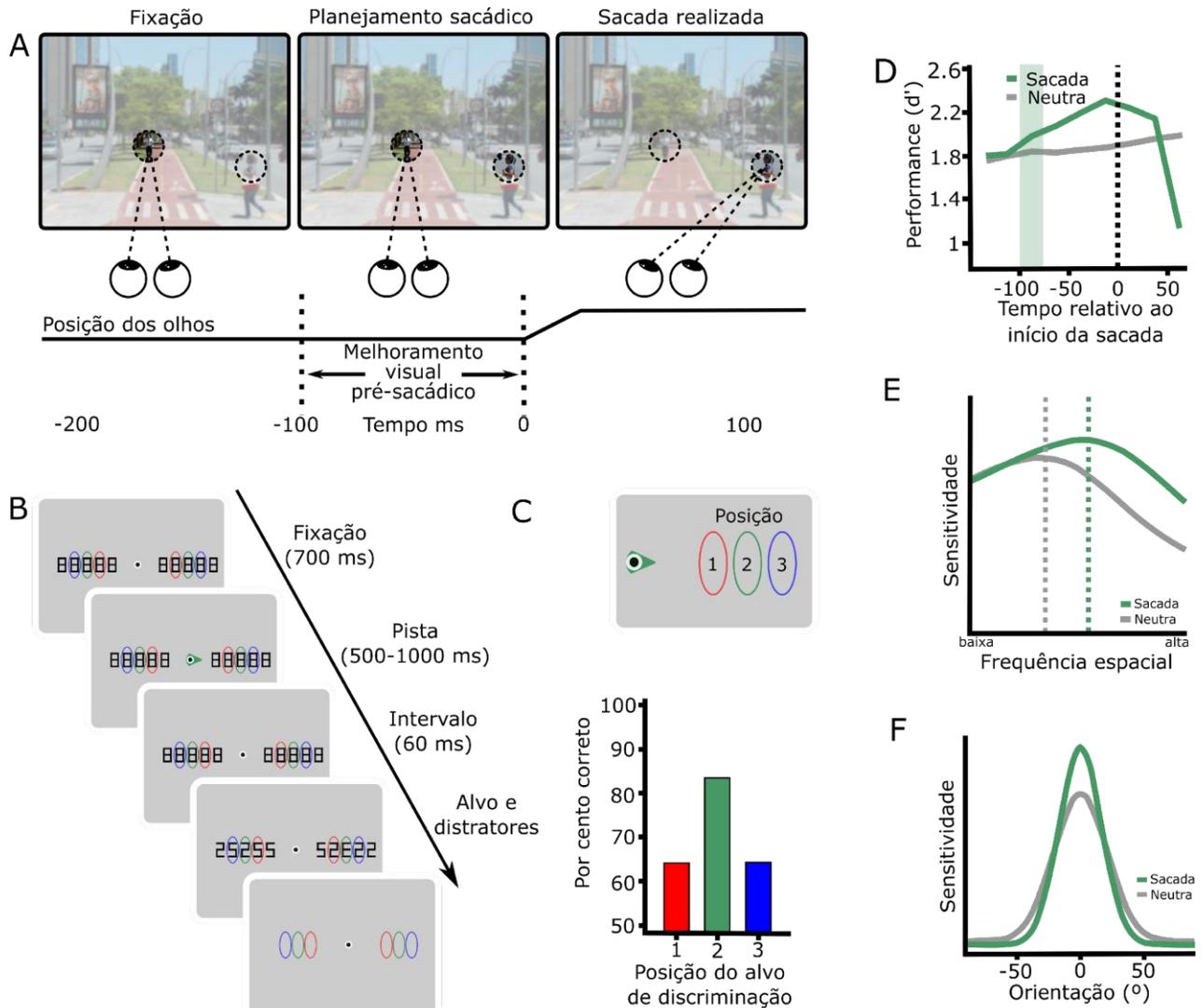
Como as sacadas são o principal meio pelo qual exploramos o mundo visual, e também devido à sua prevalência em nosso dia a dia, pesquisadores especulam há muito tempo qual é a relação das sacadas com a atenção visual (Jonikaitis & Moore, 2019). Nesta revisão - a qual se baseia em estudos realizados em humanos e primatas não humanos - iremos explorar a relação do que percebemos e para onde olhamos, descrevendo os efeitos comportamentais e mecanismos neurais dessa relação.

## **MELHORAMENTO VISUAL PRÉ-SACÁDICO**

A hipótese de que a atenção e o sistema oculomotor - responsável pela programação e execução de sacadas - são intrinsecamente ligados surgiu com força na década de 1980 (Rizzolatti et al., 1983; Shepherd et al., 1986; Rizzolatti et al., 1987). Porém, foi apenas na segunda metade da década de 1990 que estudos comportamentais demonstraram convincentemente que a preparação de sacadas é acompanhada de uma melhoria na percepção no futuro local de fixação dos olhos. Esse fenômeno foi nomeado melhoramento visual pré-sacádico (Schneider & Deubel, 1995; Deubel & Schneider, 1996; Figura 1A).

**Figura 1**

*Melhoramento visual pré-sacádico.*



*Nota:* A) Durante a programação da próxima sacada, o futuro local de fixação dos olhos passa a ser melhor processado em relação ao restante da cena (painel central). B) Tarefa experimental utilizada para estudar o fenômeno pré-sacádico. C) Percentagem de acerto com sacadas realizadas para uma das três posições em relação à posição do alvo de discriminação. D) Performance de discriminação ( $d'$ ) na condição neutra e de sacada em relação ao tempo relativo ao início da sacada. Adaptado de Rolfs e Carrasco (2012). E) Sensitividade visual dos sujeitos na condição neutra e de sacada em relação à frequência espacial do gabor. F) Sensitividade visual dos sujeitos na condição neutra e de sacada em relação à orientação do gabor.

Um dos estudos seminais dessa época foi conduzido por Deubel e Schneider (1996). Nesse estudo, os autores utilizaram um paradigma de tarefa dupla (do inglês, *dual-task*), em que os participantes deveriam fixar os olhos no centro da tela enquanto cinco estímulos eram apresentados em cada lado do ponto de fixação (Figura 1B). Ainda, três elipses coloridas (verde, vermelha e azul) eram apresentadas ao redor de três itens centrais no conjunto de cinco máscaras. Então, uma seta colorida central era apresentada, indicando para qual dos dez estímulos (máscaras) uma sacada deveria ser realizada. Por exemplo, se a pista fosse verde e estivesse apontando para o lado direito, o sujeito deveria realizar uma sacada para o estímulo contido na elipse verde no lado direito do ponto de fixação. A pista central era apresentada entre 500-1000 ms, e a sacada deveria ser executada assim que a pista desaparecesse. Sessenta milissegundos após a retirada da pista, as 10 máscaras eram substituídas por nove distratores (“5” e “2”) e um alvo (“E” ou “3”) por 120 ms. Ao final da tentativa, o sujeito deveria reportar qual alvo foi apresentado. É importante salientar que como esses intervalos eram curtos, o alvo e distratores desapareciam antes da sacada ser executada. Portanto, qualquer efeito perceptual (i.e., na discriminação do alvo) se deve a preparação da sacada. Os resultados desse experimento indicaram que a discriminação de alvos foi maior quando eles eram apresentados nos locais em que as sacadas estavam sendo preparadas (Figura 1C).

Os resultados do estudo de Deubel e Schneider (1996) não indicam quanto tempo antes de uma sacada esse efeito é observado. Interessados em saber o curso temporal do melhoramento pré-sacádico, Rolfs e Carrasco (2012) testaram a performance de sujeitos em uma tarefa de discriminação visual. A tarefa consistia em fixar os olhos no centro da tela por determinado tempo, então dois estímulos (gabores<sup>1</sup>) eram apresentados, um em cada lado do ponto de fixação, em sentido horário ou anti-horário. Após 50 ms, os gabores eram retirados da tela, restando apenas o ponto de fixação. Então, uma pista central indicava o lado

---

<sup>1</sup> Gabor é um filtro linear, composto por uma função Gaussiana modulada por uma onda sinusoidal, muito usado como estímulo visual.

em que o sujeito deveria fazer o movimento ocular, o qual deveria ser o mais rápido e acurado possível. Com um intervalo de tempo variável após o aparecimento da pista, um estímulo teste (gabor) era apresentado no lado indicado pela pista. Ao final de cada tentativa, o sujeito deveria reportar se o estímulo teste apresentava orientação igual ou diferente dos gabores padrão. A performance de discriminação nesta tarefa foi comparada com uma tarefa neutra, em que os sujeitos deveriam manter a fixação durante toda a tentativa e a pista central não era preditiva quanto ao lado de aparecimento do estímulo teste. Como resultado, verificou-se que o melhoramento visual pré-sacádico começa ~100 ms antes da sacada ocorrer, e alcança seu pico instantes antes da execução da sacada (Figura 1D).

Apesar desse melhoramento ter sido associado com a atenção pré-sacádica, como se um fosse sinônimo do outro (e.g., Deubel & Schneider, 1996), um estudo publicado por Li et al. (2016) mostrou que o primeiro causa uma significativa mudança na percepção visual do objeto nos milissegundos que precedem a foveação deste. Isso foi verificado através de uma tarefa de detecção visual. Na condição de sacada, uma pista central indicava se o alvo apareceria no lado esquerdo ou direito da tela. Então, o sujeito deveria fazer a sacada para o lado indicado pela pista e relatar se o alvo estava presente ou não. Assim como em Rolfs e Carrasco (2012), na condição neutra, a pista central apontava para ambos os lados, e o sujeito era instruído a manter os olhos fixados durante toda a tentativa. Em metade das tentativas, somente um ruído era apresentado, na outra metade, o alvo (gabor) era apresentado sobreposto pelo ruído. Utilizando a técnica de correlação reversa, os autores observaram que a preparação de uma sacada não modula a percepção visual indiscriminadamente, mas sim seletivamente, aumentando o processamento de informação de alta frequência espacial (Figura 1E) e na orientação específica do estímulo a ser foveado (Figura 1F). Esses resultados são característicos de um efeito na função primária da visão. Na próxima seção veremos os mecanismos neurais subjacentes aos efeitos comportamentais descritos.

## MECANISMOS NEURAIIS

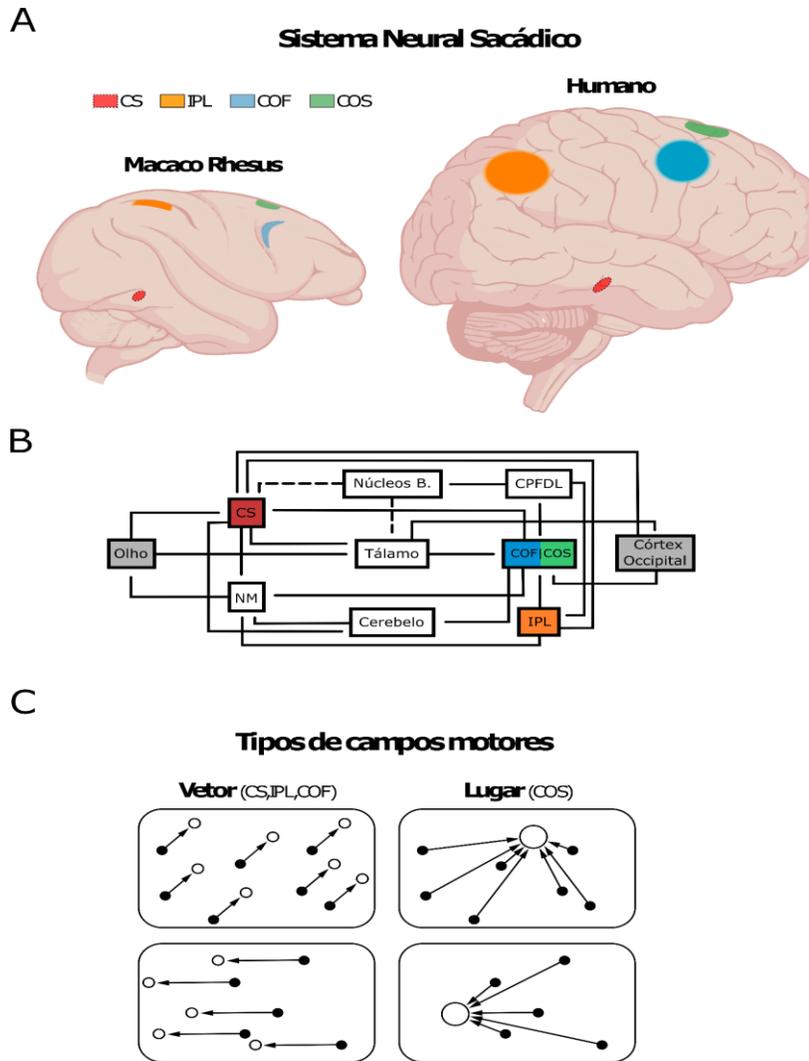
Antes de descrevermos os achados experimentais e os mecanismos neurais subjacentes à modulação da percepção visual pelas sacadas, faremos uma breve descrição das áreas envolvidas na programação e produção de sacadas.

### *Áreas oculomotoras envolvidas na programação e execução de sacadas*

A execução eficiente de sacadas é fruto da atividade orquestrada de uma circuitaria neural ampla e extremamente complexa, que inclui diferentes áreas do encéfalo, como cerebelo, tálamo, tronco cerebral, núcleos da base e neocórtex (Figura 2B; Munoz, 2002). Nesta seção descreveremos as quatro principais regiões envolvidas na geração e controle de sacadas: colículo superior (CS), córtex intraparietal lateral (IPL), campos oculares frontais (COF) e campos oculares suplementares (COS) (Figura 2A).

## Figura 2

*Sistema oculomotor das sacadas.*



*Notas:* A) Principais áreas envolvidas na geração e produção de sacadas em macaco rhesus e humanos. B) Esquema mostrando todas as regiões envolvidas na circuitaria de sacadas, bem como as conexões entre elas (linhas pontilhadas indicam conexões de inibição). As caixas brancas indicam regiões que contribuem com outros movimentos além do oculomotor. As caixas coloridas indicam as principais regiões envolvidas na geração e controle de sacadas. Adaptado de Pierce, Clementz & McDowell (2019). C) Tipo de campos motores observados nas diferentes áreas oculomotoras. Siglas: CS - Colículo Superior; NM - Núcleos Motores do Tronco Encefálico; Núcleos B. - Núcleos da Base; CPFDL - Córtex Prefrontal Dorsolateral; COF - Campos Oculares Frontais; COS - Campos Oculares Suplementares; IPL - Área IntraParietal Lateral.

O CS é considerado peça central tanto na produção de sacadas, quanto na relação entre percepção visual e ação motora. Essa é uma estrutura altamente conectada, organizada em sete camadas que recebem e enviam sinais para diversas partes do encéfalo (Sparks & Pollack, 1977). As duas camadas superiores recebem projeções diretas da retina, enquanto a terceira camada recebe sinal predominantemente do córtex visual. As camadas intermediárias recebem entrada de numerosas outras regiões corticais, incluindo COF, IPL e COS. Das camadas mais profundas do CS são enviados sinais para os neurônios geradores de sacadas no tronco encefálico, presentes nas formações reticulares. Dessas regiões, os músculos extraoculares são inervados e o movimento ocular realizado (Scudder et al., 2002). Com todas essas conexões, não é surpreendente que o CS também seja uma peça fundamental na orientação da atenção espacial (Goldberg & Wurtz, 1972) e que lesões locais levem a consequências drásticas no comportamento visual (Wurtz & Goldberg, 1972a).

Microestimulação elétrica de neurônios em camadas profundas do CS causa movimentos sacádicos de forma previsível e altamente replicável (Schiller & Tehovnik, 2005). Assim como chamados a parte do campo visual representada por neurônios sensoriais de *campos receptivos*, denominamos de *campos motores* as regiões do campo visual para onde as sacadas são realizadas (Schiller & Tehovnik, 2005). As sacadas induzidas por estimulação na mesma região do CS terão sempre a mesma amplitude e direção, independentemente da posição atual dos olhos (Figura 2C). Estudos do início da década de 1970 já mostravam que a distribuição dessas áreas no CS é retinotópica, a fóvea representada na região anterior e a periferia retiniana na região posterior, a parte de cima do campo visual na região medial, e a parte de baixo na região lateral (Wurtz & Goldberg 1972b). Como esperado, a atividade de neurônios nas camadas profundas do CS também segue o mesmo padrão retinotópico (Schiller & Koerner, 1971). Assim como no núcleo geniculado lateral (NGL), e no córtex visual, a representação do campo visual no CS também é lateralizada. Devido a essa organização, o CS pode gerar sacadas para qualquer lugar no campo visual.

Assim como acontece no CS, a estimulação de algumas áreas neocorticais também produzem movimentos sacádicos (Schiller & Tehovnik, 2005). Entre as áreas descritas, estão principalmente duas áreas localizadas no córtex frontal - COF e COS -, e a área parietal IPL. Essas áreas são altamente interconectadas, e suas funções e dissimilaridades ainda são objeto de inúmeros estudos. O COF foi descrito pela primeira vez em 1885 por David Ferrier, o qual observou que a estimulação elétrica de uma porção do lobo frontal de macacos provocava movimentos dos olhos (Schall, 2009). Estudos de registros unitários identificaram três classes de células nos COF: visuais, motoras e visuo-motoras (Bruce & Goldberg, 1985). Neurônios visuais possuem apenas campos receptivos visuais, enquanto neurônios motores possuem apenas campos motores, e neurônios visuo-motores possuem ambos. Apenas neurônios motores e visuo-motores estão envolvidos na programação de sacadas. Essas células mostram um aumento de atividade em antecipação à execução de sacadas mesmo em completa escuridão, e, portanto, na ausência de qualquer estimulação visual (Bruce & Goldberg, 1985). Por fim, assim como no CS, os campos motores no COF são retinocêntricos (Figura 2C).

Enquanto o papel dos COF na geração de sacadas é um pouco mais estabelecido, a função da área IPL é um pouco mais controversa (Ipata et al., 2009). Assim como no CS e no COF, a estimulação da área IPL também produz sacadas. Entretanto, a atividade em IPL tem sido fortemente associada a processos atencionais e de decisão para onde mover os olhos (Ipata et al., 2009). Estudos recentes indicam que enquanto a atividade na parte dorsal da área IPL é associada ao planejamento de sacadas, sua parte ventral é responsável por um processo muito mais complexo de interação entre atenção e movimentos oculares (Liu et al., 2010), produzindo mapas de saliência de uma cena visual, que servem como possíveis alvos de interesse para execução de sacadas (Liu et al., 2010; Chen et al., 2020). Esse mapa de saliência é então enviado aos COF, onde o comando do movimento ocular é produzido e mandado para o CS. A inativação da IPL, além de reduzir a exploração do campo de visão contralateral à lesão, também limita a modulação

atencional da resposta neural em COF (Chen et al., 2020), como se os neurônios em COF não conseguissem decidir qual parte do campo visual seria mais interessante explorar.

Descrita muito recentemente, em 1987, a área dos COS é encontrada no córtex frontal, e possui um papel central na programação de sacadas (Schlag & Schlag-Rey, 1987; Schiller & Tehovnik, 2005). Assim como a área IPL, a função dos COS na produção de sacadas é ainda muito debatida (Schiller & Tehovnik, 2005; Sommer, 2009). Uma importante particularidade dos COS, é que a sua estimulação gera sacadas sempre para o mesmo lugar no campo visual, independentemente da posição atual do olho - ao contrário do que é observado em CS, COF e IPL (Tehovnik & Lee, 1993; Figura 2C). Esse padrão espaçotópico de resposta pode servir como ponto de referência para que possamos constantemente monitorar a posição atual dos olhos (Sommer, 2009). Em suporte a essa hipótese, estudos mostraram que COS é crucial para produção de uma sequência de sacadas (Sharika et al., 2013).

É importante salientar que todas as áreas descritas nesta seção estão envolvidas em múltiplas funções além das sacadas, desde o processamento sensorial e atenção até a memória operacional (Ungerleider, 2000). Além disso, outras áreas não descritas aqui também são importantes para o controle e execução de sacadas, mas foram omitidas por limitações de espaço. Por exemplo, um estudo recente mostrou a importância das células Purkinje do cerebelo para inibir movimentos oculares (Avila et al., 2021). Ainda, como um leitor atento deve ter notado, a maior parte dos estudos da área foram realizados em primatas não humanos, e a mera localização de algumas dessas áreas em humanos ainda é debatida (Vernet et al., 2014).

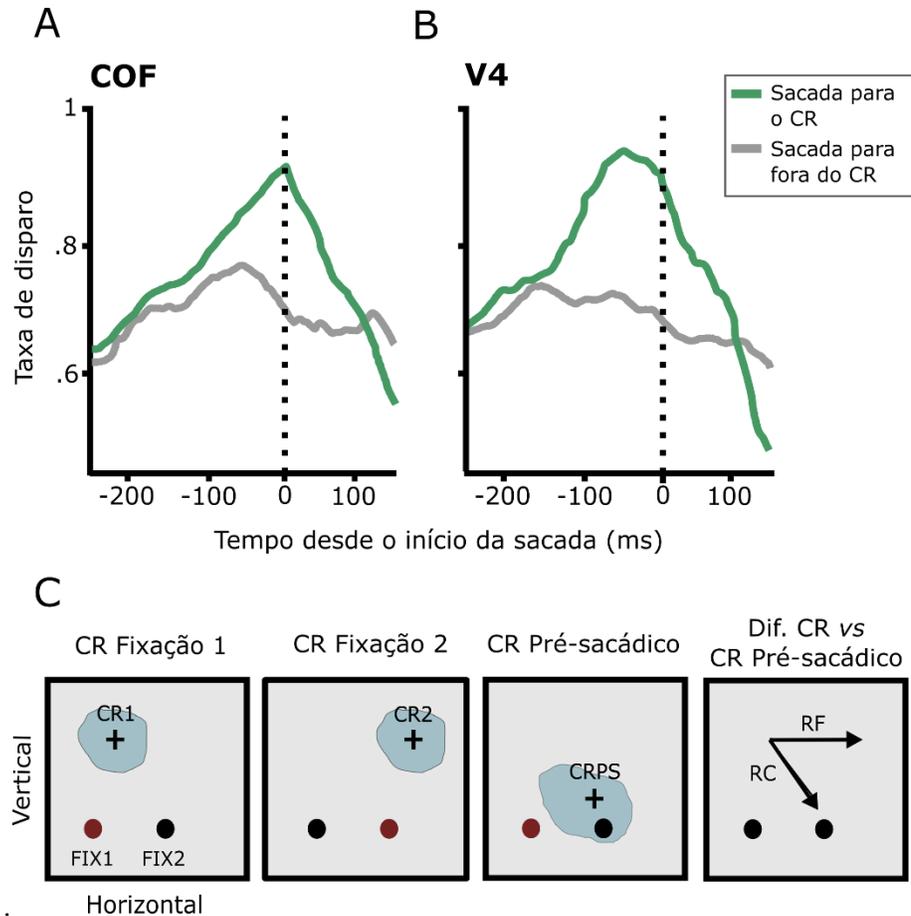
### *Neurofisiologia do melhoramento pré-sacádico*

Para entendermos o fenômeno do melhoramento visual pré-sacádico, é fundamental desvendar os mecanismos neurais subjacentes aos efeitos comportamentais descritos nesta revisão. Entretanto, as técnicas neurofisiológicas e de neuroimagem não invasivas - como as utilizadas em humanos - possuem limitações importantes, que comprometem a sua utilização em tarefas que contenham movimentos oculares. Por exemplo, a ressonância magnética funcional, técnica muito comumente usada, possui uma resolução temporal na ordem de segundos (Kim et al., 1997), insuficiente para medir os efeitos na escala de tempo do fenômeno pré-sacádico (i.e. <100ms). Por outro lado, o sinal neural captado por técnicas como eletro- e magnetoencefalografia (EEG e MEG) é ofuscado pelo ruído da atividade muscular produzida pelo movimento dos olhos (Ehinger & Dimigen, 2019). Por isso, a investigação dos mecanismos neurais do melhoramento visual pré-sacádico em grande parte depende principalmente de estudos utilizando técnicas invasivas em primatas não humanos (Krock & Moore, 2014).

Estudos da década de 1970 demonstraram que neurônios de regiões de controle oculomotor, como COS (Coe et al., 2002), COF (Wurtz & Mohler, 1976), LIP (Coe et al., 2002) e CS (Li & Basso, 2005), apresentam atividade aumentada durante a seleção de alvos visuais, quando estímulos nos seus campos receptivos (CRs) são usados como alvos para sacadas (Figura 3A). Esses resultados foram observados em tarefas em que o macaco executava uma única sacada em cada tentativa. Nessas condições, a seleção de um estímulo para a próxima sacada levou a um aumento da atividade na população de neurônios em COF que possuem aquele estímulo no CR (Zhou & Desimone, 2011).

### Figura 3

*Bases neurofisiológicas do melhoramento pré-sacádico*



*Notas:* A) Taxa de disparo de um neurônio nos COF. B) Taxa de disparo de um neurônio no V4, associada a uma sacada. Se observa o aumento na taxa de disparos no período pré-sacádico quando a sacada é realizada para um estímulo no campo receptivo do neurônio (verde), e não quando a sacada é direcionada para um estímulo fora do seu campo receptivo (laranja). C) Remapeamento de campos receptivos (CRs) de um neurônio nos COF, associados a uma sacada partindo do ponto de fixação FIX1 (primeiro painel) para um alvo no ponto FIX2 (segundo painel). A cruz indica o CR, e o ponto vermelho indica a localização do foco visual. No período pré-sacádico (terceiro painel), o neurônio passa a responder à região próxima do alvo (RC). Nesse caso, o resultado do vetor de deslocamento do CR é diferente do CR futuro (RF) (quarto painel).

Como as áreas descritas acima são tradicionalmente tidas como oculomotoras, não é surpreendente que sua atividade antecipatória seja aumentada antes de uma sacada. É necessário ir além para investigar como essa atividade antecipatória poderia servir de mecanismo para a seleção atencional. Nos COF, um efeito frequentemente observado durante o período pré-sacádico é a mudança na responsividade dos neurônios, que passam a responder a uma região diferente do campo visual logo antes do início do movimento ocular. Esse efeito é tipicamente denominado remapeamento de CRs, e pode se dar de duas formas, como representado na Figura 3C. Estudos mais clássicos demonstram o remapeamento para o CR futuro (RF), correspondendo à localização que o CR irá ocupar após a sacada (e.g., Sommer & Wurtz, 2006). Contudo, evidências mais recentes apontam para um remapeamento convergente (RC), em que o espaço visual é comprimido na direção do alvo da sacada, ou seja, há um aumento do número de neurônios responsivos às regiões do espaço próximas do alvo antes do movimento ocular (Zirnsak et al., 2014). Os resultados desses estudos são mais consistentes com o fenômeno do melhoramento visual pré-sacádico através da alocação da atenção espacial para a informação visual na região do alvo. Ao mesmo tempo, é possível que o RC também contribua para a estabilidade visual ao fortalecer as representações do espaço próximo do alvo e enfraquecer as representações mais distantes (Zirnsak & Moore, 2014).

Além das áreas oculomotoras, é esperado que o fenômeno de melhoramento visual pré-sacádico seja observado em regiões responsáveis pelo processamento de estímulos visuais, *i.e.*, o córtex visual (Figura 3B). O primeiro estudo a encontrar evidência de aumento da atividade de neurônios visuais antes de uma sacada foi realizado por Fischer e Boch em 1981. Nesse trabalho, os pesquisadores observaram que neurônios na área visual V4 apresentaram reativação sincronizada com o comando para realizar o movimento ocular, relacionada à seleção de um estímulo como alvo da sacada. Importante, essa reativação pré-sacádica foi separada de uma primeira ativação passiva, quando o estímulo foi inicialmente apresentado no CR. Assim, é como se cada neurônio “percebesse” o estímulo duas vezes: em uma resposta passiva e em

uma resposta pré-sacádica. Efeitos similares também foram observados na área visual V1 (Supèr et al., 2004). Em 1998, Moore e colegas demonstraram que a atividade pré-sacádica em V4 é seletiva à orientação específica do estímulo alvo, sugerindo um melhoramento da qualidade da representação visual dos alvos antes da sacada (Moore et al., 1998). É importante observar que os efeitos de aumento da atividade e, principalmente, da seletividade na resposta neural em V4 se assemelham a resultados clássicos observados em tarefas de atenção espacial (Spitzer et al., 1988; Reynolds et al., 2000).

Efeitos pré-sacádicos foram observados também em condições mais naturais de busca visual, em que a seleção de um estímulo para a próxima sacada aumenta o número de disparos na população de neurônios em V4 que tem aquele estímulo no CR (Zhou & Desimone, 2011). A curta latência dessas respostas sugere que o alvo seja selecionado para a próxima sacada ainda durante a fixação prévia (Zhou & Desimone, 2011). Latências curtas podem ser mais claramente esperadas em regiões oculomotoras como os COF, mas são mais surpreendentes em regiões sensoriais como V4. Adicionalmente, diferenças entre latências de COF e V4 apontam para uma direcionalidade do processamento de informação na atenção espacial e seleção de alvos de sacadas, em que os COF (latência média: 0 ms) enviariam sinais para V4 (latência média: 60 ms), modulando a atividade nessa região (Figura 3A). Evidências prévias já haviam sugerido que a melhora de respostas em V4 decorre de mecanismos de *feedback top-down* partindo de áreas como os COF (e.g., Gregoriou et al., 2009).

Assim como descrito em áreas oculomotoras (COF), os neurônios em V4 também apresentam comportamento de remapeamento pré-sacádico. Esse resultado foi inicialmente reportado para o efeito de convergência dos CRs para a região do alvo de uma sacada (Tolias et al., 2001). Posteriormente, Neupane e colaboradores (2016) investigaram de uma maneira mais minuciosa as formas de remapeamento observadas em V4 durante a preparação sacádica. Os pesquisadores encontraram resultados compatíveis tanto com a mudança para o CR futuro (RF) como a convergência para o alvo (RC), sendo que ambas

puderam inclusive ser observadas em neurônios individuais. Esses resultados sugerem que RF e RC refletem mecanismos diferentes das respostas neuronais de V4, com o RC geralmente configurando uma atividade mais tardia. Adicionalmente, os resultados de aumento de atividade em V4 associado à preparação de sacadas (Fischer & Boch, 1981; Moore et al., 1998), discutidos acima, podem ser compreendidos como efeitos de RC, uma vez que as respostas são melhoradas na região do espaço próxima do alvo. É possível que os COF enviem conexões de *feedback* para V4 já com a distorção espacial dada pelo remapeamento, e esse viés da representação do espaço seja reproduzido também no córtex visual.

### ***Evidências causais***

Abordagens experimentais de intervenção, envolvendo a microestimulação, em primatas não-humanos, e a estimulação magnética transcraniana (EMT), em humanos, têm fornecido evidências causais sobre o papel dos COF nos mecanismos de atenção espacial e seleção visual (e.g., Moore & Fallah 2001; Moore & Armstrong, 2003; Ekstrom et al., 2008). Diferentemente das outras abordagens experimentais, baseadas em correlações, os estudos de intervenção permitem estabelecer relações de causalidade entre a perturbação de sinais neurais nos COF e os efeitos dessa perturbação no comportamento de atenção espacial e nas representações visuais em V4.

Moore e Fallah observaram que a microestimulação dos COF em macacos, utilizando correntes fracas e sublimiares (que não evocam sacadas para um alvo) são capazes de melhorar a sensibilidade a mudanças da luminosidade no alvo (Moore & Fallah 2001; Moore e Fallah, 2004). Em particular, essa melhora é maximizada quando a mudança no alvo e a estimulação são aproximadamente simultâneas, sugerindo uma influência causal dos COF na seleção atencional (Moore & Fallah, 2004). Resultados correspondentes foram obtidos através da EMT aplicada nos COF de indivíduos humanos, levando a alterações na performance de tarefas envolvendo atenção (Muggleton et al., 2003; Smith et al., 2005).

O estudo de Moore e Armstrong fez uso de microestimulação dos COF e registro da atividade neuronal em V4 de macacos, para investigar se os aumentos de respostas observados em V4 quando estímulos nos CRs são selecionados para sacadas também podem ser induzidos pela estimulação dos COF (Moore & Armstrong, 2003). Aplicando microestimulações sublimiares e curtas nos COF, foram obtidas respostas visuais aumentadas nos neurônios de V4 em localizações retinotopicamente correspondentes. Esses resultados sugerem que o aumento nas respostas em V4 é diretamente modulado pela mesma atividade que gera movimentos oculares. Efeitos semelhantes foram encontrados utilizando ressonância magnética funcional para avaliar a modulação da atividade em áreas visuais de macacos após microestimulação dos COF (Ekstrom et al., 2008). Esse conjunto de evidências causais indicam que os COF desempenham um papel direto nas mudanças atencionais durante a seleção de alvos visuais.

## **ASPECTOS TEÓRICOS**

No final da década de 1980, Rizzolatti e colegas propuseram uma teoria radical para explicar o funcionamento da atenção visual (Rizzolatti et al., 1987). Segundo eles, a atenção espacial é gerada pelos sistemas neurais usados para planejar e executar ações. Mais detalhadamente, a atenção espacial não resulta nem deriva de um sistema modulador que é separado do sensorimotor, mas é originada pela ativação das mesmas vias que, em outras condições, atuam na atividade motora. Essa teoria é conhecida por Teoria Pré-Motora da Atenção (Rizzolatti et al., 1987).

Desde então, uma série de estudos – como os apresentados até aqui - têm fornecido evidências contundentes para a Teoria Pré-Motora da Atenção. Lowet et al (2018), por exemplo, mostrou que mesmo em condições de fixação, efeitos atencionais de aumento de atividade em algumas áreas visuais só ocorre após a execução de microssacadas. Entretanto, outros estudos sugerem que é possível dissociar o processo de seleção atencional do sistema oculomotor. Por exemplo, dois trabalhos recentes revelaram efeitos

atencionais que não são restritos à área coberta pelo alcance dos olhos, ou seja, a atenção pode ser deslocada inclusive para lugares que não conseguimos olhar diretamente (Hanning & Deubel, 2020; Hanning et al., 2019). Adicionalmente, um estudo comportamental demonstrou que, quando sacadas são executadas erroneamente para o local entre os dois alvos (um fenômeno conhecido como sacadas intermediárias; Chou et al., 1999), a atenção não é deslocada para o ponto final do movimento ocular. Com base nesses achados, os autores propõem que o melhoramento visual pré-sacádico seja causado pela *seleção* do local como alvo de sacadas, e não puramente pela programação e execução feita pelo sistema oculomotor, como proposto pela Teoria Pré-Motora.

Outra questão importante sobre a atenção pré-sacádica é a possível dissociação desse fenômeno dos outros modos atencionais mais estabelecidos. Classicamente, a atenção é dividida entre *encoberta* (i.e. quando deslocamos a atenção para um local ou objeto na periferia do campo visual sem mover os olhos) ou *manifesta* (i.e. quando olhamos diretamente para o objeto que queremos prestar a atenção). Intuitivamente, a atenção pré-sacádica parece ser uma forma de atenção encoberta, pois, apesar do planejamento do movimento ocular, o foco atencional é descolado para a periferia do campo visual. Já no estudo de Deubel e Schneider (1996), os pesquisadores realizaram um segundo experimento, investigando a relação entre a atenção encoberta e a pré-sacádica. Especificamente, eles testaram se é possível preparar uma sacada para um local enquanto se atende para outro. Os resultados indicaram que o melhoramento visual ocorre apenas quando o alvo coincide com o local da sacada, sugerindo que não é possível manter ou dirigir a atenção sobre um objeto enquanto se realiza uma sacada para outro local. Entretanto, alguns estudos recentes apontam para dissimilaridades importantes entre a atenção pré-sacádica e encoberta (para uma revisão recente, ver Li, Hanning & Carrasco 2021).

Uma diferença importante entre a atenção encoberta e pré-sacádica pode ser observada na velocidade em que a atenção é direcionada aos estímulos. A atenção encoberta voluntária se desloca para o

alvo cerca de 300 ms após a apresentação de uma pista central, ao passo que a reflexiva afeta a percepção visual mais cedo, entre 100-120 ms após o aparecimento de uma pista periférica (ver Carrasco, 2011, para uma revisão). Quanto à atenção pré-sacádica, Rolfs e Carrasco (2012) demonstraram que 60 ms já parece ser o suficiente para direcionar a atenção após a apresentação de uma pista sacádica (i.e., indicando o lugar da sacada).

Em 2010, Blangero e colegas verificaram a performance de discriminação de um sujeito com lesão no córtex parietal posterior direito (região conhecida por seu envolvimento na atenção encoberta; Hopfinger et al., 2000; Corbetta et al., 2000) e quatro sujeitos controle. Como esperado, na condição de orientação encoberta, o sujeito experimental apresentou baixa performance em comparação ao grupo controle. Contudo, na condição de sacada, a performance de discriminação do sujeito durante a preparação do movimento foi alta. Isso indica que as regiões envolvidas na orientação da atenção pré-sacádica se diferenciam em certo grau das regiões envolvidas na atenção encoberta.

Por fim, há também evidências de estudos utilizando modelos computacionais. Li e colegas (2020), cientes de que muitos dos fenômenos relacionados à atenção encoberta são explicados por modelos computacionais, realizaram uma série de experimentos psicofísicos a fim de comparar a performance dos sujeitos experimentais na condição de atenção pré-sacádica e encoberta, para verificar se tais modelos também explicariam fenômenos relacionados à atenção pré-sacádica. Como resultado, eles verificaram que o modelo computacional já bem estabelecido para a atenção encoberta (Reynolds & Heeger, 2009) é insuficiente para explicar os efeitos observados para a atenção pré-sacádica. Em outras palavras, isso indica que as modulações perceptuais causadas pela atenção pré-sacádica e encoberta apresentam diferentes computações neurais subjacentes a essas modulações. Este resultado, em conjunto com os citados anteriormente, aponta para uma possível dissociação entre orientação atencional encoberta e pré-sacádica.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesta revisão, o nosso foco foi explorar como a percepção visual pode ser modulada através das sacadas. No modelo clássico do que chamamos de transformação sensorial-motora, estímulos são detectados pelos órgãos sensoriais, que então são processados em diversas etapas no cérebro, e eventualmente esse sinal é transformado em uma ação motora. Entretanto, as interações entre sacadas e percepção visual demonstram claramente como esse caminho na verdade não é unidirecional: a preparação da resposta motora nas sacadas também altera de maneira crucial como percebemos o ambiente visual.

Existem alguns aspectos fundamentais do melhoramento visual pré-sacádico que ainda não foram explorados na pesquisa. Por exemplo, esse efeito também é observado na escala de tempo de busca-visual livre, em que procuramos um item alvo movendo os olhos a cada 300 ms? Caso seja observado nessas condições, esse efeito está presente em antecipação a todas as sacadas? Por fim, um aspecto interessante que não mencionamos até agora, e raramente explorado na pesquisa, é a relação entre coordenação de movimentos oculares com movimentos do pescoço e da cabeça (Goossens & Van Opstal, 1997). É fundamental que estudos futuros investiguem a relação desses tipos de movimentos com a percepção para que tenhamos um entendimento mais completo de como exploramos o mundo à nossa volta.

## REFERÊNCIAS

- Avila, E., Flierman, N. A., Holland, P. J., Roelfsema, P. R., Frens, M. A., Badura, A. & De Zeeuw, C. I. (2021). Purkinje Cell Activity During Suppression of Voluntary Eye Movements in Rhesus Macaques. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2021.03.26.437236>
- Blangero, A., Khan, A. Z., Salemme, R., Deubel, H., Schneider, W. X., Rode, G. & Pisella, L. (2010). Pre-saccadic perceptual facilitation can occur without covert orienting of attention. *Cortex*, 46(9), 1132-1137. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2009.06.014>
- Bruce, C. J. & Friedman, H. R. (2002). Eye movements. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-20085-5>
- Bruce, C. J. & Goldberg, M. E. (1985). Primate frontal eye fields. I. Single neurons discharging before saccades. *Journal of neurophysiology*, 53(3), 603-635. <https://doi.org/10.1152/jn.1985.53.3.603>
- Carrasco, M. (2011). Visual attention: The past 25 years. *Vision research*, 51(13), 1484-1525. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2011.04.012>
- Chen, C. Y., Matrov, D., Veale, R., Onoe, H., Yoshida, M., Miura, K. & Isa, T. (2021). Properties of visually guided saccadic behavior and bottom-up attention in marmoset, macaque, and human. *Journal of Neurophysiology*, 125(2), 437-457. <https://doi.org/10.1152/jn.00312.2020>
- Chen, X., Zirnsak, M., Vega, G. M., Govil, E., Lomber, S. G. & Moore, T. (2020). Parietal cortex regulates visual salience and salience-driven behavior. *Neuron*, 106(1), 177-187. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2020.01.016>
- Chou, I. H., Sommer, M. A. & Schiller, P. H. (1999). Express averaging saccades in

monkeys. *Vision research*, 39(25), 4200-4216. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(99\)00133-9](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(99)00133-9)

Coe, B., Tomihara, K., Matsuzawa, M. & Hikosaka, O. (2002). Visual and anticipatory bias in three cortical eye fields of the monkey during an adaptive decision-making task. *Journal of Neuroscience*, 22(12), 5081-5090. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.22-12-05081.2002>

Corbetta, M., Kincade, J. M., Ollinger, J. M., McAvoy, M. P. & Shulman, G. L. (2000). Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nature neuroscience*, 3(3), 292-297. <https://doi.org/10.1038/73009>

Deubel, H. (2014). Attention and action. In A. C. Nobre & S. Kastner (Eds.), *The Oxford handbook of attention* (pp. 865–889). Oxford University Press.

Deubel, H. & Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition: Evidence for a common attentional mechanism. *Vision research*, 36(12), 1827-1837. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(95\)00294-4](https://doi.org/10.1016/0042-6989(95)00294-4)

DiCarlo, J. J., Zoccolan, D. & Rust, N. C. (2012). How does the brain solve visual object recognition?. *Neuron*, 73(3), 415-434. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.01.010>

Eckstein, M. P. (2011). Visual search: A retrospective. *Journal of vision*, 11(5), 14-14. <https://doi.org/10.1167/11.5.14>

Ehinger, B. V. & Dimigen, O. (2019). Unfold: An integrated toolbox for overlap correction, non-linear modeling, and regression-based EEG analysis. *PeerJ*, 7, e7838. <https://doi.org/10.7717/peerj.7838>

Ekstrom, L. B., Roelfsema, P. R., Arsenault, J. T., Bonmassar, G. & Vanduffel, W. (2008). Bottom-up dependent gating of frontal signals in early visual cortex. *Science*, 321(5887), 414-417.

<https://doi.org/10.1126/science.1153276>

Fischer, B. & Boch, R. (1981). Enhanced activation of neurons in prelunate cortex before visually guided saccades of trained rhesus monkeys. *Experimental Brain Research*, 44(2), 129-137.

<https://doi.org/10.1007/BF00237333>

Goldberg, M. E. & Wurtz, R. H. (1972). Activity of superior colliculus in behaving monkey. II. Effect of attention on neuronal responses. *Journal of neurophysiology*, 35(4), 560-574.

<https://doi.org/10.1152/jn.1972.35.4.560>

Goossens, H. H. & Van Opstal, A. J. (1997). Human eye-head coordination in two dimensions under different sensorimotor conditions. *Experimental Brain Research*, 114(3), 542-560.

<https://doi.org/10.1007/PL00005663>

Gregoriou, G. G., Gotts, S. J., Zhou, H. & Desimone, R. (2009). High-frequency, long-range coupling between prefrontal and visual cortex during attention. *Science*, 324(5931), 1207-1210.

<https://doi.org/10.1126/science.1171402>

Hall, N. J. & Colby, C. L. (2016). Express saccades and superior colliculus responses are sensitive to short-wavelength cone contrast. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(24), 6743-6748.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1600095113>

Hanning, N. M. & Deubel, H. (2020). Attention capture outside the oculomotor range. *Current Biology*, 30(22), R1353-R1355. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.09.054>

Hanning, N. M., Szinte, M. & Deubel, H. (2019). Visual attention is not limited to the oculomotor range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(19), 9665-9670.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1813465116>

Harvey, B. M. & Dumoulin, S. O. (2011). The relationship between cortical magnification factor and population receptive field size in human visual cortex: constancies in cortical architecture. *Journal of Neuroscience*, *31*(38), 13604-13612.

<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2572-11.2011>

Hopfinger, J. B., Buonocore, M. H. & Mangun, G. R. (2000). The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nature neuroscience*, *3*(3), 284-291. <https://doi.org/10.1038/72999>

Ibbotson, M. & Krekelberg, B. (2011). Visual perception and saccadic eye movements. *Current opinion in neurobiology*, *21*(4), 553-558.

<https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.05.012>

Ipata, A. E., Gee, A. L., Bisley, J. W. & Goldberg, M. E. (2009). Neurons in the lateral intraparietal area create a priority map by the combination of disparate signals. *Experimental brain research*, *192*(3), 479-488. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1557-8>

Jonikaitis, D. & Moore, T. (2019). The interdependence of attention, working memory and gaze control: behavior and neural circuitry. *Current opinion in psychology*, *29*, 126-134.

<https://doi.org/10.1016/j.copsy.2019.01.012>

Kim, S. G., Richter, W. & Uğurbil, K. (1997). Limitations of temporal resolution in functional MRI. *Magnetic resonance in medicine*, *37*(4), 631-636.

<https://doi.org/10.1002/mrm.1910370427>

Kowler, E. (2011). Eye movements: The past 25 years. *Vision research*, *51*(13), 1457-1483.

<https://doi.org/10.1016/j.visres.2010.12.014>

Krock, R. M. & Moore, T. (2014). The influence of gaze control on visual perception: eye movements and visual stability. In *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology* (Vol. 79,

pp. 123-130). Cold Spring Harbor Laboratory Press. <https://doi.org/10.1101/sqb.2014.79.024836>

Li, H. H., Barbot, A. & Carrasco, M. (2016). Saccade preparation reshapes sensory tuning. *Current Biology*, 26(12), 1564-1570. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.028>

Li, H. H., Hanning, N. M. & Carrasco, M. (2021). To look or not to look: dissociating presaccadic and covert spatial attention. *Trends in Neurosciences*.  
<https://doi.org/10.1016/j.tins.2021.05.002>

Li, H. H., Pan, J. & Carrasco, M. (2020). Different computations underlie overt and covert spatial attention. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1038/s41562-021-01099-4>

Li, X. & Basso, M. A. (2005). Competitive stimulus interactions within single response fields of superior colliculus neurons. *Journal of Neuroscience*, 25(49), 11357-11373.  
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3825-05.2005>

Liu, Y., Yttri, E. A. & Snyder, L. H. (2010). Intention and attention: different functional roles for LIPd and LIPv. *Nature neuroscience*, 13(4), 495. <https://doi.org/10.1038/nn.2496>

Lowet, E., Gomes, B., Srinivasan, K., Zhou, H., Schafer, R. J. & Desimone, R. (2018). Enhanced neural processing by covert attention only during microsaccades directed toward the attended stimulus. *Neuron*, 99(1), 207-214. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.05.041>

Lu, X., Matsuzawa, M. & Hikosaka, O. (2002). A neural correlate of oculomotor sequences in supplementary eye field. *Neuron*, 34(2), 317-325. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)00657-8](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)00657-8)

Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., & Hubel, D. H. (2004). The role of fixational eye movements in visual perception. *Nature reviews neuroscience*, 5(3), 229-240.

Missal, M. & Keller, E. L. (2002). Common inhibitory mechanism for saccades and smooth-pursuit eye movements. *Journal of Neurophysiology*, 88(4), 1880-1892.

<https://doi.org/doi.org/10.1152/jn.2002.88.4.1880>

Moore, T. & Armstrong, K. M. (2003). Selective gating of visual signals by microstimulation of frontal cortex. *Nature*, 421(6921), 370-373. <https://doi.org/10.1038/nature01341>

Moore, T. & Fallah, M. (2001). Control of eye movements and spatial attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(3), 1273-1276. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.3.1273>

Moore, T. & Fallah, M. (2004). Microstimulation of the frontal eye field and its effects on covert spatial attention. *Journal of neurophysiology*, 91(1), 152-162.

<https://doi.org/10.1152/jn.00741.2002>

Moore, T., Tolias, A. S. & Schiller, P. H. (1998). Visual representations during saccadic eye movements. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(15), 8981-8984.

<https://doi.org/10.1073/pnas.95.15.8981>

Muggleton, N. G., Juan, C. H., Cowey, A. & Walsh, V. (2003). Human frontal eye fields and visual search. *Journal of neurophysiology*, 89(6), 3340-3343. <https://doi.org/10.1152/jn.01086.2002>

Munoz, D. P. (2002). Commentary: saccadic eye movements: overview of neural circuitry. *Progress in brain research*, 140, 89-96. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(02\)40044-1](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(02)40044-1)

Neupane, S., Guitton, D. & Pack, C. C. (2016). Two distinct types of remapping in primate cortical area V4. *Nature communications*, 7(1), 1-11. <https://doi.org/10.1038/ncomms10402>

Otero-Millan, J., Troncoso, X. G., Macknik, S. L., Serrano-Pedraza, I. & Martinez-Conde, S. (2008). Saccades and microsaccades during visual fixation, exploration, and search: foundations for

a common saccadic generator. *Journal of vision*, 8(14), 21-21. <https://doi.org/10.1167/8.14.21>

Pierce, J. E., Clementz, B. A., & McDowell, J. E. (2019). Saccades: fundamentals and neural mechanisms. *Eye movement research: An introduction to its scientific foundations and applications*, 11-71. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-20085-5>

Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., LaMantia, A. S., McNamara, J. O. & White, L. E. (2004). *Neuroscience* (3<sup>rd</sup> ed.). Sinauer Associates.

Reynolds, J. H. & Heeger, D. J. (2009). The normalization model of attention. *Neuron*, 61(2), 168-185. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.01.002>

Reynolds, J. H., Pasternak, T. & Desimone, R. (2000). Attention increases sensitivity of V4 neurons. *Neuron*, 26(3), 703-714. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)81206-4](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)81206-4)

Rizzolatti, G., Matelli, M. & Pavesi, G. (1983). Deficits in attention and movement following the removal of postarcuate (area 6) and prearcuate (area 8) cortex in macaque monkeys. *Brain*, 106(3), 655-673. <https://doi.org/10.1093/brain/106.3.655>

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. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(87\)90041-8](https://doi.org/10.1016/0028-3932(87)90041-8)

Rolfs, M. & Carrasco, M. (2012). Rapid simultaneous enhancement of visual sensitivity and perceived contrast during saccade preparation. *Journal of Neuroscience*, 32(40), 13744-13752a. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2676-12.2012>

Schall, J. D. (2009). Frontal eye fields. *Encyclopedia of neuroscience* (pp. 1635–1638).

Schiller, P. H. & Koerner, F. (1971). Discharge characteristics of single units in superior

colliculus of the alert rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, 34(5), 920-936.

<https://doi.org/10.1152/jn.1971.34.5.920>

Schiller, P. H. & Tehovnik, E. J. (2005). Neural mechanisms underlying target selection with saccadic eye movements. *Progress in brain research*, 149, 157-171. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(05\)49012-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(05)49012-3)

Schlag, J. & Schlag-Rey, M.(1987). Evidence for a supplementary eye field. *Journal of neurophysiology*, 57(1), 179-200. <https://doi.org/10.1152/jn.1987.57.1.179>

Schneider, W. X. & Deubel, H. (1995). Visual attention and saccadic eye movements: Evidence for obligatory and selective spatial coupling. In *Studies in visual information processing* (Vol. 6, pp. 317-324). North-Holland. [https://doi.org/10.1016/S0926-907X\(05\)80027-3](https://doi.org/10.1016/S0926-907X(05)80027-3)

Scudder, C. A., Kaneko, C. R. & Fuchs, A. F. (2002). The brainstem burst generator for saccadic eye movements. *Experimental brain research*, 142(4), 439-462. <https://doi.org/10.1007/s00221-001-0912-9>

Sharika, K. M., Neggers, S. F., Gutteling, T. P., Van der Stigchel, S., Dijkerman, H. C. & Murthy, A. (2013). Proactive control of sequential saccades in the human supplementary eye field. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(14), E1311-E1320. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210492110>

Shepherd, M., Findlay, J. M. & Hockey, R. J. (1986). The relationship between eye movements and spatial attention. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 38(3), 475-491. <https://doi.org/10.1080/14640748608401609>

Smith, D. T., Jackson, S. R. & Rorden, C. (2005). Transcranial magnetic stimulation of the left human frontal eye fields eliminates the cost of invalid endogenous

cues. *Neuropsychologia*, 43(9), 1288-1296. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.12.003>

Sommer, M. A. (2009). Supplementary Eye Fields. In Squire, L. S. (Eds.), *Encyclopedia of Neuroscience* (pp. 635–643). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-008045046-9.01122-0>

Sommer, M. A. & Wurtz, R. H. (2006). Influence of the thalamus on spatial visual processing in frontal cortex. *Nature*, 444(7117), 374-377. <https://doi.org/10.1038/nature05279>

Sparks, D. L. & Pollack, J. G. (1977). The neural control of saccadic eye movements: The role of the superior colliculus. In *Eye movements* (pp. 179-219). Springer, Boston, MA. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2424-9\\_10](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2424-9_10)

Spitzer, H., Desimone, R. & Moran, J. (1988). Increased attention enhances both behavioral and neuronal performance. *Science*, 240(4850), 338-340. <https://doi.org/10.1126/science.3353728>

Supèr, H., van der Togt, C., Spekreijse, H. & Lamme, V. A. (2004). Correspondence of presaccadic activity in the monkey primary visual cortex with saccadic eye movements. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(9), 3230-3235. <https://doi.org/10.1073/pnas.0400433101>

Tehovnik, E. J. & Lee, K. (1993). The dorsomedial frontal cortex of the rhesus monkey: topographic representation of saccades evoked by electrical stimulation. *Experimental Brain Research*, 96(3), 430-442. <https://doi.org/10.1007/BF00234111>

Tolias, A. S., Moore, T., Smirnakis, S. M., Tehovnik, E. J., Siapas, A. G. & Schiller, P. H. (2001). Eye movements modulate visual receptive fields of V4 neurons. *Neuron*, 29(3), 757-767. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(01\)00250-1](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(01)00250-1)

Vernet, M., Quentin, R., Chanes, L., Mitsumasu, A. & Valero-Cabré, A. (2014). Frontal eye

field, where art thou? Anatomy, function, and non-invasive manipulation of frontal regions involved in eye movements and associated cognitive operations. *Frontiers in integrative neuroscience*, 8(66).  
<https://doi.org/10.3389/fnint.2014.00066>

Wolfe, B. A. & Whitney, D. (2014). Facilitating recognition of crowded faces with presaccadic attention. *Frontiers in human neuroscience*, (8) 103.  
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00103>

Wollenberg, L., Deubel, H. & Szinte, M. (2018). Visual attention is not deployed at the endpoint of averaging saccades. *PLoS biology*, 16(6), e2006548.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006548>

Wurtz, R. H. & Goldberg, M. E. (1972a). Activity of superior colliculus in behaving monkey. IV. Effects of lesions on eye movements. *Journal of neurophysiology*, 35(4), 587-596.  
<https://doi.org/10.1152/jn.1972.35.4.587>

Wurtz, R. H. & Goldberg, M. E. (1972b). Activity of superior colliculus in behaving monkey. 3. Cells discharging before eye movements. *Journal of Neurophysiology*, 35(4), 575-586.  
<https://doi.org/10.1152/jn.1972.35.4.575>

Wurtz, R. H. & Mohler, C. W. (1976). Enhancement of visual responses in monkey striate cortex and frontal eye fields. *Journal of neurophysiology*, 39(4), 766-772.  
<https://doi.org/10.1152/jn.1976.39.4.766>

Zhou, H. & Desimone, R. (2011). Feature-based attention in the frontal eye field and area V4 during visual search. *Neuron*, 70(6), 1205-1217. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.04.032>

Zirnsak, M. & Moore, T. (2014). Saccades and shifting receptive fields: anticipating consequences or selecting targets? *Trends in cognitive sciences*, 18(12), 621-628.

<https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.10.002>

Zirnsak, M., Steinmetz, N. A., Noudoost, B., Xu, K. Z. & Moore, T. (2014). Visual space is compressed in prefrontal cortex before eye movements. *Nature*, 507(7493), 504-507.

<https://doi.org/10.1038/nature13149>