

Université de Montréal

L'intégration de la prise de décision visuo-motrice et d'action motrice dans des conditions ambiguës

par

Christéva Montanède

Département de Neurosciences

Faculté de Médecine

Mémoire présenté à la Faculté de Médecine
en vue de l'obtention du grade de Maître

en Sciences Neurologiques

Décembre, 2014

© Christéva Montanède, 2014

Résumé

La prise de décision est un mécanisme qui fait intervenir les structures neuronales supérieures afin d'effectuer un lien entre la perception du signal et l'action. Plusieurs travaux qui cherchent à comprendre les mécanismes de la prise de décision sont menés à divers niveaux allant de l'analyse comportementale cognitive jusqu'à la modélisation computationnelle. Le but de ce projet a été d'évaluer d'un instant à l'autre comment la variabilité du signal observé («bruit»), influence la capacité des sujets humains à détecter la direction du mouvement dans un stimulus visuel.

Dans ces travaux, nous avons éliminé l'une des sources potentielles de variabilité, la variabilité d'une image à l'autre, dans le nombre de points qui portaient les trois signaux de mouvements cohérents (gauche, droite, et aléatoire) dans les stimuli de Kinématogramme de points aléatoires (KPA), c'est-à-dire la variabilité d'origine périphérique.

Les stimuli KPA de type « V6 » étaient des stimuli KPA standard avec une variabilité instantanée du signal, et par contre les stimuli KPA de type « V8 », étaient modifiés pour éliminer la variabilité stochastique due à la variabilité du nombre de pixels d'un instant à l'autre qui portent le signal cohérent.

Si la performance des sujets, qui correspond à leur temps de réaction et au nombre de bonnes réponses, diffère en réponse aux stimuli dont le nombre de points en mouvement cohérent varie (V6) ou ne varie pas (V8), ceci serait une preuve que la variabilité d'origine périphérique modulerait le processus décisionnel. Par contre, si la performance des sujets

ne diffère pas entre ces deux types de stimuli, ceci serait une preuve que la source majeure de variabilité de performance est d'origine centrale.

Dans nos résultats nous avons constaté que le temps de réaction et le nombre de bonnes réponses sont modulés par la preuve nette du mouvement cohérent. De plus on a pu établir qu'en éliminant la variabilité d'origine périphérique défini ci-dessus, on n'observe pas réellement de modification dans les enregistrements.

Ce qui nous a amené à penser qu'il n'y a pas de distinction claire entre la distribution des erreurs et les bonnes réponses effectuées pour chacun des essais entre les deux stimuli que nous avons utilisé : V6 et V8.

C'est donc après avoir mesuré la « quantité d'énergie » que nous avons proposé que la variabilité observée dans les résultats serait probablement d'origine centrale.

Mots clés : prise de décision, stimuli KPA, temps de réaction, taux de bonnes réponses, quantité d'énergie, mouvement cohérent, variabilité du signal, analyse comportementale cognitive.

Abstract:

Decision-making is a mechanism that primarily involves supraspinal neural structures to perform a link between the perception of the signal and action. Several studies that seek to understand the mechanisms of decision-making are conducted at various levels ranging from cognitive behavioral analysis to computational modeling. The purpose of this project was to evaluate how moment-to-moment variability of the sensory stimuli observed, influences the ability of humans to detect the direction of motion in a visual stimulus.

In this work, we eliminated one of the potential sources of variability, namely variability from one visual image to another of the number of points which carried three different motion signals (coherent left, coherent right, and random) in Random-dot Kinematogram (RDK) stimuli, i.e a source of variability of external origin.

“V6” stimuli were standard RDK stimuli with instantaneous (i.e., moment-to-moment) signal variability, whereas “V8” stimuli were modified to eliminate the stochastic variability due to variability in the number of points, which carried the coherent signal from image frame to image frame in the RDK stimuli. If the performance of the subjects, as measured by their reaction times and the number of correct answers, differs in response to the stimuli of which the number of points moving coherently varies (V6) or does not vary (V8) from moment to moment in the visual stimulus, this would be a proof that the variability of peripheral origin would modulate the decision-making process. On the other hand, if the performance of the subjects does not differ between the two types of stimuli, this would be a proof that the major source of variability of performance is of central origin.

In our results we found that the strength of coherent movement modulates the reaction times and the number of correct responses of subjects. However, eliminating the variability of peripheral origin defined above, had little significant effect on the performance of the subjects. There is no clear difference between the distribution of reaction times or between errors and correct answers for each test performed between both V6 and V8 stimuli.

Finally, after measuring the amount of motion energy in the RDK stimuli, we could propose that: the origin of the observed variability in the results would primarily be of central origin.

Keywords: decision making, RDK stimuli, reaction time, rate of correct answers, the amount of visual motion energy, coherent movement, signal variability, cognitive behavioral analysis.

Table des Matières :

Résumé	i
Abstract :.....	iii
Table des Matières :.....	v
Liste des Figures :	vii
Liste des Tableaux :.....	ix
Liste des abréviations :	xi
Notations Mathématiques :	xii
Remerciements :	xiii
Introduction	1
Mise en contexte :	1
Des concepts à la base de ce projet de recherche :.....	3
• La Théorie de détection du signal.....	4
• L'analyse séquentielle.....	8
• Le modèle de « diffusion-dérivée » (« drift diffusion »).....	9
• Perception de la direction du mouvement dans les stimuli visuels : «Kinématogramme de points aléatoires»	14
Etudes comportementales et neuronales:	16
• Etudes comportementales	16
-La perception de la direction globale de mouvement visuel évoquée par les stimuli KPA avec différents niveaux de mouvements visuels locaux simultanés dans deux directions simultanées de mouvements opposés :	23
-Stimuli KPA de type «Narrow Coherence» et «Brownian drift» :	26
• Etudes neuronales :	30
Buts du projet de recherche:	39
Matériels et Méthodes :	43
Vérification de la variabilité instantanée des stimuli V6 et V8 :	51
Mesure de la force moyenne de déplacement net des points :.....	54
Mesure de l'énergie du mouvement :.....	54
• Description qualitative des tendances du comportement psychophysique des sujets :	
Temps de réaction, nombre de bonnes réponses :.....	57
• Analyse quantitative des résultats :	75
• Résultats comportementaux en fonction des temps de réaction.....	75

- **Étude de l'effet de la variabilité entre les essais des mouvements des points observés dans les stimuli V6, sur le comportement des sujets. 92**
 - **▪ Effet de la variabilité des stimuli KPA sur la variance de performance des sujets : 110**
 - Etude de la variabilité des temps de réaction pour les deux versions (V6 et V8) en fonction des valeurs de cohérence nette et de base. 110
- Analyses expérimentales en fonction de la quantité d'énergie (motion energy-ME). 131**
- Analyses comportementales supplémentaires 146**
- Discussion. 149**
 - **Description qualitative des tendances du comportement psychophysique des sujets 149**
 - **Analyse quantitative des résultats 151**
 - **Étude de l'effet de la variabilité entre les essais des mouvements des points observés dans les stimuli V6, sur le comportement des sujets. 155**
- Conclusion..... 158**
- Bibliographie : 159**

Liste des Figures :

Figure 1 : Les quatre types de réponse possibles selon la TDS sont ici présentés en fonction de la distribution Signal+Bruit (courbe de droite) ou Bruit seul (courbe gauche).. Figure tirée de Stanislaw. H et Todorov.N- Behavior Research Methods, Instruments, & Computers, 1999.....	6
Figure 2 : Model de drift diffusion (reproduit de Ratcliff et al 2004).....	10
Figure 3: Exemples de stimuli KPA.....	14
Figure 4 : A. Représentation du TR et de la durée de fixation en fonction de la force du mouvement et du pourcentage de bonne réponse dans la tâche de détection de direction du mouvement. B. Effet de la force du mouvement (% de cohérence) sur le temps de réaction en ms. Figure tirée de Roitman et Shadlen,2002.	17
Figure 5 : Temps de réaction et précision en fonction de la force du mouvement (Palmer et al 2005).. ..	18
Figure 6: Modèle avec un seul accumulateur proposé par Palmer et al., (2005).....	19
Figure 7: Temps de réaction et taux de réussite pour les tâches avec stimuli KPA de type « Narrow »ohérence" et « Brownian drift ». (E.Lam, JF Kalaska 2012).....	29
Figure 8: Modèle à deux accumulateurs proposé par Mazurek Ditterich et Shadlen, 2003.....	36
Figure 9 : Tâche de détection des points en mouvements, identification du temps de réaction (TR). ..	45
Figure 10: Tâche de détection des mouvements cohérents.	45
Figure 11: Condition 30/30, exemple tiré du Tableau 2.....	49
Figure 12 : Mesure de l'énergie du mouvement dans les stimuli KPA pour chaque condition pour chaque type de stimuli (V6 et V8). Les trois valeurs de cohérence de base (0, 15, 30) sont représentées au-dessus de chacune des courbes pour les 2 stimuli.....	52
Figure 13: Les temps de réaction moyens (A, B, E, F) et le taux de bonnes réponses (C, D, G, H) sont fortement modulés par les valeurs de cohérence nette à tous les niveaux de cohérence de base; pour un même bloc de distribution des stimuli V6 (rouge) et V8 (bleue):	58
Figure 14: Résultats obtenus pour les 4 sujets restants de la première partie du projet (S3, S4, S5, et S6) : leurs temps de réaction ainsi que leur taux de succès en fonction des pourcentages de cohérence nette sont présentés pour les deux versions V6 et V8.....	63
Figure 15: Temps de réaction moyens (A, C) et le taux de bonnes réponses (B, D) en fonction des versions 6 et 8 distribuées dans des blocs séparés pour S7, S9, S10 et S11. Ces 4 sujets ont des	

résultats presque similaires et leurs données sont très bonnes pour l'interprétation des analyses.....	69
Figure 16: Résultats obtenus pour les deux autres sujets restants (S8 et S12) de la deuxième partie du projet : leurs temps de réaction ainsi que leurs taux de succès en fonction des pourcentages de cohérence nette sont représentés pour les deux versions V6 et V8.	73
Figure 17: Moyenne des temps de réaction pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de <u>cohérence nette</u> (0-30%) chez tous les Sujets (n=6), commune à toutes les valeurs de cohérence de base.	88
Figure 18 : Moyenne des temps de réaction pour V6 et V8, pour chaque valeur de <u>cohérence de base</u> (0-30%) chez tous les Sujets (n=6).....	89
Figure 19 : Analyse essai par essai des temps de réaction et choix des cibles des Sujets 1, 2, 7, 9, 10 et 11, en fonction du vrai stimulus directionnel net dans chaque essai pour les 15 conditions de mouvements dans V6.....	102
Figure 20: Histogramme des fréquences des réponses choisies (bonnes -> rouge ; mauvaises -> noir) en fonction de la direction net du signal V6 dans chacun des essais. Pour les sujets 1, 2, 7, 9, 10 et 11.....	109
Figure 21: Variabilité des temps de réaction dans les deux versions de stimuli : V6 et V8 pour S1, S2, S7, S9, 10 et S11, et chez l'ensemble de ces 6 sujets.....	112
Figure 22 : Variance des temps de réaction pour le stimulus V8 et V6 en fonction des différentes valeurs de base et de cohérence nette pour les Sujets du 1 ^{er} groupe : S1 à S6.....	118
Figure 23 : Variance des temps de réaction pour le stimulus V8 et V6 en fonction des différentes valeurs de base et de cohérence nette pour les Sujets du 2 ^{eme} groupe : S7 à S12.....	125
Figure 24 : Variance de l'énergie du mouvement image par image en fonction des valeurs de cohérence nette	131
Figure 25 Analyse des réponses des réponses des sujets 1, 2, 7, 9, 10 et 11, en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour les stimuli V6 et V8.	134
Figure 26 : Observation de tendances au cours des sessions.	146
Figure 27: Taux de bonnes réponses au cours des sessions, observation d'une tendance croissante dans les résultats.	147
Figure 28: Relation entre les temps de réaction et les taux de bonnes réponses, chez le Sujet 1(A), et l'ensemble des sujets (B).....	148

Liste des Tableaux :

Tableau 1 : Les 15 conditions de mouvements : a/b, avec a : pourcentage de points à Gauche, et b : pourcentage de points à Droite.....	48
Tableau 2: Exemple détaillé pour différents stimuli avec un signal composé de 20 points par image.....	49
Tableau 3: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de <u>cohérence nette</u> (0-30%) chez le Sujet 1, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.....	78
Tableau 4 : Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de cohérence nette (0-30%) chez le Sujet 2, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.....	79
Tableau 5: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de <u>cohérence nette</u> (0-30%) chez le Sujet 7, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.....	80
Tableau 6: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de <u>cohérence nette</u> (0-30%) chez le Sujet 9, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.....	81
Tableau 7: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de <u>cohérence nette</u> (0-30%) chez le Sujet 10, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.....	82
Tableau 8 : Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de <u>cohérence nette</u> (0-30%) chez le Sujet 11, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.....	83
Tableau 9 : Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de <u>cohérence de base</u> (0-30%) chez le Sujet 1.....	84
Tableau 10 : Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de <u>cohérence de base</u> (0-30%) chez le Sujet 2.....	84
Tableau 11: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de <u>cohérence de base</u> (0-30%) chez le Sujet 7.....	85
Tableau 12: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de <u>cohérence de base</u> (0-30%) chez le Sujet 9.....	85
Tableau 13: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de <u>cohérence de base</u> (0-30%) chez le Sujet 10.....	86

Tableau 14: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de <u>cohérence de base</u> (0-30%) chez le Sujet 11.....	86
Tableau 15: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de <u>cohérence nette</u> (0-30%) chez tous les Sujets (n=6), commune à toutes les valeurs de cohérence de base.....	87
Tableau 16: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de <u>cohérence de base</u> (0-30%) chez tous les Sujets (n=6).....	87
Tableau 17: Analyse ANOVA des temps de réaction pour tous les sujets (S1, S2, S7, S9, S10, S11), pour les 5 <u>valeurs de cohérences nettes</u> entre les stimuli V6 et V8.....	90
Tableau 18 : Analyse ANOVA, comparaison des différentes moyennes de TR pour les différentes <u>valeurs de cohérences nettes</u> entre les stimuli V6 et V8 pour tous les sujets (S1, S2, S7, S9, S10, S11).....	90
Tableau 19 : Analyse ANOVA des temps de réaction pour tous les sujets (S1, S2, S7, S9, S10, S11), pour les 3 <u>valeurs de cohérences de base</u> entre les stimuli V6 et V8.....	91

Liste des abréviations :

Abréviations neurophysiologiques et mathématiques:

	<i>Fr.</i>	<i>Eng.</i>
Aire <u>MT</u>	Aire visuelle temporelle médiane	Median temporal area
E (t)	Preuve	Evidence
DV	Variable de décision	Decision variable
LIP	Aire associative sensorimotrice du lobe pariétal – Cortex intrapariétale latéral	Lateral Intraparietal Cortex
LR	Rapport de Vraisemblance	Likelihood ratio
KPA	Kinématogramme de points aléatoire	Random-dot kinematograms
TR	Temps de réaction	Reaction Time
SA	Analyse Séquentielle	Sequential Analysis
ANOVA	Analyse de la variance	Analysis of variance

Notations Mathématiques :

d'	Index discriminatif de sensibilité
\log	Logarithme
z	Z-score
P_{DC}	Probabilité de détection correcte
P_{FA}	Probabilité de fausse alarme
T_{er}	Moyenne de la composante non décisionnelle du TR

Remerciements :

Je remercie le Dr John F. Kalaska de m'avoir permis de mener ce projet entièrement à bien et de m'avoir offert cette grande opportunité. Je le remercie pour sa totale confiance, et pour avoir su comment superviser mes travaux afin qu'ils puissent se réaliser entièrement. Je le remercie aussi pour l'aide intégrale qu'il m'a apportée pour la réalisation de ce mémoire. Et je le remercie aussi pour sa grande humanité, ainsi que pour sa sympathie et gentillesse au sein du laboratoire.

Je souhaite remercier Edmund Lam, qui m'a aidé à réaliser mon projet et à surmonter les difficultés que j'ai pu rencontrer tout au long de celui-ci, notamment lors de la programmation du test mais aussi pour toute la partie informatique qui constitue une partie essentielle de ce dernier. Son aide a été d'une très grande utilité pour moi et je souhaite l'en remercier.

Des remerciements aussi à Stéphanie Durocher et Lucie Luneau, qui sont des étudiantes du laboratoire du Dr Kalaska, pour leur sympathie et leur soutien moral au sein du laboratoire.

Des remerciements à Caroline Paquet la technicienne du laboratoire, ce fut un réel plaisir de travailler avec eux tous, des remerciements sincères, pour cette expérience qui me marquera dans mon parcours universitaire et professionnel.

Un remerciement tout particulier aux membres de mon Jury, le Dr Elaine Chapman, Julie Messier, et mon directeur John Kalaska pour leur grande et précieuse aide !

Mille mercis !

Introduction

Mise en contexte :

Ce projet de recherche vise à étudier le processus de la prise de décision visuo-motrice, que nous définissons ici comme le processus qui fait intervenir les structures neuronales centrales afin d'effectuer un lien entre la perception des stimuli sensoriels et l'action. Plusieurs travaux qui cherchent à comprendre ce mécanisme sont menés à divers niveaux allant de l'analyse comportementale des réponses des sujets aux indices visuels qui guident l'action, jusqu'à la modélisation computationnelle des mécanismes de traitement d'information sensorielle à la base de la prise de décision de l'action à exécuter.

Dans ce projet, les sujets observent des stimuli visuels composés d'un certain nombre de points qui apparaissent en bougeant soit de façon cohérente dans l'une ou l'autre des deux différentes directions: gauche ou droite, soit de façon aléatoire. Ces stimuli de mouvements visuels sont appelés dans la littérature des «Kinématogrammes de points aléatoires» (stimuli KPA ; en Anglais « random-dot kinematograms », RDK) (Williams et Sekuler 1984 ; Watamaniuk et al., 1989; Watamaniuk et Sekuler 1992 ; Newsome et al., 1989, 1990; Britten et al., 1992, 1995; Celebrini et Newsome, 1994 ; Barlow et Tripathy, 1997 ; Pilly et Seitz 2009). La tâche de nos sujets, consistait à détecter la direction nette du mouvement des points (soit à gauche ou à droite) et à rapporter leur décision en effectuant un mouvement avec leur main dans l'une ou l'autre des deux directions pour placer le curseur de l'ordinateur à l'intérieur d'une cible correspondant à la direction choisie.

Le but plus spécifique de ce projet a été d'évaluer l'effet de la variabilité d'un instant à l'autre des stimuli sensoriels observés, sur la capacité des sujets humains à détecter la direction du mouvement dans un stimulus visuel afin de choisir entre deux cibles à l'aide des mouvements du bras.

Dans ces travaux, nous éliminerons l'une des sources potentielles de variabilité d'origine périphérique: celle de la variabilité du nombre des pixels qui bougent de façon cohérente entre les images consécutives des stimuli KPA.

En effet, il y avait plusieurs sources de variabilité dans l'input sensoriel qui provenaient des stimuli KPA : telles que le nombre de points qui portaient exactement chacun des signaux (cohérent Droit, cohérent Gauche, et aléatoire) dans chaque image, l'identification des points qui portaient les trois différents signaux, ainsi que la localisation de ces points dans l'image, et dans quelle direction ils bougeaient.

Les travaux effectués dans ce projet de recherche ont été motivés par l'étude de Lam et Kalaska (2012) et ont eu pour but dans un premier temps de confirmer, tel que suggéré par Niwa et Ditterich (2008) et par Lam et Kalaska (2012) que la variabilité continue des mouvements cohérents dans les stimuli KPA, module le comportement des sujets.

Ici l'approche a été d'utiliser d'une part des stimuli KPA standards avec une variabilité instantanée du signal: stimuli « V6 ». D'autre part nous avons utilisé des stimuli KPA modifiés pour éliminer la variabilité stochastique, due à la variabilité d'un instant à l'autre du nombre de pixels qui portent le signal cohérent : stimuli « V8 ». Dans ce projet, les stimuli «V6» sont identiques aux stimuli de type «Narrow coherence» de Lam & Kalaska (2012).

Dans un deuxième temps ce projet a aussi eu pour but d'inférer quelle serait l'origine de la variabilité du comportement des sujets, sachant qu'elle peut être d'origines différentes à savoir :

-d'origine périphérique : en particulier la variabilité d'un instant à l'autre de l'identité, de la position et du nombre de pixels qui constituent les éléments de mouvements cohérents dans les stimuli

-d'origine centrale: en particulier due à la variabilité stochastique intrinsèque des réponses des cellules des aires corticales visuelles aux stimuli visuels (Tolhurst et al, 1983; Britten et al, 1996), et au problème de « correspondance » des positions et mouvements apparents des points dans les stimuli séquentielles des stimuli KPA (Barlow & Tripathy, 1997; Tripathy et al, 2012). (cf. Page 41 du texte)

Le projet s'est alors déroulé en deux expériences distinctes. La première expérience utilisait des blocs d'essais dans lesquels les stimuli KPA de type V6 et V8 ont été tous les deux présentés dans une séquence pseudo-aléatoire. Dans la deuxième expérience, les deux types de stimuli ont été présentés séparément dans différents blocs d'essais. La notion de bloc d'essais sera détaillée plus précisément dans la suite du texte.

Des concepts à la base de ce projet de recherche :

Le genre de prise de décision étudié dans ce projet est un procédé qui fait intervenir à la fois les preuves et des valeurs qui engagent vers un type de proposition qui aboutissent à un but

précis dans la formation de la décision (Gold et Shadlen 2007). Ensemble, la théorie de détection du signal (TDS) et l'idée d'analyse séquentielle d'information saillante («la preuve») nous fournissent quelques concepts fondamentaux à notre croyance actuelle de comment se forment les décisions. Elles décrivent en termes de formalismes statistiques et mathématiques des processus de traitement des preuves qui correspondent aux éléments clés de la décision, soit la délibération (analyse des preuves) et l'engagement (la prise de décision basée sur les preuves).

- **La Théorie de détection du signal**

La théorie de détection du signal (TDS) est un modèle mathématique qui cherche à déterminer la fiabilité d'un système de détection lorsqu'il y a du bruit dans les mesures (Green and Swets, 1966 ; Macmillan and Creelman, 1991).

En effet, la TDS décrit un mécanisme par lequel un observateur peut convertir une seule observation sensorielle ou bruyante, sur l'état de l'environnement dans une décision catégorique quant à savoir si oui ou non il y avait un vrai signal à l'observation sensorielle, ou si par contre l'observation ne comprenait que du bruit. En effet, la TDS suppose que chaque observation sensorielle instantanée est bruyante. Notez que dans cette discussion on utilise les termes «bruits» et «bruyants» dans le sens statistique d'un processus qui est stochastique et variable.

En conséquence, chaque observation instantanée pourrait provenir de l'une des deux distributions différentes de valeurs observées : l'une qui est seulement du bruit, et l'autre qui est composée du signal plus bruit (**Figure 1**). Chaque distribution aura une moyenne et une

gamme de valeurs différentes. Si le signal est faible et proche du seuil de détection de l'observateur, les deux distributions des valeurs du bruit seulement et du signal plus bruit se chevauchent largement.

Selon la TDS, l'observateur détermine s'il existe ou non un signal à son observation sensorielle instantanée en estimant la probabilité qui définit que cette observation sensorielle se retrouve à l'intérieur de chacune des deux distributions. Par exemple, si l'observation est à l'une ou l'autre des extrémités non-chevauchantes des deux distributions, l'observateur peut décider avec une forte probabilité que c'est soit le bruit seul ou le signal plus bruit qui est perçu. Toutefois, pour les observations qui tombent dans la zone de chevauchement des deux distributions, la décision est plus difficile car il y a une forte probabilité que l'observateur puisse faire une fausse alarme (décider qu'il y a un signal quand il y a du bruit uniquement) ou une omission (décider qu'il y a un bruit uniquement alors qu'il y a un signal + bruit).

Selon la TDS, pour décider, l'observateur doit établir une valeur appelée d' sur la base de sa connaissance préalable du rapport de vraisemblance pour les deux distributions des observations sensorielles et de leur tolérance aux erreurs : soient omissions ou fausses alarmes. Le paramètre d' est un index discriminatif, et de sensibilité, qui reflète un intervalle de séparation entre la moyenne de distribution des valeurs du Signal et du Signal+bruit, ainsi que l'étendu (la variabilité) de chacune des distributions. Autrement dit, c'est une mesure de la difficulté du problème de détection.

La valeur critique elle, est une valeur seuil pour laquelle le sujet prend sa décision en fonction de sa tolérance à différents types de signaux et en fonction des erreurs.

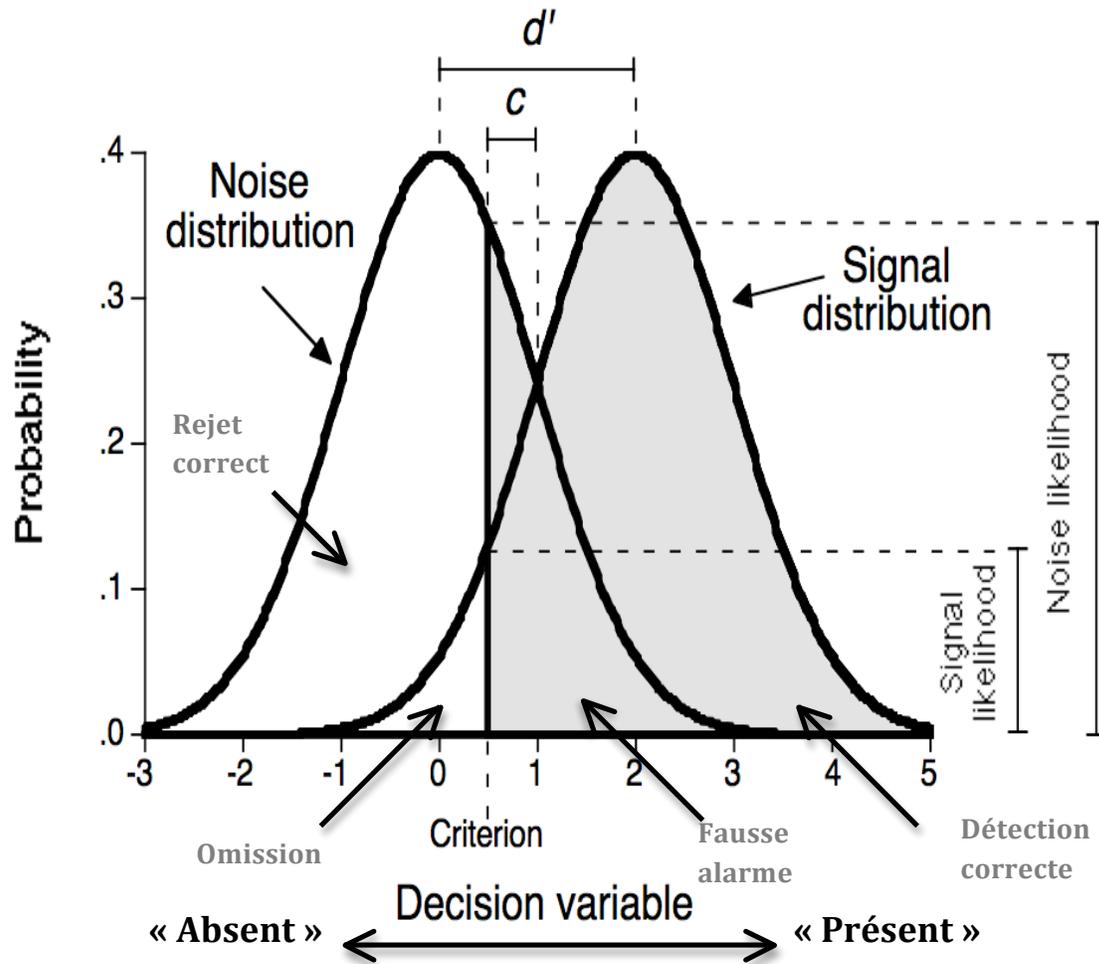


Figure 1 : Les quatre types de réponse possibles selon la TDS sont ici présentés en fonction de la distribution Signal+Bruit (courbe de droite) ou Bruit seul (courbe gauche). Le critère de décision est représenté le long du continuum de la réponse de l'individu, au-dessus de ce critère la réponse de l'observateur est de type « présent », et en dessous de ce critère la réponse est de type « absent ». Le paramètre d' ainsi que la valeur critique (Criterion) sont représentés. c : « fausse alarme ». Figure tirée de Stanislaw. H et Todorov.N- Behavior Research Methods, Instruments, & Computers, 1999.

L'indice d' se calcul à partir de la formule suivante d'après McMillan & Creelman (1991) :

$$d' = z(P_{DC}) - z(P_{FA})$$

avec le d' qui est défini à partir du z : le z -score, qui est l'inverse d'une distribution normale en mathématique et correspond à : $z = (x - \bar{x}) / \sigma$.

De plus, P_{DC} et P_{FA} sont les probabilités de détection correcte et de fausse alarme.

Ainsi d' correspond à la différence des écarts-types entre les détections correctes et les fausses alarmes.

Si la probabilité estimée est supérieure au critère, l'observateur doit décider que l'observation sensorielle est venue du signal plus bruit. Si elle est inférieure à ce critère, l'observateur doit choisir le bruit seulement.

En conséquence, si la valeur critique est fixée à une valeur élevée, l'observateur aura tendance à faire moins de fausses alarmes mais plus d'omissions. Et vice versa, si la valeur critique est faible, l'observateur fera moins d'omissions, mais plus de fausses alarmes.

Ainsi la TDS permet de mesurer la performance du sujet par le nombre de détections correctes mais aussi en comptabilisant les détections manquées et les fausses alarmes (ce sont les cas où le sujet a cru détecter un stimulus ou une différence entre deux stimuli alors qu'il n'y en avait pas), elle permet d'obtenir un indice du rapport sensibilité/spécificité des capacités de détection d'un individu donné. On peut dès lors identifier deux types de sujets:

- le « sujet téméraire » : Fausses Alarmes importantes -> ayant tendance à dire "j'ai vu" même s'il n'est pas sûr de lui ; il est tolérant au risque: faible faux négatifs (erreur de type I) mais fait plus de faux positifs (erreur de type II);
- le « sujet réservé » : Fausses Alarmes peu nombreuses -> réticent à rapporter qu'il a vu un signal dont il n'est pas sûr ; il est aversif au risque : fait plus de faux négatifs (erreur de type I) et de faible faux positifs (erreur de type II).

La TDS explique comment un observateur peut utiliser une seule observation sensorielle pour prendre une décision en estimant le rapport de vraisemblance (LR= likelihood ratio) pour les deux choix et la manière dont les sujets peuvent ajuster le processus de décision en déterminant sa nature et évaluer les bon choix versus les choix incorrects.

Cependant, la TDS n'explique pas quand est ce que le sujet prend sa décision. En particulier, elle n'explique pas clairement pourquoi le sujet prend une décision rapide quand le signal est fort, mais prend beaucoup plus de temps lorsque le signal est proche du seuil de détection, car la TDS suppose que le sujet peut prendre une décision basée sur une observation sensorielle unique qui serait proche de la valeur critique.

▪ **L'analyse séquentielle**

L'analyse séquentielle (SA) est une extension logique de la TDS (Gold et Shadlen, 2007), qui explique comment un sujet prend une décision en accumulant de multiples observations sensorielles sur une période de temps. Semblable à celle de la TDS, la SA suppose que le sujet

estime que le rapport de vraisemblance d'une observation sensorielle instantanée donnée provient d'une des deux distributions de preuves sensorielles pour deux choix différents.

Par contre, contrairement à la TDS, la SA suppose que le sujet continue à accumuler ces estimations du rapport de vraisemblance (LR) pour chaque observation sensorielle séquentielle en les ajoutant à un accumulateur, appelée variable de décision (DV). En effet, le sujet continue à ajouter (intégrer) les estimations du LR des échantillons séquentiels de données jusqu'à ce que la DV sensorielle atteigne l'une des deux valeurs de critère («seuil de décision») correspondant aux deux choix. À ce moment, le sujet arrête d'accumuler des preuves et prend une décision pour l'un des deux choix en fonction du critère lié à la DV.

Lorsque le signal sensoriel est fort de tel façon à ce qu'il semble y avoir un rapport signal-bruit élevé dans chaque observation sensorielle, la SA prévoit que les sujets vont prendre leur décision rapidement et avec peu d'erreurs. En revanche, lorsque le signal est faible, de sorte qu'il y a un faible rapport signal-sur-bruit dans chaque échantillon séquentiel de preuve sensorielle, le sujet devra continuer à prélever des échantillons sensoriels pour une plus longue période de temps avant que la DV traverse l'une des deux bornes de décision, et aura plus de chances de faire une erreur parce qu'il y a proportionnellement plus de bruit dans chaque échantillon de preuve sensorielle.

- **Le modèle de « diffusion-dérivée » (« drift diffusion »)**

Roger Ratcliff et ses collègues ont montré que le processus d'intégration des éléments de preuve sensorielle, bruyants à travers le temps dans le modèle de la SA, peut être décrit très clairement par la description mathématique formelle d'un déplacement aléatoire («Brow-

nian») d'une particule dans l'espace entre deux bornes. Par conséquent cette classe de modèle du processus de la prise de décision est souvent appelée le modèle de « drift diffusion » ou « diffusion-dérive » (Ratcliff, 1979; Ratcliff & Rouder 1998; Ratcliff & Smith, 2004; Smith et Ratcliff 2004) (**Figure 2**).

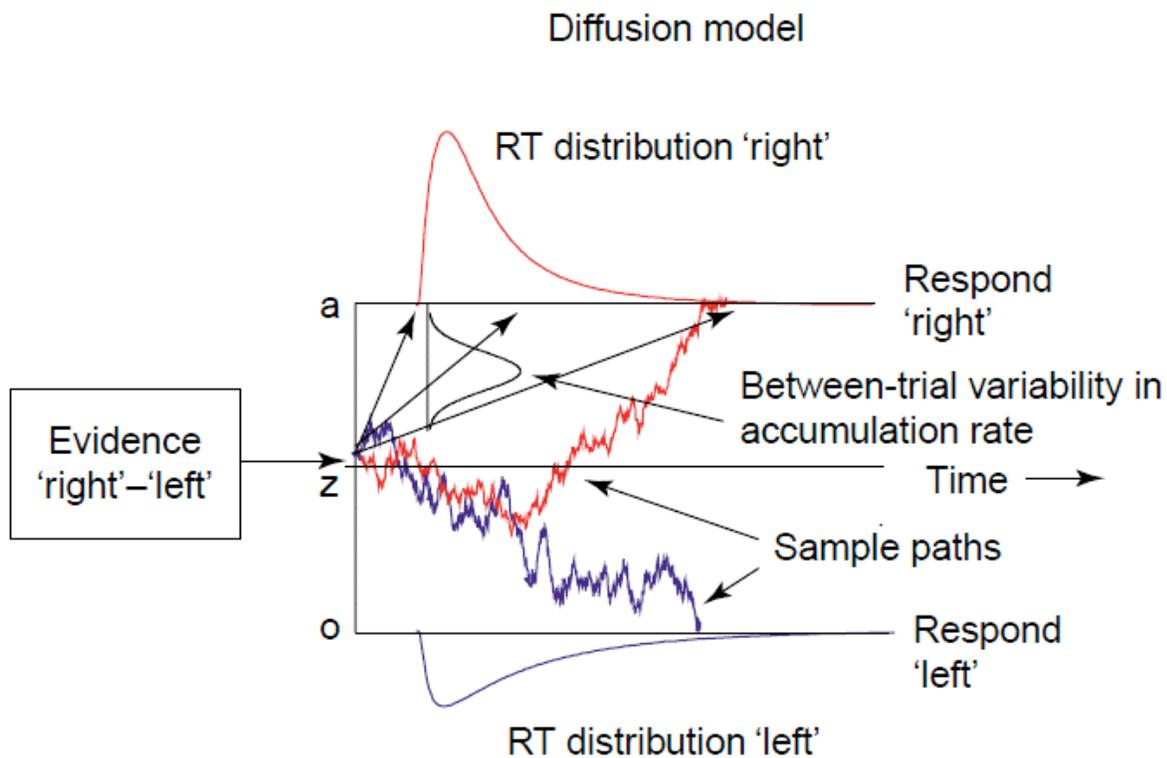


Figure 2 : Model de drift diffusion (reproduit de Ratcliff et al 2004). Les voies de l'échantillon représentent les fluctuations d'instant en instant de la preuve favorisant les réponses à droite (rouge) et à gauche (bleu). Le processus commence à la valeur z et accumule des preuves jusqu'à ce qu'il atteigne l'un des deux critères: o et a . Si le critère supérieur (a) est atteint en premier la réponse «droite» est réalisée; si le critère inférieur (o) est atteint en premier, une réponse «gauche» est faite. Les fluctuations d'un instant à l'autre dans les voies de l'échantillon reflètent le bruit dans le processus de décision.

Ce modèle suppose que l'estimation du LR est basée sur la différence de la preuve (la preuve nette) pour les deux choix, soient : preuve à «gauche» - preuve à «droite». La valeur de la « preuve nette » varie d'un instant à l'autre dû à la variabilité instantanée dans le stimulus sensoriel et à la variabilité stochastique de la décharge des neurones qui traitent les signaux sensoriels. De plus, le taux moyen d'accumulation varie de façon aléatoire d'essai en essai à cause de la variabilité et de la qualité de l'information dans le stimulus : par exemple si le stimulus est fort ou faible. Le modèle de diffusion-dérive présume donc que chaque décision est sujette à différentes sources de variabilité pendant un essai donné d'une tâche de prise de décision et aussi entre différents essais de la tâche. Selon le modèle, la durée du processus de prise de décision et la probabilité de différents choix dépendent entre autre de la grandeur relative du signal net versus le bruit instantané (en effet: le ratio signal/bruit).

Selon le modèle, un autre facteur qui a une importance primordiale dans le processus de prise de décision est la séparation entre deux bornes décisionnelles, qui détermine la quantité de preuves accumulées par la DV nécessaire pour dépasser l'une ou l'autre des bornes afin de prendre la décision correspondante. Le sujet peut moduler cette séparation selon le contexte et les exigences d'une tâche. Par exemple, si la précision de la décision est plus importante que sa durée, on peut agrandir la séparation entre les bornes. Si par contre, les exigences de la tâche favorisent la vitesse plutôt que la précision des décisions, on peut réduire la séparation entre les bornes, nécessitant en conséquence moins de preuves accumulées avant d'arriver à une décision.

D'autres sources qui font varier le comportement de façon importante sont l'emplacement du point de départ du processus d'accumulation et la durée de la composante de non-

décision qui correspond au temps nécessaire pour l'encodage du stimulus avant que la décision soit prise et pour l'exécution de la réponse avant d'estimer le LR.

Selon le modèle, le temps de réaction TR comprend deux composants, soit le temps de décision et le temps de « non-décision » (Ratcliff et Tuerlinckx, 2002). En effet le temps de « non-décision » ou encore la composante non-décisionnelle du modèle correspond à l'encodage du stimulus pour extraire les informations saillantes menant à la décision, et au délai entre le moment de prise de décision et l'initiation de la réponse motrice choisie, qui sont représentés dans le modèle par une variable aléatoire unique. On présume que le temps « non-décisionnel » varie entre les essais, mais dans certains modèles computationnelles, il est fixé aux valeurs moyennes estimées.

De plus la durée du temps de décision dans chaque essai est déterminée par le processus d'accumulation des preuves pour et contre les deux choix.

Le modèle suggère une variabilité entre les essais dans :

- le niveau d'accumulation de la preuve (« taux de dérivation »)
- le point de départ de l'intégration
- le temps « non-décisionnel » qui varie dans un intervalle délimitée par le T_{er} (moyenne de la composante non décisionnelle du TR) et le S_t (intervalle de distribution rectangulaire de la composante non décisionnelle du TR) ; (Ratcliff et Smith; 2004).

La version du modèle de diffusion-dérive de Ratcliff assume que l'intégration est parfaite, c'est à dire qu'il y a eue mémorisation parfaite de toute les preuves observées et accumulées

pendant la durée de l'essai. Cependant, d'autres modèles affirment que l'intégration (mémoire) n'est pas parfaite : il y aurait une « faille » dans l'accumulation des preuves par la DV, comme la DV a une fuite qui permet une perte des preuves déjà accumulées par la DV (Busemeyer & Townsend, 1993; Usher & McClelland, 2001; Smith, 1995, 2000). En conséquence, au fur et à mesure que l'accumulation des preuves continue, la valeur actuelle de la DV reflète de moins en moins les preuves accumulées au début d'un essai et est de plus en plus déterminée par les preuves sensorielles les plus récentes. Selon ces versions du modèle de diffusion-dérivée avec une DV qui fuit, les premières preuves observées ont alors moins d'impact sur la décision au fur et à mesure du temps, et à l'inverse les preuves les plus récentes dans le temps ont un plus fort impact sur la décision. En effet ce sont des modèles qui prétendent que le taux de fuite dans le processus de décision est très élevé et par conséquent, il n'y a pas une accumulation importante de preuves à travers le temps.

Par exemple, le modèle de « urgency gating » de Cisek et al., 2009 est décrit de tel sorte que : la DV a une très faible mémoire, elle aurait une forte fuite comme mentionné ci-dessus. De plus, la valeur de la DV à chaque moment est déterminée par un multiple de l'interaction entre la preuve instantanée et un signal « d'urgence », qui augmente fortement au fil du temps lors d'un essai. Toujours dans ce même modèle il est admis que: si la preuve est forte, alors la DV va traverser rapidement la valeur seuil de décision, même si le gain du signal d'urgence est faible au début d'un essai. Mais par contre si la preuve est faible, alors la DV ne peut pas traverser la valeur du seuil de décision jusqu'à ce que le signal d'urgence augmente et atteigne une plus grande valeur. Par conséquent, au fur et à mesure que le temps avance lors d'un essai, la décision devient de plus en plus dépendante de la force du signal d'urgence

et de la qualité de la preuve la plus récente.

- **Perception de la direction du mouvement dans les stimuli visuels : «Kinémogramme de points aléatoires»**

Le modèle de diffusion-dérivée de Ratcliff a été très influent dans le domaine et est à la base de nombreuses études portant sur la prise de décision. Par exemple, Britten, Movshon, Newsome, Shadlen et leurs collègues ont fait une longue série d'études de prise de décision sensorielles décrivant la décision entre deux directions de saccades oculaires selon la direction du mouvement des stimuli visuels. Ils ont utilisé une distribution aléatoire de points (KPA) pour leurs stimuli sensoriels.

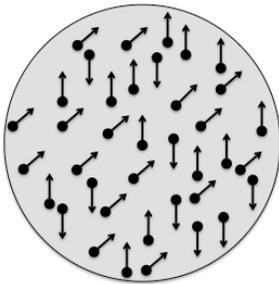


Figure 3: Exemples de stimuli KPA.

Les KPA sont une classe de stimuli visuels utilisés pour comprendre comment les diverses signaux simultanés de mouvements locaux sont intégrés dans le temps et à travers l'espace pour former une perception du mouvement visuel global (Williams et Sekuler 1984; Wata-

maniuk et al., 1989 ; Watamaniuk et Sekuler 1992, Pilly et Seitz 2009 ; Jazayeri & Movshon 2006 , 2007). Un tel stimulus se compose d'une population d'éléments similaires (des points) qui se déplacent soit de façon cohérente (dans la même direction) ou aléatoire. Il exige l'intégration globale du mouvement à travers plusieurs points (Williams et Sekuler 1984; Watamaniuk et al., 1989; Watamaniuk et Sekuler 1992, Pilly et Seitz 2009 ; Jazayeri & Movshon 2006 , 2007; Newsome et al., 1989, 1990; Britten et al., 1992, 1996; Celebrini and Newsome 1994 ; Barlow et Tripathy,1997).

De plus, les seuils de détection de la présence et de la direction de mouvement cohérent sont déterminés par la manipulation expérimentale des facteurs telles que la durée d'observation des stimuli, et la mesure du pourcentage de points nécessaires pour la détection précise de mouvement cohérent ou pour la discrimination de la direction de déplacement de manière cohérente (Williams et Sekuler 1984 ; Watamaniuk et al., 1989 ; Watamaniuk et Sekuler 1992 Pilly et Seitz 2009 ; Jazayeri & Movshon 2006 , 2007; Newsome et al., 1989, 1990; Britten et al., 1992, 1996; Celebrini and Newsome, 1994 ; Barlow et Tripathy,1997). Dans la grande majorité de ces études, les participants déclarent par une réponse motrice si le mouvement est dans un sens ou dans l'autre (gauche ou droite, vers le haut ou vers le bas). Très souvent la réponse motrice est une saccade oculaire vers une cible visuelle dans la même direction que la direction du mouvement du stimulus KPA.

Britten et al (1992, 1993, 1996) ont montré que lorsque le mouvement cohérent était fort, les sujets percevaient la direction du mouvement avec un fort taux de réussite et un court temps de réaction (TR). Cependant quand la cohérence est moins évidente les sujets commencent à faire de plus en plus de mauvais choix et de longs TR.

Etudes comportementales et neuronales:

▪ **Etudes comportementales**

Tout d'abord, Williams et Sekuler (1984), Watamaniuk et al (1989), et Watamaniuk et Sekuler (1992) ont utilisé des stimuli dont les points bougeaient dans un très large éventail de directions, et ils ont manipulé différents facteurs pour évaluer comment les sujets pouvaient détecter une direction globale dans un mouvement de points. Ils ont ainsi montré que lorsque la tâche est de discriminer la direction du mouvement, le système visuel intègre le signal visuel sur de longues périodes et de grands espaces.

Dans une autre partie, Britten, Movshon, Newsome, Shadlen et collègues ont utilisé des stimuli RDK avec une seule direction de mouvement net cohérent pour faire le lien entre l'input sensoriel et prise de décision. Ils ont montré que les singes présentent les mêmes patrons de réponses psychophysiques aux stimuli KPA que les sujets humains, à savoir que la précision de la détection de la direction du mouvement, ainsi que la vitesse de décision augmentent en fonction de la force du mouvement du signal visuel (mouvement cohérent). De plus ils ont aussi montré que la durée d'observation est augmentée à mesure que la difficulté de détection du mouvement cohérent augmente.

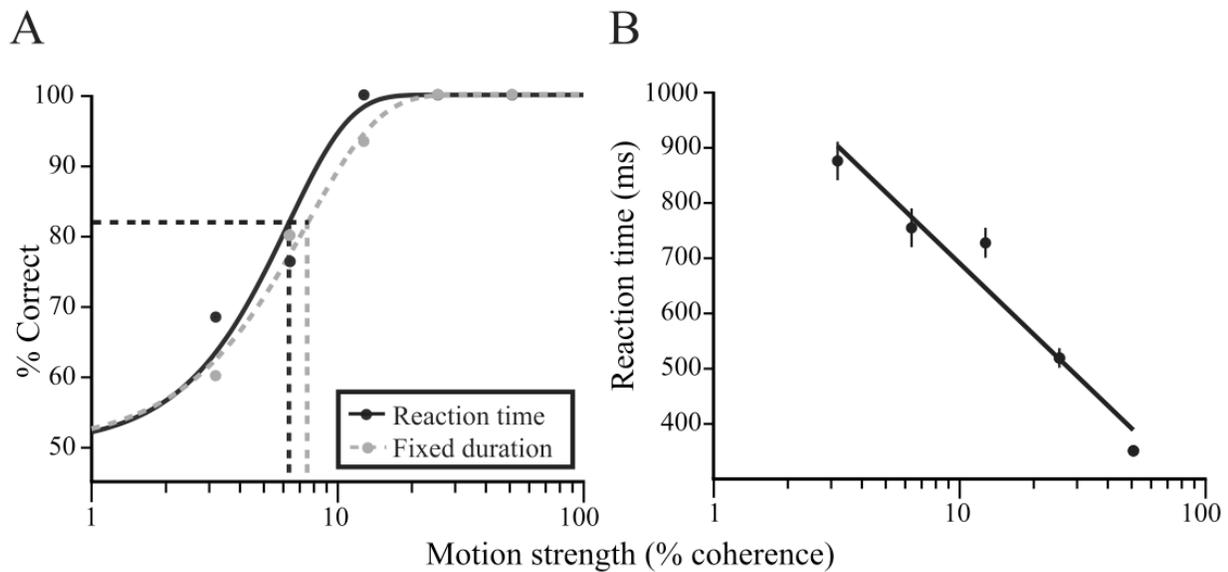


Figure 4 : A. Représentation du TR et de la durée de fixation en fonction de la force du mouvement et du pourcentage de bonne réponse dans la tâche de détection de direction du mouvement. B. Effet de la force du mouvement (% de cohérence) sur le temps de réaction en ms. Figure tirée de *Roitman et Shadlen, 2002*.

Bien que la fonction psychométrique soit bien établie comme étant un outil d'analyse qui permet la relation entre la précision et la force du stimulus, Palmer et al (2005), à travers leurs travaux se sont intéressés à la fonction chronométrique qui décrit la relation entre le TR et la force du stimulus. Ils ont alors supposé un modèle à un seul accumulateur (**Figure 5**) lors de la prise de décision :

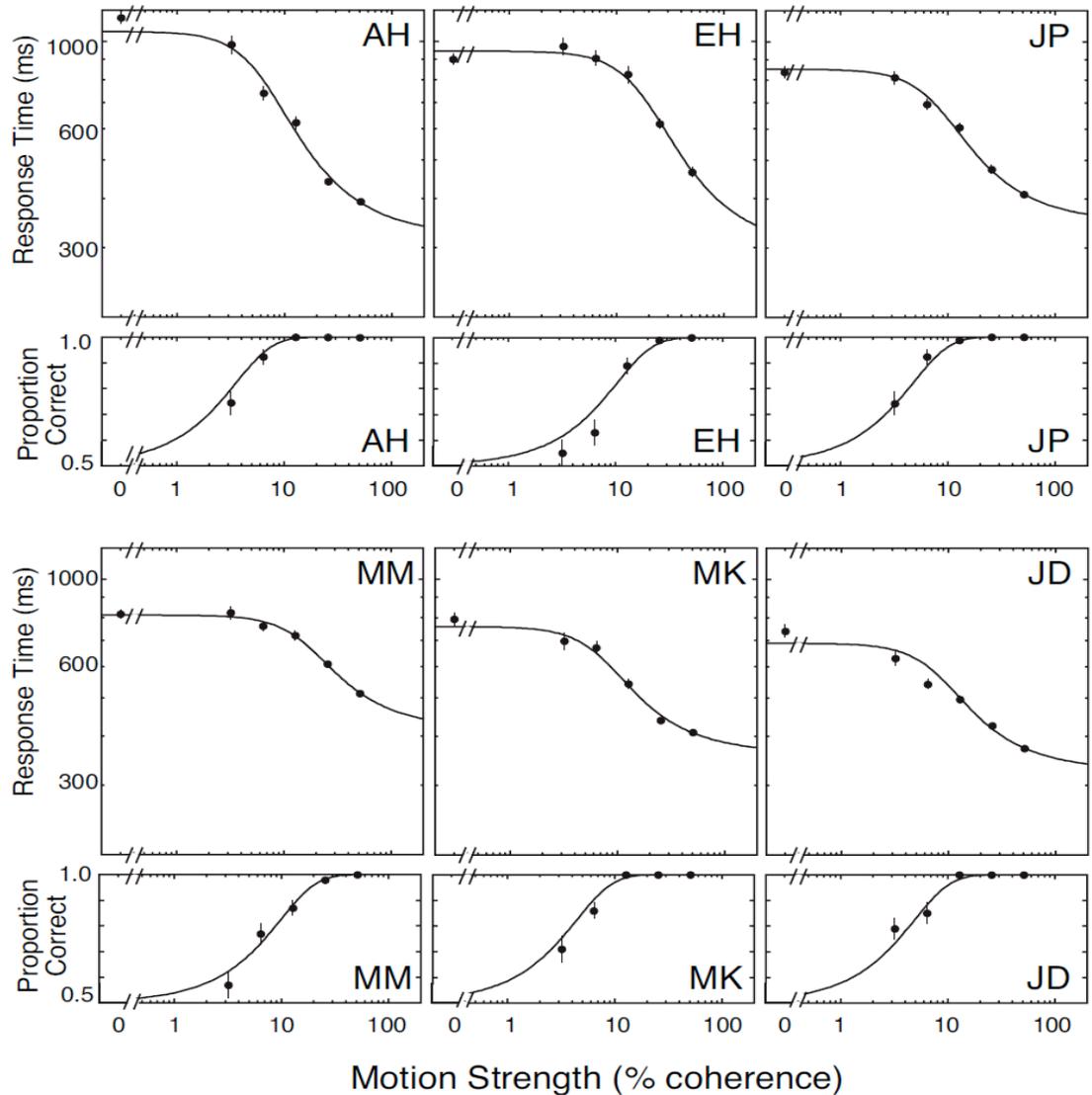


Figure 5 : Temps de réaction et précision en fonction de la force du mouvement (Palmer et al 2005). Le temps de réaction et la précision ont été mesurés en fonction du degré de cohérence du mouvement, dans la tâche de discrimination de points en mouvement. Les résultats ont été ajustés de façon proportionnelle aux prédictions réalisées par le modèle de diffusion. Le temps de réponse et la précision dépendent de la force du mouvement. La figure représente chez les 6 observateurs, le temps de réponse correct moyen en fonction de la force du mouvement (graphiques moitié supérieure de la figure) ; ainsi que la précision en fonction de la force du mouvement (graphiques moitié inférieure de la figure). Les données sont présentées comme des points avec des barres d'erreur. Chez les six observateurs, chaque paire de panneaux représente le temps de réaction, associé à la proportion de réponses correctes en fonction de la force du mouvement sur une échelle logarithmique. Les courbes obtenues décrivent les fonctions prévues par le modèle de diffusion proportionnel au taux mieux adapté.

Il faut souligner que leur modèle (Palmer et al, 2005), suppose un seul accumulateur qui dérive entre deux bornes de décision avec des valeurs fixes comme dans les versions originales de Ratcliff et al. De plus, la DV nette des preuves accumulées correspond à la différence de probabilité d'obtenir les deux choix.

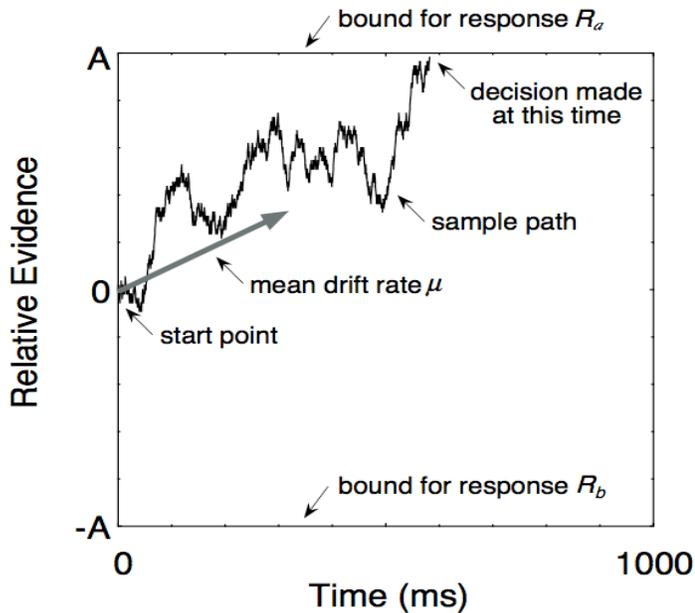


Figure 6: Modèle avec un seul accumulateur proposé par Palmer et al., (2005). Ce modèle illustre l'accumulation de preuves qui sous-tend la décision de la perception de l'échantillon. À chaque essai, les preuves en faveur d'une réponse ou d'une autre sont accumulées en fonction du temps. Pour chaque stimulus visuel particulier, il y a une accumulation de preuves de type « bruit » paramétrée par le taux moyen d'accumulation. Une décision est prise lorsque le processus atteint l'une des limites.

Palmer et al., (2005) ont décrit une théorie de la prise de décision perceptive basée sur un modèle de diffusion avec un seul accumulateur (Figure 6). Ici, une décision est basée sur l'accumulation de preuves sensorielles au fil du temps jusqu'à une valeur seuil. Dans une sé-

rie d'expériences psychophysiques chez l'humain, ils ont montré quels étaient l'effet de cette théorie sur le temps de réponse et la précision des sujets en fonction de la force du signal (pourcentage de mouvements cohérents). Leurs résultats ont alors montré un lien étroit lien du temps de réaction et de la précision en fonction de la force du mouvement. (Figure 6). En d'autres termes ils ont obtenu des courbes sigmoïdes qui décrivent les fonctions prévues par le modèle de diffusion : le temps de réaction ainsi que le taux de bonne réponse varient en fonction de la force du mouvement cohérent. (**Figure 6**).

Mazurek et al.,(2003), ont montré que le processus d'accumulation d'informations au fil du temps pouvaient sous-tendre les décisions concernant la direction du mouvement dans un kinématogramme de points aléatoire. Pour cela ils ont développé un modèle computationnel du processus de décision en utilisant un groupe de neurones qui décharge de la même façon que des neurones enregistrés dans le cortex visuel (aire MT ou V5) et dans l'aire associative sensorimotrice du lobe pariétal (LIP). Leur modèle explique la variabilité des mesures comportementales et physiologiques obtenues chez le singe. De plus ils supposent que le signal d'entrée jusqu'aux accumulateurs provient de deux populations de neurones sensoriels MT, qui signalent la force du mouvement des points dans les deux directions opposées : un neurone et un anti-neurone paire, et que le signal de preuve accumulé par la DV est la différence entre l'activité du neurone et l'anti-neurone, c'est-à-dire, la preuve nette pour l'une l'autre des deux directions de mouvement visuel et de saccade.

D'autre part, Ditterich (2006) a analysé de nouveau les données comportementales et neuronales de l'étude de Roitman et Shadlen (2002). Il en a conclu que le modèle de drift diffusion pourrait mieux expliquer les données de Roitman et Shadlen (2002) si on présume que

le seuil décisionnel n'est pas fixe et constant mais plutôt que sa valeur diminue avec le temps, ou par contre qu'un signal d'urgence augmente avec le temps.

Ceci suggère que dans les essais où le sujet prend plus de temps à prendre une décision, le sujet commence donc à diminuer le niveau total de preuve accumulé exigé avant de prendre sa décision. En effet, le sujet accepte une plus haute probabilité d'erreur en fonction du temps afin de réduire ou terminer la période d'accumulation de preuve.

Dans une autre étude, Cisek et al., (2009), dans laquelle ils ont utilisé divers stimuli différents des stimuli KPA standards, ils ont proposé que pour gérer le compromis entre vitesse et précision dans un environnement changeant, le système nerveux doit rapidement évaluer les preuves et augmenter son activité graduellement quand le signal est comparable à un « signal d'urgence ». Les résultats obtenus par Cisek et al (2011), ont montré qu'il y avait une tendance observée chez les sujets humains testés : globalement les décisions étaient prises plus tardivement pour un faible niveau de $E(t)$ (de preuve) et inversement, ces résultats sont fortement en faveur avec le modèle de « l'urgency-gating » et étaient incompatibles avec les modèles d'intégration parfaite du signal. « L'urgency-gating » a des effets similaires au « collapsing bound » : comme un intégrateur pour la fuite, l' « urgency-gating » suggère que la preuve de départ est moins importante que la dernière preuve, quand la preuve est faible. Cela les a conduit à l'hypothèse que peut-être « l'urgency-gating » fait intervenir un mécanisme qui est généralement impliqué dans les tâches de détection du signal et que la raison pour laquelle l'activité neuronale augmente dans de telles tâches est due à l'urgence, et pas à l'intégration du signal (Ditterich 2006).

Cependant, dans chaque étude, les stimuli KPA fournissent un mouvement cohérent dans une seule des deux directions opposées. Or, dans un contexte de mouvements de points aléatoires, c'est à dire avec une cohérence zéro dans la direction opposée, ils n'ont pas fourni un test direct de la prédiction des accumulateurs qui intègrent la preuve nette.

En effet, toutes ces études ont utilisé les stimuli KPA dans chaque essai avec seulement l'une ou l'autre des deux directions possibles de mouvement visuel cohérent et les directions de saccades opposées. De plus comme il n'y avait qu'une seule direction de mouvement cohérent, accompagné de points qui bougeaient de façon aléatoire en arrière plan, le mouvement cohérent total pour une direction correspondait à la direction du signal cohérent net. Enfin, ils supposent que le signal d'entrée jusqu'aux accumulateurs provient de deux populations de neurones sensoriels qui signalent la force du mouvement des points dans les deux directions opposées.

Par opposition, Niwa et Ditterich (2008), dans leurs travaux il fallait faire un choix parmi six cibles potentielles séparées chacune par 60° autour de la circonférence d'un cercle. Ils ont étudié le comportement des sujets humains, pour des mouvements visuels cohérents qui se font simultanément dans trois directions séparées dans l'espace de 120° chacune. Ils ont utilisé différentes combinaisons de degrés de mouvements cohérents dans les trois directions dans chaque essai. La tâche du sujet était d'estimer la direction globale nette de tous les mouvements cohérents et faire une saccade vers la cible correspondante. Leurs résultats ont montré que la performance des sujets a été déterminée principalement par le signal net du mouvement dans chaque stimulus KPA, et non par la valeur absolue du mouvement du sti-

mulus dans chaque direction. Cependant, ils ont également constaté que lorsque la cohérence du mouvement net est faible (c'est à dire lorsque la preuve sensorielle nette n'était pas forte) la performance des sujets a également été influencée par la quantité totale de mouvement cohérent dans les stimuli KPA, en effet les TR étaient plus courts, et les taux de succès plus grands, quand il y avait plus de mouvement cohérent global dans les différentes directions, pour une valeur de signal net donnée.

Niwa et Ditterich (2008) ont suggéré que l'effet du niveau total de mouvement cohérent sur la performance des sujets pourrait refléter l'effet de la plus grande variabilité instantanée relative des stimuli KPA quand il y avait plus de mouvement cohérent, en raison de la nature stochastique de l'algorithme qui a généré les stimuli (Britten et al.,1993). Cependant, ils n'ont pas cherché à vérifier cette explication. En outre, ils n'ont pas non plus testé directement l'hypothèse de neurone/anti-neurone parce qu'encore une fois, ils n'utilisent que le mouvement cohérent dans l'une des deux directions opposées pour chacun des trois axes de mouvement directionnel.

La perception de la direction globale de mouvement visuel évoquée par les stimuli KPA avec différents niveaux de mouvements visuels locaux simultanés dans deux directions simultanées de mouvements opposés :

Les données comportementales et neuronales déjà présentées sont en accord avec les prédictions des modèles de « drift diffusion » qui mentionnent que les accumulateurs intègrent

les preuves nettes instantanément, à savoir la différence entre les signaux fournis par le neurone sensoriel et les populations anti-neuronales. Cependant, comme déjà énoncé auparavant, les stimuli KPA utilisés dans ces expériences, même ceux de l'étude de Niwa et Ditterich (2008), ne sont pas des données probantes et concluantes de l'inférence que les accumulateurs pour la DV, accumulent la preuve nette instantanée, qui est la différence entre les signaux générés par un neurone et son « anti-neurone » avec une direction de mouvement visuel préférée opposée. Leurs stimuli ne présentent jamais différents niveaux de mouvements visuels cohérents simultanément dans les deux directions de mouvement opposées préférées par le neurone et l'anti-neurone.

Les travaux de E. Lam et J.F. Kalaska (2012) utilisent une autre approche. Ils ont testé directement la performance des sujets en réponse aux stimuli KPA qui présentent différentes valeurs du signal de mouvement cohérents dans les deux directions opposées, en plus des autres points qui bougent de façon aléatoire.

Ils ont fait varier la quantité de mouvement cohérent dans les deux directions opposées à la fois, pour fournir une gamme de stimuli à différentes valeurs de cohérences nettes, de 0% à 32%, qui sont imposées sur un « fond » de mouvement cohérent équilibré (« cohérence de base ») dans les deux directions opposées.

Par exemple, un stimulus n'avait pas de mouvement cohérent dans aucune des deux directions (0% / 0%), un autre stimulus avait 32% de cohérence simultanément pour les deux directions (32% / 32%). Dans ce cas, bien qu'il y avait beaucoup de mouvements cohérents, il a été réparti de façon équitable dans les deux directions de telle sorte que le signal cohérent net fut de 0%.

En revanche, un autre stimulus pouvait avoir 32% de mouvement cohérent dans une direction, mais avec 0% de mouvement cohérent dans la direction opposée. Ou encore un autre stimulus avait 64% de cohérence dans une direction, et 32% de mouvement cohérent dans l'autre direction, toujours pour la même condition. En résumé ces deux stimuli avaient différentes quantités absolues de mouvement cohérent de base dans les deux directions, mais la cohérence nette était toujours la même : 32%.

Stimuli KPA de type «Narrow Coherence» et «Brownian drift» :

En plus de manipuler indépendamment les niveaux de cohérence nette et de base des stimuli KPA, Lam et Kalaska (2012) ont créé des mouvements cohérents de deux différentes façons. Pour les deux différents types de stimuli, dans les stimuli 0%/0%, chaque image vidéo contenait 20 points qui se déplaçaient d'image en image dans différentes directions au hasard afin de générer un stimulus KPA avec aucune direction globale de mouvement net. Afin de créer un signal de mouvement cohérent, un certain nombre des 20 points ont été choisis dans chaque image et leurs positions ont été déplacées dans les directions de droite ou de gauche de deux différentes façons.

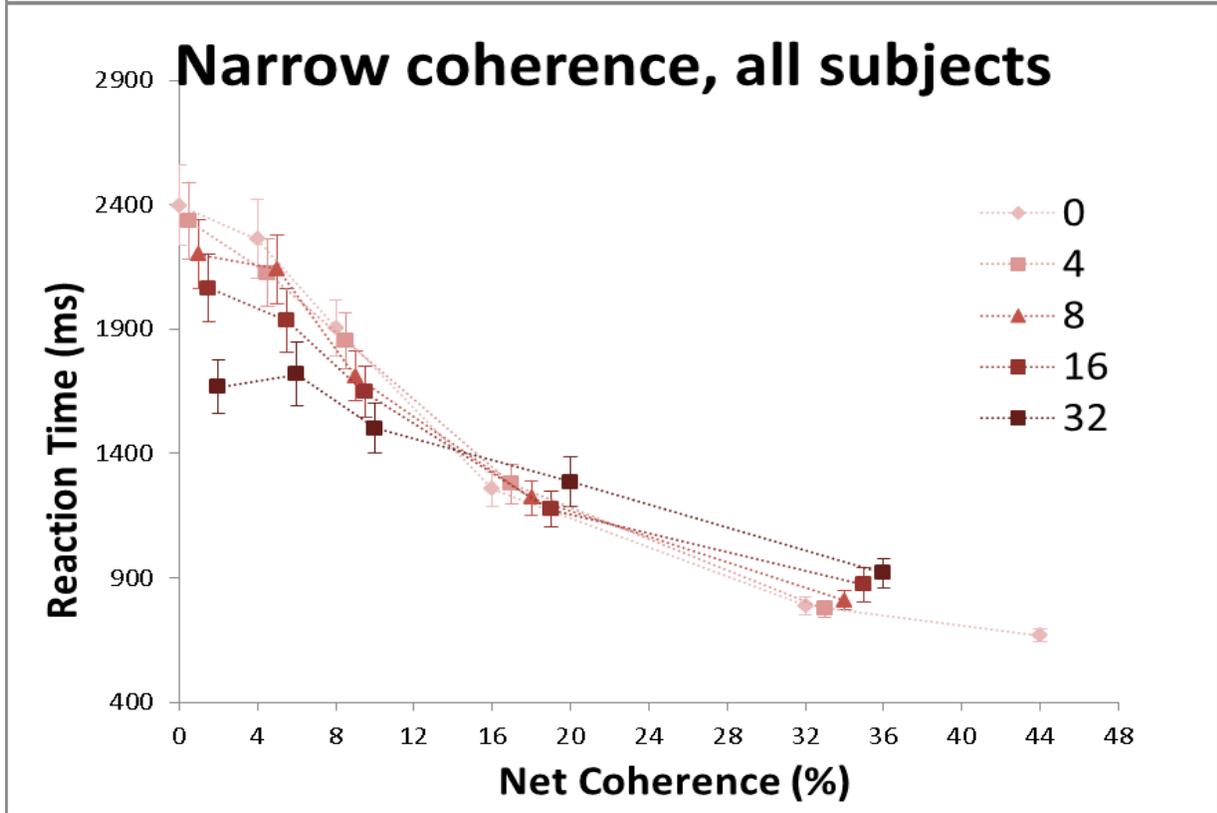
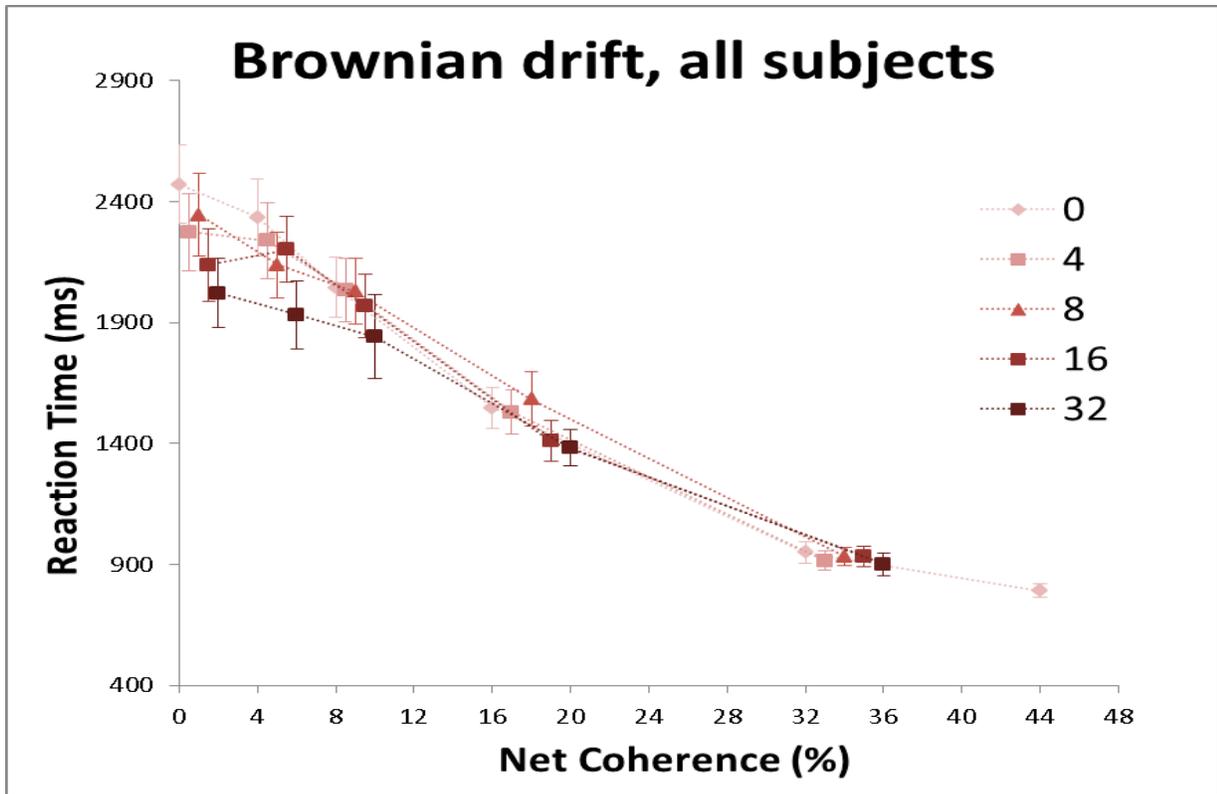
Pour les stimuli « Narrow coherence » les vecteurs de déplacement aléatoires des points sélectionnés étaient remplacés par des vecteurs de déplacements à 0° (pour la droite : D), ou à 180° (gauche : G). Les signaux de mouvement cohérent dans les stimuli KPA de « Narrow Coherence » ont été limités aux deux directions opposées, droite et gauche. Dans ce sens, les mouvements cohérents des stimuli « Narrow Coherence » ressemblent aux stimuli KPA utilisés par Britten, Movshon, Newsome, Shadlen et collègues.

Pour les stimuli «Brownian drift», par contre, le vecteur de déplacement cohérent vers la droite ou la gauche était ajouté au vecteur aléatoire de mouvement déjà assigné à chaque point sélectionné, au lieu de le remplacer. Par conséquent, le signal cohérent prenait la forme d'un biais (« drift ») pour le mouvement des points « Brownien » déjà existants, au lieu que le mouvement soit compris uniquement dans les deux directions droite et gauche. En consé-

quence, les stimuli de type « Brownian drift » ressemblent beaucoup aux stimuli KPA utilisés par Williams et Sekuler (1982), Watamaniuk et al (1989), et Watamaniuk et Sekuler (1992).

Lam et Kalaska (2012) ont montré que pour les deux types de stimuli KPA, le temps de réaction (TR) et les taux de réussites des sujets humains étaient fortement modulés par la preuve du mouvement net cohérent (**Figure 7**). De plus, ils ont montré que les TR étaient également progressivement plus courts pour un niveau de mouvement de cohérence nette faible donné, soit de 0% à 8%, au fur et à mesure que le niveau de cohérence de base augmente. Autrement dit, quand la force du mouvement cohérent net est faible, la performance des sujets est modulée non seulement par la cohérence nette des stimuli mais aussi par le niveau total de mouvement cohérent. Ces résultats sont en accord avec les résultats de Niwa et Ditterich (2008). Cette interaction entre les niveaux de cohérence de base et nette semblerait être plus prononcée pour les stimuli de « Narrow cohérence » que de « Brownian drift » (**Figure 7**).

Ils ont conclu grâce à leurs résultats (**Figure 7**) que le TR ainsi que le taux de réussite étaient principalement modulés par la cohérence nette (différence entre les points qui se déplacent à gauche et à droite) du mouvement comme le rapportait les travaux de Niwa et Ditterich (2008). Ceci appuie plus directement donc l'assomption du modèle de drift-diffusion que les valeurs des DV dans les accumulateurs varient en proportion de la différence nette des preuves pour les deux choix, dans ce cas-ci la différence entre les mouvements cohérents dans les deux directions opposées, plutôt qu'en fonction des valeurs absolues de mouvements cohérents.



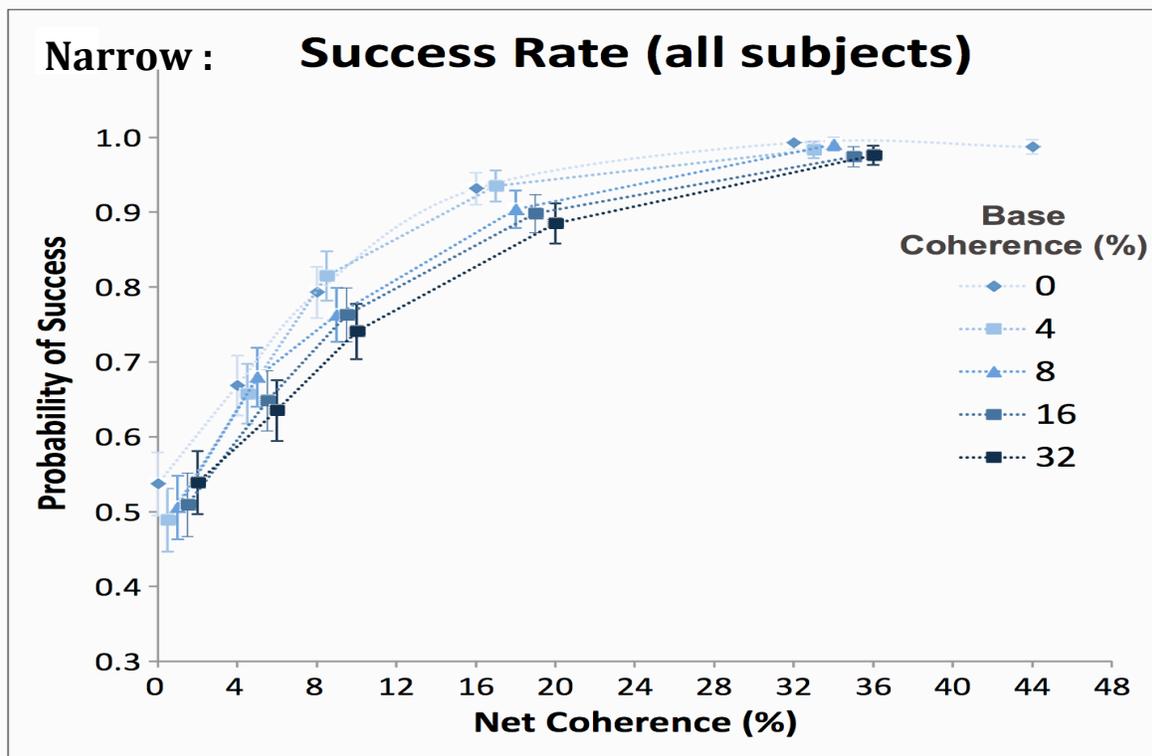
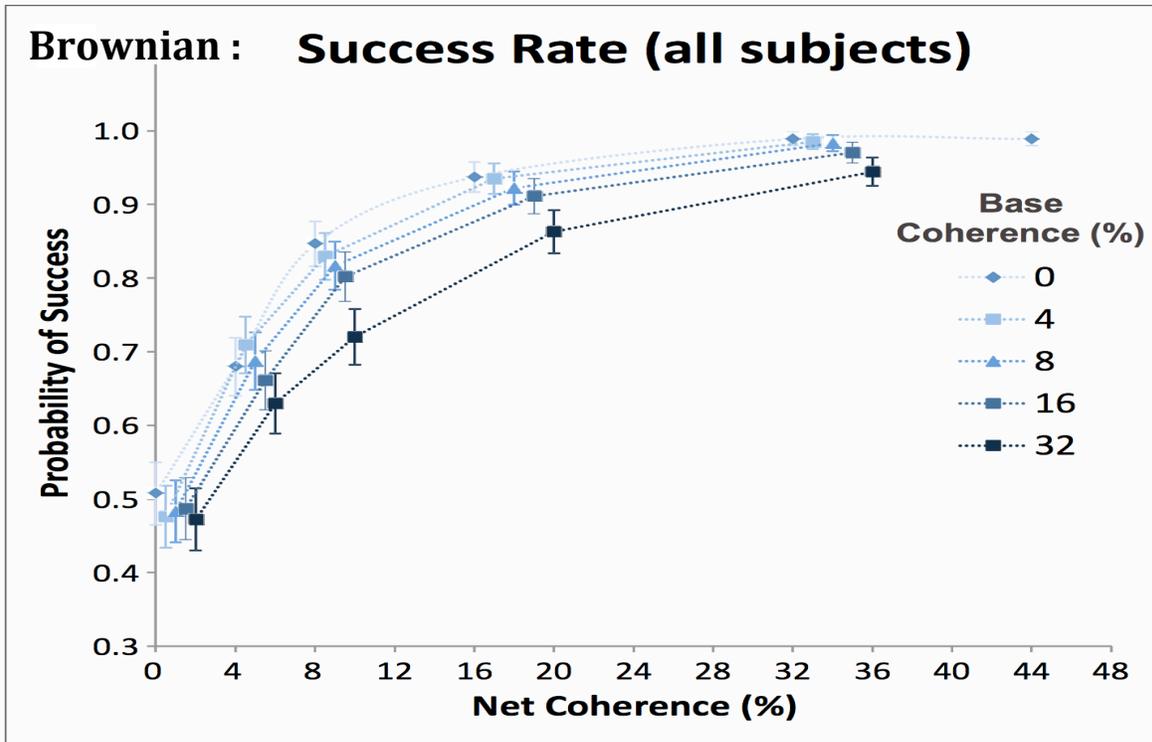


Figure 7: Temps de réaction et taux de réussite pour les tâches avec stimuli KPA de type « Narrow »ohérence" et « Brownian drift ». (E.Lam, JF Kalaska 2012).

- **Etudes neuronales :**

L'une des grandes problématiques des neurosciences est de découvrir les liens entre le comportement des organismes vivants et l'activité des composantes du système nerveux.

Dans une série d'études neurophysiologiques, des chercheurs ont trouvé que les cellules du cortex médial temporal (MT) fournissent des signaux sensoriels qui codent la force du mouvement cohérent dans les stimuli KPA à chaque instant (Britten et al., 1993,1996 ; Shadlen et al., (1996).

Britten, Movshon, Newsome, Shadlen et collègues ont utilisé des stimuli KPA avec une seule direction de mouvement net cohérent. Les résultats de leurs expérimentations chez le singe ont montrés que les décisions psychophysiques pourraient être basées sur un nombre assez restreint de signaux neuronaux : en effet ces signaux peuvent être réalisés par un petit nombre de neurones si les réponses communes sont statistiquement indépendantes (Britten et al., 1996). En d'autre termes ils ont montré qu'il y a bien un lien entre les signaux neuronaux enregistrés et le comportement psychophysique des individus testés : les signaux provenant de nombreux neurones sont rassemblés pour constituer les données sur lesquelles se fondent les choix comportementaux (Britten et al., 1996).

En effet ces études ont permis de concilier trois observations expérimentales: la performance psychophysique (le seuil de sensibilité aux stimuli en mouvements incluant signal+bruit), une co-variation d'un essai à l'autre entre la réponse neuronale et les choix des singes, et enfin une faible corrélation dans la variabilité des réponses d'une paire de neurones MT pour des stimuli visuels identiques.

Plus important encore, l'activité de plusieurs cellules du cortex préfrontal (Kim & Shadlen 1999) et celles du cortex intrapariétal latéral (LIP) du cortex pariétal (Shadlen & Newsome, 2001 ; Roitman & Shadlen 2002 ; Huk & Shadlen, 2005 ; Kiani et al., 2008), augmente en intensité à travers le temps lorsque les singes regardent les stimuli KPA et semblent arriver à un niveau fixe de décharge à un temps fixe avant le déclenchement des saccades vers les cibles visuelles. En effet dans ces études il semblerait que l'accumulation de preuves bornée se reflète dans l'activité des neurones du cortex LIP. Ainsi, l'activité des cellules du cortex LIP suit une règle de « résiliation » : qui consiste à limiter le traitement de l'information, même si des informations potentiellement utiles sont disponibles.

De plus, le taux de changement de l'activité des cellules a été modulé systématiquement en fonction de la force de preuve nette pour et contre les deux choix, en accord avec un rôle de ces neurones dans les accumulateurs de preuves prédits par les modèles de drift diffusion. Même au niveau des colliculi supérieurs, Ratcliff et al (2003) ont montré que l'activité des cellules reliées aux mouvements de saccade des yeux, augmentent de la même façon que les cellules de l'aire corticale LIP, suggérant que les accumulateurs pourraient être distribuées dans les circuits neuronaux de plusieurs structures neuronales.

Dans l'étude de Britten et al. 1992, ils ont effectué une comparaison partielle (par rapport à Britten et al.1993 mentionnée ci-dessous) entre les performances neuronales des cellules MT du cortex avec les performances psychophysiques correspondantes chez le macaque Rhésus. Pour se faire, ils ont comparé les capacités psychophysiques de l'observateur et celles d'une cellule unitaire corticale à détecter le mouvement d'un signal faible dans un affichage visuel stochastique. Toutes leurs données ont été obtenues sur des macaques Rhésus

entraînés au préalable à réaliser une tâche de discrimination de direction. Les conditions pour effectuer les meilleures comparaisons des données au niveau psychophysique et physiologique étaient respectées car ils ont obtenus les données pour un même singe, pour un même groupe d'essais et ont utilisé le même stimulus visuel. Leur étude a démontré que l'information encodée par les neurones MT est suffisante pour évaluer la performance psychophysique pour la tâche. De plus, les études de micro-stimulation ont montré que le jugement psychophysique peut être modifié de façon prédictive en altérant l'activité des neurones directionnels dans le MT (Salzman et al., 1992). En somme les résultats ont démontré que les signaux neuronaux dans le MT jouent un rôle intimement lié à la perception de la direction du mouvement.

Dans une autre étude de Britten et al., (1993), ils ont mesuré les réponses des neurones dans l'aire MT chez le singe éveillé, en faisant varier la force et la direction du mouvement du signal dans chaque affichage. Dans cette étude par rapport à celle présentée juste avant ils ont effectué des analyses plus approfondies des résultats de façon quantitative. La force du mouvement était contrôlée par la proportion des points spatiotemporels corrélés, ils l'ont alors appelé *corrélacion* du stimulus (terme qu'ils ont transformée dans les études plus tard en « *cohérence* » du stimulus). Pour la plupart des cellules MT, leurs réponses variaient approximativement de façon linéaire avec la corrélacion du stimulus. Quand leurs réponses (des cellules MT), n'étaient pas constantes elles étaient soit trop fortes ou trop faibles, d'un essai à l'autre. Ils ont aussi exploré la relation entre la taille des réponses et la variance des réponses pour chaque cellule et ont trouvé qu'en général, en accord avec les précédents travaux : la variance des décharges des cellules est légèrement influencée par les fluctuations

rencontrés d'un essai à l'autre indépendamment de l'affichage qu'ils ont utilisé. Ainsi la variabilité observée serait donc une variabilité d'origine centrale.

Dans Britten et al.,(1996), ils ont mesuré simultanément les réponses de cellules unitaires neuronales MT, et leur analyse comportementale dans des conditions où les stimuli étaient discriminés de façon optimale par les neurones. Deux paramètres variaient : en utilisant des conditions constantes pour chaque stimulus, les choix du singe variaient d'un essai à l'autre tout comme les réponses des neurones MT. Les résultats obtenus dans leur travaux ont montré que généralement il y a une corrélation entre l'activité des neurones et le comportement des singes. En effet, les singes observés choisissaient plus souvent la direction préférée par un neurone individuel quand celui-ci était fortement activé (forte décharge du neurone enregistrée). Selon eux, cette relation n'était pas due à la variabilité du signal observé. Ainsi leurs observations supportent l'idée que la corrélation positive était une conséquence directe du fait que les signaux neuronaux qu'ils ont enregistrés contribuaient directement au choix effectué par les singes. Ceci est une preuve en faveur de l'hypothèse que la variabilité observée dans les résultats serait d'origine centrale. EN effet, Britten et al., ont présenté exactement les mêmes stimuli au singe entre les essais, et ils ont remarqué que la variabilité de l'activité des cellules MT entre les essais, persiste, et ne diminue pas, malgré l'absence de variabilité des stimuli entre les essais.

Shadlen et al (Gold &Shadlen 2000,2001 ; Roitman & Shadlen 2002) ont suggéré que cette tendance comportementale était observée avec le model de «drift diffusion» comme un pro-

céde reliant le signal sensoriel au choix de la réponse motrice. En effet, Gold et Shadlen (2001) ont proposé que l'analyse neuronale computationnelle de la prise de décision en fonction des stimuli sensoriels dépend de leur accumulation au fil du temps en une donnée unique, soit le logarithme du ratio de probabilité (LR: likelihood ratio). Ce logLR, permettrait de trancher plus en faveur d'une alternative qu'une autre. Dans un premier temps, ils ont défini le logarithme du LR comme étant une donnée qui permet à partir d'informations sensorielles de déterminer une probabilité de réaliser une décision perceptuelle. Pour se faire, ils ont démontré comment les neurones peuvent calculer cette probabilité (logLR) à partir de la représentation d'informations sensorielles dans le cerveau.

Enfin ils ont abouti sur le fait que: ces calculs neuronaux représentent la formation d'une décision perceptuelle qui se produit dans des structures du cerveau impliquées dans la planification d'une action. Ces neurones effectuent une réponse qui consiste à compiler une information sensorielle, qui permettra la formation d'une décision. Ils ont aussi montré que ce procédé est affecté par des probabilités et attentes, préalablement connues pour réaliser la prise de décision.

Ces structures neuronales se divisent en 2 groupes de neurones sensoriels. Le premier groupe qui identifie les caractéristiques du stimulus, correspond aux neurones du cortex de l'aire visuelle (MT). Ces neurones ont une préférence de direction de mouvement, et codent pour la force du mouvement instantané lors du PD.

Le deuxième groupe qui est fortement activé lors d'un signal ambigu, correspond aux neurones du cortex (LIP) et frontal « cortex associatif ». Ces derniers permettent de calculer les décisions variables en réponse à l'activité du premier groupe de neurones (Gold and Shadlen,

2001). Tout comme pour les neurones MT, les neurones LIP enregistrés ont une direction de saccade préférée, et leur activité croissante durant l'observation des stimuli KPA, reflète une accumulation des preuves pour ou contre la direction de saccade préférée.

En d'autres termes, ils ont pu mettre en évidence comment le cerveau prend des décisions suite à la perception d'un stimulus simple, et noter que le logLR est une valeur naturelle qui permet de combiner les preuves sensorielles provenant de plusieurs sources. Une décision finale se forme en évaluant les variables décisionnelles, en fonction du Log de LR qui sera en faveur d'une hypothèse donnée plus qu'une autre.

D'autre part, les neurones qui ont des préférences de saccades opposées, accumulent chacun des preuves pour les deux choix de directions de saccades opposées. Cependant, le modèle original de « Drift Diffusion » de Ratcliff, admet qu'il n'y a qu'un seul accumulateur qui dérive entre les deux décisions. Mais les études neurophysiologiques, comme celle de Palmer et al., (2005), montrent qu'un seul et même neurone ne peut pas coder pour deux directions opposées.

C'est pourquoi d'autres modèles plus récents, admettent qu'il y a deux accumulateurs, un pour chacune des deux directions, Mazurek et al., (2003); Ditterich (2006); Ratcliff et al., (2007), et même quatre accumulateurs : Churchland et al., (2008).

En effet, contrairement au modèle avec un seul accumulateur de Palmer et al, les travaux de Mazurek, et al., 2003, (**Figure 8**), sont parti de l'hypothèse qu'il existe un procédé avec deux accumulateurs pour une tâche dans laquelle les sujets doivent choisir entre deux directions opposées caractérisées par des mouvements en saccade des yeux. Ils supposent que le signal d'entrée jusqu'aux accumulateurs provient de deux populations de neurones sensoriels qui signalent la force du mouvement des points dans les deux directions opposées, un neurone et un anti-neurone paire, et que le signal de preuve accumulé par la DV est la différence entre l'activité du neurone et l'anti-neurone, c'est-à-dire, la preuve nette pour l'une ou l'autre des deux directions de mouvement visuel et de saccade.

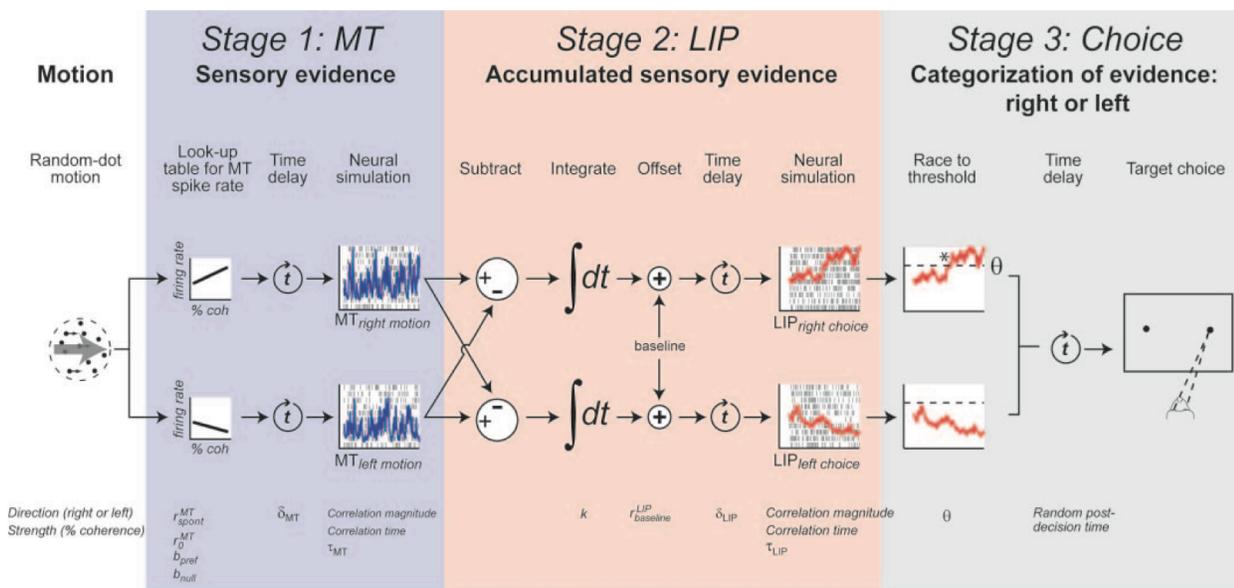


Figure 8: Modèle à deux accumulateurs proposé par Mazurek Ditterich et Shadlen, 2003. Le modèle prédit le choix du comportement (gauche ou droite) et le temps de réponse. Il représente également l'activité neuronale qui est destinée à simuler les réponses de la direction des neurones de sélection dans l'aire MT et des neurones de décision liés à l'aire LIP. Les éléments figurant dans le schéma correspondent à des opérations mathématiques que l'on croit être à l'origine des réponses neuronales et comportementales. L'ordre de plusieurs opérations (linéaires) peut être combiné ou échangé, mais le regroupement dans les stades (fond de couleur) correspond à la représentation sensorielle, l'accumulation de preuves pour deux hypothèses concurrentes, et à la comparaison des données accumulées à un seuil. Le schéma montre un essai avec un fort mouvement vers la droite.

Dans le modèle de Mazurek et al (2003) Figure 8, dans chacun des deux accumulateurs, les données sensorielles sont interprétées comme des preuves pour ou contre une proposition préférée. Chaque accumulateur préfère sa propre proposition ou choix de réponse. Précédent l'accumulateur, deux populations de neurones sensoriels fournissent à chaque moment des signaux sensoriels proportionnels au niveau de preuve pour les deux propositions (choix) alternatives. Ces deux signaux sensoriels sont soustraits pour fournir une évidence nette pour et contre les deux propositions.

Chaque accumulateur intègre ces preuves nettes à travers le temps jusqu'à atteindre un niveau seuil; dépassé ce seuil il y a production d'un signal qui engage vers un comportement correspondant à une réponse finale.

Effectivement, les deux accumulateurs intègrent les preuves nettes pour et contre leurs propres choix préférés et jusqu'à ce que la valeur de la DV de l'un des deux accumulateurs dépasse son seuil décisionnel. Ce modèle avec deux accumulateurs, un pour chaque choix de réponse, est considéré comme étant le plus « biologiquement » réaliste et ainsi il devient plus évident de comprendre comment l'activité d'un neurone ou d'une population neuronale peut coder pour deux signaux de choix opposés.

Ratcliff et al., (2007), ont aussi adopté le modèle avec deux accumulateurs pour deux choix de décisions, basé sur l'activité des neurones dans le colliculus supérieur.

Afin d'obtenir plus d'information sur le sous groupe de neurones activés dans l'aire MT que les animaux utilisent pour orienter leur comportement, Bosking et Maunsell, (2011), ont examiné le lien entre l'activité d'une cellule unitaire du MT avec le comportement des singes

quand ces derniers effectuaient une tâche de détection de mouvement dans huit directions par rapport à la direction préférée de la cellule étudiée. Dans leur expérience chaque singe devait dans un premier temps fixer un spot lumineux pendant 500 ms, et par la suite une cible de points qui bougeaient de façon aléatoire apparaissaient accompagnés d'une cible sur l'un de ses côtés. La cible informait l'animal sur la direction du mouvement cohérent qui allait suivre pour cet essai et la saccade qu'il devra faire quand le mouvement cohérent apparaîtra. Cette cible disparaissait après 500 ms.

Globalement il en ressort dans les résultats énoncés, que les animaux peuvent facilement changer la valeur donnée aux neurones qui préfèrent différentes directions de mouvement en se basant sur les indices donnés au début de chaque essai. De plus, bien que la détection devrait se faire à partir de toutes les cellules qui ont été sensibilisées, il s'avère que le singe préfère suivre l'activité de ses neurones avec préférence de direction qui s'alignent ou même s'opposent à la direction du stimulus. En effet, il y avait une forte corrélation entre le taux de décharge des neurones du MT et la détection du mouvement faite par l'animal quand la direction de ce mouvement était d'environ à 45° de la direction préférée par le neurone. Cette corrélation était indétectable en utilisant des mouvements qui étaient à 90° d'écart de la direction préférée, et une corrélation inversée entre l'activité et le comportement a été mise en évidence dans les directions nulles (180°) : l'activité cellulaire était plus faible quand le singe détectait avec succès le mouvement pour la direction nulle. La corrélation entre les TR et l'activité des cellules unitaires suivait le même pattern.

Pour la première fois, Bollimunta et al., (2012), ont fait des enregistrements simultanément à partir de plusieurs neurones impliqués dans la prise de décision, dans le cortex pariétal de

singes exerçant une tâche décisionnelle, et ils ont utilisés ces enregistrements afin d'analyser la dynamique neuronale qui s'exerce pendant chacun des essais. Ainsi ils ont démontré que le processus de décision dans l'aire neuronale LIP, suit des niveaux de décharges graduelles lors d'un choix à effectuer, comme prédit par le mécanisme basé sur une intégration en continue des preuves sensori-motrices. De plus ils ont identifié que dans chacune des décisions où il y avait un changement d'idée : le circuit décisionnel était transitoirement dans un état d'association pour différents choix, avant de transiter dans un état d'association pour le choix final.

En résumé de cette première partie nous sommes passé à travers les concepts de base de la prise de décision, nous avons pu faire un état lieu des nombreux travaux qui ont été menés jusqu'ici en passant par l'analyse comportementale et neuronale effectués chez les sujets humains et primates, afin de mettre en évidence les mécanismes neurophysiologiques qui interviennent lors de la prise de décision.

Buts du projet de recherche:

Les travaux effectués dans ce projet de recherche ont été motivés par l'étude de Lam et Kalaska (2012) et ont eu deux buts.

Dans un premier temps ce projet a pour but de confirmer, tel que suggéré par Niwa et Ditterich (2008) et par Lam et Kalaska (2012) que la variabilité continue de mouvement

cohérent dans les stimuli KPA module le comportement des sujets, en utilisant des stimuli KPA avec variabilité instantanée de la force du signal cohérent (stimuli « V6 »), et des stimuli pour lesquels les points bougeaient dans des directions données sans variabilité instantanée de la force du signal cohérent (stimuli « V8 »).

Dans ce projet, les stimuli «V6» sont identiques aux stimuli «Narrow coherence» de Lam & Kalaska (2012). Afin de faire varier la valeur de base et la valeur de cohérence nette des stimuli, un nombre moyen de points étaient sélectionnés de façon aléatoire dans chacune des images pour porter le signal cohérent. Cependant, comme presque tous les stimuli KPA utilisés dans d'autres études, l'algorithme qui génère les stimuli est stochastique, ce qui veut dire que le nombre exact de points qui portent le signal cohérent varie entre les essais.

Par conséquent, il y avait plusieurs sources de variabilités dans l'input sensoriel qui provenaient des stimuli KPA : telles que combien de points portaient exactement chacun des signaux (cohérent Droit, cohérent Gauche, aléatoire) dans chaque image, quels points portaient les trois différents signaux, où étaient ces points dans l'image, et dans quelle direction ils bougeaient ?

Comme pour les stimuli V6, les stimuli V8 comprennent trois différents groupes de points :

- les points qui bougeaient de façon aléatoire, dans des directions aléatoires
- les points qui bougeaient de façon cohérente dans des directions cohérentes bien définies (gauche ou droite) et qui sont responsable du mouvement cohérent

Cependant, par opposition aux stimuli V6, dans les stimuli V8, on a éliminé la variabilité d'une image à l'autre, dans le nombre de points qui portent les trois signaux de mouvement. En conséquence, la force de chaque composante du stimulus visuel a été constante d'image en image pendant toute la durée de chaque stimulus V8.

Dans un deuxième temps, ce projet a aussi pour but de déterminer quelle serait l'origine de la variabilité du comportement des sujets, observée dans les résultats des sujets enregistrés (taux de succès, et TR) sachant qu'elle peut être d'origines différentes à savoir :

- d'origine périphérique : en particulier la variabilité d'un moment à l'autre du nombre de pixels qui constituent les éléments de mouvement cohérent dans les stimuli.
- d'origine centrale : en particulier due à la variabilité stochastique intrinsèque des réponses des cellules des aires corticales visuelles aux stimuli visuels (Tolhurst et al, 1983; Britten et al, 1993), et au problème de « correspondance » des positions et mouvements apparents des points dans les stimuli séquentiels des stimuli KPA (Barlow & Tripathy, 1997; Tripathy et al, 2012).

Le problème de correspondance dans les stimuli KPA a été décrit dans plusieurs travaux (Todd et Norman, 1995; Eagle et Rogers, 1996 ; Barlow et Tripathy, 1997). L'illusion du mouvement dans les stimuli KPA résulte des déplacements des points entre deux images séquentielles du stimulus KPA. Le « problème » posé au système visuel par ces stimuli est que l'observateur ne sait pas lequel des points dans une image donnée correspond au point

observé dans l'image précédente, et donc comment chaque point a bougé entre les deux images.

Par contre, les cellules des aires corticales visuelles sont activées par n'importe quels points qui entrent et traversent leurs champs récepteur, et donc sont souvent activées par les points non-correspondants d'une image à l'autre dans le stimulus KPA (Zeki, 1974; Maunsell et Van Essen, 1983). Ceci limite la capacité des neurones dans l'aire MT à filtrer chacun des mouvements effectués par les points avec un pourcentage de cohérence donnée. Le problème de correspondance est donc un facteur qui pourrait limiter la discrimination dans un test de la perception de la direction de mouvement dans les stimuli KPA. L'impact du problème de correspondance sur la perception de la direction visuelle dans les stimuli KPA dépend de plusieurs paramètres tels que la taille et la direction des déplacements effectués par les points d'une image à l'autre du stimulus (Barlow & Tripathy, 1997; Tripathy et al, 2012).

Dans ces travaux, nous éliminerons l'une des sources potentielles de variabilité, celle de la variabilité du nombre des pixels qui bougent de façon cohérente ou aléatoire, entre les images consécutives des stimuli KPA, c'est-à-dire l'une des sources potentielles de la variabilité d'origine périphérique.

Si la performance des sujets diffère en réponse aux stimuli dont le nombre de pixels en mouvement cohérent varie continuellement de manière stochastique (stimuli V6) ou ne varie pas (stimuli V8), ceci serait une preuve que la variabilité d'origine périphérique module le processus décisionnelle.

Matériels et Méthodes :

L'expérience s'est déroulée en deux parties. Chacune des parties comportait 6 sujets différents, donc au total 12 sujets ont participé à l'expérience.

Les sujets présentaient une moyenne d'âge de 24 ans (de 22 à 28 ans), ils avaient tous une vision normale. Le protocole de recherche a été approuvé par le Comité d'éthique de la recherche en santé (CERES). Tous les sujets ont lu et signé un formulaire de consentement avant de participer aux expériences.

Chaque sujet a effectué l'expérience en 5 sessions quotidiennes de 600 essais, soit un total de 3000 essais par sujet. Chaque session était d'une durée de 1h30 environ.

Pour la première partie, de six sujets humains: 2 étaient de sexe masculin (S2 et S3) et 4 de sexe féminin (S1, S4, S5, S6).

Pour la deuxième partie les sujets (S8 et S10) étaient de sexe féminin, et les 4 autres (S7, S9, S11 et S12) étaient de sexe masculin.

L'ensemble des 12 Sujets a réalisé les diverses séquences d'essais, qui étaient distribuées de façon aléatoire à chacune des séances quotidiennes.

Comme mentionné plus tôt, le projet s'est réalisé en deux parties:

- dans la première partie, les sujets réalisaient une tâche d'un bloc de 600 essais contenant les stimuli V6 et V8 dans un même bloc, distribués de façon aléatoire;

- dans la deuxième partie, les stimuli V6 et V8 étaient séparés en blocs de 300 essais chacun. Cette particularité a été proposée car nous avons voulu observer si les sujets changeraient de stratégie dans ce cas-ci.

Les sujets devaient être assis devant un écran plat d'ordinateur de 19 pouces (Samsung SyncMaster 191T Plus, 60 Hz), à 60 cm de celui-ci, pour effectuer la tâche. L'enregistrement de l'ensemble des résultats s'est fait à l'aide du logiciel Matlab (R2008b; The Mathworks, Natick MA), avec la Psychophysics Toolbox Extension (Brainard, 1997; Pelli, 1997).

Chacun des sujets effectuait la tâche seul dans une salle insonorisée et totalement isolée, avec un éclairage très faible, ces conditions étaient essentielles afin d'assurer que l'environnement ne modifie pas les résultats attendus.

Le projet visait à mieux comprendre comment le cerveau choisit un mouvement volontaire du bras à effectuer dans une situation complexe. La tâche de décision à effectuer par les sujets consistait à regarder une cible centrale qui comprenait des points qui bougeaient dans des directions données sans variabilité instantanée de la force du signal cohérent (V8), ou avec un signal cohérent variable (V6) ; et pointer avec le curseur de la souris à l'intérieur d'une cible qui se trouvait soit à gauche ou à droite en fonction de l'estimation du sujet de la direction cohérente (**Figure 10**).

Comme expliqué précédemment, les stimuli KPA produisent les illusions du mouvement visuel en présentant une série d'images de points sur l'écran d'un moniteur. Les positions des points changent d'une image à l'autre et ces déplacements créent l'illusion du mouvement

visuel. Les signaux V6 et V8 sont tous deux caractérisés par différents pourcentages de points qui se sont déplacées dans 3 façons différentes:

- de façon aléatoire ;
- cohérente à gauche (G) ;
- cohérente à droite (D).

Dans ces deux signaux il y a donc diverses sources potentielles de variabilité, à savoir :

- le nombre, l'identité et la direction des points qui bougent de façon aléatoire;
- le nombre et l'identité des points qui bougent de façon cohérente : Gauche et Droite.

Ce qui différencie ces deux versions est, comment les points qui bougent de façon cohérente sont sélectionnés par l'algorithme qui génère les stimuli KPA.

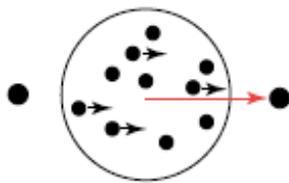


Figure 10: Tâche de détection des mouvements cohérents.

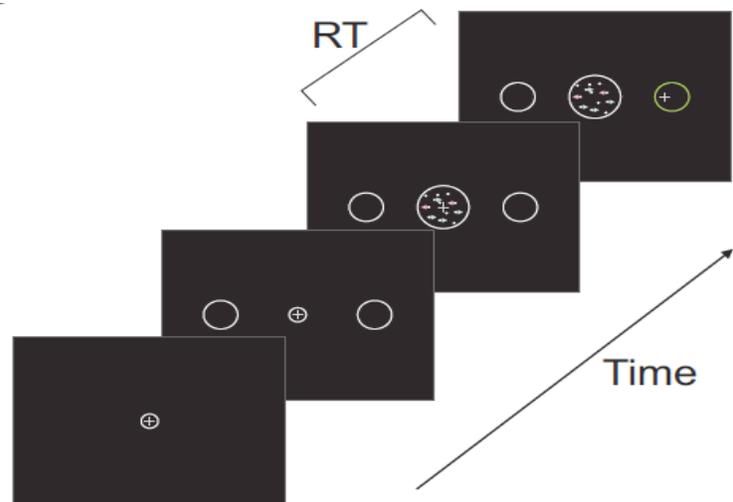


Figure 9: Tâche de détection des points en mouvements, identification du temps de réaction (TR).

De façon détaillée, un essai de la tâche se réalise en plusieurs étapes (**Figure 9**): 1) le sujet voit apparaître une cible au centre de l'écran(diamètre: 0.5 degrés d'angle visuel), il place le curseur à l'intérieur de la cible; 2) après 1-2 secondes deux cibles à gauche et à droite apparaissent ; 3) après un deuxième délai d'une courte durée (700 ms), de multiples points apparaissent et bougent en fonction des conditions établies (**Tableau 1**) ; 4) le sujet observe les points en mouvement et prend une décision : choix de la cible ; 5) le sujet déplace son bras à gauche ou à droite afin de faire bouger le curseur vers la cible périphérique correspondante. Le choix des cibles qui correspond au mouvement de leur bras, leur temps de réaction ainsi que leur taux d'erreurs et de bonnes réponses ont été enregistrés toujours avec Matlab. En effet la mesure de la durée du mouvement de leur bras correspondait à la durée qui séparait le temps où le sujet quittait la cible central du temps où il entrait dans la cible périphérique choisie. Leur temps de réaction correspondait à la durée entre l'apparition des stimuli KPA, et le déplacement du curseur à l'extérieur de la cible centrale.

Quand le sujet plaçait le curseur dans la bonne cible, celle-ci s'éclaire en vert et émet un son associé à la bonne réponse : un petit « bip » de 400 Hz. Si c'est la mauvaise cible qui a été choisie cette dernière s'éclaire en rouge et émet un autre son associé à la mauvaise réponse : 2 petits « bip », de 240 et 200 Hz.

Dans ce test il y a eu différents degrés de difficulté définis par 15 conditions pour les mouvements des points (**Tableau 1**). Chaque case du tableau correspond au mouvement cohérent détecté par le neurone et l'anti-neurone correspondant dans leur direction préférée respective. Ces conditions dépendent des valeurs de cohérence nette (valeur égale à la différence entre les points qui vont à gauche et à droite, ou encore le biais de mouvement cohé-

rent, qui active à différents niveaux le neurone et l'anti-neurone), et de cohérence de base (qui sont les pourcentages égaux des nombres de points qui vont à gauche et à droite dans le stimulus et qui donc devraient activer à la fois le neurone et l'anti-neurone au même niveau).

En d'autres termes, nous avons fourni au « neurone » un signal cohérent avec une force de signal cohérent comprise entre 0%-60% dans ce paradigme. En même temps nous avons fourni à l'« anti-neurone » un signal cohérent avec 0%, 15% et 30% de valeur de « cohérence de base », dans ce paradigme. De plus, le signal cohérent pour le « neurone » était toujours égal ou supérieur au signal pour l'« anti-neurone ». En somme, la différence de force du signal des 2 signaux cohérents simultanés était le « signal de cohérence nette » ou « signal net cohérent ».

Ainsi, nous avons généré des stimuli KPA avec 15 conditions de mouvements cohérents dans les deux directions opposées avec des valeurs de cohérence nette de 0%, 5%, 10%, 15%, 30% (**Tableau 2**). Chaque stimulus avait aussi une valeur de cohérence de base de : 0%, 15% et 30% qui correspondait au nombre de points qui bougeaient à gauche ou à droite de façon très précise, et produisait alors un signal cohérent net. Le reste des points bougeaient de façon aléatoire.

Un stimulus avec 0% de cohérence nette pour la gauche ou la droite (0/0 ; 15/15; 30/30) ne produisait aucun mouvement net cohérent car tous les points bougeaient de façon aléatoire pour la condition 0/0, et pour les conditions 15/15 et 30/30 il y avait autant de points qui bougeaient dans les deux directions (G et D), et plus de points qui bougeaient de façon aléatoire.

Les caractéristiques des stimuli nous ont permis de manipuler le mouvement cohérent total du stimulus d'une part, et le niveau de cohérence nette d'autre part, de façon totalement indépendante. Par exemple, les conditions 30/0 et 60/30 produisaient toutes les deux 30% de mouvement net cohérent bien que seulement 30% des points bougeaient de façon cohérente dans la condition 30/30 et 90% des points bougeaient de façon cohérente dans la condition 60/30 (**Tableau 2**).

		Cohérence Nette (%)				
		0	5	10	15	30
Cohérence de Base	0	0/0	5/0	10/0	15/0	30/0
	15	15/15	20/15	25/15	30/15	45/15
	30	30/30	35/30	40/30	45/30	60/30

Tableau 1 : Les 15 conditions de mouvements : a/b, avec a : pourcentage de points à Gauche, et b : pourcentage de points à Droite.

Exemples détaillés : on utilise un signal avec 20 points par image. Pour chacune des conditions, trois mouvements sont possibles : soient Gauche, Droite et de façon aléatoire; c'est l'ordinateur qui choisit. Par exemple, le **Tableau 2** présente les nombres de points moyens (stimuli V6) ou exact (stimuli V8) qui bougent de façon cohérente à gauche, à droite, ou dans une direction aléatoire dans chaque image pour certains des stimuli du **Tableau 1** :

Stimulus (%)	Points G	Points D	Points Aléatoires	Cohérence nette
0/0	0	0	20	0
30/30	6	6	8	0
30/0	6	0	14	30
60/30	12	6	2	30

Tableau 2: Exemple détaillé pour différents stimuli avec un signal composé de 20 points par image.

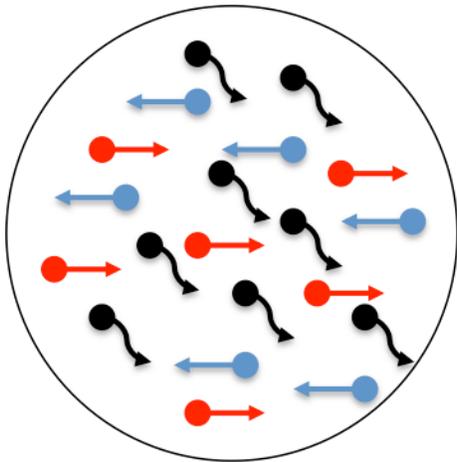


Figure 11: Condition 30/30, exemple tiré du Tableau 2.

Pour tous les stimuli dont le mouvement net a été 0%, le programme de la tâche choisit arbitrairement l'une ou l'autre des cibles G et D comme la « bonne » cible pour l'essai.

Pour tous les autres stimuli qui ont un mouvement cohérent net dans l'une ou l'autre des deux directions, la bonne cible pour une réponse correcte est la cible dans la direction du mouvement net. Pour les deux exemples dans le **Tableau 2**, les stimuli 30/0 et 60/30, la bonne cible est à gauche. D'autres stimuli auraient un mouvement cohérent net dans la di-

rection opposée, vers la droite. Les nombres de bonnes réponses à gauche et à droite sont égaux dans la tâche.

Les stimuli V6 ou V8 avec une direction du mouvement cohérent net et les stimuli de différentes proportions de mouvement cohérent et aléatoire ont été aussi présentés dans une séquence aléatoire et contrebalancée.

Pour la première partie du projet : là où les stimuli V6 et V8 étaient présentés en un seul bloc, les sujets avaient des blocs de 600 essais par séance, ils observaient alors les signaux de type V6 ou V8, tous les deux, présentés dans une séquence aléatoire. Cette première partie concernait 6 Sujets au total.

Dans la deuxième partie du projet nous avons fait passer le test à 6 autres sujets, qui ont fait la tâche en deux blocs séparés pour les stimuli V6 et V8. En effet, pour une session de 600 essais il y avait un bloc de 300 essais pour V6 et un deuxième bloc de 300 essais pour V8. Pour cette deuxième partie du projet, les blocs de stimuli de type V6 et V8 ont été présentés de façon aléatoire entre les sessions pour chacun des sujets.

Dans les deux parties du projet, tous les 100 essais le sujet avait une pause d'une minute programmée. De plus, le temps de réponse maximal qui lui était accordé afin de prendre sa décision dans un essai donné était limité à 10 secondes.

En sommaire, le projet impliquait :

- 12 sujets humains ;
- 2 versions des stimuli KPA (V6 et V8) ;

- 15 conditions de mouvement cohérent ou aléatoire ;
- 3000 essais par sujet répartis sur 5 séances quotidiennes de 600 essais.

Vérification de la variabilité instantanée des stimuli V6 et V8 :

Afin de vérifier que les stimuli fonctionnent tels que prévu, on a mesuré l'énergie du mouvement (motion energy) (Adelson et Bergen 1985; Kiani et al., 2008) dans les stimuli KPA pour chaque condition (0/0 – 60/30) de chaque type (V6, V8) observés par les sujets dans la tâche. Les résultats de cette analyse sont présentés dans la **Figure 12**:

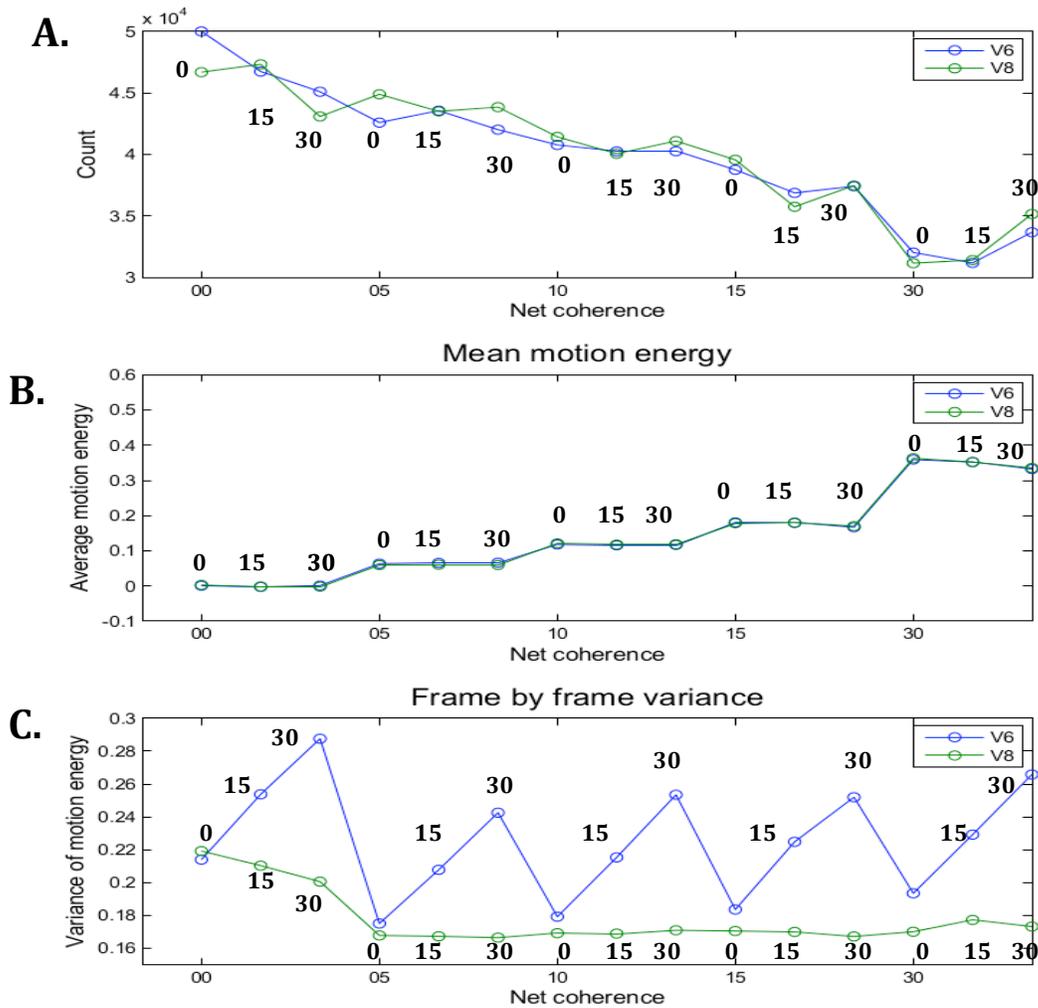


Figure 12 : Mesure de l'énergie du mouvement dans les stimuli KPA pour chaque condition pour chaque type de stimuli (V6 et V8). Les trois valeurs de cohérence de base (0, 15, 30) sont représentées au-dessus de chacune des courbes pour les 2 stimuli.

L'axe des abscisses correspond aux cinq niveaux de cohérence nette (0% à 30%), pour chaque niveau de cohérence nette il y a un triplet de valeur de cohérence de base (0, 15, 30) représentée par les 3 points dans chaque intervalle. Donc chaque point dans un triplet sur la courbe correspond à un niveau de cohérence de base en pourcentage (0%, 15%, 30%).

Le graphique de la **Figure 12A**, montre que le nombre de points (pixels) observé diminue avec la valeur de cohérence nette qui augmente, parce que les sujets prennent moins de temps pour choisir une réponse pour chacun des deux stimuli (V6 et V8), comme nous allons le décrire dans la section résultats à venir.

Le graphique de la **Figure 12B**, confirme que l'énergie moyenne du mouvement a varié systématiquement en fonction du mouvement de cohérence nette indépendamment du niveau de cohérence de base pour les deux stimuli V6 et V8. Ceci est évident dans la figure parce que le niveau d'énergie du mouvement reste constant pour chaque triplet de cohérences de base pour un niveau de cohérence nette donnée; mais augmente en fonction du niveau de cohérence nette.

De plus, le niveau de l'énergie moyenne du mouvement est similaire pour les stimuli V6 et V8 dans un même essai; les lignes pour l'énergie de mouvement pour les stimuli V6 et V8 se chevauchent de façon presque parfaite dans le graphique de la **Figure 12B**. V6 est identique à V8 pour chacun des 15 stimuli. Il n'y a donc pas de différence de niveau moyen de l'énergie du mouvement entre les différentes valeurs de cohérence de base pour les deux types de stimuli.

On voit dans la **Figure 12C**, par contre, que pour la variance instantanée des stimuli V6 et V8, la variance de V8 de base 0 est un peu moins importante que la variance des stimuli de base 0 de V6. Plus important, on voit que la variance instantanée des stimuli V8 est constante à travers la gamme de cohérence nette testée entre 5% et 30% et pour chaque niveau de cohérence de base. Cependant, nous pouvons aussi observer que la variance instantanée de V6 dépend à la fois de la cohérence nette et de la cohérence de base. Cette figure confirme qu'il y

a une différence du niveau de variabilité entre des stimuli V6 et V8 due au nombre variable des points qui portent les différents signaux directionnels d'image en image d'un stimulus KPA donné, et donc nous permet de tester notre hypothèse.

Notez cependant qu'il y a toujours un niveau de variabilité de base pour les stimuli V8 en raison des mouvements aléatoires des points KPA.

Mesure de la force moyenne de déplacement net des points :

Afin de mesurer la force moyenne de déplacement des points présentés dans les stimuli KPA en fonction du temps, il a fallu additionner les composants horizontaux des vecteurs de déplacements extraient grâce à une analyse d'autocorrélation pour l'ensemble des points dans chaque images paires consécutives pour l'ensemble des stimuli. La force moyenne des mouvements des points obtenue, est une mesure du potentiel de déplacement instantané dans l'axe horizontal pour tous les points entre les paires d'images correspondantes dans les stimuli KPA.

Cette analyse fournit une mesure physique directe des signaux potentiels de mouvement contenus dans les changements de positions de points entre les images successives correspondantes dans les stimuli KPA arrivant à la rétine. (Lam et Kalaska 2012)

Mesure de l'énergie du mouvement :

Pour estimer l'énergie du mouvement contenue dans les stimuli KPA présentés aux sujets, nous avons utilisé le modèle de filtre du mouvement spatio-temporel d'Adelson et Bergen (1985). Ce modèle a déjà été utilisé dans d'autres études de prise de décision, afin d'analyser

les stimuli KPA (Kiani et al., 2008; Resulaj et al., 2009; Bollimunta et al., 2012; Zylberberg et al., 2012; Lam et Kalaska, 2012; Kiani et al., 2013). Ce modèle utilise deux paires de filtres spatio-temporels, une paire avec une sélectivité pour les mouvements à gauche, et l'autre paire avec une sélectivité pour les mouvements à droite. Afin de construire ces filtres spatio-temporels, les filtres spatiaux ci-dessous ont été utilisés:

$$f_1(x', y') = \cos^4(\alpha) \times \cos(4\alpha) \times \exp\left(-\frac{y'^2}{2\sigma_g^2}\right)$$

$$f_2(x', y') = \cos^4(\alpha) \times \sin(4\alpha) \times \exp\left(-\frac{y'^2}{2\sigma_g^2}\right)$$

$$\alpha = \tan^{-1}\left(\frac{x'}{\sigma_c}\right)$$

Avec σ_g qui régule la largeur de la surface Gaussienne dans l'axe des y, et σ_c régule la largeur de la surface du 4^e ordre de Cauchy dans l'axe des x. Tels que dans les études de Kiani et al. (2008) ; Lam et Kalaska (2012), $\sigma_g = 0.05$ comme une approximation de la sélectivité de la direction des neurones MT, et $\sigma_c = 0.35$.

Les filtres temporels qui ont été utilisés sont les suivants :

$$g_1(t) = (k \times t)^{n_{slow}} \times \exp(-k \times t) \times \left[\frac{1}{(n_{slow})!} - \frac{(k \times t)^2}{(n_{slow} + 2)!} \right]$$

$$g_2(t) = (k \times t)^{n_{fast}} \times \exp(-k \times t) \times \left[\frac{1}{(n_{fast})!} - \frac{(k \times t)^2}{(n_{fast} + 2)!} \right]$$

Avec k qui régule la largeur des deux filtres pour n_{slow} et n_{fast} qui contrôle la largeur des filtres $g_1(t)$ lent et $g_2(t)$ rapide respectivement. Tels que pour les filtres utilisés par Kiani et al. (2008); Lam et Kalska (2012), $k=60$, $n_{slow}= 3$ and $n_{fast}= 5$.

Les deux filtres spatiaux et les deux filtres temporels ont été associés ensemble, afin de produire deux paires de filtres spatio-temporels avec une sélectivité directionnelle. En effet, la paire de filtre sélective pour la gauche a été générée en associant $f1g1 + f2g2$ and $f2g1 - f1g2$. La paire de filtre avec une sélectivité pour la droite a été générée en combinant $f2g1 + f1g2$ and $f1g1 - f2g2$. Les deux paires de filtres ont formé une paire de structure quaternaire spatiale.

Il en résulte des filtres avec sélectivité directionnelle de l'énergie du mouvement qui s'étend de -0,7 à 0,7 degrés dans l'axe des x et des y, et 300 ms dans l'espace temps (voir Fig 4a de Kiani et Shadlen 2008). Répartie le long de l'axe des x et y, l'énergie du mouvement enregistrée à l'instant t correspond à l'activité du stimulus qui précède immédiatement les 300ms.

Résultats :

Dans la première partie des résultats, nous allons faire une description qualitative des tendances comportementales de tous les sujets. Dans une seconde section, nous ferons une analyse plus quantitative de ces tendances. Enfin dans une troisième section, nous examinerons à quel point la variabilité du signal qui porte le mouvement net entre les essais dans les stimuli V6, affecte le choix effectué par les sujets.

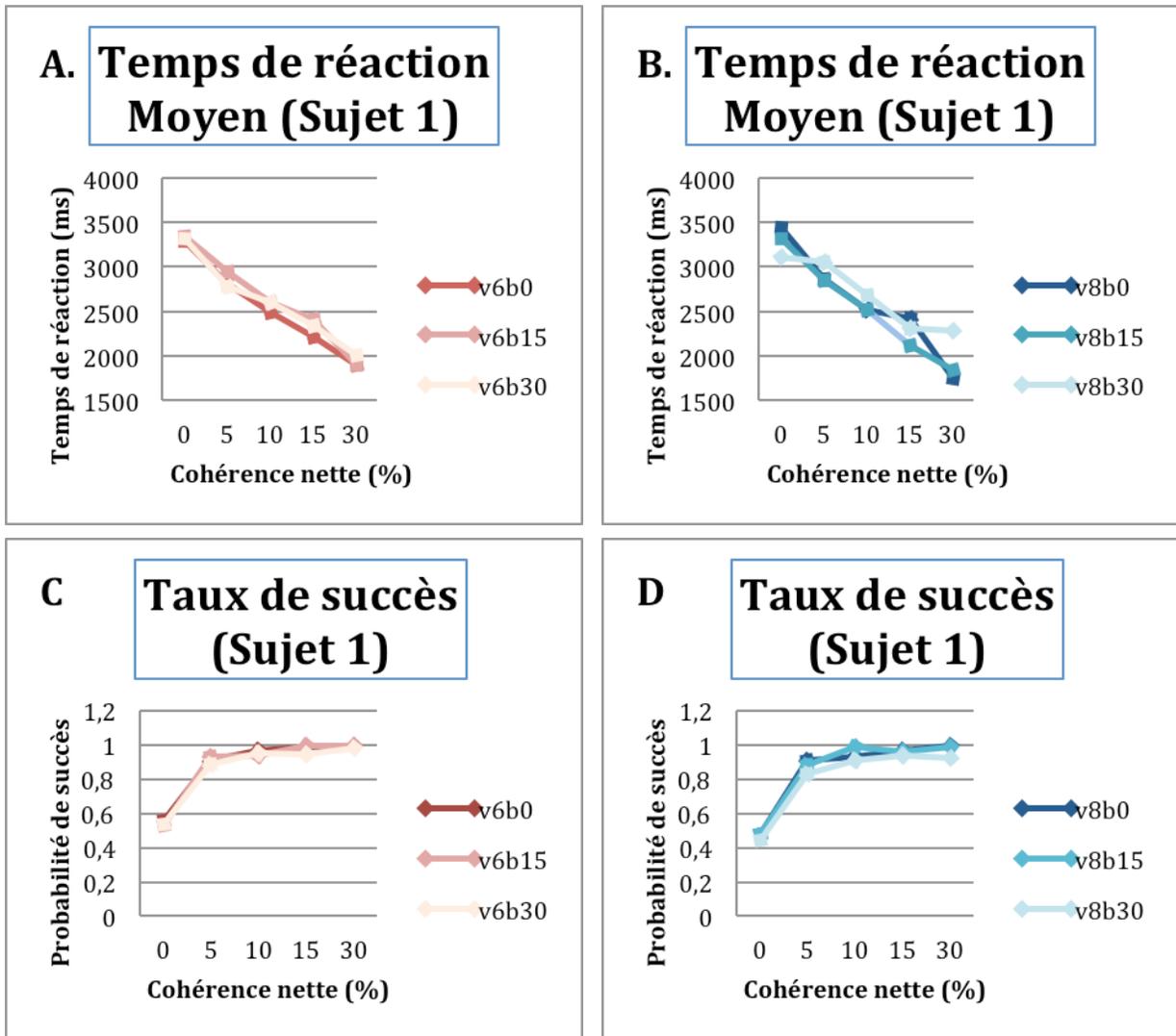
Dans un premier temps, pour étudier les tendances psychophysiques de la prise de décision perceptuelle avec des alternatives multiples, nous avons demandé aux sujets de distinguer la direction la plus évidente (gauche, droite) parmi les trois patrons de mouvement présents lors du stimulus (gauche, droite, aléatoire). J'ai mesuré leur temps de réaction (TR) entre le début du stimulus et l'initiation du mouvement de la main (départ du curseur de la cible central en direction de la cible choisie), vers une cible ainsi que leur choix de cible : gauche ou droite ainsi que bonne ou mauvaise; en fonction de la preuve nette du signal. Ces résultats seront analysés puis rapportés en fonction des propriétés physiques des stimuli visuels («motion energy»/ « énergie du mouvement »). C'est alors que nous pourrons déterminer l'impact de la variabilité instantanée des stimuli visuels sur la variabilité des réponses mesurées.

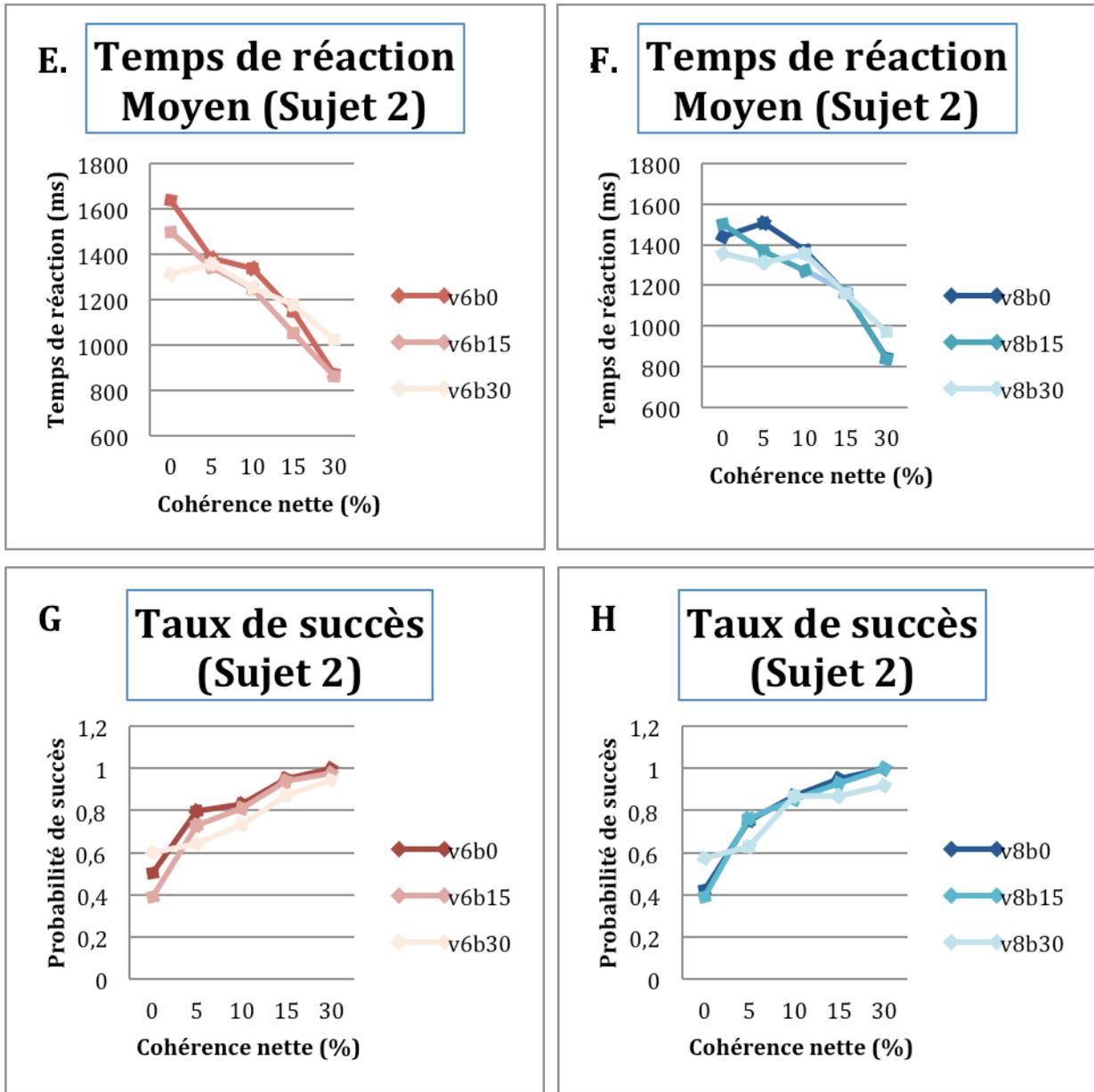
 Description qualitative des tendances du comportement psychophysique des sujets :

Temps de réaction, nombre de bonnes réponses :

Premier groupe: 6 Sujets, V6 et V8 présentés dans un même et unique bloc.

Figure 13: Les temps de réaction moyens (A, B, E, F) et le taux de bonnes réponses (C, D, G, H) sont fortement modulés par les valeurs de cohérence nette à tous les niveaux de cohérence de base; pour un même bloc de distribution des stimuli V6 (rouge) et V8 (bleue):





La **Figure 13 ci dessus**, montre les résultats pour deux sujets (S1 et S2) de la première partie du projet pour les deux versions des stimuli (V6 et V8, qui étaient présentées dans un seul et même bloc dans la première partie du projet) à tous les niveaux de cohérence nette (de 0 à 30%) et de cohérence de base appliquées (0 %, 15%, 30%). À 0% de cohérence nette il n’y

pas de vraie bonne réponse perceptuelle, c'est l'ordinateur qui choisit de façon aléatoire la « bonne cible » pour chaque essai.

Chez ces deux sujets pour les temps de réaction nous observons très clairement une courbe presque linéaire décroissante, ce qui traduit une corrélation assez précise entre le temps de réaction des sujets qui diminue en fonction des différentes valeurs croissantes de cohérence nette, en d'autres termes les sujets prenaient moins de temps à prendre une décision pour des pourcentage de cohérence nette plus élevés, donc plus évidents.

D'autre part toujours chez S1 pour les taux de succès, nous observons des courbes, pour V6 et V8, croissantes avec un plateau. Ces courbes sont en forme d'hyperbole négative, ce qui décrit une évolution de la probabilité de succès en fonction du pourcentage de cohérence nette. Ceci illustre de façon précise que le taux de succès augmente en même temps que les valeurs de cohérence nette jusqu'à atteindre un plateau à 100% de réussite. Notons que le plateau de 100% est atteint entre 10 et 15% de cohérence nette chez S1 pour les stimuli V6 et V8.

Chez S2, les taux de succès en fonction de la cohérence nette, forment des courbes moins hyperboliques, plus linéaires et toujours croissantes pour nos deux stimuli dans les taux de réussites. En effet chez S2 aussi on observe une évolution des probabilités de succès qui augmente pour des valeurs croissantes de cohérence nette. Mais S2 approche difficilement les 100% de réussite pour les valeurs de cohérence nette de 30%.

Il faut noter que dans la **Figure 13A**, on ne voit pas d'effet significatif des valeurs de cohérence de base pour les deux stimuli V6 et V8 sur les temps de réaction pour S1. Ces observa-

tions ne sont pas en concordances avec les résultats obtenus par Lam et Kalaska (2012) ou Niwa et Ditterich (2008) comme détaillés précédemment. En effet on observe que pour les 3 pourcentages de cohérence de base les 3 courbes se chevauchent entre elles à tous les niveaux de cohérence nette pour les temps de réaction moyens (exceptée à 0% et 30% pour les stimuli V8). On observe aussi cet effet pour les taux de succès : les 3 courbes se chevauchent entre elles pour toutes les valeurs de cohérence de base pour les deux stimuli V6 et V8.

Chez S2, il y a tout de même un léger effet de la valeur de cohérence de base pour de faibles valeurs de cohérence nette en V6 plus qu'en V8 pour les temps de réaction ainsi que pour les taux de succès (**Figure 13E, F et 13 G,H**). Tout comme pour S1, chez S2 les courbes se chevauchent entre elles pour les 3 valeurs de cohérence de bases données en fonction des valeurs de cohérence nette pour les deux paramètres enregistrés (temps de réaction et taux de succès).

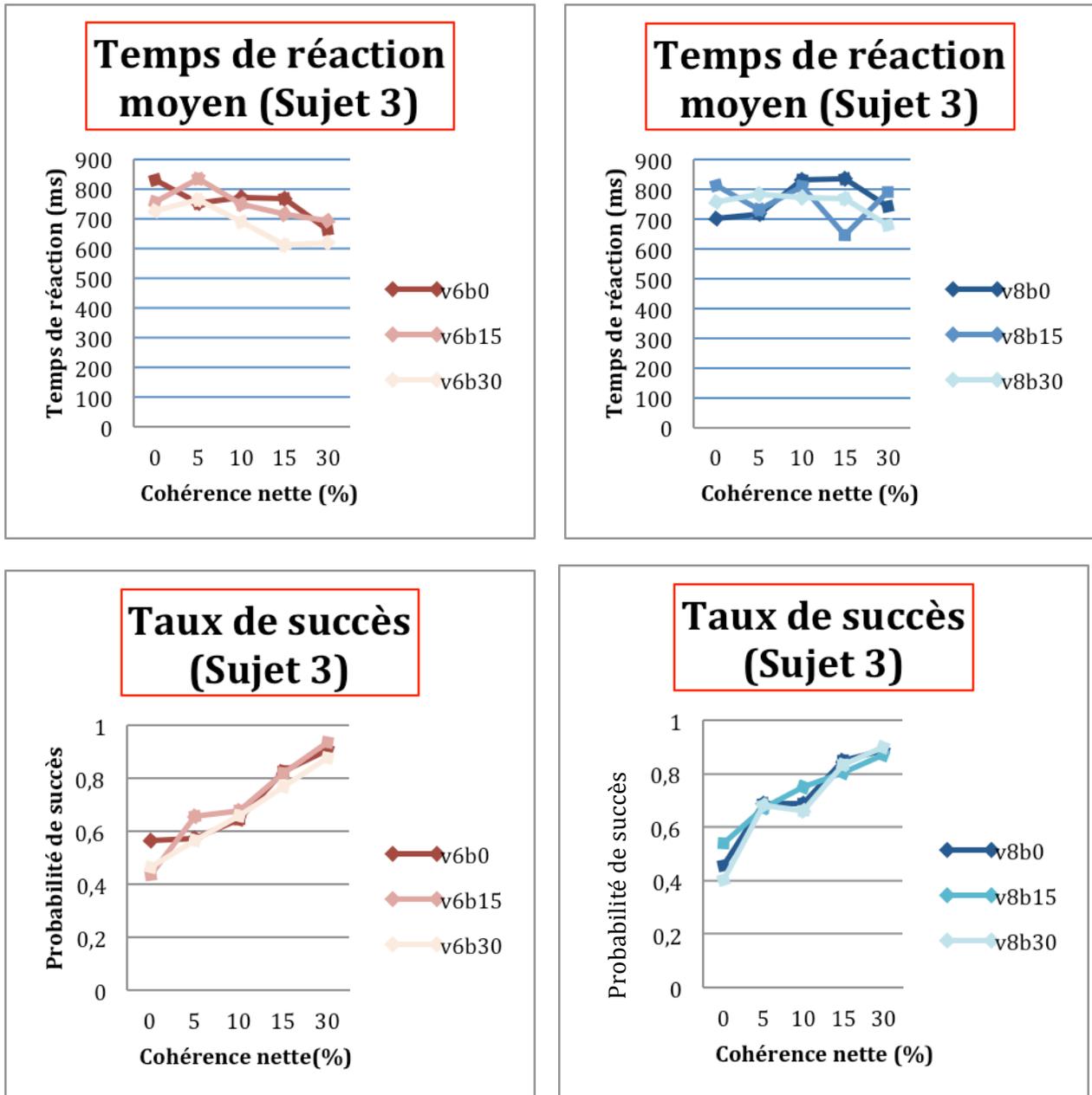
Les 4 autres sujets ont eu des résultats plus variables pour les analyses apportées dans ces travaux ; leurs résultats ont été rapportés ci-dessous dans la **Figure 14**. En effet on peut constater que S5 montre un léger effet des pourcentages de cohérence nette sur les TR alors que pour S3, S4 et S6 on ne voit pas d'évolution de leur temps de réaction : ce dernier est presque constant en fonction du pourcentage de cohérence nette. Ceci suggère qu'il y a eu deux types de stratégies utilisées par les sujets. En effet, S3, S4 et S6 regardaient les stimuli pendant une durée presque constante avant de prendre une décision et cela même si le degré de difficulté de la tâche variait. Inversement, S1, S2 et S5 présentaient des temps de réaction qui étaient modulés en fonction de la difficulté de la tâche observée. Chez ces sujets, plus la preuve nette était faible, plus le taux de succès était bas.

Cependant, tous les sujets ont montré un effet du stimulus de cohérence nette sur leur taux de succès. Pour tous, leur taux de succès augmentait avec des valeurs croissantes de cohérence nette. S3 et S5 ont atteint 90 à 95% de taux de réussite pour les stimuli de 30% de cohérence nette. Néanmoins, S4 et S6 ont atteint seulement 70% de taux de succès pour les mêmes 30% de cohérence nette dans les stimuli.

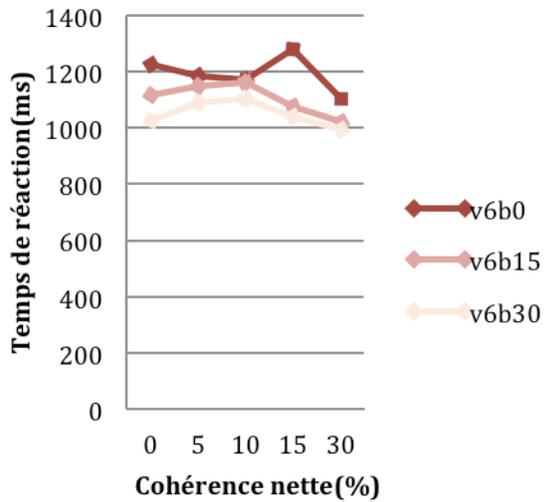
De plus, il n'y avait pas d'effet systématique des différents niveaux de valeur de cohérence de base, à la fois sur les temps de réaction mais aussi sur les taux de succès ; les 3 courbes pour les 3 valeurs de cohérence de base se chevauchaient exclusivement pour chaque sujet pour les deux stimuli V6 et V8.

Enfin, pour tous les sujets représentés dans la **Figure 14**, il n'y avait pas de différence observée dans les résultats entre V6 et V8.

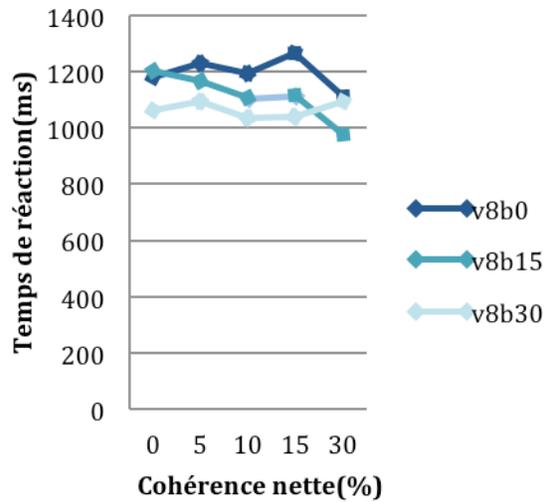
Figure 14: Résultats obtenus pour les 4 sujets restants de la première partie du projet (S3, S4, S5, et S6) : leurs temps de réaction ainsi que leur taux de succès en fonction des pourcentages de cohérence nette sont présentés pour les deux versions V6 et V8.



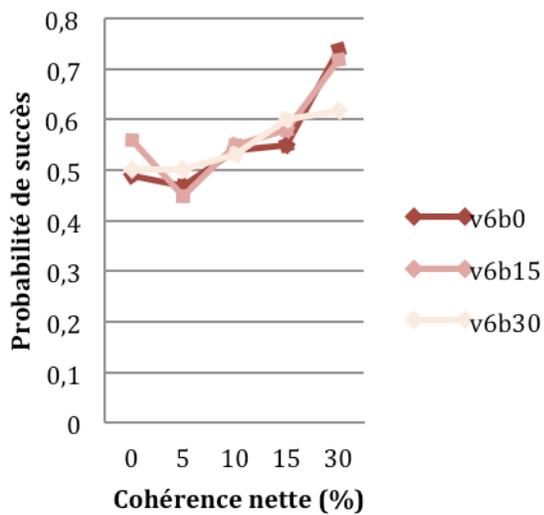
Temps de réaction moyen (Sujet 4)



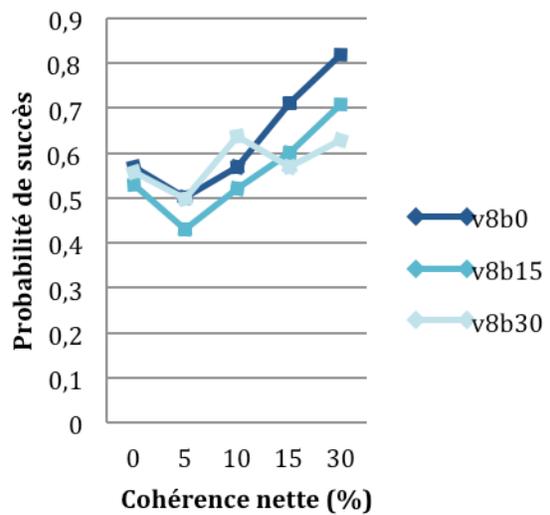
Temps de réaction moyen (Sujet 4)



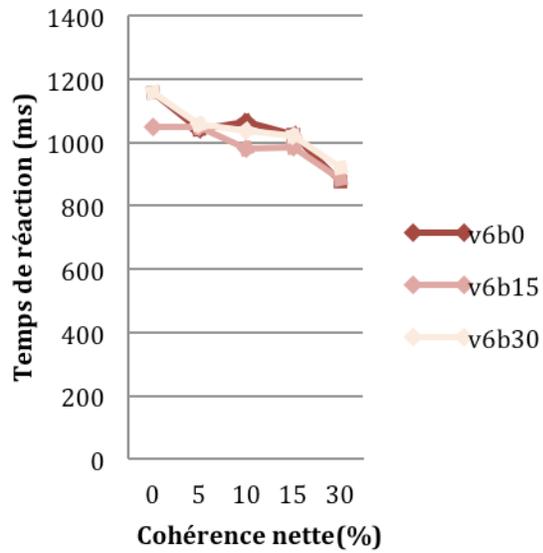
Taux de succès (Sujet 4)



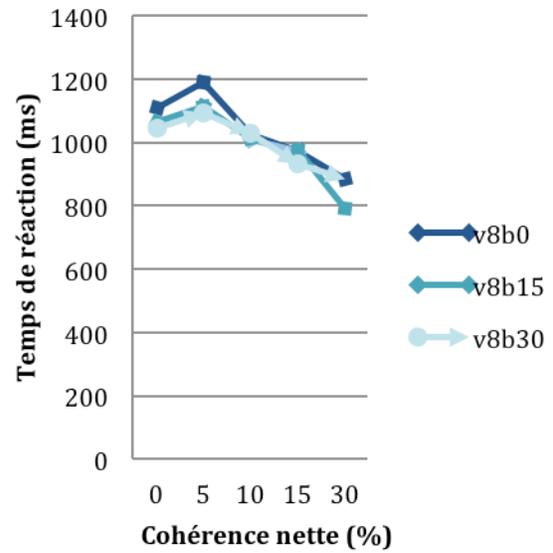
Taux de succès (Sujet 4)



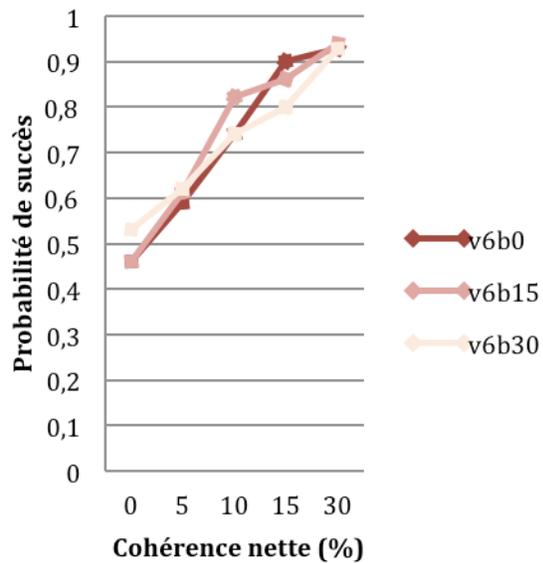
Temps de réaction moyen (Sujet 5)



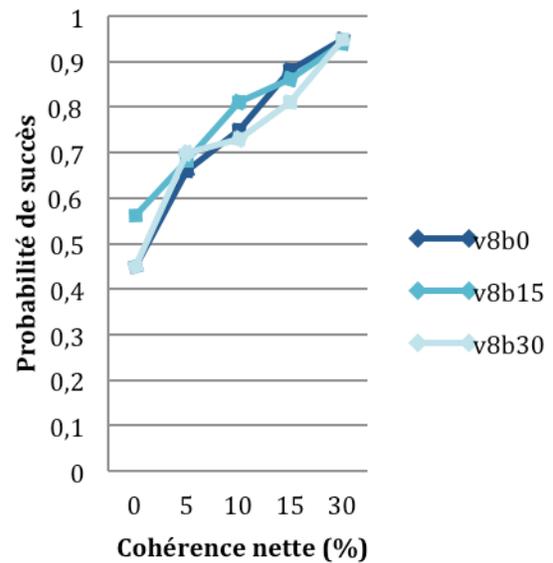
Temps de réaction moyen (Sujet 5)



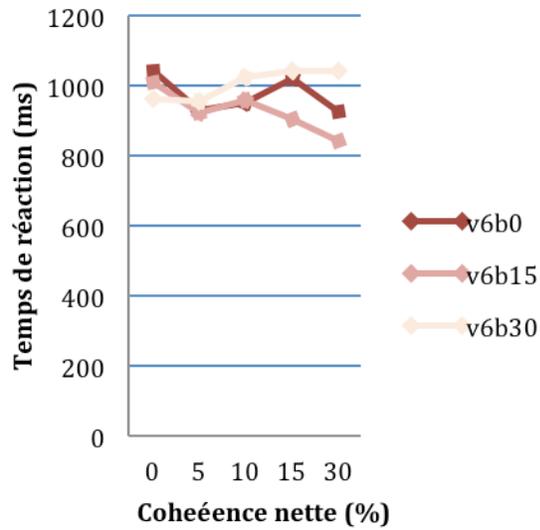
Taux de succès (Sujet 5)



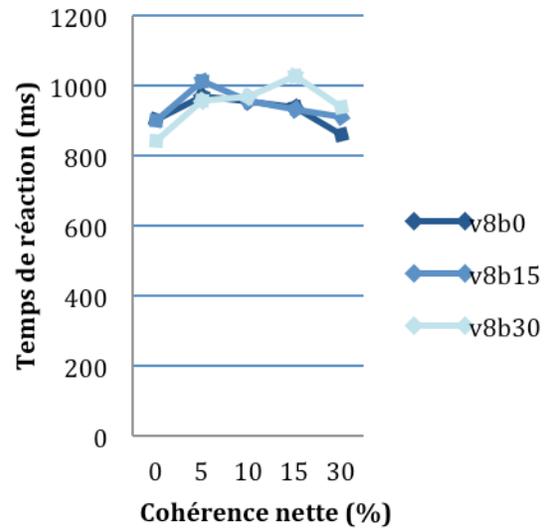
Taux de succès (Sujet 5)



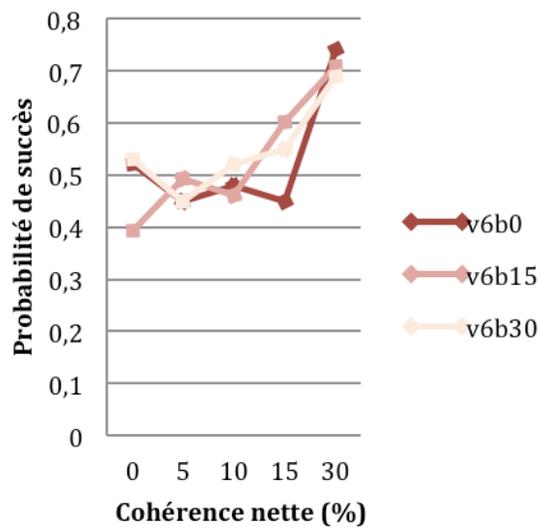
Temps de réaction moyen (Sujet 6)



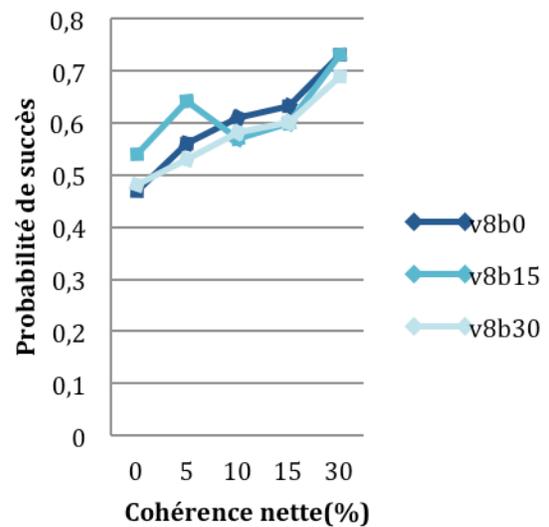
Temps de réaction moyen (Sujet 6)



Taux de succès (Sujet 6)



Taux de succès (Sujet 6)



Deuxième groupe: 6 Sujets (7 à 12), V6 et V8 présentés dans deux blocs séparés.

Dans la **Figure 15**, on constate que S7 a des résultats étroitement similaires à ceux obtenus par S1, à la fois pour ses taux de réaction (courbes linéaires décroissantes pour les deux stimuli V6 et V8), et aussi pour ses taux de réussites : courbes en hyperboles négatives avec un plateau à 100% de succès obtenu à partir des valeurs comprise entre 5 à 10% de cohérence nette.

De plus les sujets 9, 10 et 11 ont obtenus des résultats similaires à ceux de S2 de notre première partie, à savoir que leurs courbes des temps moyens de réactions étaient aussi décroissantes en fonction des valeurs croissantes de cohérence nette, et que pour chacune des 3 valeurs de cohérence de base il n'y avait pas de différence significative car les 3 courbes se chevauchent. Et en ce qui concerne les taux de succès on a une évolution un peu moins en hyperbole et plus linéaire de la probabilité de succès en fonction du niveau de valeurs de cohérence nette.

Dans la **Figure 16** on voit que S8 a fait de très mauvaises performances. Ni les valeurs de cohérence nette, ni celle de cohérence de base, n'ont eu d'effet systématique sur TR ou sur les taux de succès de S8. De plus, les taux de succès était d'environ 50% pour tous les stimuli, indiquant ainsi, que les performances de S8 étaient essentiellement aléatoires.

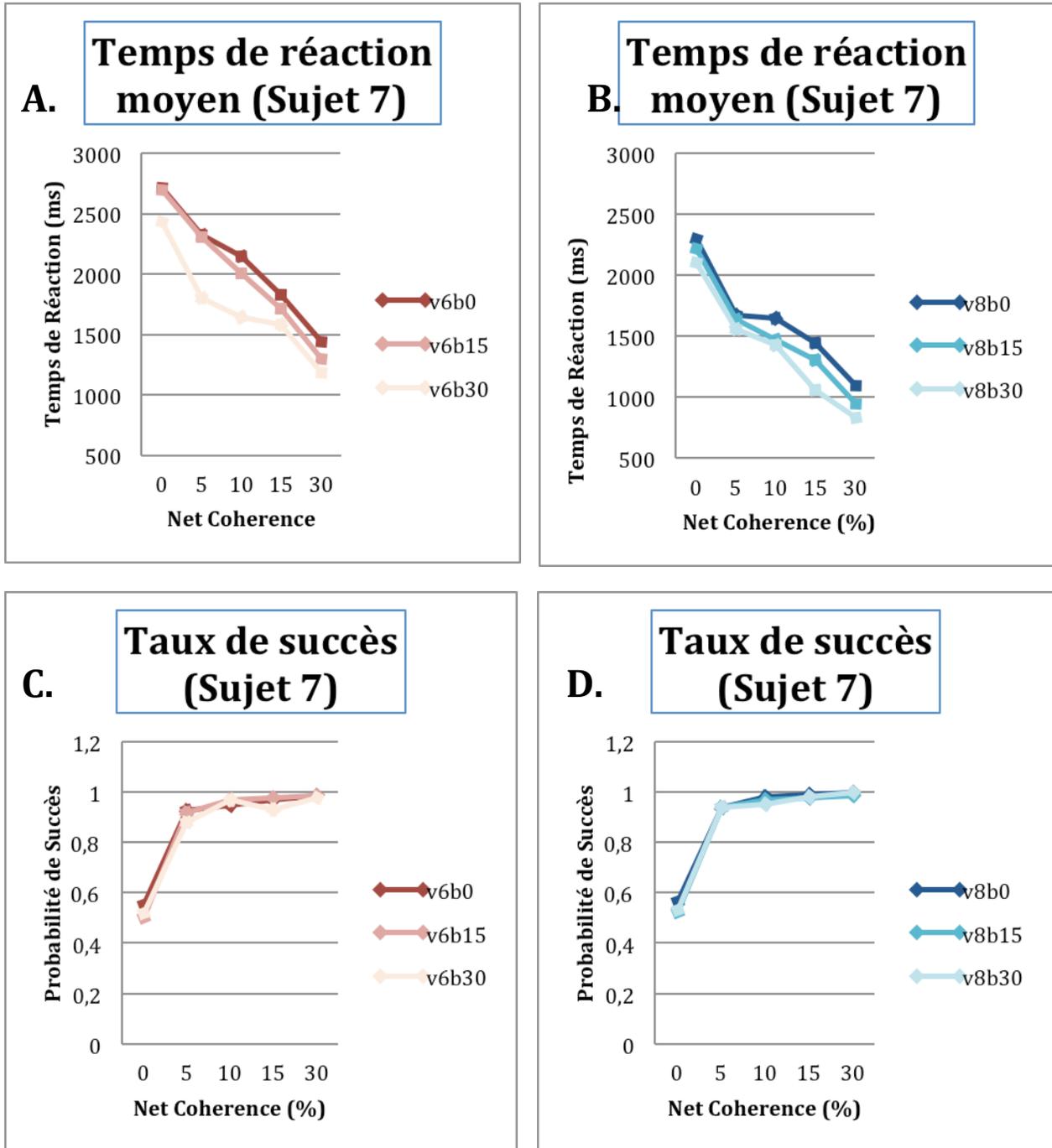
Comme pour S4 et S6, S12 a lui aussi montré l'absence de changement systématique pour ses temps de réaction en fonction des différentes valeurs de cohérence de base et de cohérence nette. De plus S12 a aussi montré une augmentation laborieuse de son taux de succès jusqu'à

atteindre un peu plus de 70% de taux de succès pour des valeurs de 30% de cohérence nette dans les stimuli.

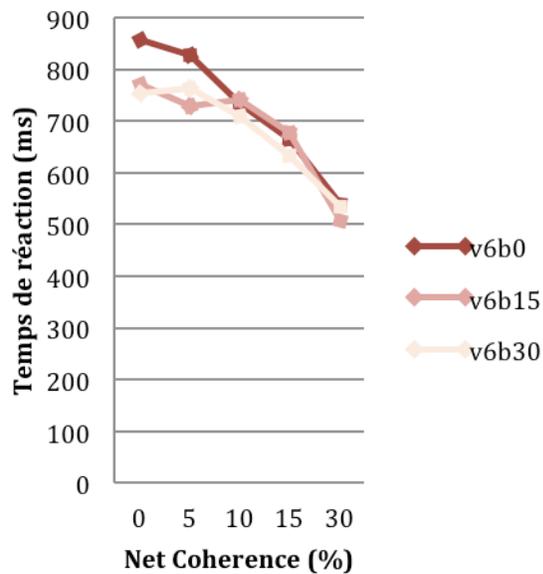
Temps de réaction pour stimuli V6 et V8 :

Les résultats expérimentaux en **Figure 13A, B, E, F** et **15A, B, E, F, I, J, M, N**, montrent qu'il y a bien un lien entre le pourcentage des valeurs de cohérence nette et le temps de réaction des Sujets 1, 2, 7, 9, 10 et 11. En effet plus la décision est difficile à prendre (caractérisé par de petites valeurs de cohérence nette), plus le sujet attend longtemps avant de prendre une décision (Palmer et al, 2005 ; Niwa & Ditterich 2008 ; Lam & Kalaska, 2012).

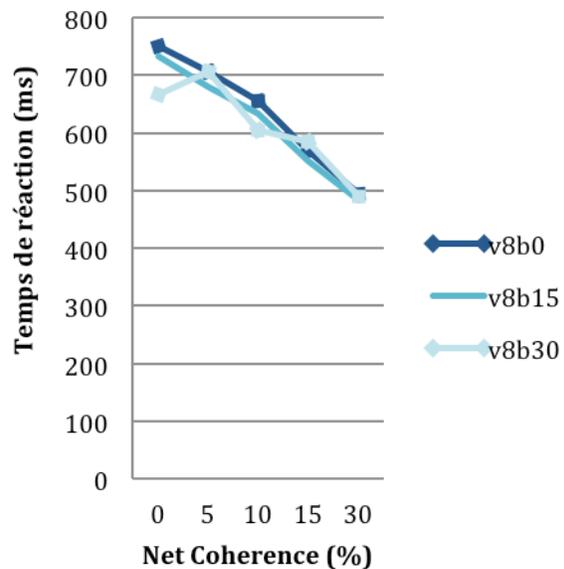
Figure 15: Temps de réaction moyens (A, C) et le taux de bonnes réponses (B, D) en fonction des versions 6 et 8 distribuées dans des blocs séparés pour S7, S9, S10 et S11. Ces 4 sujets ont des résultats presque similaires et leurs données sont très bonnes pour l'interprétation des analyses.



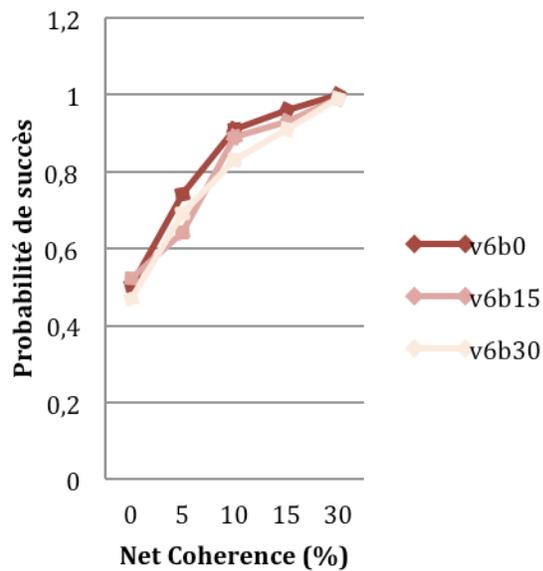
E. Temps de réaction moyen (Sujet 9)



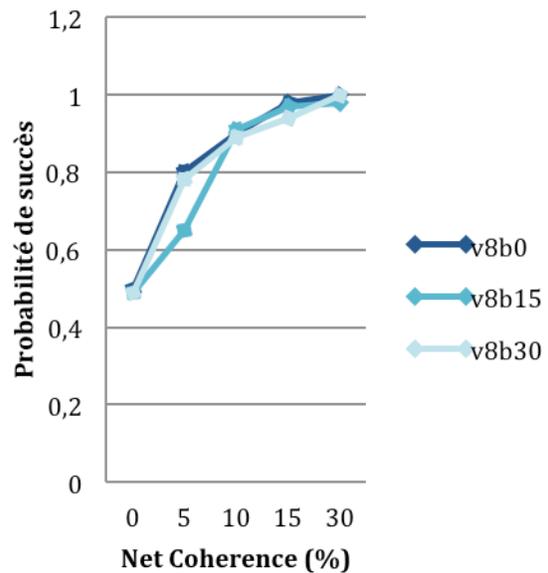
F. Temps de réaction moyen (Sujet 9)



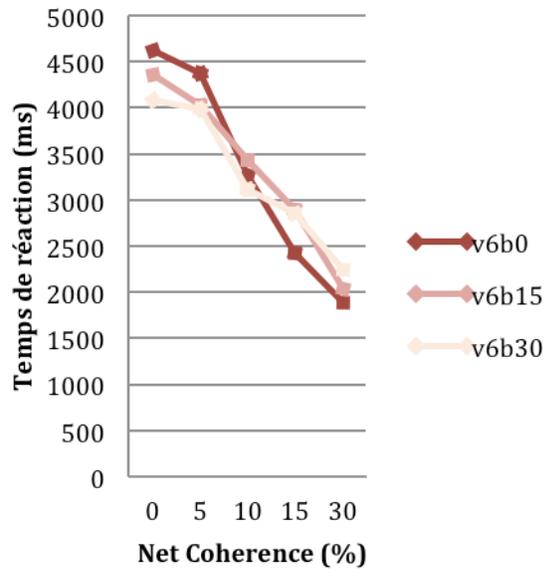
G. Taux de succès (Sujet 9)



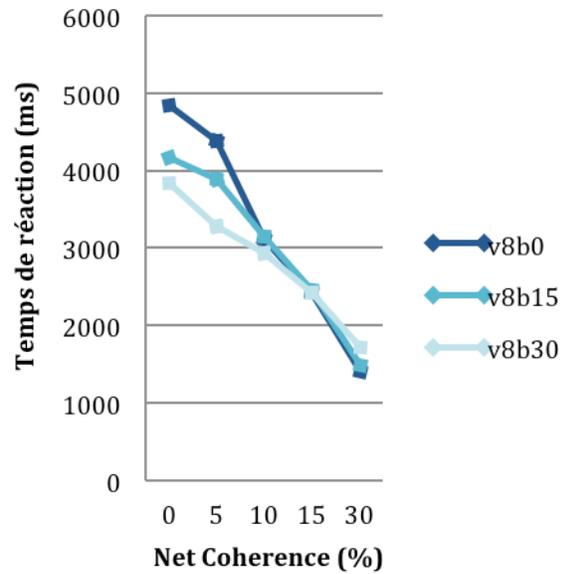
H. Taux de succès (Sujet 9)



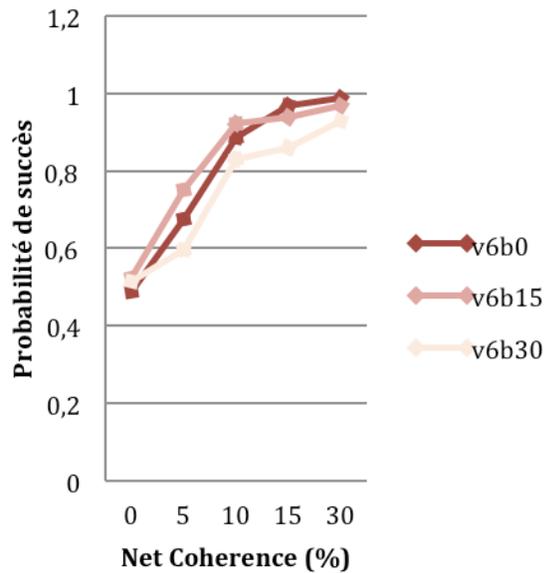
I. Temps de réaction moyen (Sujet 10)



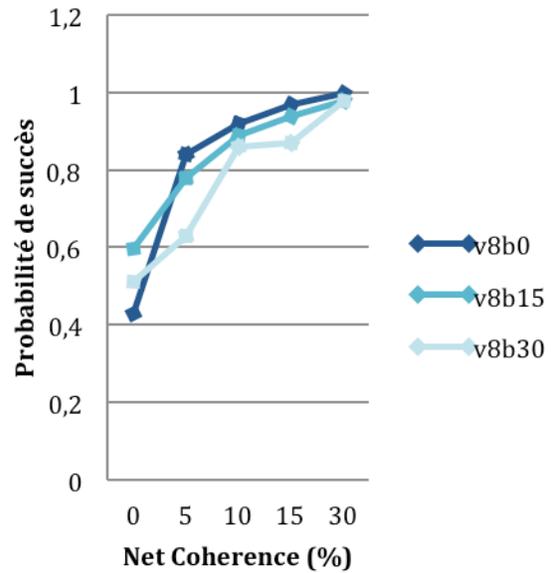
J. Temps de réaction moyen (Sujet 10)



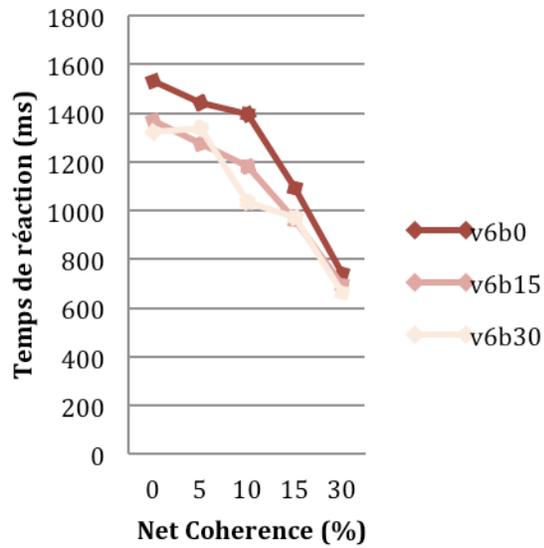
K. Taux de succès (Sujet 10)



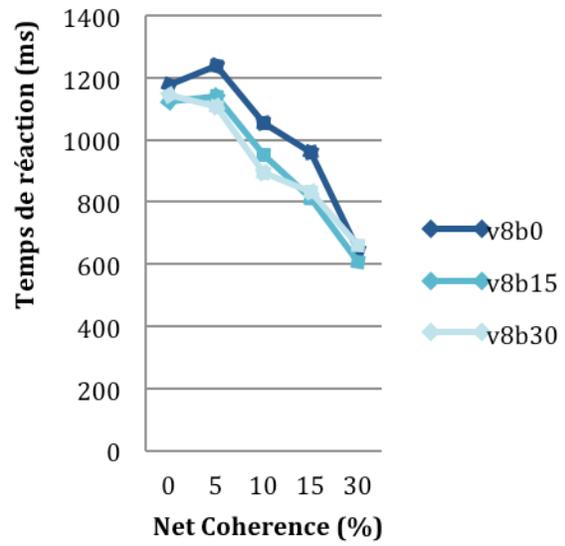
L. Taux de succès (Sujet 10)



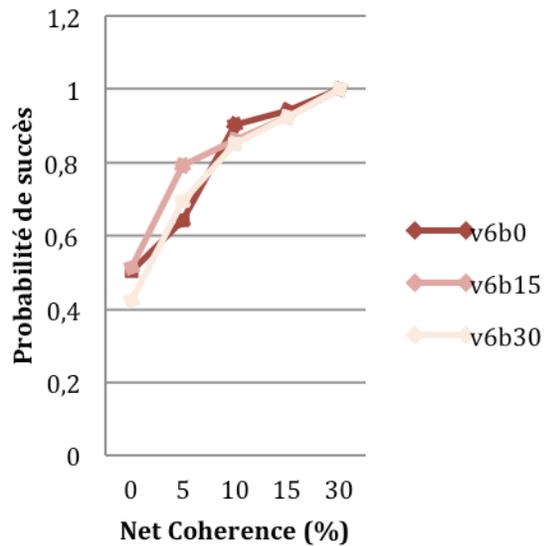
M. Temps de réaction moyen (Sujet 11)



N. Temps de réaction moyen (Sujet 11)



O. Taux de succès (Sujet 11)



P. Taux de succès (Sujet 11)

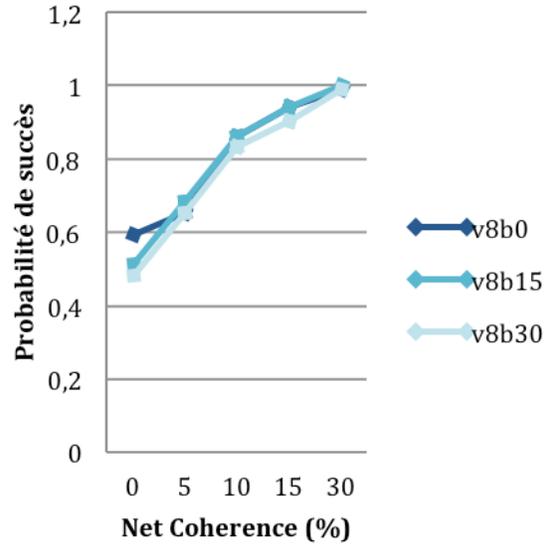
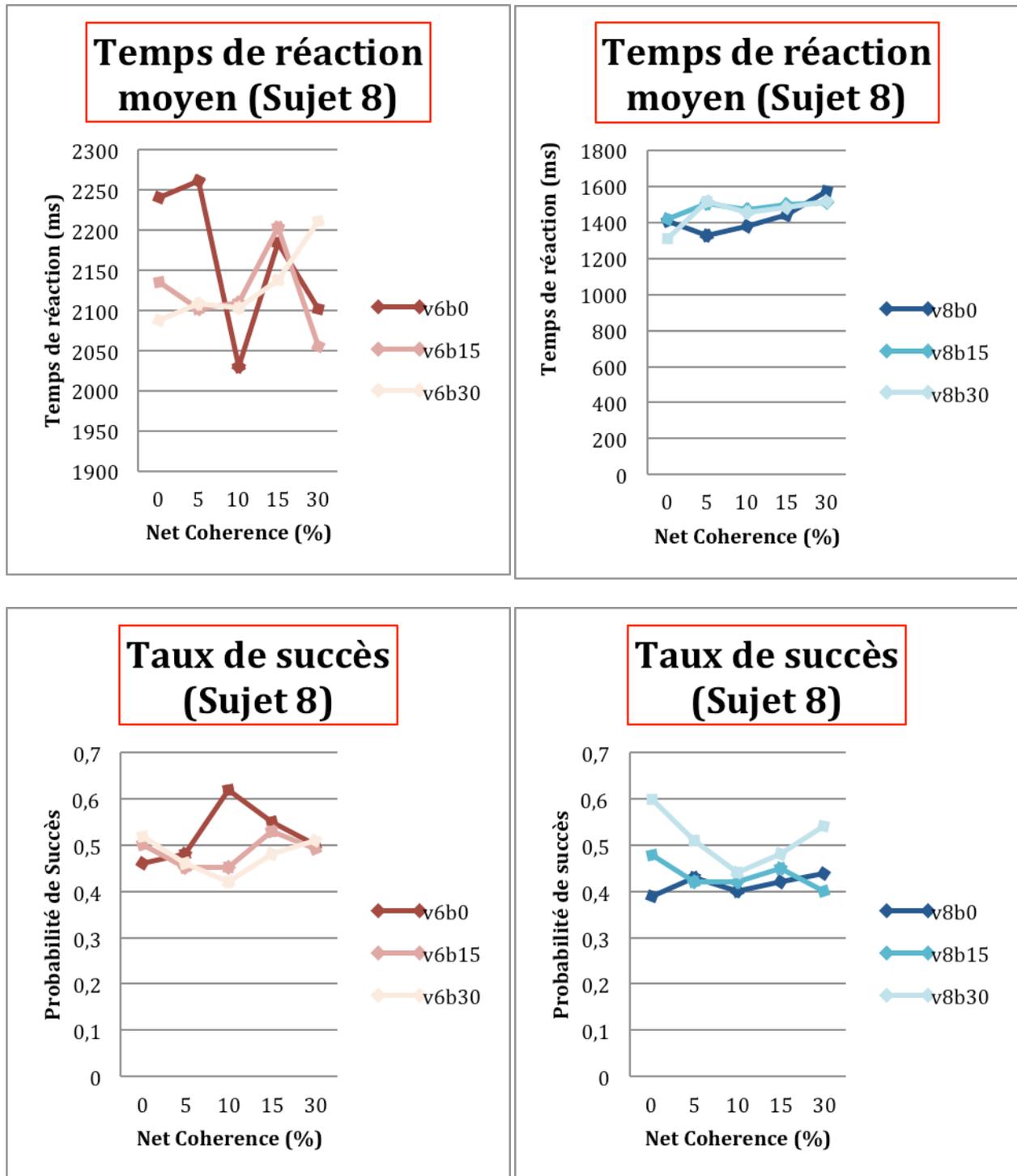
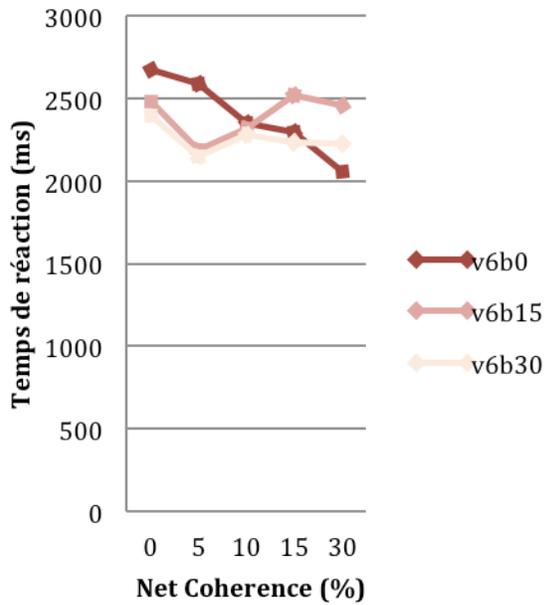


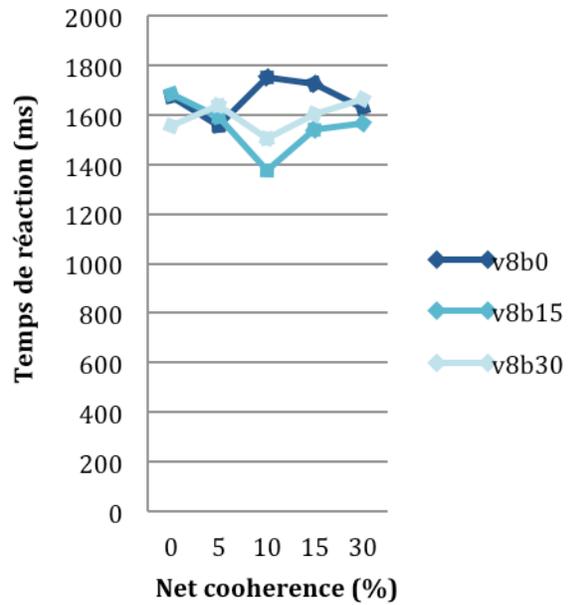
Figure 16: Résultats obtenus pour les deux autres sujets restants (S8 et S12) de la deuxième partie du projet : leurs temps de réaction ainsi que leurs taux de succès en fonction des pourcentages de cohérence nette sont représentés pour les deux versions V6 et V8.



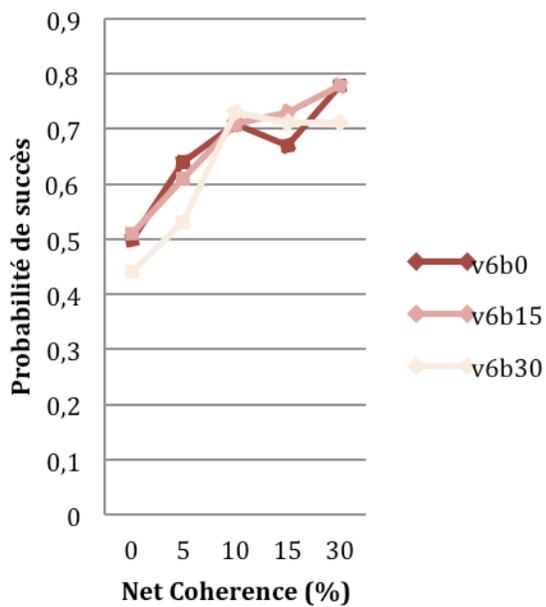
Temps de réaction moyen (Sujet 12)



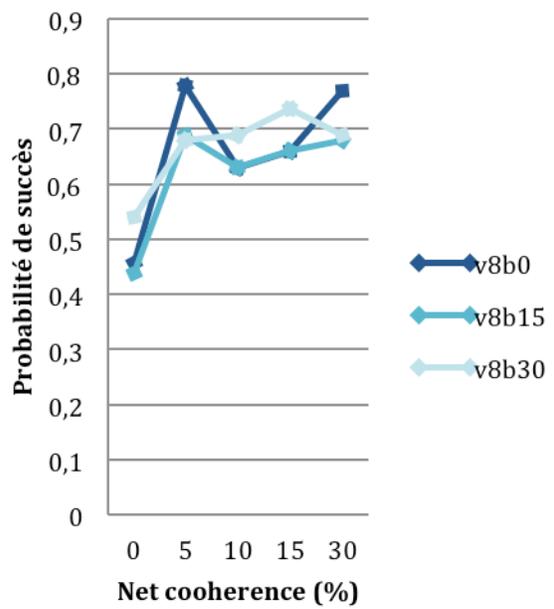
Temps de réaction moyen (Sujet 12)



Taux de succès (Sujet 12)



Taux de succès (Sujet 12)



Analyse quantitative des résultats :

Dans cette section, je ferai une analyse quantitative du comportement des sujets S1, S2, S7, S9, S10 et S11, qui sont les sujets qui ont montré des effets similaires pour les valeurs de cohérence de base et de cohérence nette, à la fois dans leur temps de réaction mais aussi pour leur taux de succès.

Les **Tableaux 3 à 8** ci-dessous, présentent la moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types, pour les pourcentages de cohérence nette allant de 0 à 30%, commune aux trois valeurs de cohérence de base (0,15, 30%), pour les stimuli V6 et V8.

▪ **Résultats comportementaux en fonction des temps de réaction.**

Les figures présentées ci-dessous nous renseignent sur comment une cible particulière est choisie par le sujet en fonction du niveau de cohérence nette du signal (fraction du nombre de points qui bougent de façon cohérente dans une direction particulière), et donc en fonction de la force du signal. De plus, pour les stimuli à 0% de cohérence nette, le choix effectué par le sujet se fait au hasard car il n'y a pas de preuve nette dans le stimulus.

On remarque notamment grâce aux **Tableaux 3 et 4** que le Sujet 1 était plus lent que le Sujet 2 pour les différentes valeurs de cohérences nettes et aussi pour les trois valeurs de cohérence de base (**Tableaux 9 et 10**), mais atteignait, en plus, des taux de succès proches de 100% pour des stimuli plus difficiles (5%) que le Sujet 2 (15%) (**Figure 13**). En d'autres

termes, le sujet qui regarde les stimuli plus longtemps est plus précis et réalise donc de plus grands taux de succès.

De plus, le Sujet 7 qui fait partie de la deuxième expérience était lui aussi tout comme le Sujet 1 plus lent que le Sujet 2 pour les 2 stimuli en fonction des différentes valeurs de cohérence nette et de cohérence de base. Mais tout comme le Sujet 1 il réalisait lui aussi des taux de succès plus élevé que le Sujet 2 pour des stimuli plus difficiles, soient à 5% de cohérence nette (**Figure 15**).

Le Sujet 9 était celui qui réalisait les plus petits temps de réaction pour les deux stimuli (**Tableaux 6 et 12**) à la fois pour les valeurs de cohérence nette et de cohérence de base. Ses temps de réaction diminuaient quand les valeurs de cohérence nette augmentaient (**Tableau 6**).

De plus, les sujets 9, 10 et 11 réalisaient des résultats similaires à ceux observés chez le sujet 2 du premier groupe.

Ici les TR sont modulés par la preuve nette du mouvement cohérent. Les résultats sont en accord avec ceux trouvés dans les travaux de Lam et Kalaska (2012),(**Figure 17**). Cette figure montre une tendance décroissante linéaire de la moyenne des TR en fonction des différentes valeurs de cohérence nette pour les 6 sujets.

Par contre, comme pour l'ensemble des sujets analysés les valeurs de cohérences de bases ne modulaient pas les valeurs des TR des sujets (**Figure 18** et test ANOVA **Tableau 19**).

On a pu constater que les sujets répondent plus rapidement pour les stimuli les plus «faciles» (30% de cohérence nette). Le temps de réaction des sujets diminue de manière importante en fonction de la réduction de la difficulté du stimulus dépendant du pourcentage du mouvement de cohérence nette. Parallèlement on observe une augmentation de leur taux de succès dans ces mêmes conditions.

On remarque cependant qu'il n'y a pas de différence significative entre les 2 stimuli, c'est à dire que pour une même valeur de cohérence nette les stimuli V6 et V8 proposés au sujet, possèdent globalement les mêmes temps de réaction : l'analyse ANOVA (**Tableau 17**) confirme cette observation ($F=0,32 < F_{crit} =5,32$, avec $P=0.58>0,05$; l'hypothèse nulle n'est pas rejetée) c.-à-d. qu'il n'y a pas de différence significative observée entre les moyennes des TR pour les différentes valeurs de cohérence nettes utilisées entre les deux stimuli V6 et V8.

Par contre, il y a une modulation du temps de réaction par rapport aux différentes valeurs de cohérence nette (**Figure 17**). Dans le **Tableau 18**, l'ANOVA donne $F=30,72 > F_{crit}=5,19$ avec $P=0,001 < 0,05$ - l'hypothèse nulle est rejetée; ce qui veut dire qu'il y a une différence entre les moyennes des temps de réaction pour chacune des valeurs de cohérence nette.

Si on s'intéresse à l'évolution du temps de réaction en fonction de la valeur de cohérence de base, on constate qu'il n'y a pas de variation du temps de réaction de façon significative en fonction des différentes valeurs de cohérence de base (**Figure 18**). Cette interprétation est valide pour les 2 stimuli. En effet, l'ANOVA du **Tableau 19** ($F=0,45 < F_{crit}=5,55$ avec $P=0,67 > 0,05$ -hypothèse nulle n'est pas rejetée) indique qu'il n'y a pas de différence significative observée dans les temps de réaction entre les 3 valeurs de cohérence de base pour les stimuli V6 et V8.

v6 net 0 %	3327 (ms) ± 1585	V8 net 0%	3298 (ms) ± 1639
v6 net 5 %	2846 (ms) ± 1616	V8 net 5%	2921 (ms) ± 1666
v6 net 10 %	2569 (ms) ± 1396	V8 net 10%	2573 (ms) ± 1446
V6 net 15 %	2324 (ms) ± 1244	V8 net 15%	2285 (ms) ± 1226
V6 net 30 %	1935 (ms) ± 1143	V8 net 30%	1958 (ms) ± 1044

Tableau 3: Moyenne des temps de réaction ± leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de cohérence nette (0-30%) chez le Sujet 1, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.

v6 net 0 %	1483 (ms) ± 699	V8 net 0%	1432, (ms) ± 658
v6 net 5 %	1361 (ms) ± 683	V8 net 5%	1396 (ms) ± 649
v6 net 10 %	1279 (ms) ± 670	V8 net 10%	1335 (ms) ± 632
V6 net 15 %	1124 (ms) ± 556	V8 net 15%	1161 (ms) ± 595
V6 net 30 %	919 (ms) ± 448	V8 net 30%	883 (ms) ± 414

Tableau 4 : Moyenne des temps de réaction ± leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de cohérence nette (0-30%) chez le Sujet 2, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.

v6 net 0 %	2617 (ms) ± 1296	V8 net 0%	2209 (ms) ± 1160
v6 net 5 %	2143 (ms) ± 1252	V8 net 5%	1620 (ms) ± 789
v6 net 10 %	1929 (ms) ± 1199	V8 net 10%	1516(ms) ± 825
V6 net 15 %	1707 (ms) ± 1011	V8 net 15%	1272 (ms) ± 677
V6 net 30 %	1309 (ms) ± 979	V8 net 30%	955 (ms) ± 496

Tableau 5: Moyenne des temps de réaction ± leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de cohérence nette (0-30%) chez le Sujet 7, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.

v6 net 0 %	793 (ms) ± 386	V8 net 0%	716 (ms) ± 390
v6 net 5 %	772 (ms) ± 367	V8 net 5%	697 (ms) ± 329
v6 net 10 %	727 (ms) ± 357	V8 net 10%	630 (ms) ± 289
V6 net 15 %	657 (ms) ± 309	V8 net 15%	568 (ms) ± 216
V6 net 30 %	526 (ms) ± 152	V8 net 30%	488 (ms) ± 101

Tableau 6: Moyenne des temps de réaction ± leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de cohérence nette (0-30%) chez le Sujet 9, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.

v6 net 0 %	4 359 (ms) ± 2455	V8 net 0%	4 290 (ms) ± 3464
v6 net 5 %	4 126 (ms) ± 2343	V8 net 5%	3 849 (ms) ± 3366
v6 net 10 %	3 272 (ms) ± 2227	V8 net 10%	3 064 (ms) ± 2984
V6 net 15 %	2 722 (ms) ± 2049	V8 net 15%	2 435 (ms) ± 2755
V6 net 30 %	2 055 (ms) ± 2024,34	V8 net 30%	1 537 (ms) ± 1928

Tableau 7: Moyenne des temps de réaction ± leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de cohérence nette (0-30%) chez le Sujet 10, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.

v6 net 0 %	1 409 (ms) ± 1353	V8 net 0%	1 148 (ms) ± 918
v6 net 5 %	1 352 (ms) ± 1246	V8 net 5%	1 162 (ms) ± 925
v6 net 10 %	1 203 (ms) ± 1144	V8 net 10%	967 (ms) ± 780
V6 net 15 %	1 007 (ms) ± 1105	V8 net 15%	867 (ms) ± 624
V6 net 30 %	699 (ms) ± 537	V8 net 30%	635 (ms) ± 338

Tableau 8 : Moyenne des temps de réaction ± leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de cohérence nette (0-30%) chez le Sujet 11, commune à toutes les valeurs de cohérence de base.

Les **Tableaux 9 à 14** représentent la moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types, en fonction des trois niveaux de valeur de cohérence de base pour les stimuli V6 et V8, commune à toutes les valeurs de cohérence nette.

V6 base 0	2540 (ms) \pm 1417	V8 base 0	2596(ms) \pm 1456
V6 base 15	2647 (ms) \pm 1463	V8 base 15	2533 (ms) \pm 1320
V6 base 30	2613 (ms) \pm 1322	V8 base 30	2692 (ms) \pm 1437

Tableau 9 : Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de cohérence de base (0-30%) chez le Sujet 1.

V6 base 0	1275 (ms) \pm 584	V8 base 0	1266 (ms) \pm 571
V6 base 15	1199 (ms) \pm 578	V8 base 15	1229 (ms) \pm 582
V6 base 30	1225 (ms) \pm 671	V8 base 30	1228 (ms) \pm 616

Tableau 10 : Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de cohérence de base (0-30%) chez le Sujet 2.

V6 base 0	2092 (ms) ± 1250	V8 base 0	1634 (ms) ± 901
V6 base 15	1998 (ms) ± 1166	V8 base 15	1517 (ms) ± 785
V6 base 30	1733(ms) ± 1026	V8 base 30	1392 (ms) ± 682

Tableau 11: Moyenne des temps de réaction ± leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de cohérence de base (0-30%) chez le Sujet 7.

V6 base 0	723 (ms) ± 337	V8 base 0	633 (ms) ± 267
V6 base 15	684 (ms) ± 282	V8 base 15	616 (ms) ± 264
V6 base 30	678 (ms) ± 323	V8 base 30	610 (ms) ± 264

Tableau 12: Moyenne des temps de réaction ± leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de cohérence de base (0-30%) chez le Sujet 9.

V6 base 0	3 311 (ms) ± 2055	V8 base 0	3 232 (ms) ± 1857
V6 base 15	3 349 (ms) ± 2289	V8 base 15	3 031 (ms) ± 1949
V6 base 30	3 260 (ms) ± 2315	V8 base 30	2 842 (ms) ± 1993

Tableau 13: Moyenne des temps de réaction ± leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de cohérence de base (0-30%) chez le Sujet 10.

V6 base 0	1 241 (ms) ± 742	V8 base 0	1 015 (ms) ± 465
V6 base 15	1 106 (ms) ± 722	V8 base 15	925 (ms) ± 408
V6 base 30	1 065 (ms) ± 720	V8 base 30	927(ms) ± 560

Tableau 14: Moyenne des temps de réaction ± leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de cohérence de base (0-30%) chez le Sujet 11.

Les **Tableaux 15** et **16** présentent les moyennes des temps de réaction \pm leurs écarts-types chez tous les sujets pour chacune des valeurs de cohérence nette (**Tableau 15**) et de cohérence de base (**Tableau 16**).

v6 net 0 %	2 325 (ms) \pm 1857	V8 net 0%	2 179 (ms) \pm 1816
v6 net 5 %	2 089 (ms) \pm 1759	V8 net 5%	1 938 (ms) \pm 1660
v6 net 10 %	1 827 (ms) \pm 1537	V8 net 10%	1 680(ms) \pm 1411
V6 net 15 %	1 589 (ms) \pm 1358	V8 net 15%	1 430 (ms) \pm 1213
V6 net 30 %	1 241 (ms) \pm 1191	V8 net 30%	1 076 (ms) \pm 900

Tableau 15: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de cohérence nette (0-30%) chez tous les Sujets (n=6), commune à toutes les valeurs de cohérence de base.

V6 base 0	1 857 (ms) \pm 1505	V8 base 0	1 727(ms) \pm 1424
V6 base 15	1 826 (ms) \pm 1576	V8 base 15	1 641 (ms) \pm 1374
V6 base 30	1 760 (ms) \pm 1537	V8 base 30	1 615 (ms) \pm 1402

Tableau 16: Moyenne des temps de réaction \pm leurs écarts-types pour V6 et V8, pour chaque valeur de cohérence de base (0-30%) chez tous les Sujets (n=6).

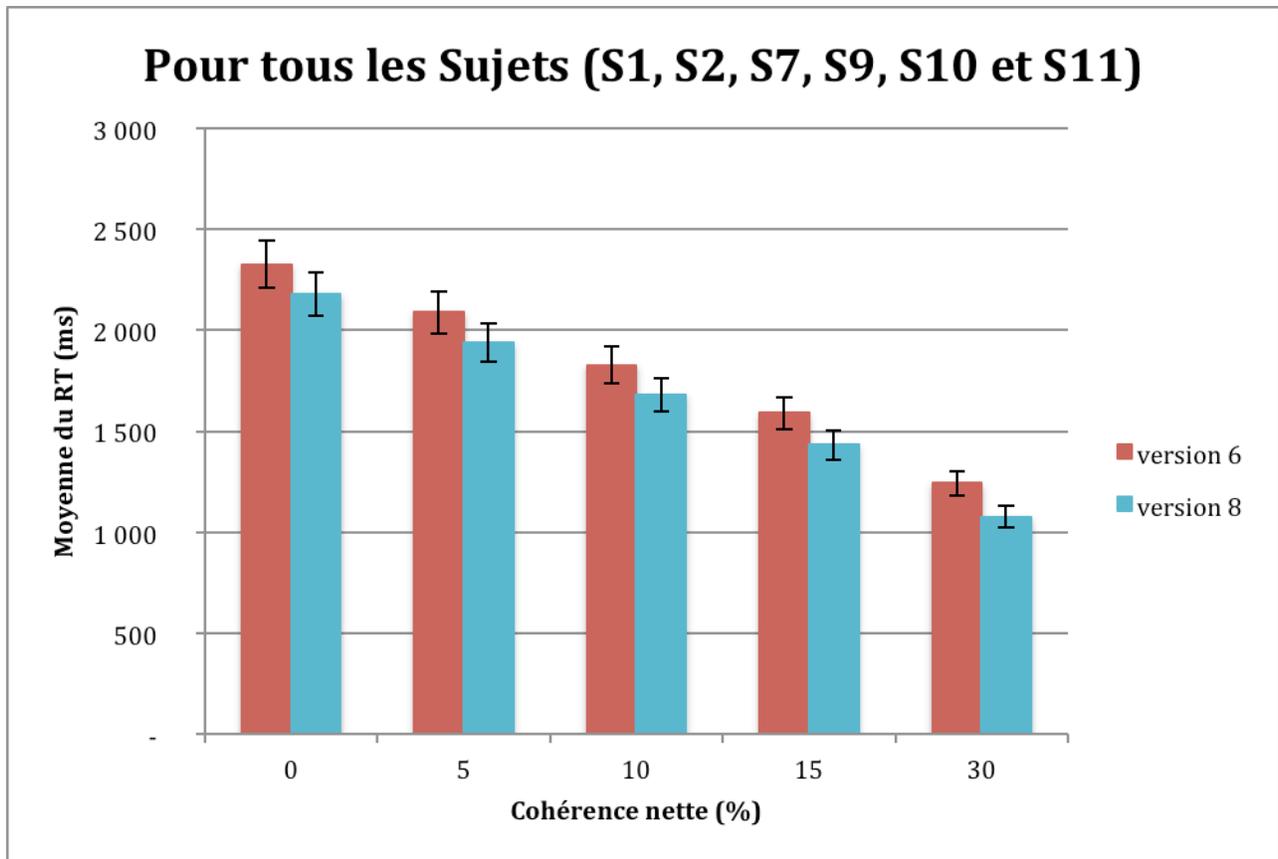


Figure 17: Moyenne des temps de réaction pour V6 et V8 pour chacune des valeurs de cohérence nette (0-30%) chez tous les Sujets (n=6), commune à toutes les valeurs de cohérence de base.

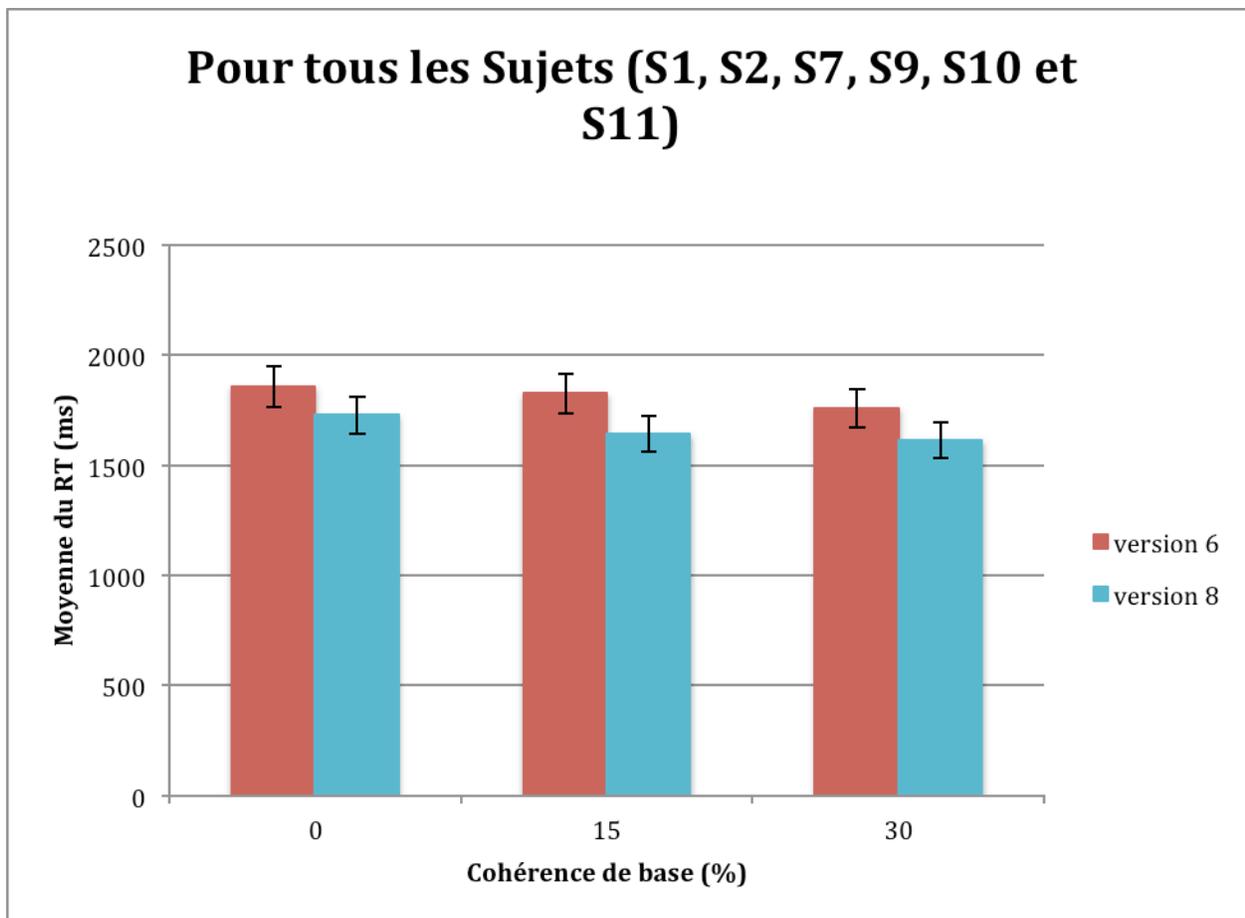


Figure 18 : Moyenne des temps de réaction pour V6 et V8, pour chaque valeur de cohérence de base (0-30%) chez tous les Sujets (n=6).

Anova: Single Factor						
SUMMARY						
Groups	Count	Sum	Average	Variance		
v6	5	9074	1814	178862		
v8	5	8305	1661	185208		
ANOVA						
Source of Variation	SS	df	MS	F	P-value	F crit
Between Groups	59116,826	1	59116,826	0,324	0,584	5,317
Within Groups	1456285,885	8	182035,735			
Total	1515402,712	9				

Tableau17. Analyse ANOVA des temps de réaction pour tous les sujets (S1, S2, S7, S9, S10, S11), pour les 5 valeurs de cohérences nettes entre les stimuli V6 et V8.

Anova: Single Factor						
SUMMARY						
Groups:cohérence nette	Count	Sum	Average	Variance		
0%	2	4504	2252	10666		
5%	2	4028	2014	11411		
10%	2	3508	1754	10864		
15%	2	3020	1510	12642		
30%	2	2318	1159	13665		
ANOVA						
Source of Variation	SS	df	MS	F	P-value	F crit
Between Groups	1456151,898	4	364037,974	30,720	0,001	5,192
Within Groups	59250,813	5	11850,162			
Total	1515402,712	9				

Tableau 18 : Analyse ANOVA, comparaison des différentes moyennes de TR pour les différentes valeurs de cohérences nettes entre les stimuli V6 et V8 pour tous les sujets (S1, S2, S7, S9, S10, S11).

Anova: Single Factor

SUMMARY

Groups	Count	Sum	Average	Variance
vb0	2	3585	1792	8539
vb15	2	3467	1733	17201
vb30	2	3375	1687	10534

ANOVA

Source of Variation	SS	df	MS	F	P-value	F crit
Between Groups	11063,442	2	5531,721	0,457	0,670	9,552
Within Groups	36276,354	3	12092,118			
Total	47339,797	5				

Tableau 19 : Analyse ANOVA des temps de réaction pour tous les sujets (S1, S2, S7, S9, S10, S11), pour les 3 valeurs de cohérences de base entre les stimuli V6 et V8.

✚ Étude de l'effet de la variabilité entre les essais des mouvements des points observés dans les stimuli V6, sur le comportement des sujets.

Dans la section précédente, nous avons pu mettre en évidence qu'il n'y avait pas de différence systématique dans les réponses des sujets pour les stimuli V6 et V8. Ceci suggère que la présence ou l'absence de variabilité entre les essais dans le signal net cohérent, n'a pas d'effet systématique sur la moyenne des performances des sujets.

Dans cette section, je vais alors examiner la possibilité que la variabilité de la force moyenne de déplacement des points, entre les essais des stimuli V6, n'aura aucun effet sur le comportement des sujets d'un essai à l'autre.

Pour cette section, nous nous concentrons sur les résultats des Sujets 1, 2, 7, 9,10 et 11 car ils ont montré le plus grand effet de la moyenne des déplacements nets des points pour chaque essai, sur leurs temps de réaction.

La **Figure 19**, ci-dessous, présente les diagrammes de dispersion des temps de réaction pour chacun des essais, pour les sujets S1, S2, S7, S9, S10 et S11, en fonction de la valeur moyenne du mouvement cohérent net des points observés à chaque essai, pour les stimuli V6.

Cette représentation a été réalisée à l'aide de calculs effectués par le logiciel Matlab (cf. Matériels et Méthodes, mesure de la force moyenne des déplacements nets des points).

Les données dans la **Figure 19** montrent plusieurs tendances importantes: la première est la distribution de la valeur moyenne du signal net cohérent qui est concentrée autour d'un intervalle allant de 0 à 30% de cohérence nette, comme prévu.

De plus, il y avait un niveau de variabilité considérable dans la distribution des valeurs moyennes de cohérence nette à chaque essai dans le stimulus V6. Ceci était dû à la nature stochastique de l'algorithme du stimulus KPA V6.

En effet, la dispersion des points le long de l'axe de cohérence (c.-à-d., la variabilité des stimuli) augmentait pour les valeurs croissantes de cohérence nette, pour chacune des valeurs de cohérence de base réparties en 3 colonnes pour chacun des graphiques de la **Figure 19**. En d'autres termes, on observe que les points sont répartis de façon plus diffuse sur l'axe des x à mesure que les valeurs de cohérence nette augmentent.

De plus, la répartition des points le long de l'axe des x est de plus en plus diffuse, à mesure que les valeurs de cohérence de base augmentent. En effet on voit apparaître une formation en « arbre de Noël » pour les mêmes valeurs de cohérence nette mais à différents niveaux de cohérence de base. (Voir rangées (horizontales) de chacun des graphiques de la **Figure 19**, et **Figure 12 B**.)

Les questions ici sont de savoir, bien que la variabilité entre les essais n'avait pas d'effet systématique sur le comportement des sujets, leurs temps de réaction étaient-ils plus courts quand le signal était plus fort, et ont-ils eu tendance à faire plus d'erreurs quand le signal était plus faible ?

Nous pouvons désormais répondre à ces questions dans la section suivante

Temps de réaction :

Dans toutes ces figures, à 0% de cohérence nette du signal il n'y a pas de « vraie » bonne réponse perceptible par le sujet, en effet il s'agira d'une réponse donnée au hasard, et ce sera l'ordinateur qui attribuera de façon aléatoire une « bonne réponse » à gauche ou à droite. En

effet, pour la condition 0/0, qui détermine 0% de preuve nette cela veut dire que l'ensemble des points représentés vont se déplacer dans les deux directions de façon aléatoire : il y en aura autant de points qui vont aller à gauche ou à droite. Ainsi on observe comme attendu, étant donné la condition du signal, que le sujet n'arrive pas à prendre de décision rapidement, car le signal étant moins évident : cela se traduit par une distribution des points qui se chevauchent tout le long de l'axe vertical (temps en ms), avec des TR relativement grands (**Figure 13A, E et 14**).

Néanmoins, les temps de réaction diminuaient au fur et à mesure que les valeurs moyennes de cohérence nette augmentaient de 0% jusqu'à 30%.

Cependant, il est aussi évident qu'il y a une variabilité considérable des valeurs moyennes de cohérence nette dans les stimuli pour chacun des essais, pour les différents niveaux de cohérence de base et de cohérence nette. En d'autres termes, la moyenne des déplacements des points augmentait systématiquement avec les différentes valeurs de cohérence de base pour chaque niveau de cohérence nette (voir **Fig. 12C**).

Par ailleurs, pour chacune des 15 conditions de stimuli, la dispersion des signaux de cohérence nette était symétrique de part et d'autre de la valeur moyenne.

Il y a des preuves que les essais avec de faibles signaux de cohérence nette pour un stimulus donné, ont des temps de réaction plus longs que pour les essais avec des signaux de cohérence nette forts.

De plus, il y avait une répartition symétrique des points en « arbre de Noël », en faveur d'une petite preuve que la variabilité stochastique du signal net cohérent pour les 15 conditions de stimuli n'a pas d'effets systématiques sur les temps de réaction.

Dans les graphiques, les points noirs correspondent aux bonnes réponses et les points rouges aux mauvaises réponses. Il y a presque le même nombre de points noirs et rouges pour la condition à 0% de cohérence nette dans les stimuli. De plus, il y a moins de points rouges (mauvaises réponses), et plus de points noirs (bonnes réponses), pour des valeurs croissantes de cohérence nette. Cependant, pour chacune des 15 conditions de stimuli, les points rouges et les points noirs se chevauchaient largement.

En outre, il y a une légère évidence que les essais avec de faibles valeurs de cohérence nette pour chacune des 15 conditions, tendaient vers une mauvaise réponse.

Le même graphique pour la version de stimuli V8 n'est pas réalisable car il n'y a pas de variabilité dans la distribution du nombre de points dans V8 le long de l'axe des x, on obtiendrait alors que des graphiques égaux à celui obtenu pour la condition 0/0 de la **Figure 19**.

Cependant, on observe globalement la même répartition de la moyenne des TR pour V6 et V8.

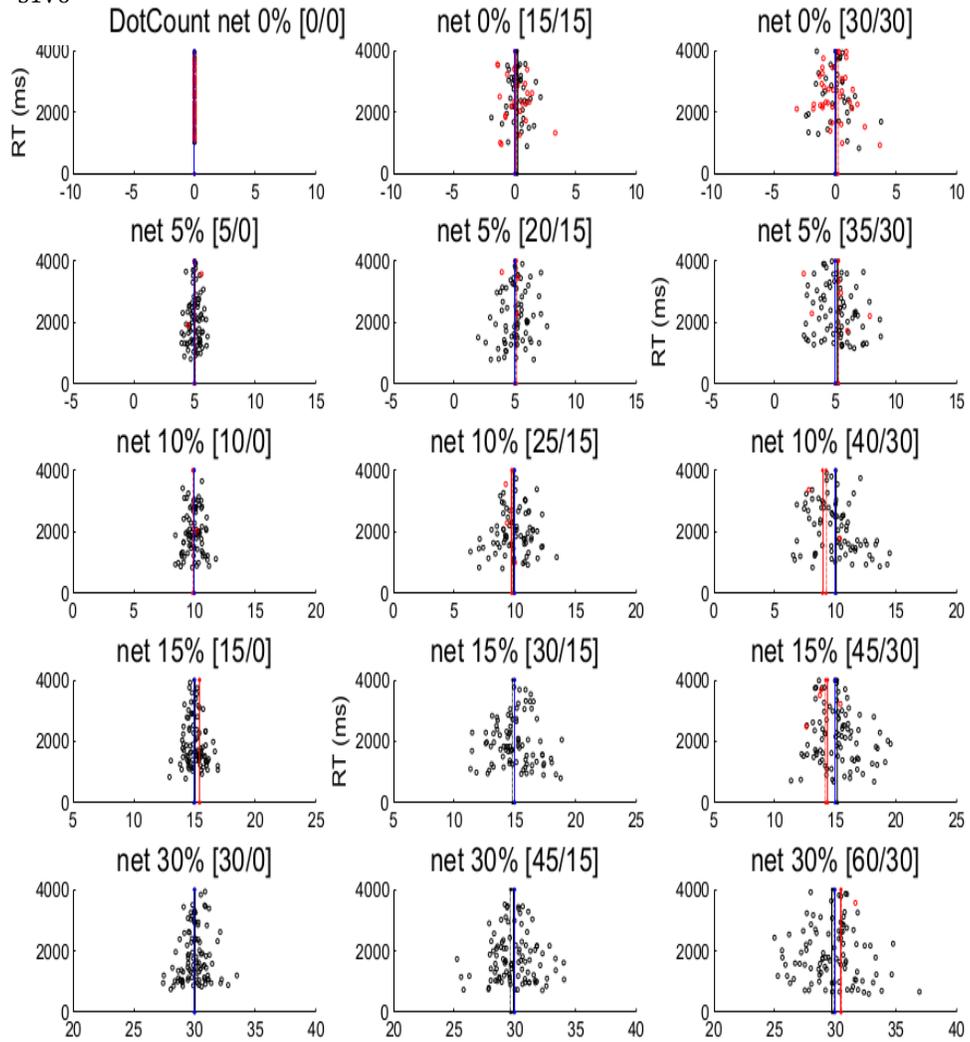
De plus la distribution de la moyenne de la variabilité des mouvements d'un essai à l'autre pour un stimulus donné a un effet relativement faible sur la probabilité d'effectuer un choix correct ou une mauvaise réponse ; c'est à dire que les points rouges et noirs sont distribués de façon uniforme de chaque côté de la valeur moyenne du mouvement : ce ci est vrai pour les valeur de cohérence nette allant de 5 à 10%.

Cette dernière observation est plus clairement observée dans la **Figure 20**, car cette figure présente les distributions des valeurs moyennes des déplacements des points, pour chaque essai sous forme d'histogramme. On y observe de façon évidente, que le nombre de bonnes

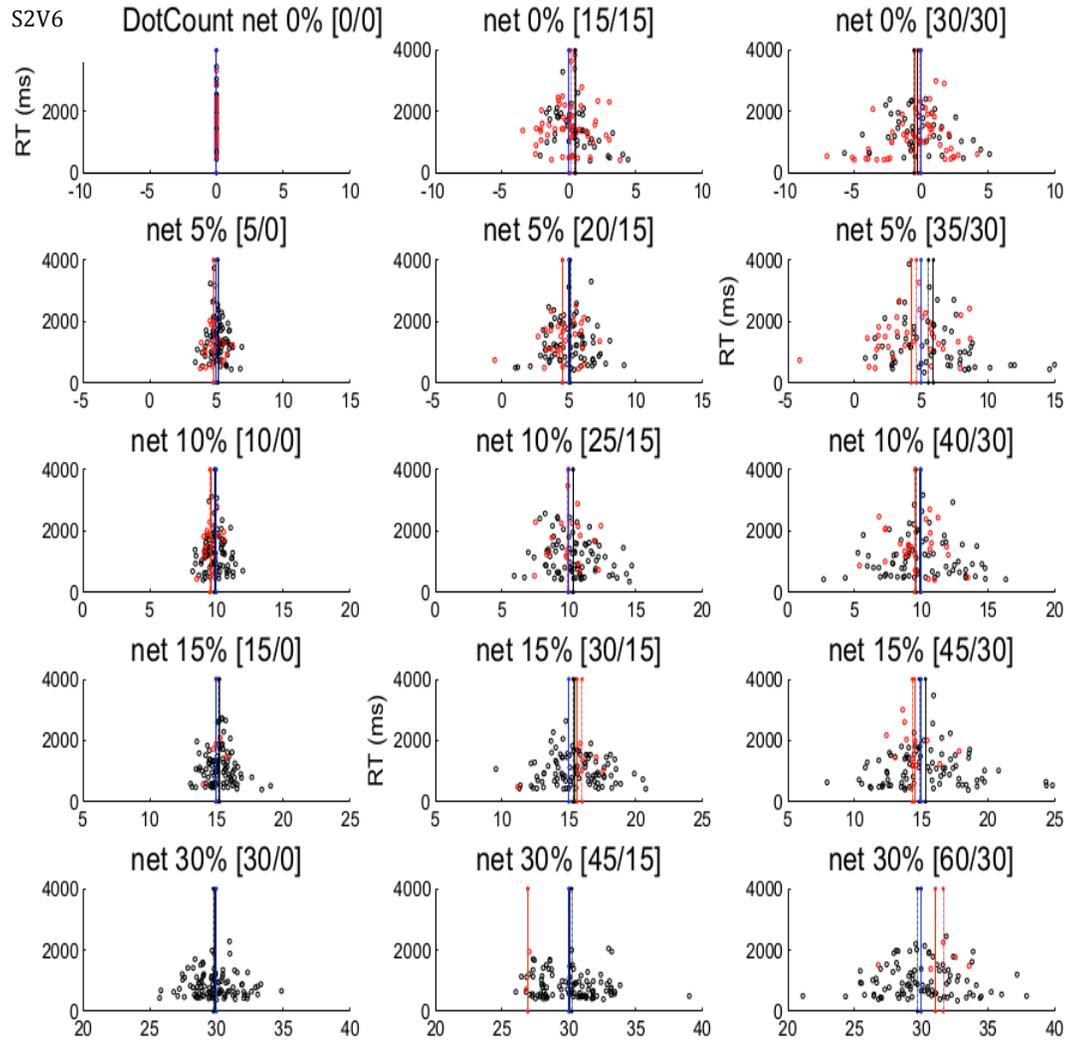
réponses augmente quand le pourcentage de cohérence nette augmente, soit à 30% de cohérence nette, il y a une absence de courbe rouge et uniquement une courbe noire présente sur le graphique pour les 3 Sujets. C'est donc la valeur de la cohérence nette qui va moduler le taux de bonnes réponses, et non la variabilité des mouvements des points observés.

Les résultats de la **Figure 19** permettent d'observer clairement qu'il y a une modulation du temps de réaction mais aussi des bonnes réponses en fonction de la valeur de cohérence nette du signal. De façon très évidente on observe un nombre de bonnes réponses (points noirs), qui augmentent pour des pourcentages de cohérence nette plus grands. De plus pour des réponses avec un signal plus facilement perceptible (cohérence nette de 30%), le temps de réaction du sujet est plus court, caractérisé par un nombre de tâches noires plus dense vers le bas de chaque graphique

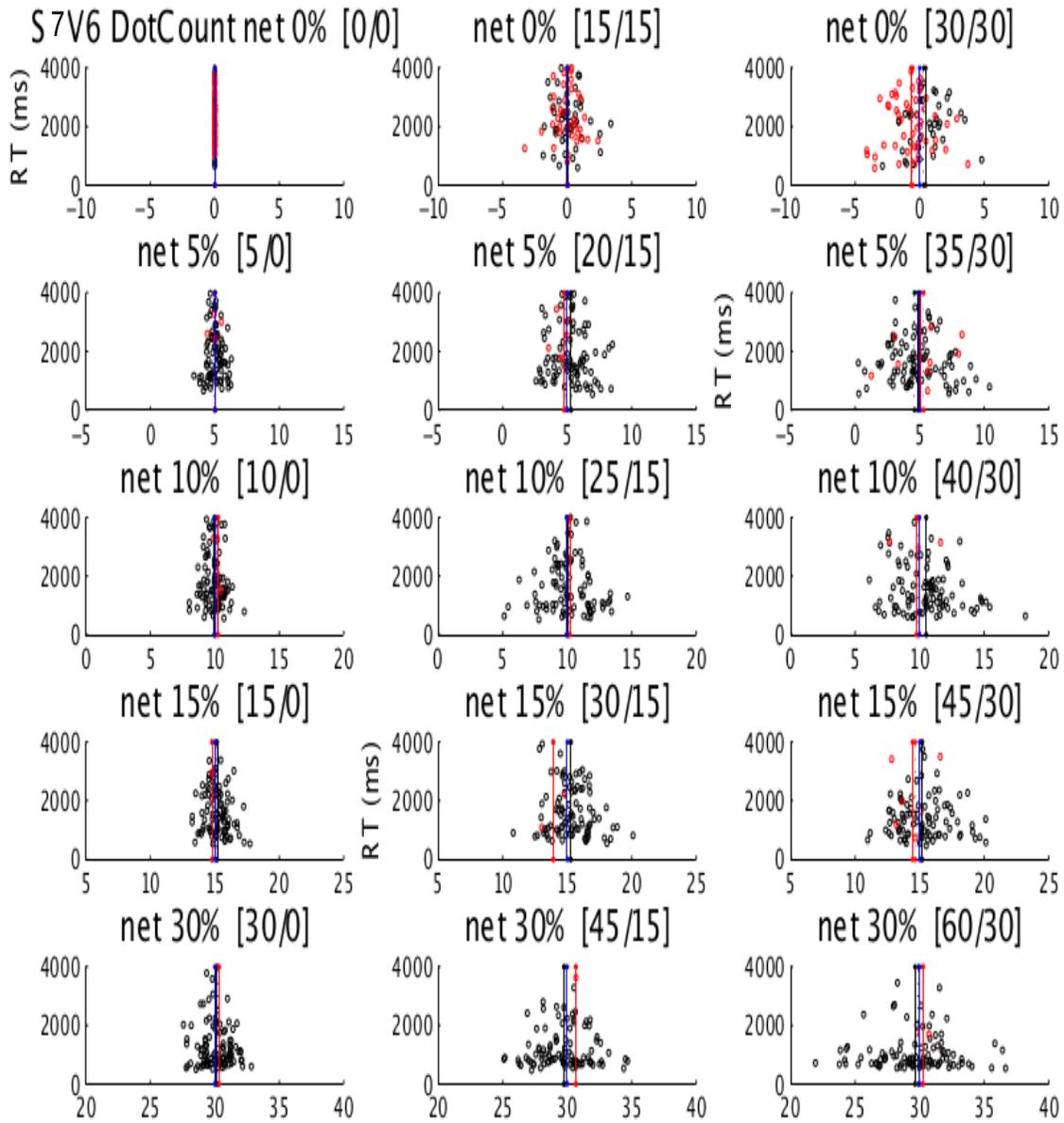
S1V6



Valeur moyenne de cohérence nette pour chaque essai.

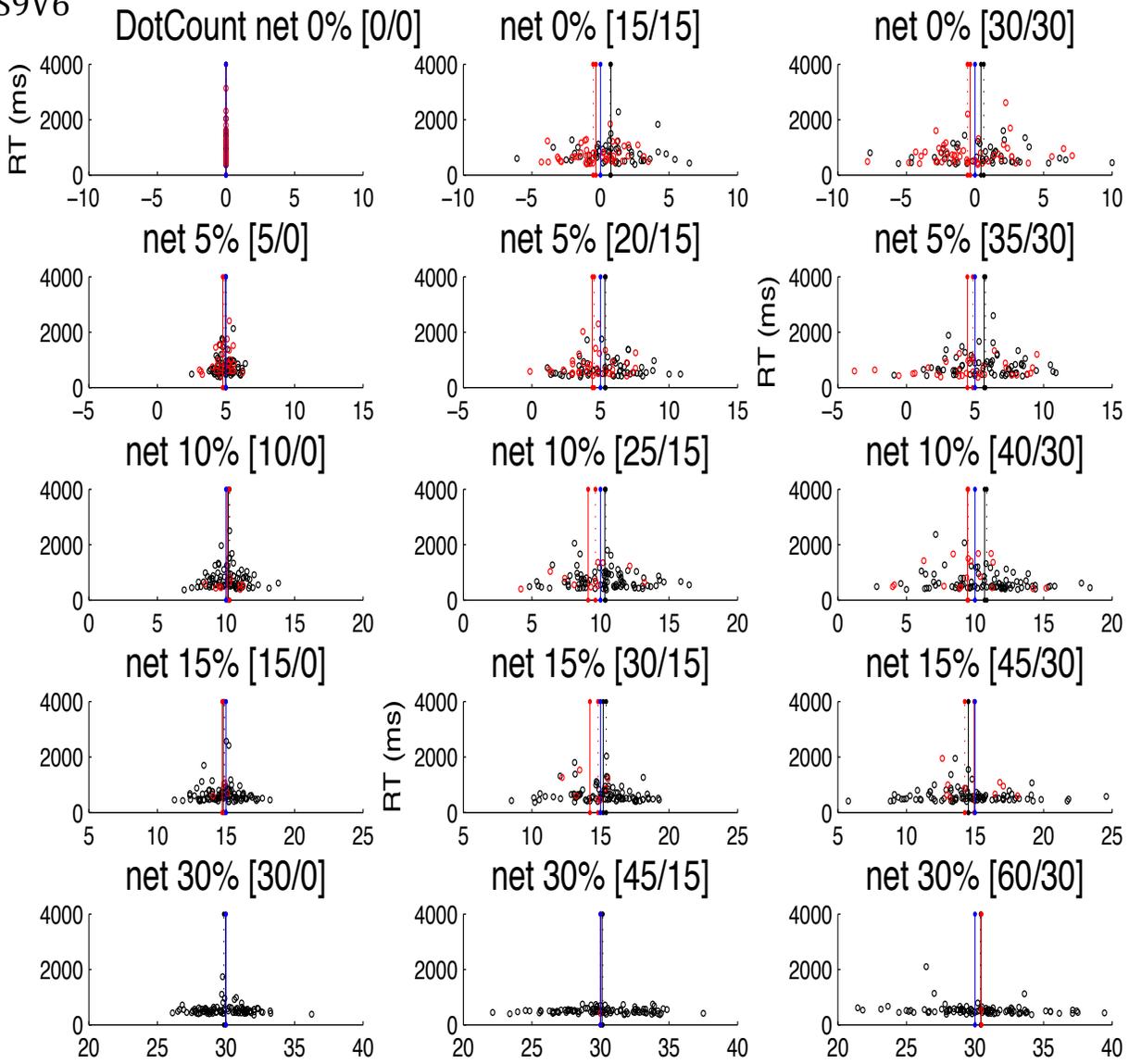


Valeur moyenne de cohérence nette pour chaque essai.



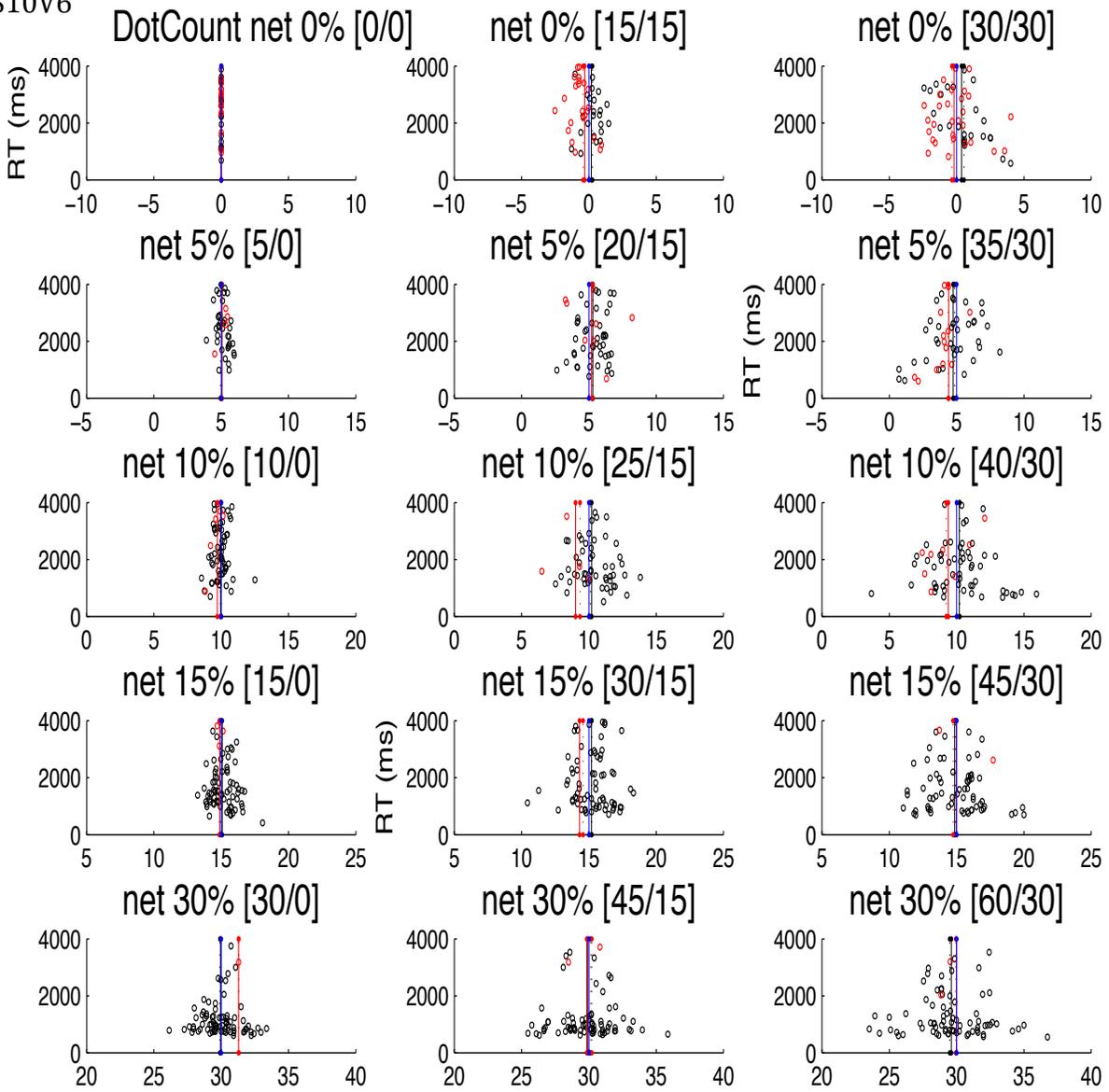
Valeur moyenne de cohérence nette pour chaque essai.

S9V6



Valeur moyenne de cohérence nette pour chaque essai.

S10V6



Valeur moyenne de cohérence nette pour chaque essai.

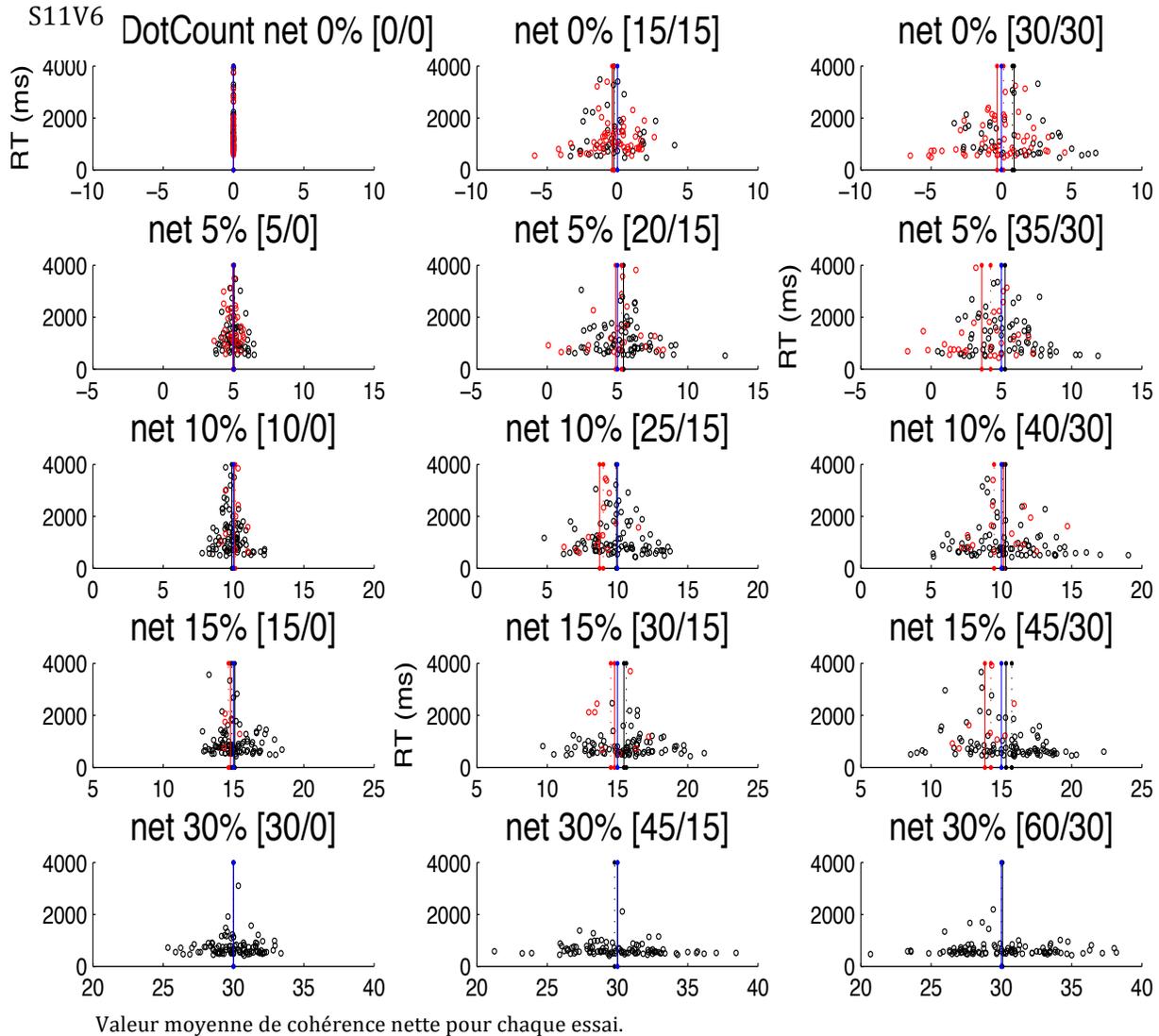
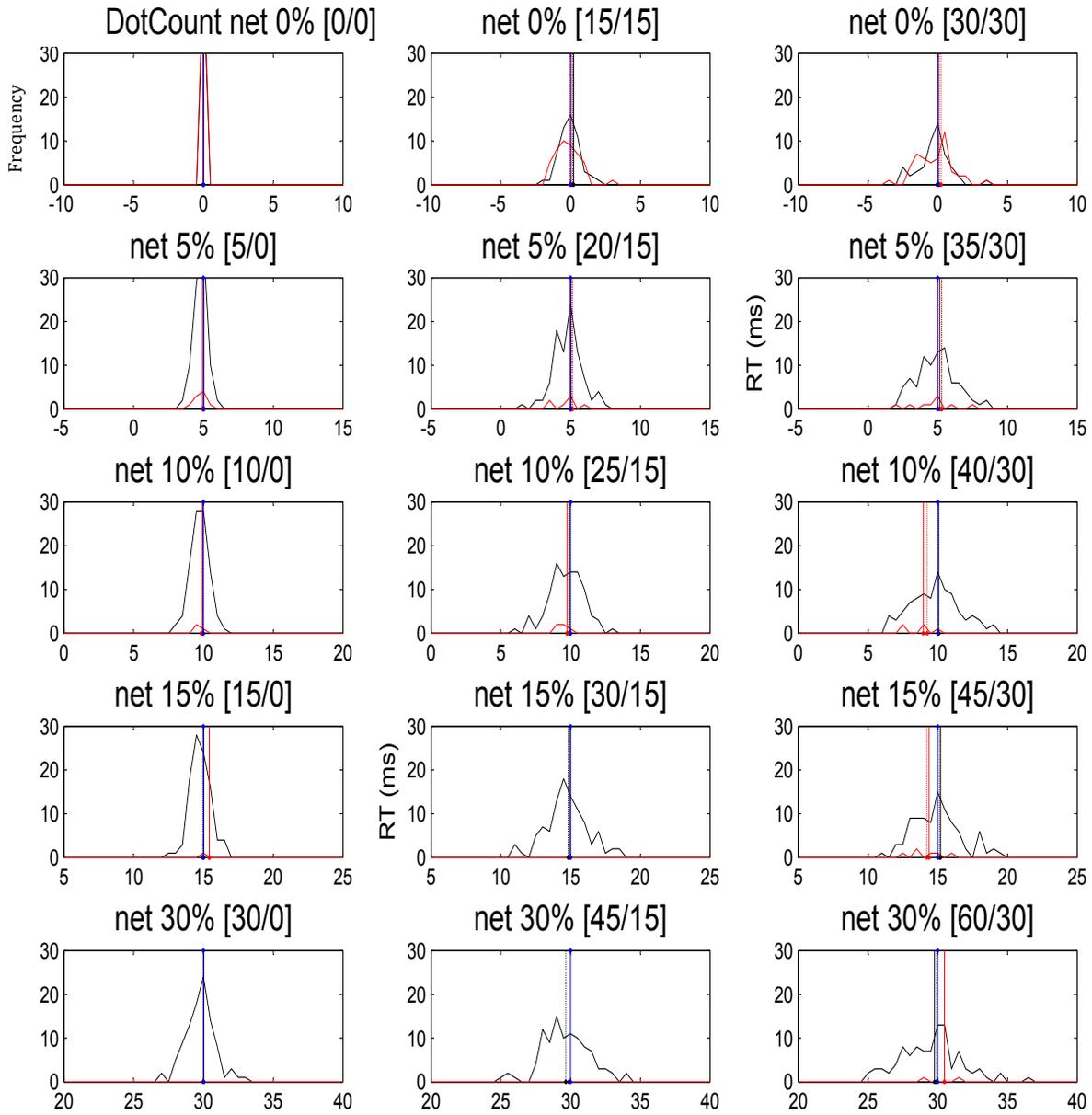


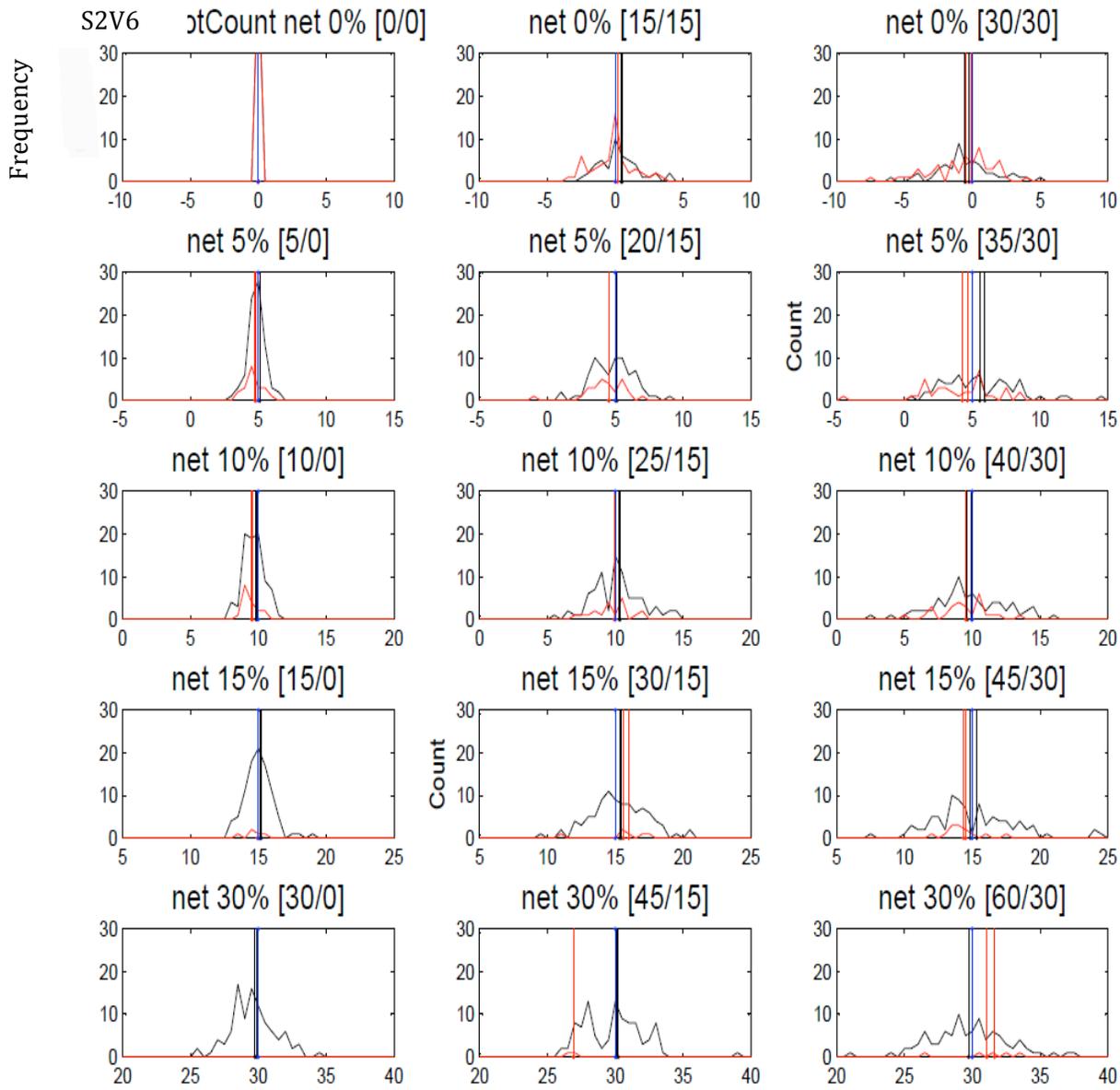
Figure 19 : Analyse essai par essai des temps de réaction et choix des cibles des Sujets 1, 2, 7, 9, 10 et 11, en fonction du vrai stimulus directionnel net dans chaque essai pour les 15 conditions de mouvements dans V6. Les points en rouges correspondent aux mauvaises réponses (mauvais choix), et les noirs aux bonnes réponses. Chaque point correspond à une réponse pour un essai. Les lignes verticales correspondent en pointillé à la valeur médiane, en trait continu à la valeur moyenne, en rouge aux mauvaises réponses, en noir aux bonnes réponses.

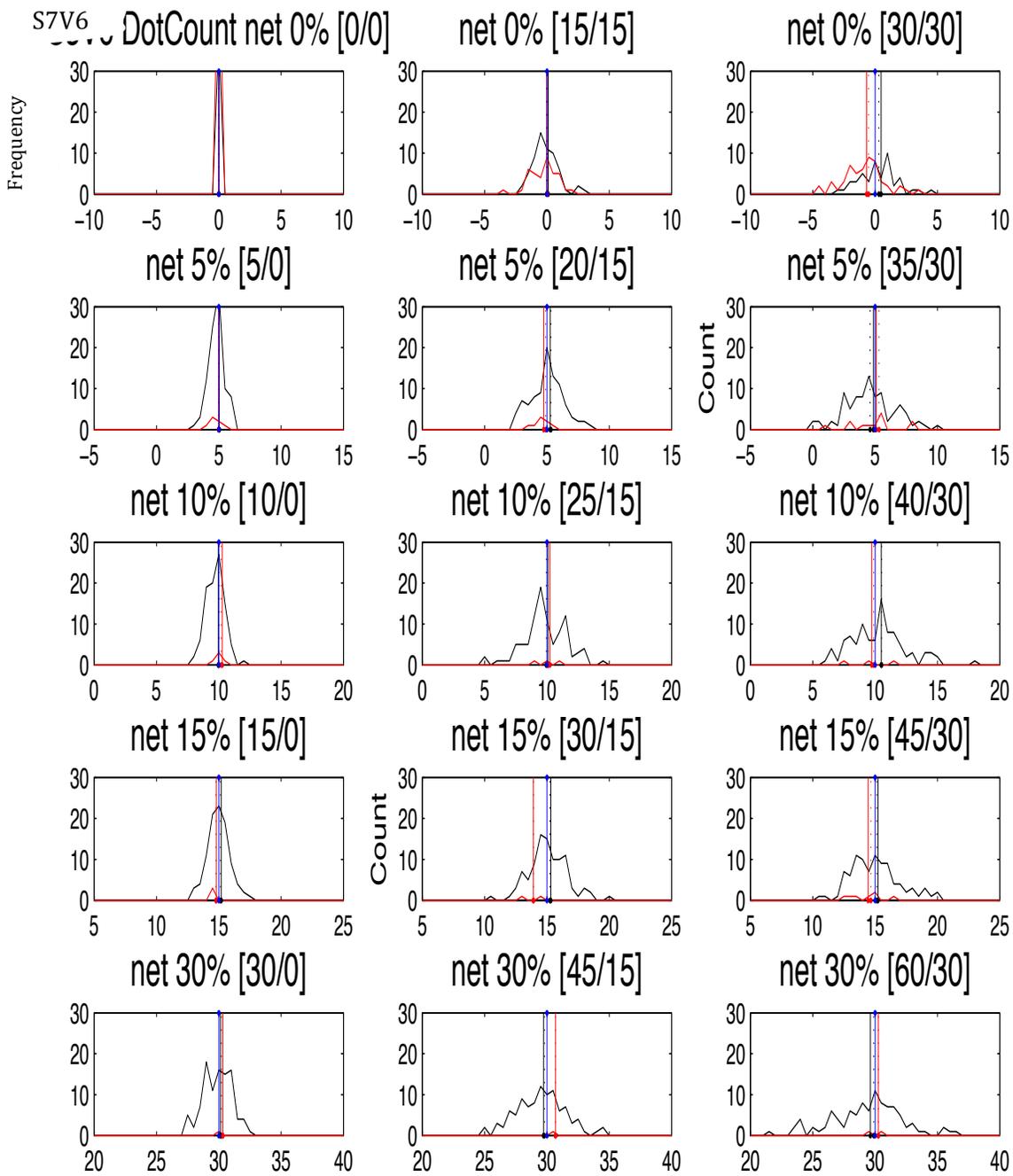
La **Figure 20** montre que la fréquence des bonnes et mauvaises réponses est modulée par la valeur de cohérence nette à tous les niveaux de cohérence de base. On observe généralement une distribution symétrique des bonnes et mauvaises réponses centrée sur la valeur idéale de cohérence nette : la déviation de la direction du signal de cohérence nette à partir de l'axe idéal résultant de la variabilité stochastique des nombres de points qui se sont déplacés dans les deux directions cohérentes, n'a pas eu de forte influence sur les choix du sujet.

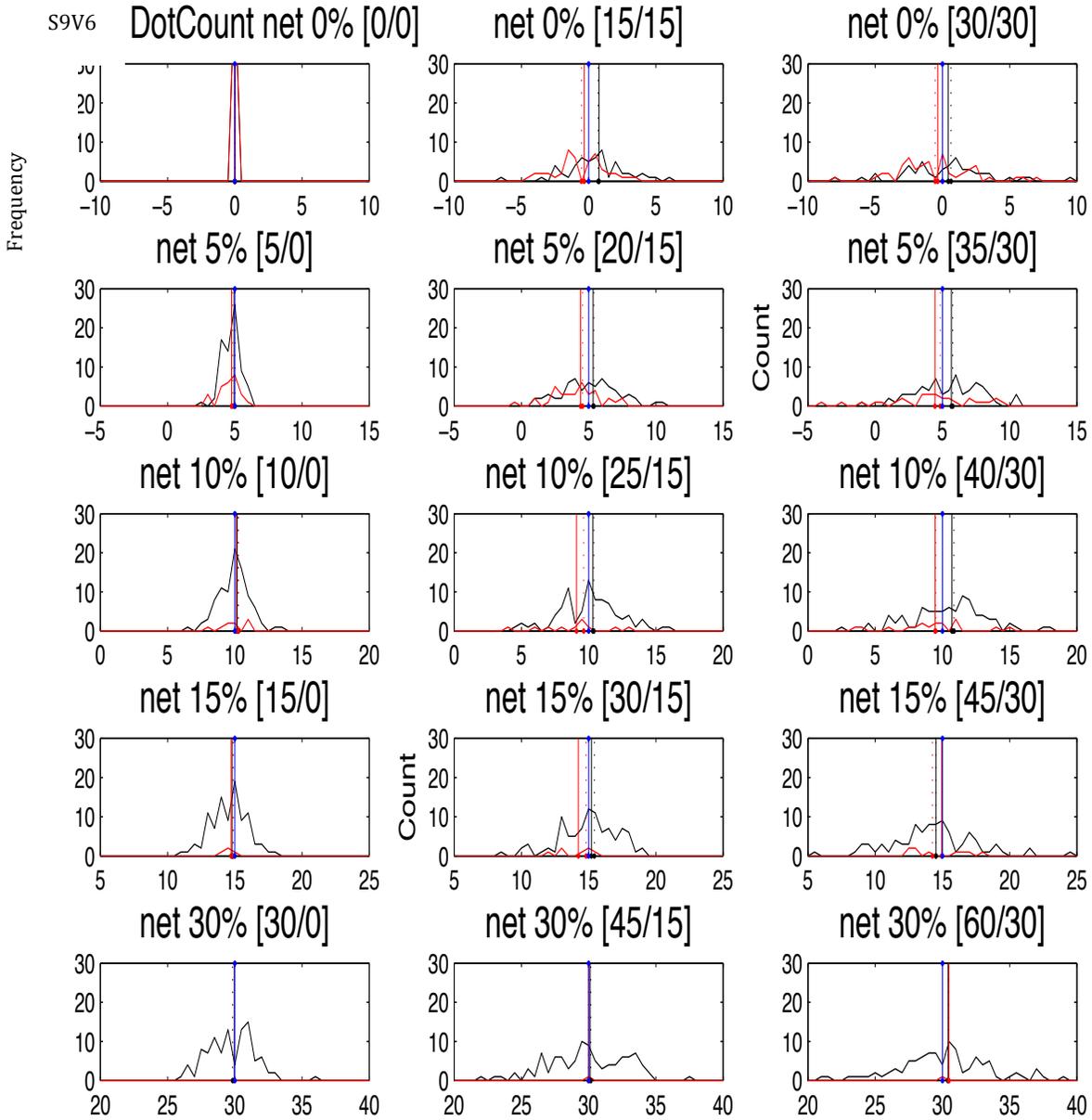
De plus, les **Figures 19** et **20** montrent que la variabilité moyenne du nombre de points (pixels) entre différents essais n'a pas d'effet important sur le comportement, au moins en termes de choix fait par les sujets et en termes de temps de réaction moyens pour différents niveaux de cohérence de base à un niveau de cohérence nette donné. Cependant nous n'excluons pas totalement à ce stade du rapport la possibilité que, la variabilité de cohérence des stimuli pourrait avoir un effet sur la variance de la performance des sujets. Ceci sera examiné dans la prochaine section.

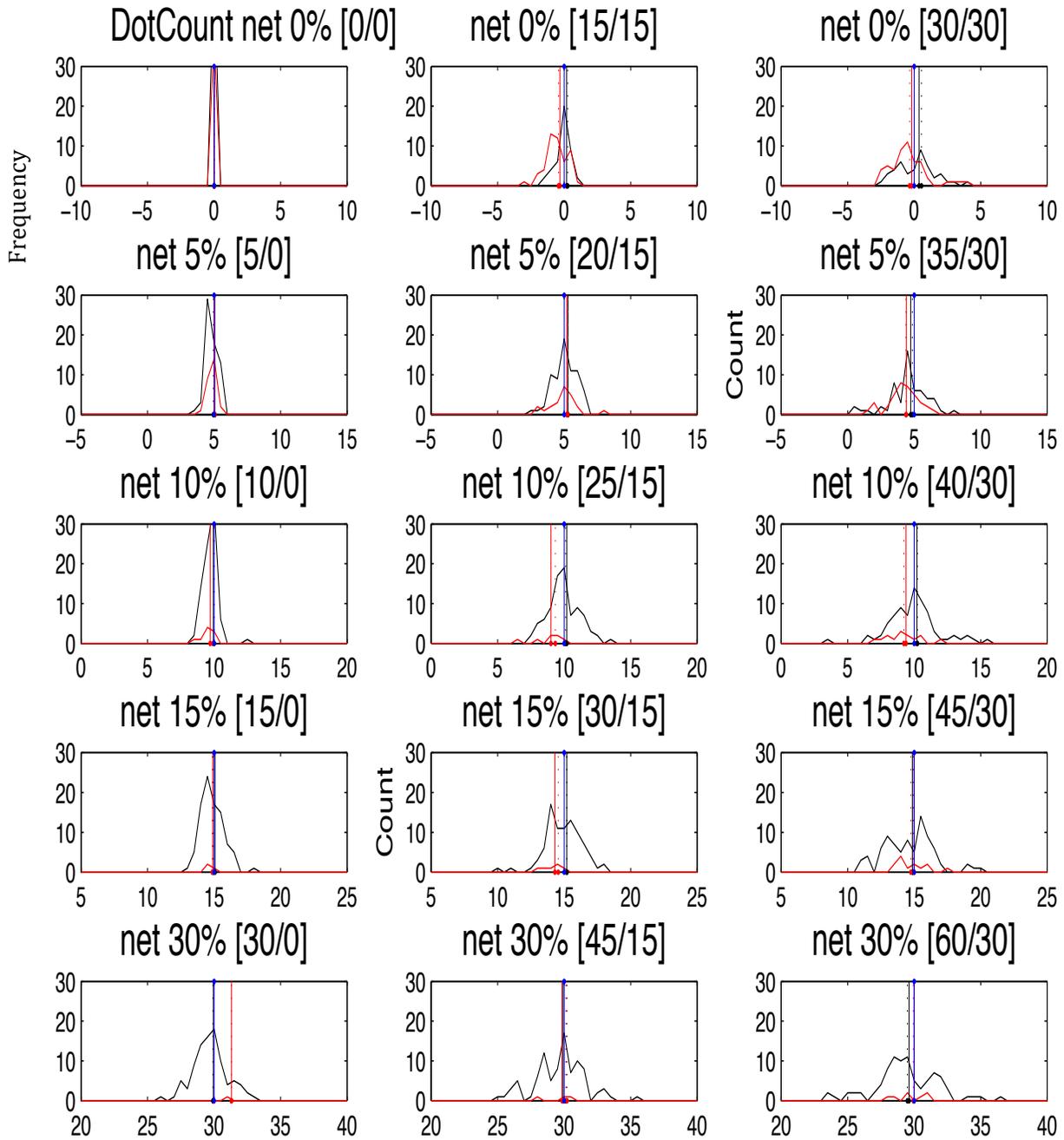
S1V6











S11V6

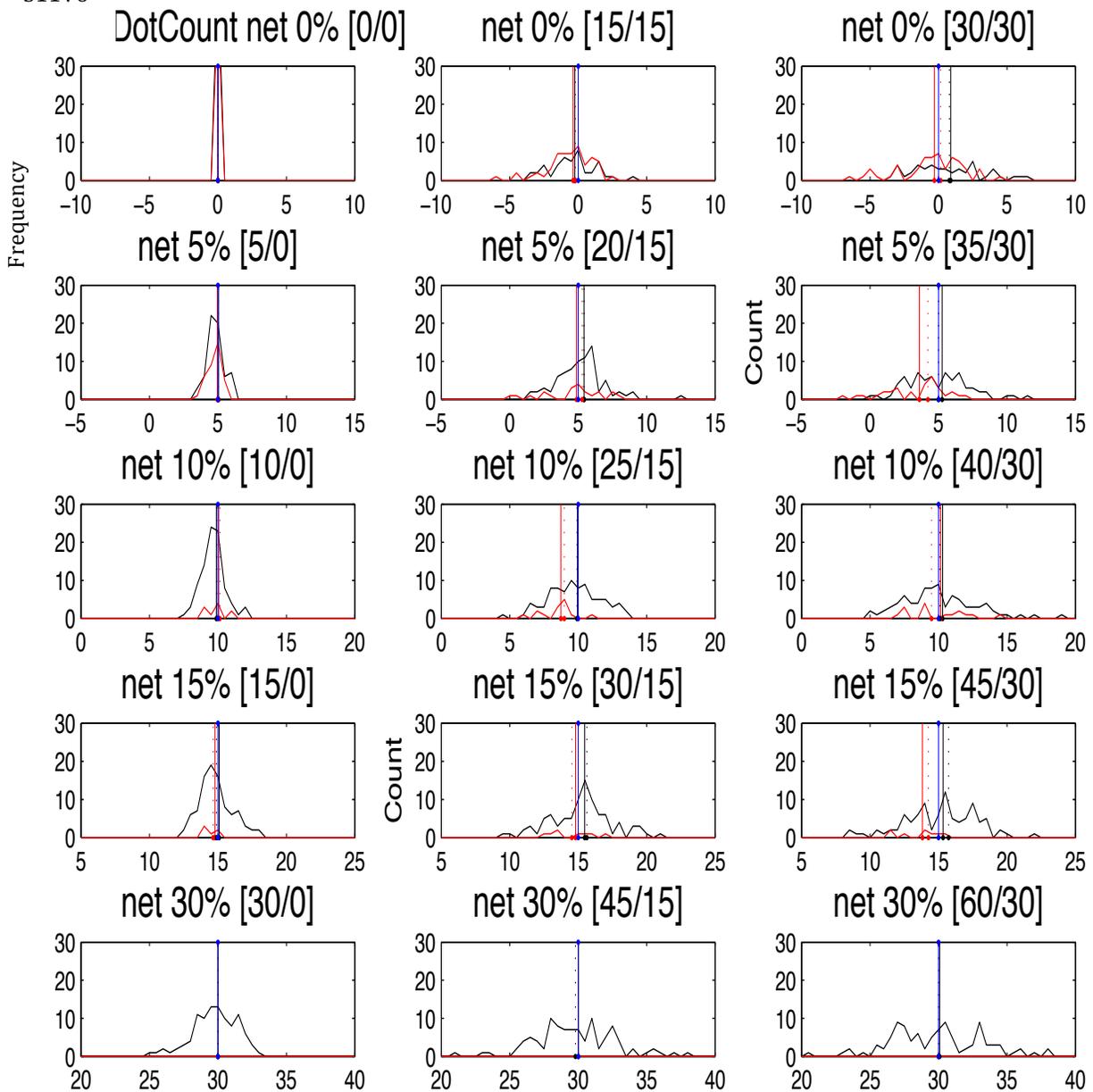


Figure 20: Histogramme des fréquences des réponses choisies (bonnes -> rouge ; mauvaises -> noir) en fonction de la direction net du signal V6 dans chacun des essais. Pour les sujets 1, 2, 7, 9, 10 et 11.

- **Effet de la variabilité des stimuli KPA sur la variance de performance des sujets:**

Etude de la variabilité des temps de réaction pour les deux versions (V6 et V8) en fonction des valeurs de cohérence nette et de base.

La **Figure 21** donne la répartition des variances des temps de réaction pour chacune des conditions de mouvements établies. On constate que même dans un stimulus sans variabilité du signal cohérent (V8), il y a de la variabilité au niveau des temps de réaction enregistrés tout comme pour V6. L'analyse des données suivantes confirmera cette observation de façon plus précise et évidente. De plus, il n'y a en fait pas de différence significative dans la variabilité des temps de réaction entre les 2 stimuli V6 et V8 pour l'ensemble des sujets (**Figure 21G** et ANOVA **Tableau 17 et 19**).

-Différences entre les deux Sujets S1 et S2 :

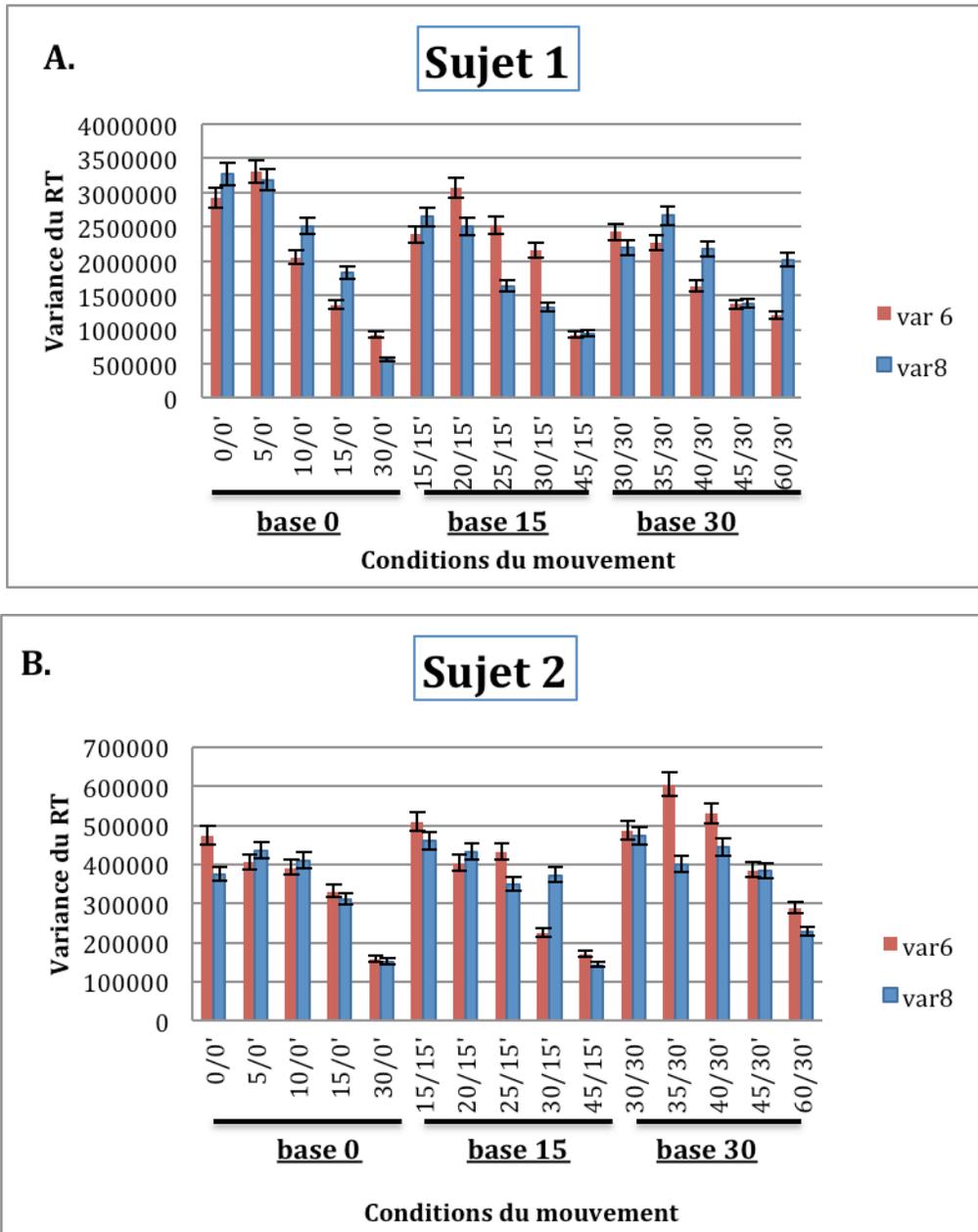
Le Sujet 2 a eu pour chacune des conditions observées des variances de temps de réaction beaucoup plus faible que pour le Sujet 1. Les temps de réaction de S1 étaient deux fois plus longs que ceux de S2. De plus on constate que la diminution des variances des temps de réaction est beaucoup plus marquée chez le Sujet 1 pour des conditions de mouvements plus évidentes (plus faciles) que chez le Sujet 2. En d'autres termes, les temps de réaction diminuaient pour des valeurs de cohérences nettes qui augmentaient et ceci pour les 3 valeurs de cohérence de base.

-tendance chez tous les Sujets analysés :

Il n'y a pas de différence systématique significative entre les deux versions des stimuli enregistrés, bien que la variance des TR pour V8 soit généralement plus faible que pour V6 (**Figure 21G** et ANOVA **Tableau 17** et **19**).

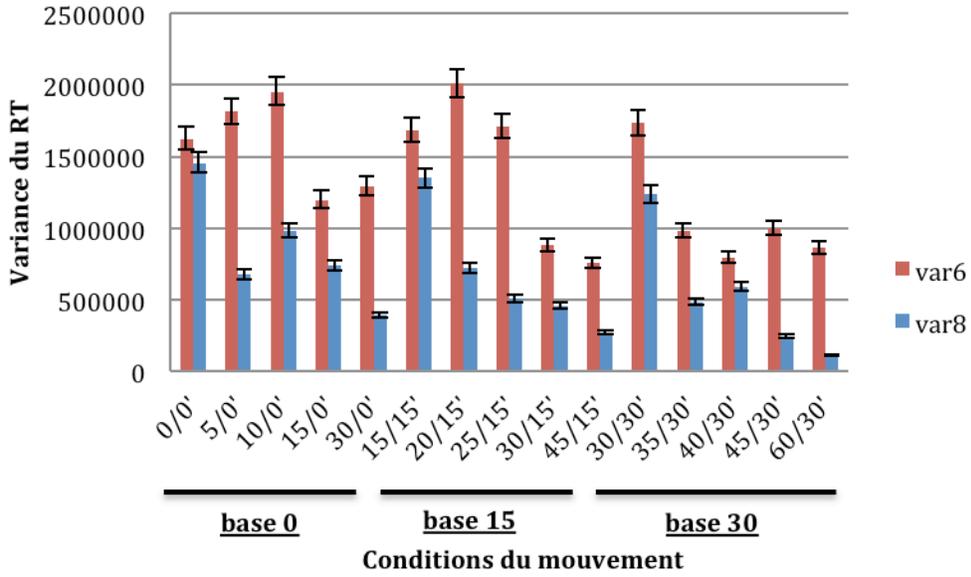
En effet on constate que même dans un stimulus sans variabilité instantanée de la force nette du signal cohérent (V8), il y a des variabilités au niveau des temps de réaction enregistrées tout comme pour V6. En d'autres termes, il n'y a pas de grande différence dans les résultats entre les 2 stimuli quand on élimine la variabilité du nombre de pixels qui portent les signaux cohérents et aléatoires à chaque instant.

Figure 21: Variabilité des temps de réaction dans les deux versions de stimuli : V6 et V8 pour S1, S2, S7, S9, 10 et S11, et chez l'ensemble de ces 6 sujets.



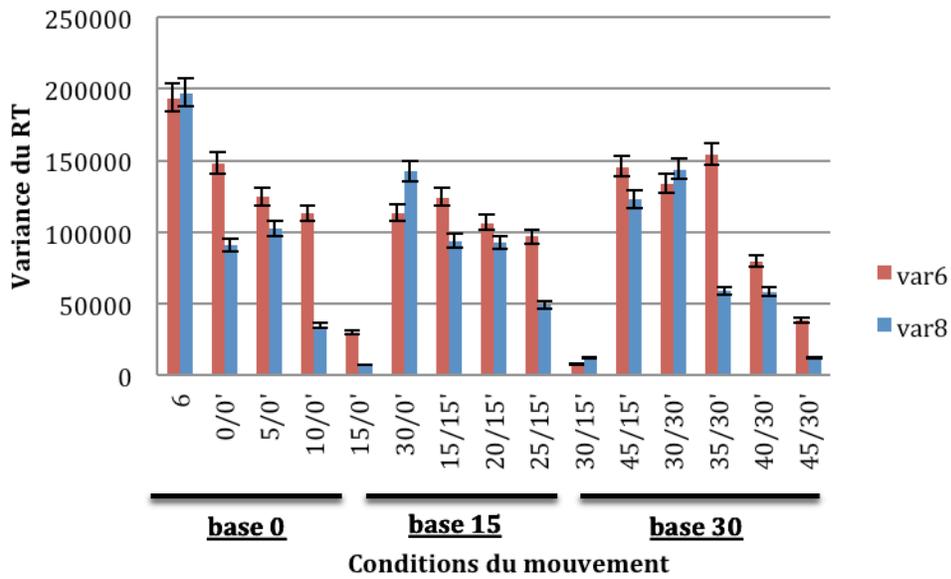
C.

Sujet 7



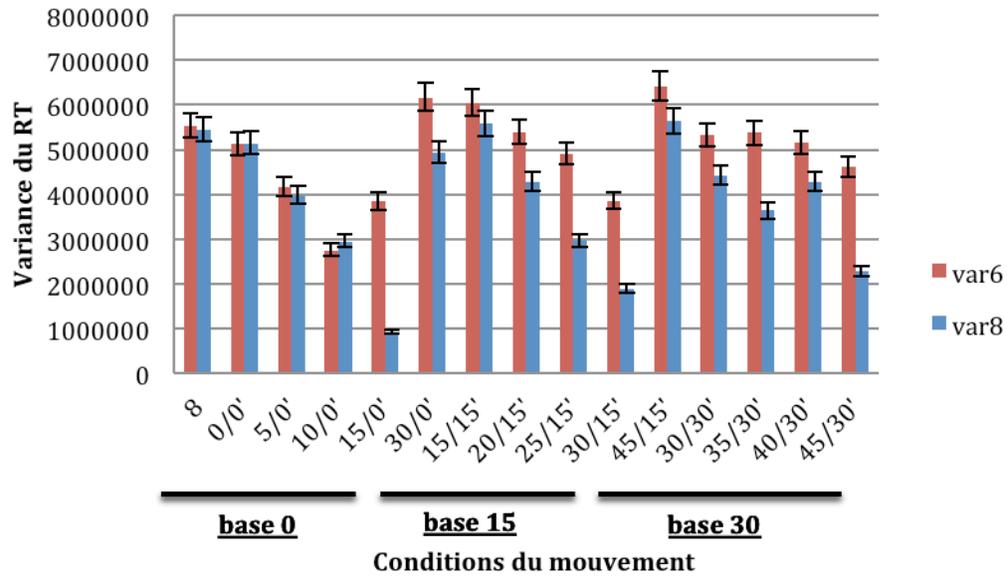
D.

Sujet 9



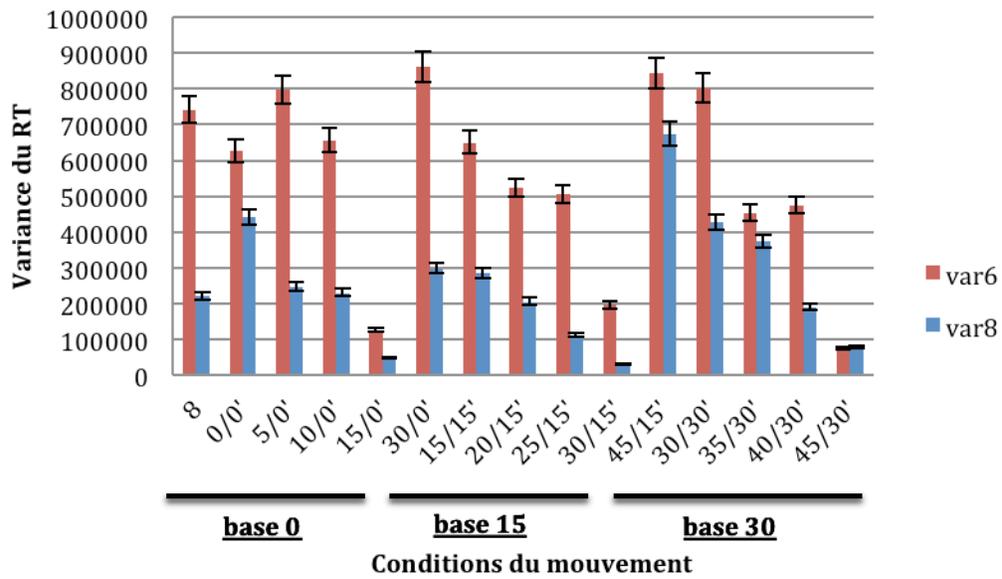
E.

Sujet 10



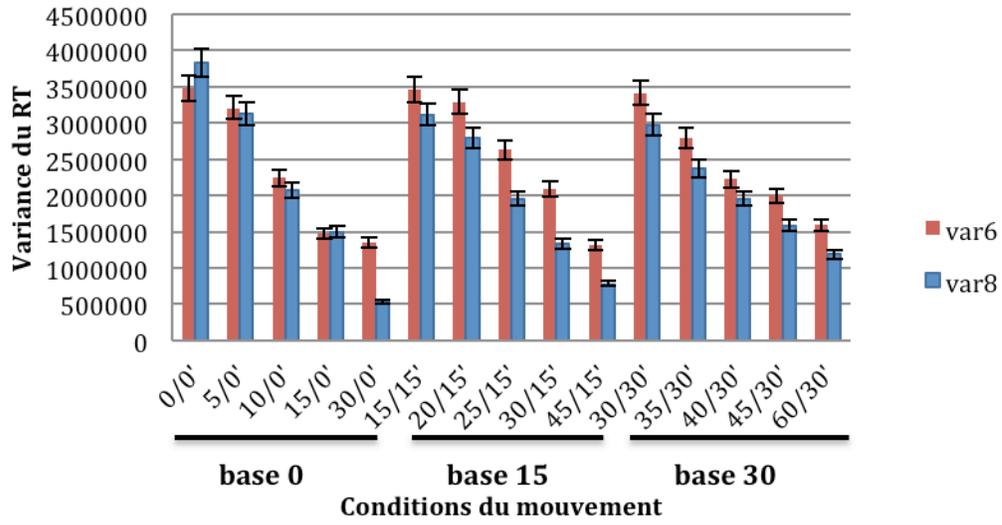
F.

Sujet 11



G.

Tous les Sujets (n=6)



Représentation des variances des temps de réaction pour l'ensemble des Sujets testés, réparties dans les 2 groupes

La **Figure 22**, représente la variance du TR en fonction des valeurs de bases cohérences pour les différents niveaux de cohérences nettes pour V6 et V8 séparément. Seuls les résultats des sujets 1 et 2 montrent que globalement, pour une même version de stimulus, la variance des temps de réaction diminue pour les valeurs croissantes de mouvements cohérents nets. Vu que la valeur moyenne des temps de réaction diminue aussi pour les valeurs croissantes de mouvements cohérents nets, ceci implique que la variabilité des temps de réaction augmente systématiquement en fonction de la moyenne des temps de réaction, un rapport qui est bien établi dans les études psychophysiques.

Un point clé que nous pouvons relever est que la variance des stimuli V6 augmente avec à la fois les valeurs de cohérence nette et de cohérence de base (**Figure 12 et 18**). Cependant aucun des sujets ne montraient une augmentation dans la variance de leur TR, pour aucune valeur de cohérence de base et de cohérence nette. A contrario la variance des TR diminuait avec les valeurs de cohérence nette croissantes, et ne variait pas systématiquement avec les valeurs de cohérence de base.

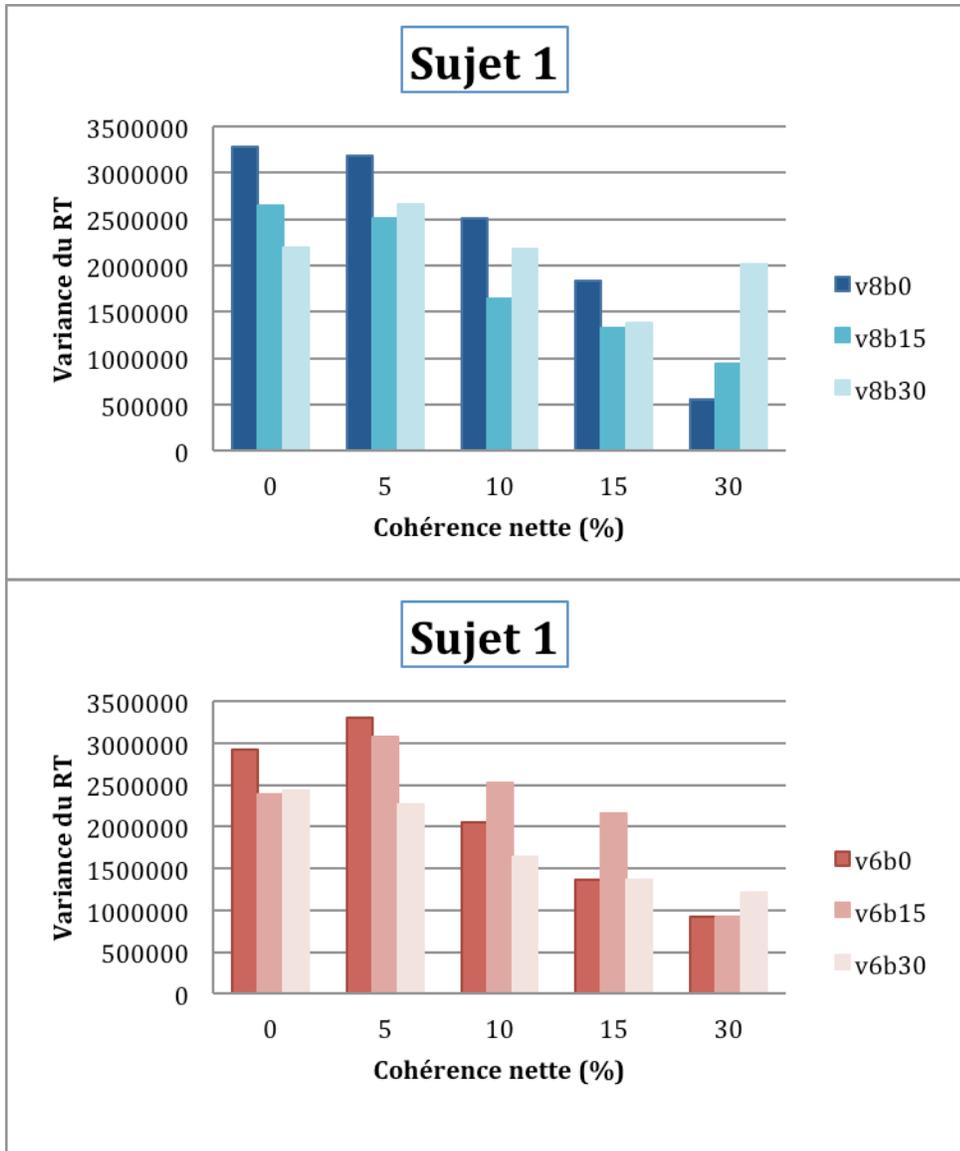
De plus, si l'on compare les résultats obtenus entre les Sujets 1 et 2, on constate qu'il y a une similitude au niveau des résultats pour V6. On observe une diminution de la variabilité des temps de réaction quand les valeurs de cohérence nette augmentent, et aussi pour des valeurs croissantes de cohérence de base. En ce qui concerne V8, on observe une différence dans la distribution des résultats pour les valeurs de 0% de cohérence nette entre les deux

sujets. En effet la variabilité des résultats augmente chez S2 pour des valeurs croissantes de cohérence de base alors qu'elles diminuent chez S1 pour les mêmes conditions.

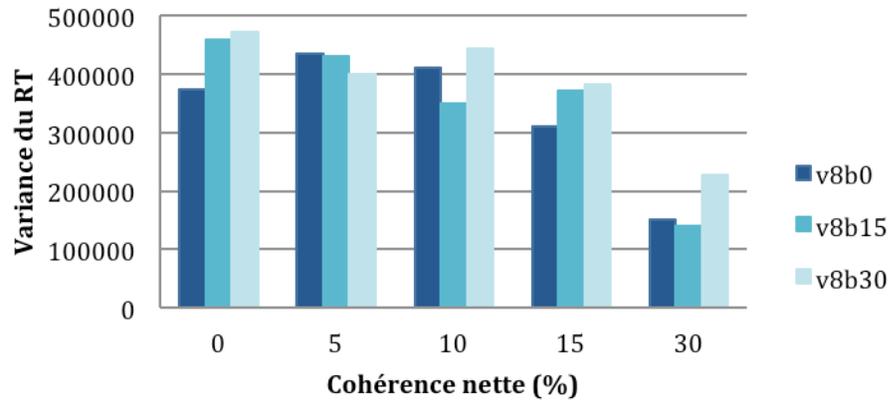
Autrement dit, la variance des TR diminue avec l'augmentation des valeurs de cohérence nette, en parallèle à une diminution de la valeur moyenne des TR. Cependant, il n'y a pas de tendance systématique observée pour l'effet des différentes valeurs de cohérence de base. Enfin ces tendances sont observées de façon similaire chez les Sujets 1 et 2.

Cette tendance n'est pas observée chez les Sujets 4 et 6. En effet S4 et S6 n'ont pas montré de diminution évidente de leur temps de réaction pour des valeurs croissantes de cohérence nette. En parallèle la variance de leur TR n'a pas montré de diminution systématique pour des valeurs croissantes de cohérence nette contrairement à ce qui était observé chez S1 et S2.

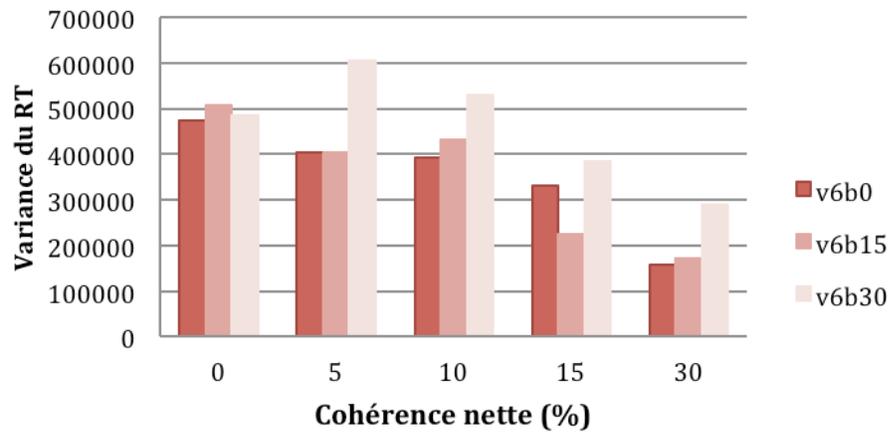
Figure 22 : Variance des temps de réaction pour le stimulus V8 et V6 en fonction des différentes valeurs de base et de cohérence nette pour les Sujets du 1^{er} groupe : S1 à S6.



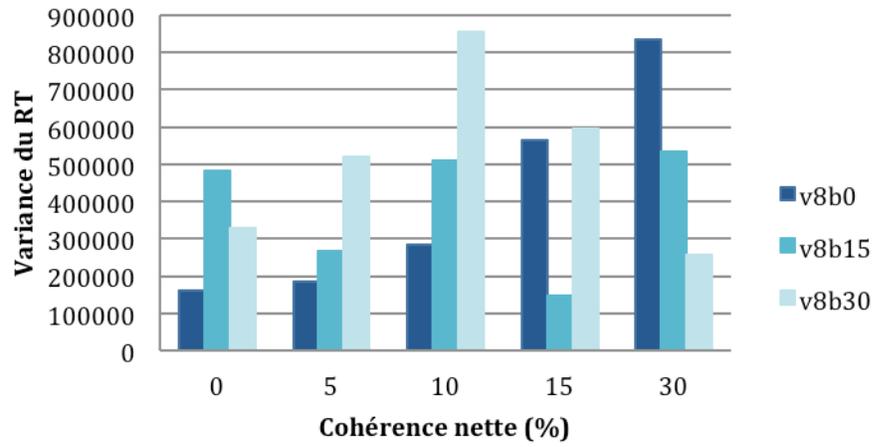
Sujet 2



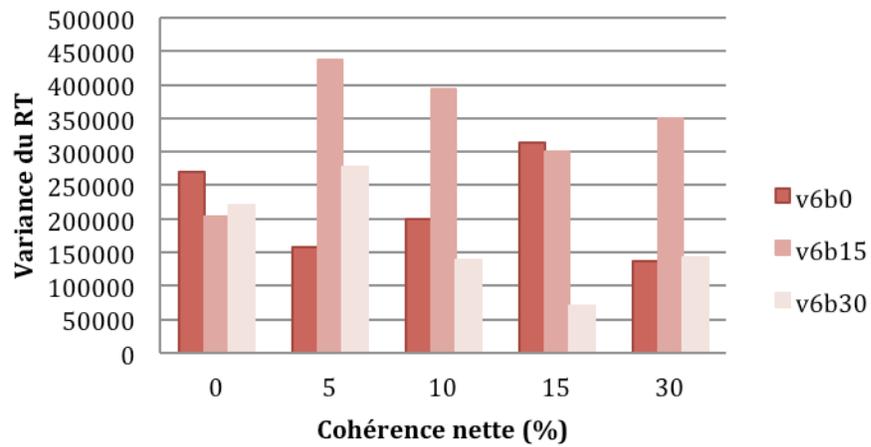
Sujet 2



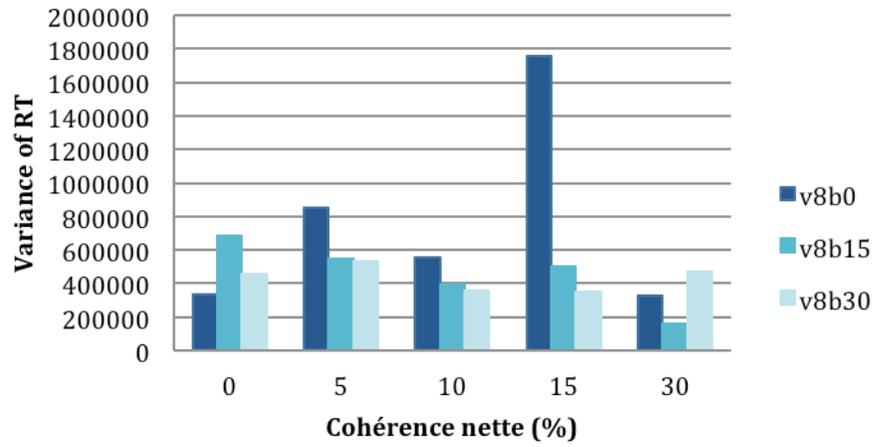
Sujet 3



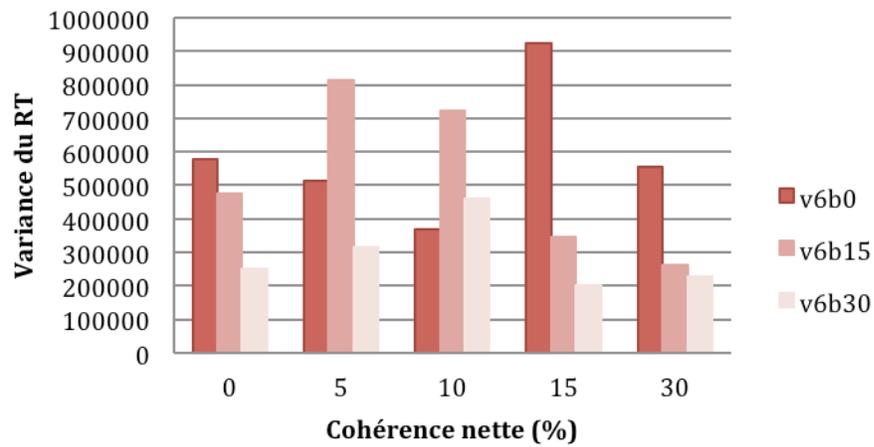
Sujet 3



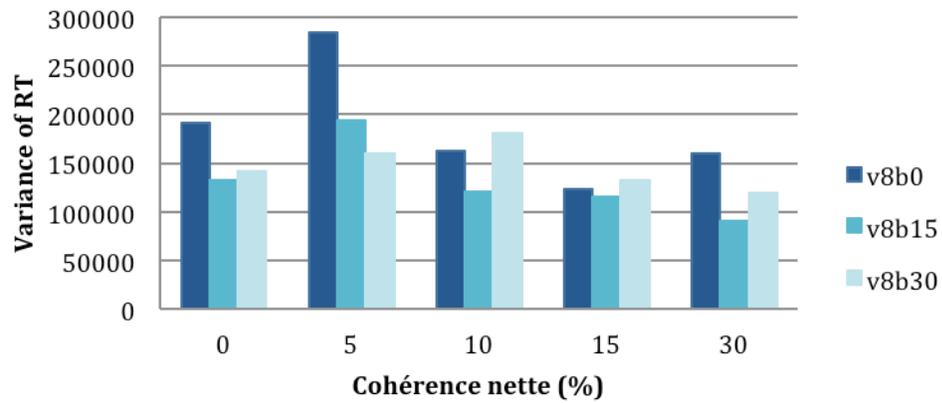
Sujet 4



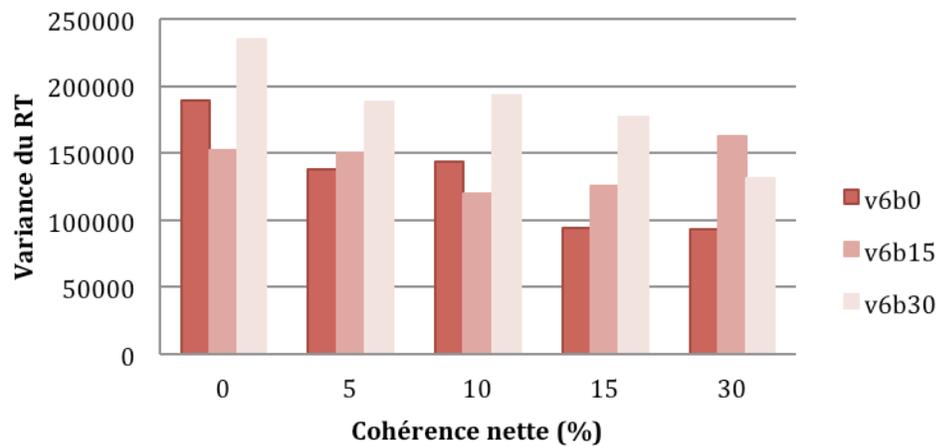
Sujet 4



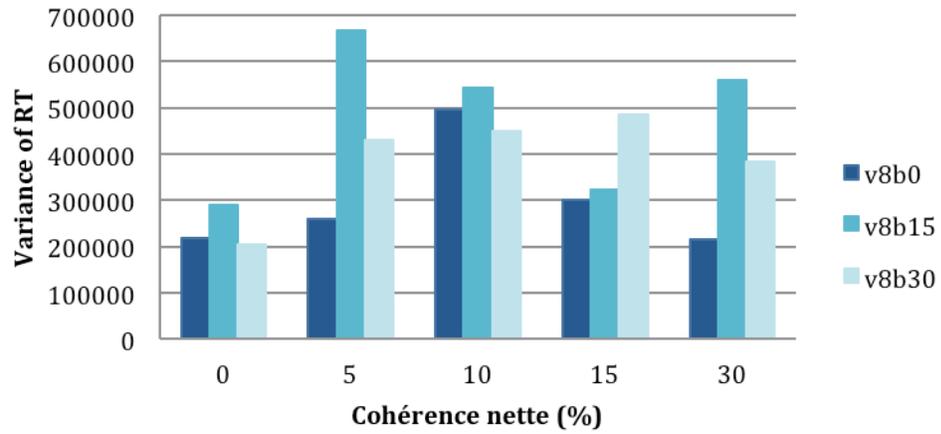
Sujet 5



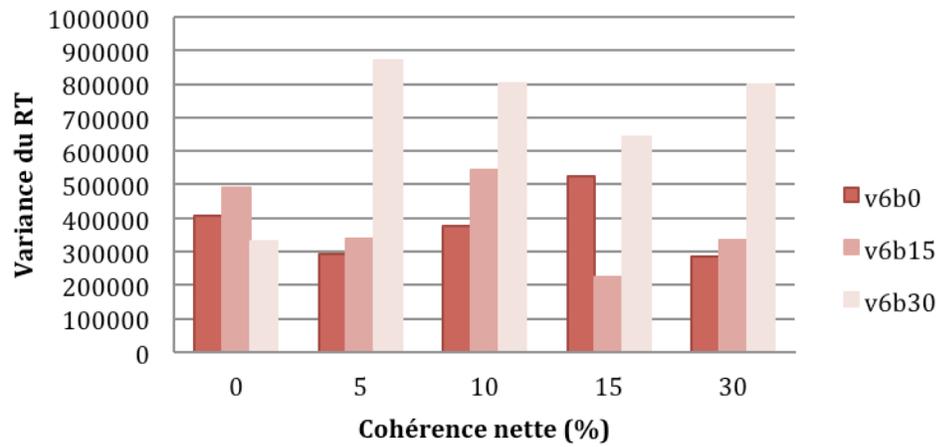
Sujet 5



Sujet 6



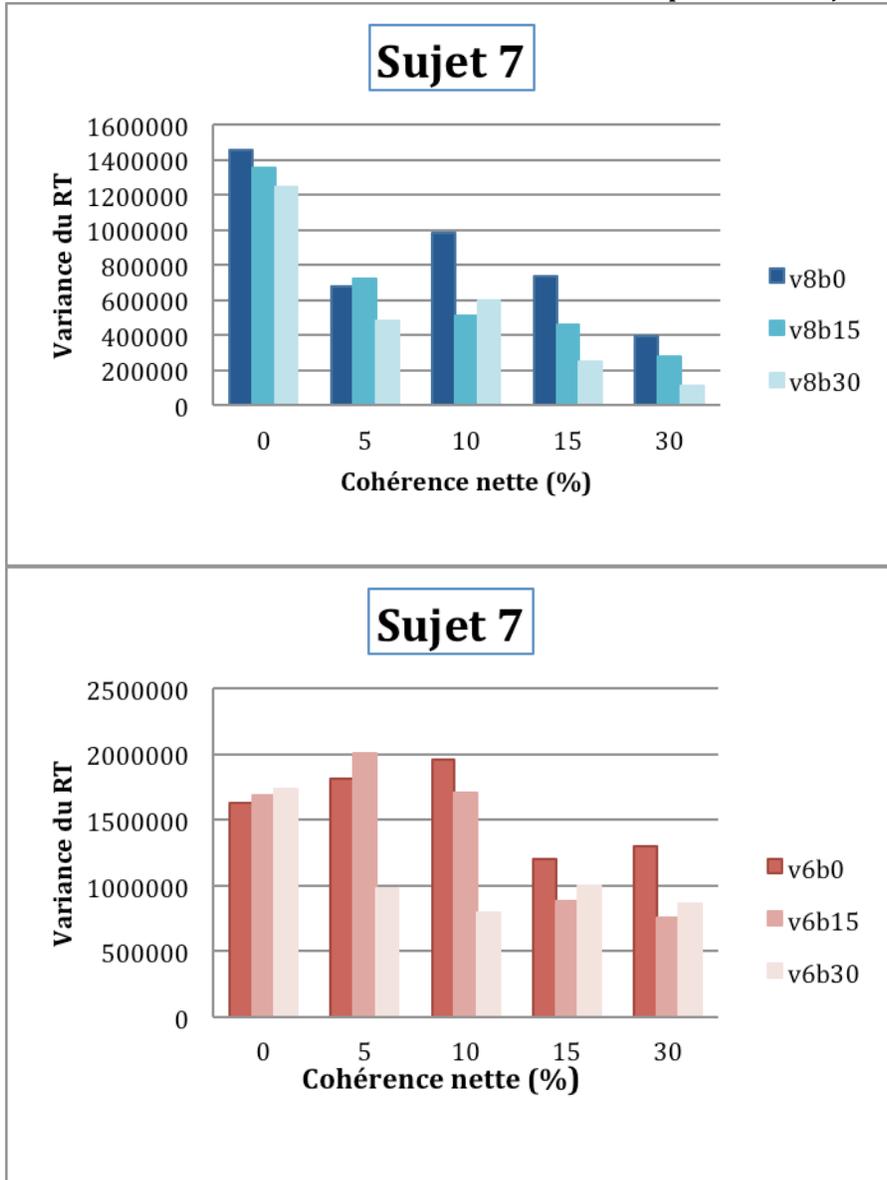
Sujet 6



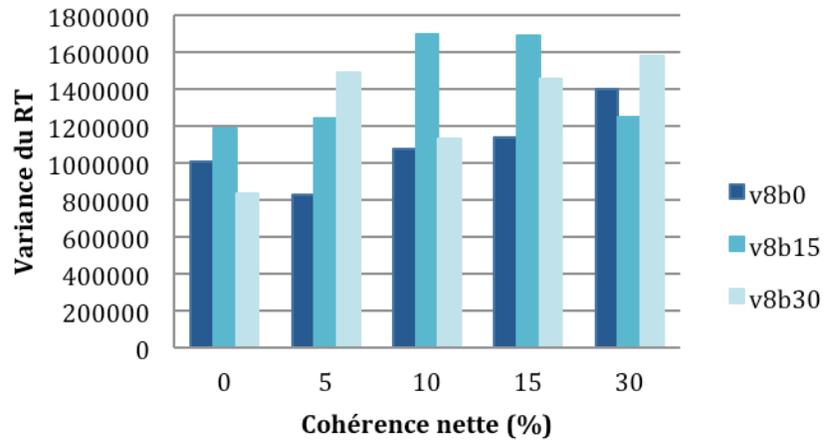
La **Figure 23** concerne les 6 sujets de la deuxième partie de notre expérience, et on y observe la variance du TR en fonction des valeurs de cohérences de base pour les différents niveaux de cohérences nettes pour V6 et V8 séparément.

- 1) Dans un premier temps, on peut constater que tous les sujets de ce groupe ont montré une diminution de la variance de leur TR pour des valeurs de cohérence croissantes, tout comme les sujets du premier groupe. Cependant chez S8 et S12 cette tendance n'est pas clairement observée tout comme pour S4 et S6.
- 2) Nous pouvons relever que, bien que la variance des stimuli V6 augmente avec à la fois les valeurs de cohérence nette et celles de cohérence de base (voir **Figure 11** et **17**), aucun des sujets ne montraient une augmentation dans la variance de leur TR, pour aucune valeur de cohérence de base et de cohérence nette. A contrario la variance de TR diminuait avec les valeurs de cohérence nette croissante, et ne variait pas systématiquement avec les valeurs de cohérence de base. Cette tendance est la même que celle observée dans le premier groupe de sujets.
- 3) Enfin, pour tous les sujets représentés dans ce groupe tout comme les sujets du premier groupe, il n'y avait pas de différence significative entre les stimuli V6 et V8 dans la distribution de la variabilité des TR en fonction des différentes valeurs de cohérence de base et de cohérence nette.

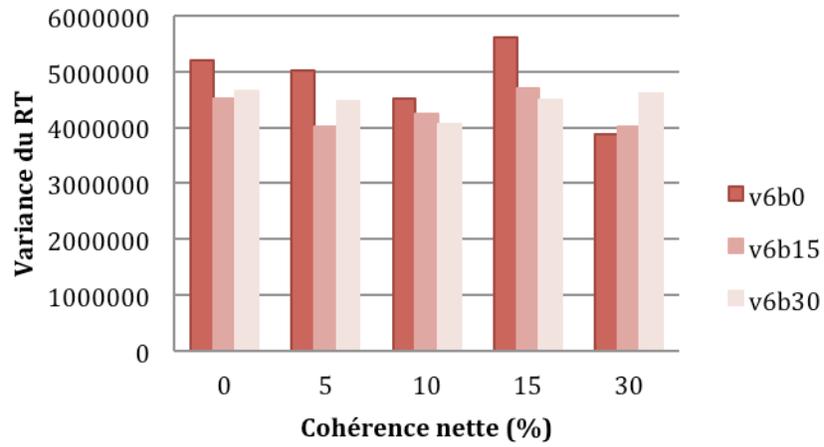
Figure 23 : Variance des temps de réaction pour le stimulus V8 et V6 en fonction des différentes valeurs de base et de cohérence nette pour les Sujets du 2^{eme} groupe : S7 à S12.



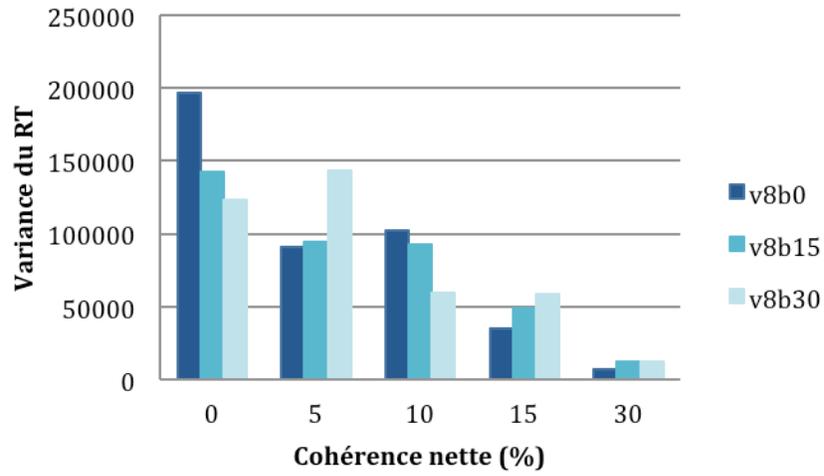
Sujet 8



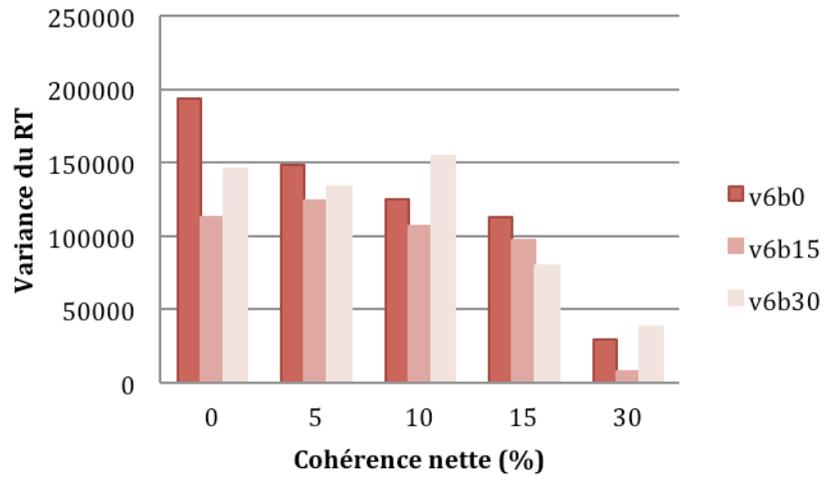
Sujet 8



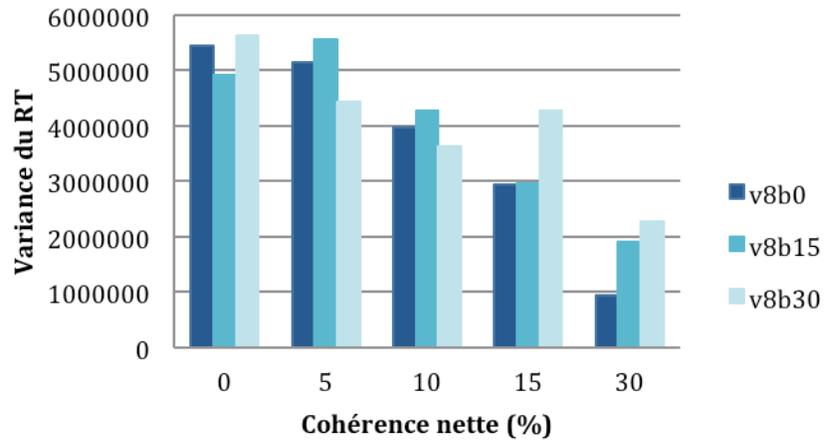
Sujet 9



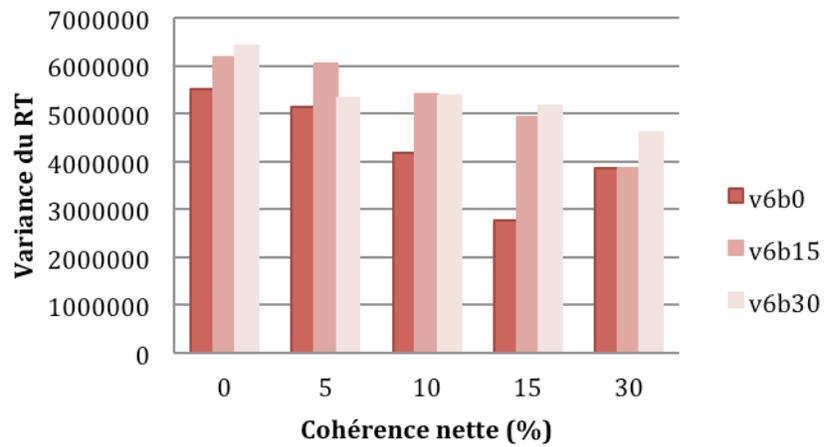
Sujet 9



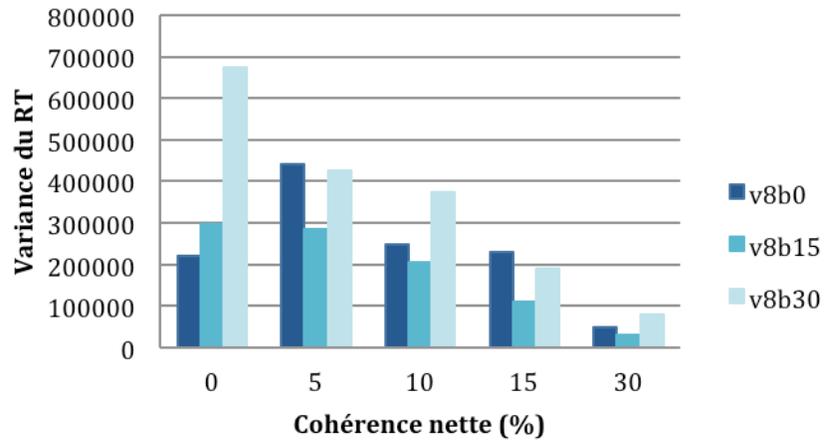
Sujet 10



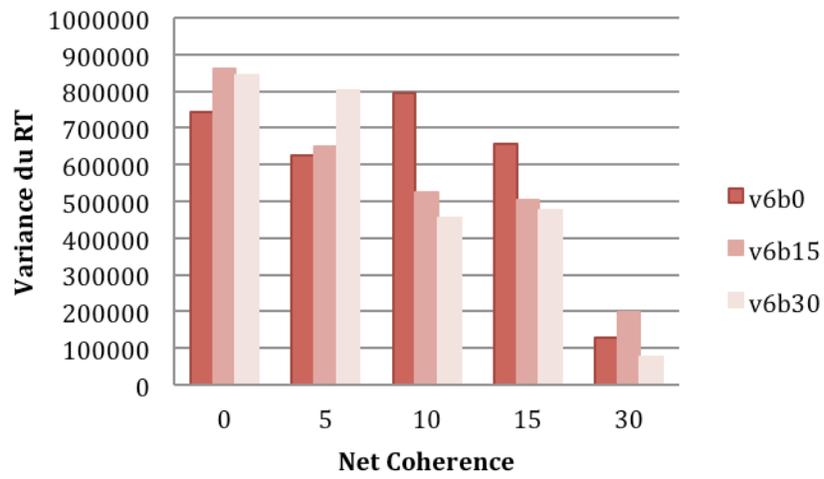
Sujet 10



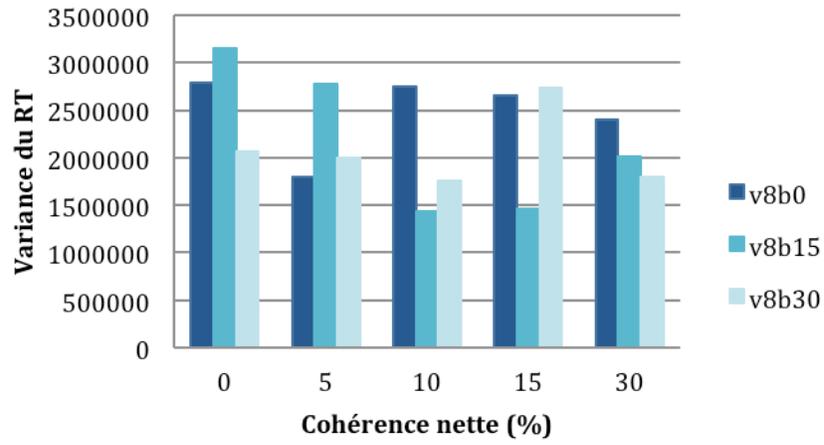
Sujet 11



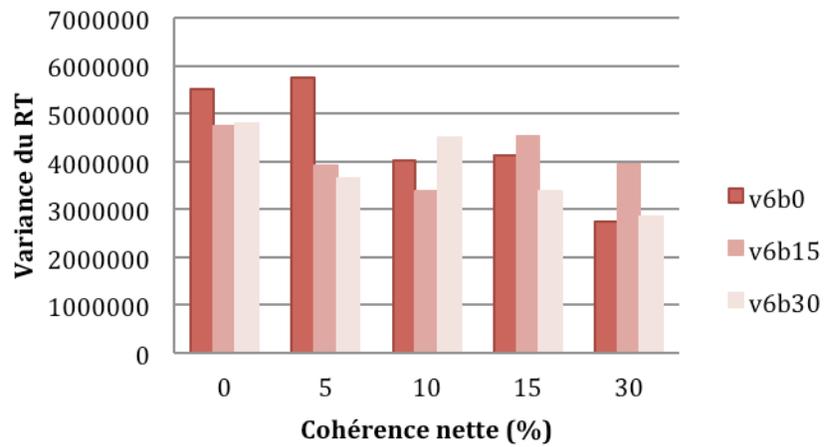
Sujet 11



Sujet 12



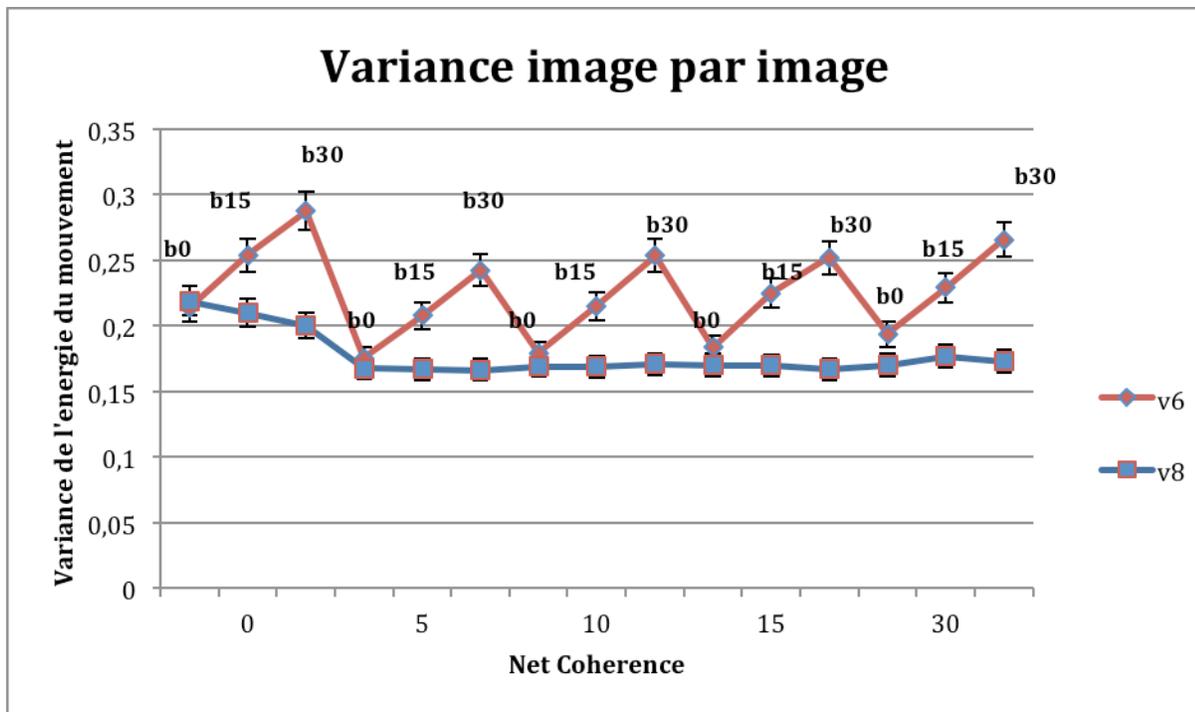
Sujet 12



Analyses expérimentales en fonction de la quantité d'énergie (motion energy-ME).

La **Figure 24** (reprise de la **Figure 12C**) confirme que dans les stimuli KPA il y a une différence du niveau de variabilité de l'énergie du mouvement entre V6 et V8. Notons cependant qu'il y a toujours une variabilité pour les stimuli V8 en raison des mouvements aléatoires des points KPA. Cette figure illustre un point important, soit que la variance de l'énergie du mouvement varie en fonction de la valeur de cohérence de base pour chaque niveau de cohérence nette pour les stimuli V6.

Figure 24 : Variance de l'énergie du mouvement image par image en fonction des valeurs de cohérence nette.



La quantité d'énergie du mouvement est affectée à la fois par le mouvement cohérent net et les mouvements aléatoires des points.

Cependant, l'effet observé dans la **Figure 24** qui montre que la variabilité de la quantité d'énergie augmente pour des valeurs croissantes de cohérence de base à chaque niveau de cohérence nette pour les stimuli V6, n'est pas évident dans les figures ci-dessus (**Figure 25**).

Dans les graphiques de la **Figures 25**, la barre verticale correspond à la moyenne de la quantité d'énergie pour les bonnes réponses (rouge) ou pour les mauvaises réponses (noire). Les points noirs correspondent aux bonnes réponses effectuées associés à l'activité d'une cellule enregistrée en fonction d'une direction qu'elle préfère. Les points en rouge correspondent aux erreurs effectuées lors du choix pour chaque essai. Nous avons pu en conclure qu'il n'y a pas de distinction claire entre la distribution des erreurs et des bonnes réponses effectuées pour chacun des essais quand on mesure la force de la direction des stimuli en paramètres de l'énergie du mouvement. En effet, les distributions d'erreurs ainsi que le nombre de bonnes réponses sont réparties symétriquement autour de la valeur moyenne de l'énergie du mouvement pour chaque condition de stimulation de sorte que de petites différences dans l'énergie moyenne d'un essai n'avaient aucune influence notable sur le choix des réponses. On observe une similitude avec les résultats pour les déplacements des pixels (**Figure 19**).

Dans les **Figure 25 B, D, F, H, J, et L**, on n'observe pas de différence pour la valeur de la variabilité de l'énergie du mouvement entre les stimuli V6 et V8 (voir **Figure 12B**), car cette mesure capture la variabilité du stimulus en fonction des points qui bougent à la fois de façon cohérente et aléatoire.

L'analyse faite dans cette section diffère de celle effectuée précédemment pour la **Figure 19** dans les points suivants.

Tout d'abord, l'analyse de la quantité d'énergie du mouvement est affectée à la fois par le mouvement cohérent et les mouvements aléatoires des points pour V6 et V8, alors que l'analyse précédente elle, était fonction du mouvement cohérent net et de cohérence de base présent dans les stimuli V6.

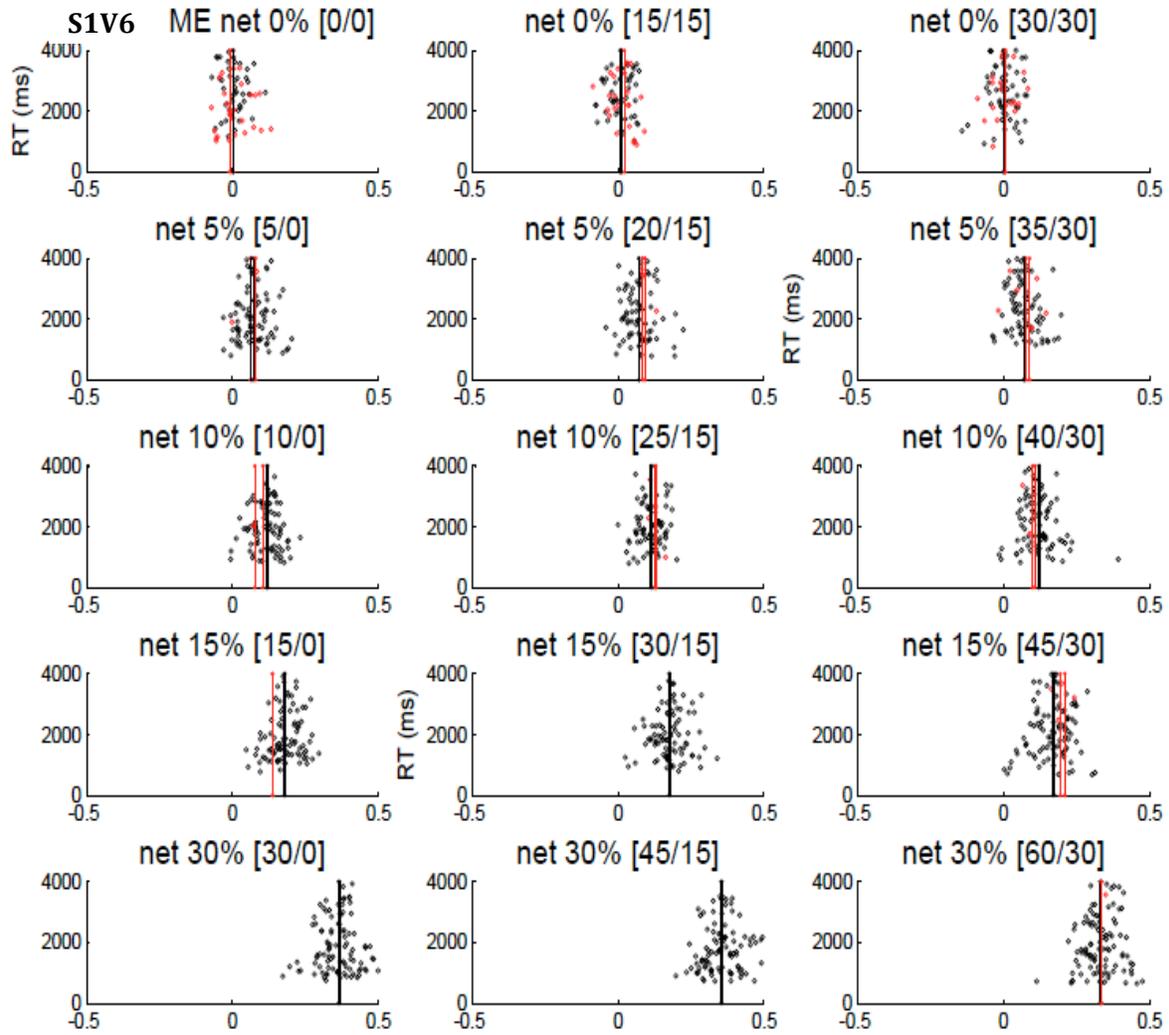
De plus, parce qu'il n'y avait pas de variabilité stochastique dans le nombre de pixels cohérents dans les stimuli V8. En effet, les stimuli V8 n'étaient pas représentés dans l'analyse précédente (**Figure 19**), car il n'y a pas de variabilité dans la distribution du nombre de points dans V8 le long de l'axe des x.

En outre, ici un filtre a été utilisé pour la quantité d'énergie, à cause de la variabilité de l'énergie du mouvement dans les stimuli causée par les pixels cohérents et les pixels aléatoires.

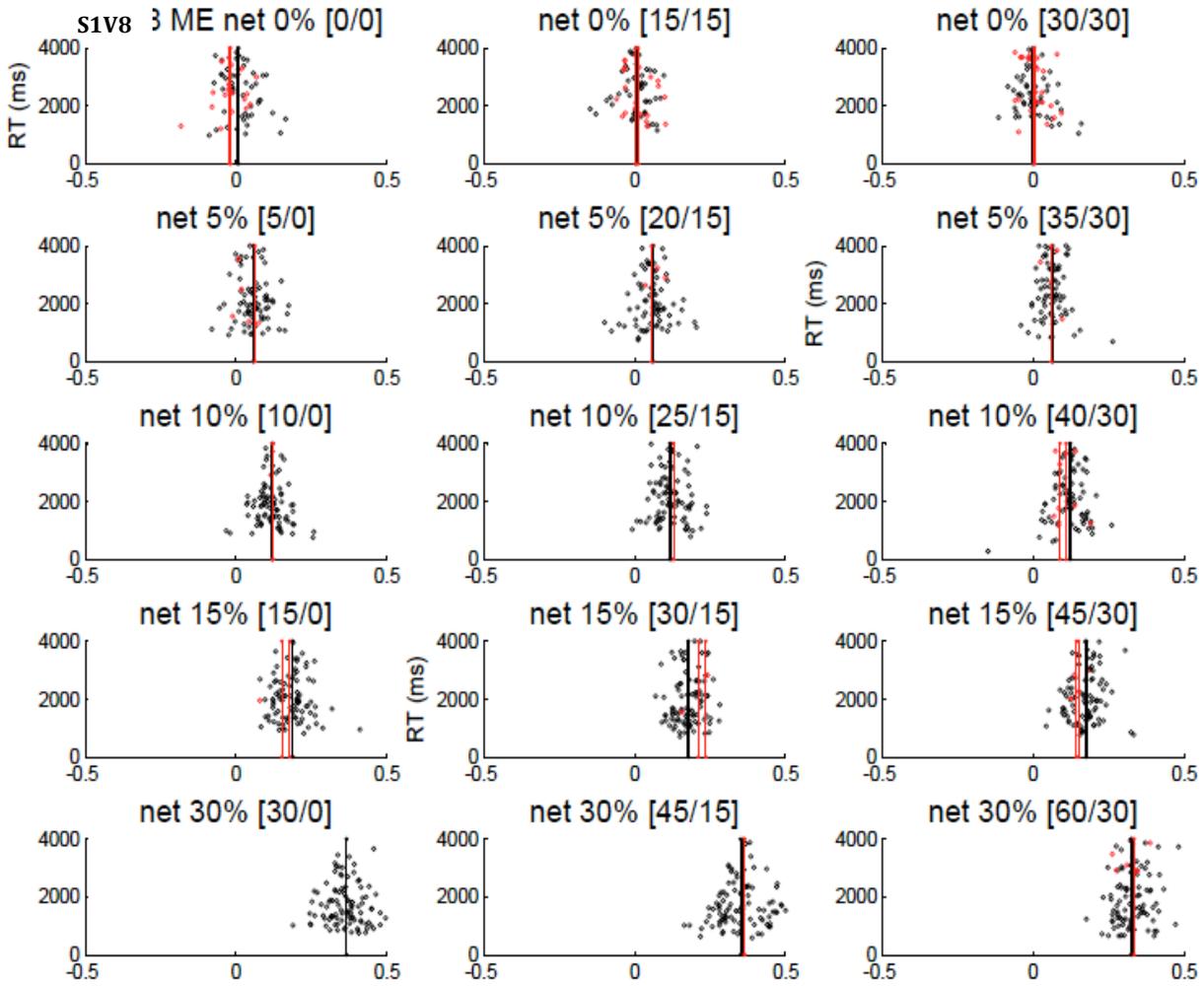
Enfin, il y a une variabilité dans la quantité d'énergie des deux stimuli V6 et V8.

Figure 25

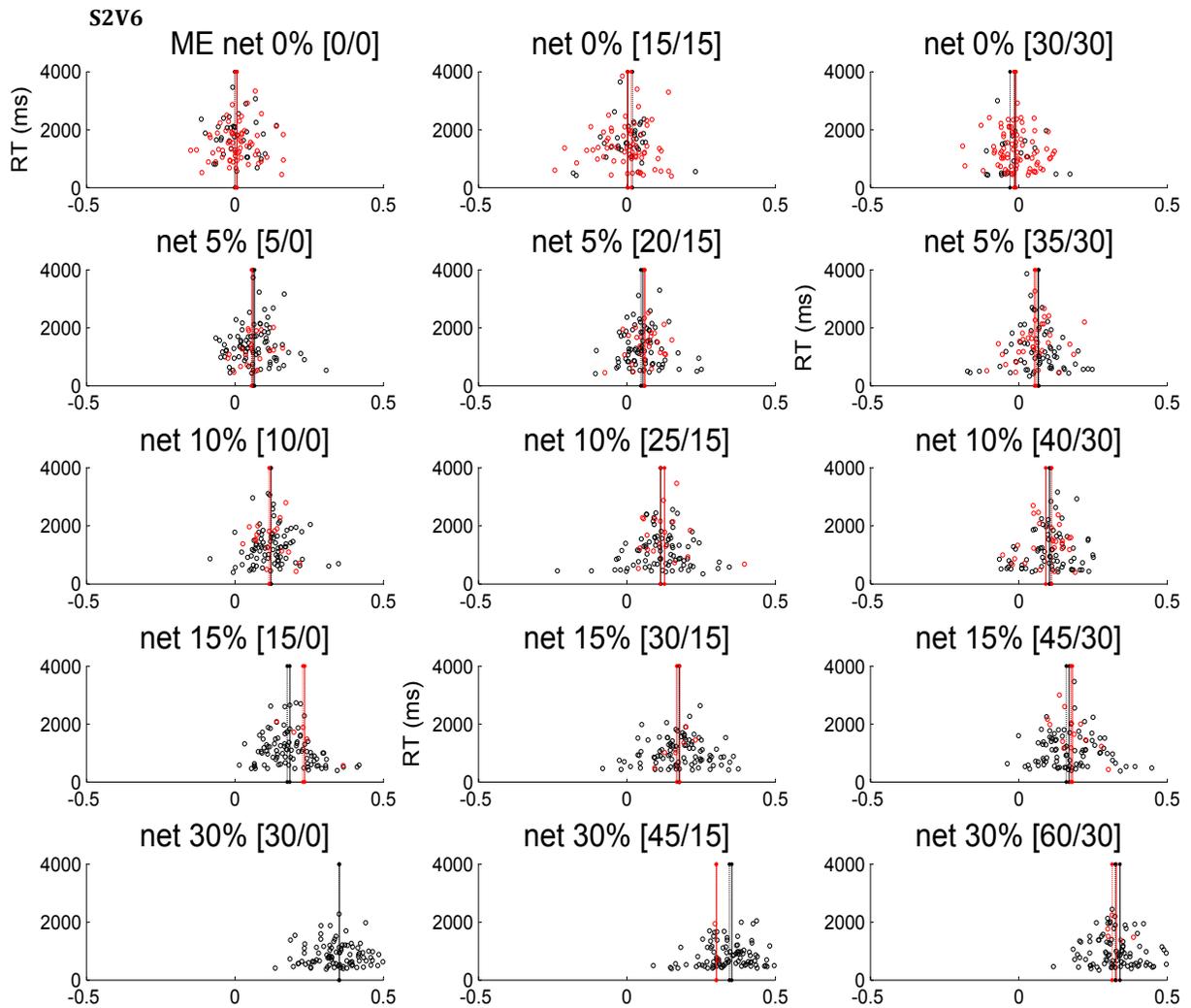
A : Analyse des réponses de S1 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V6.



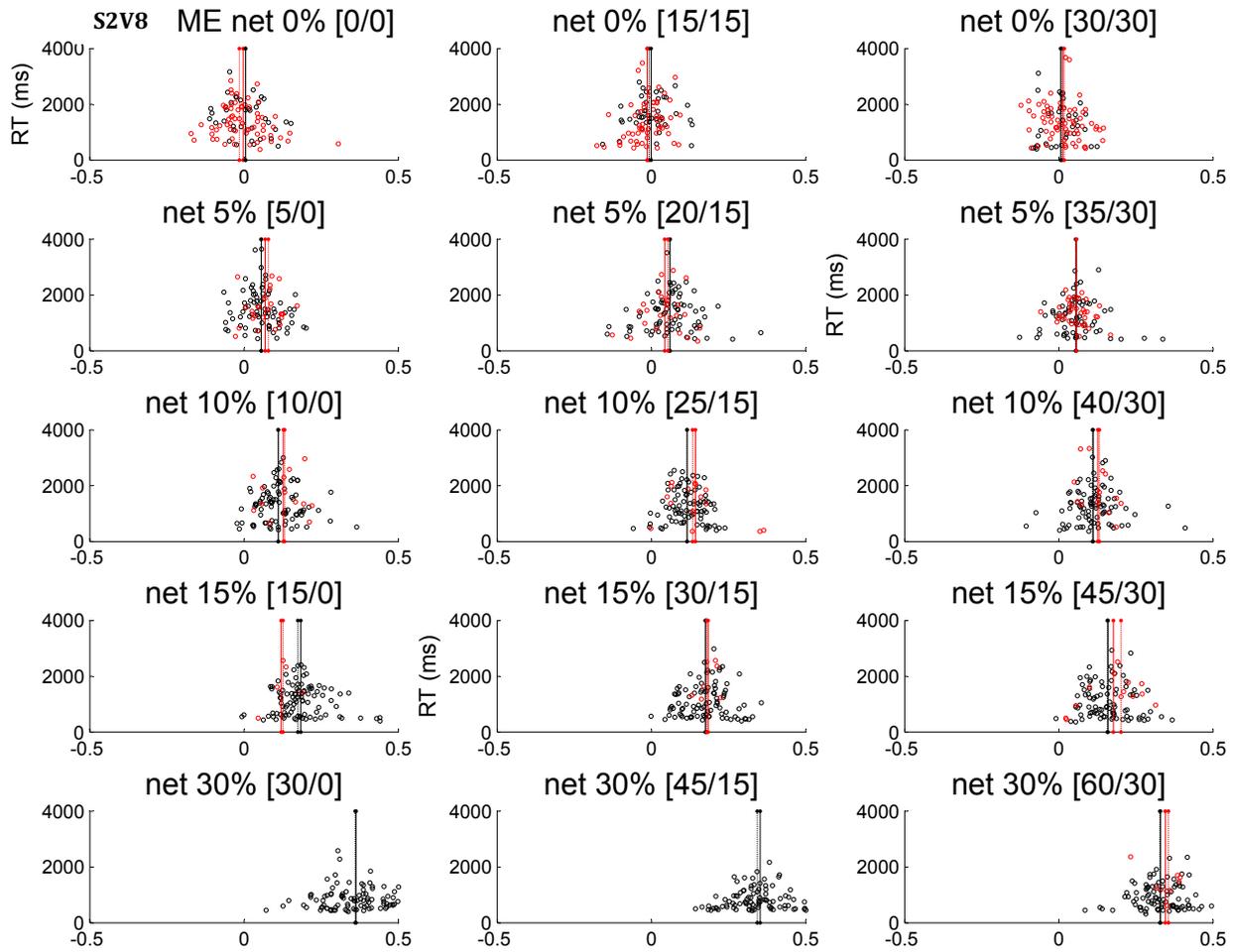
B: Analyse des réponses de S1 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V8.



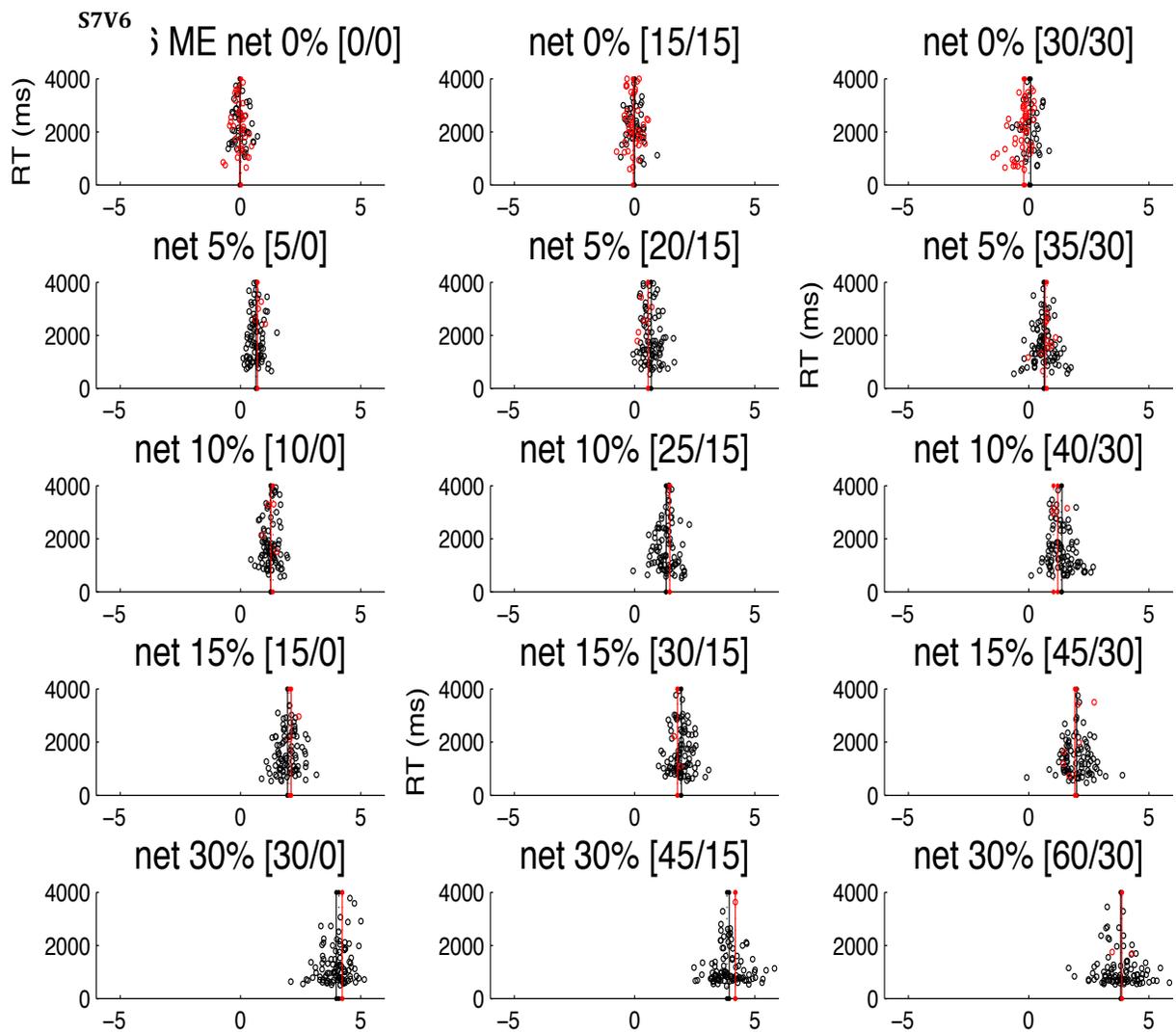
C : Analyse des réponses de S2 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V6.



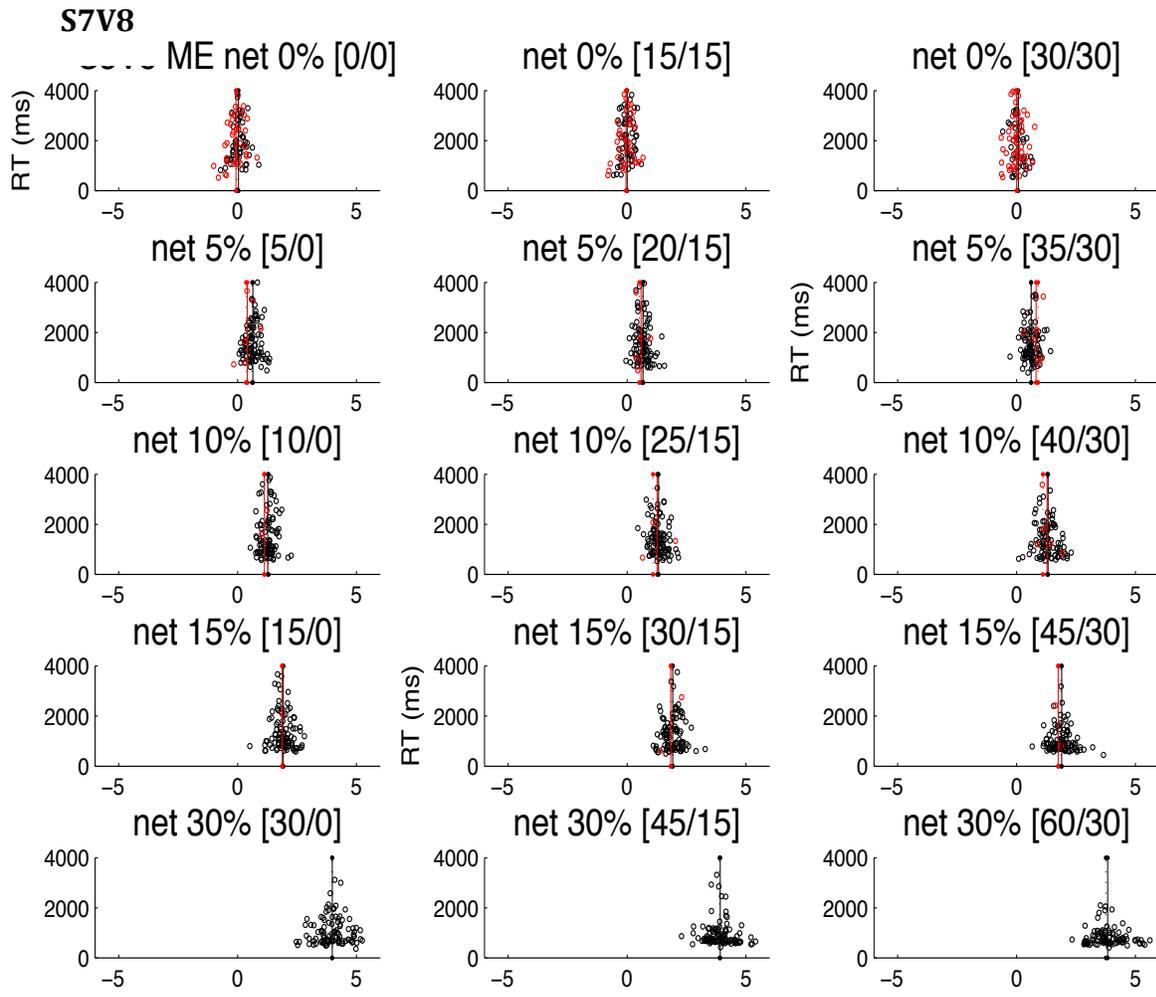
D : Analyse des réponses de S2 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V8.



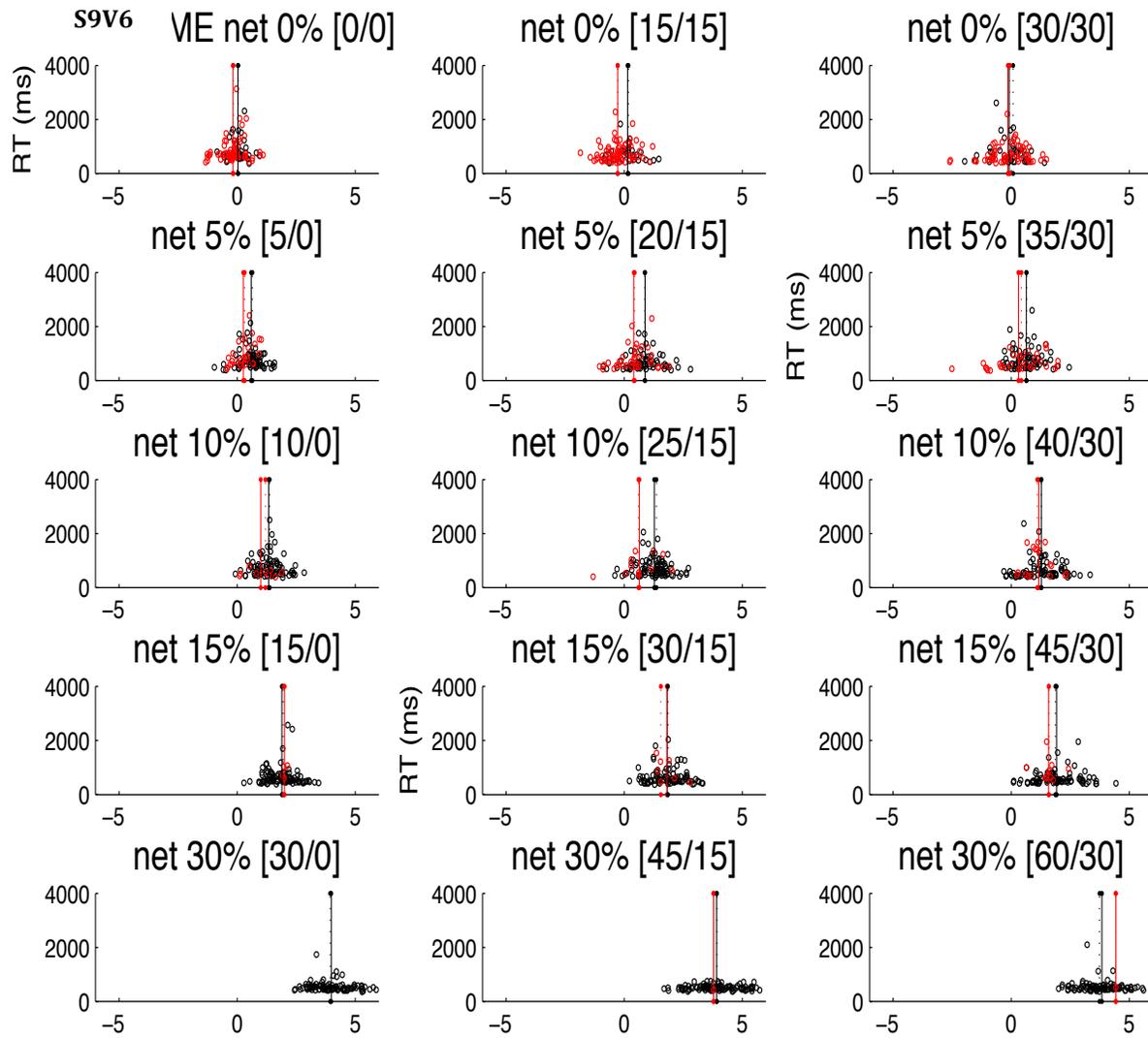
E: Analyse des réponses de S7 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V6.



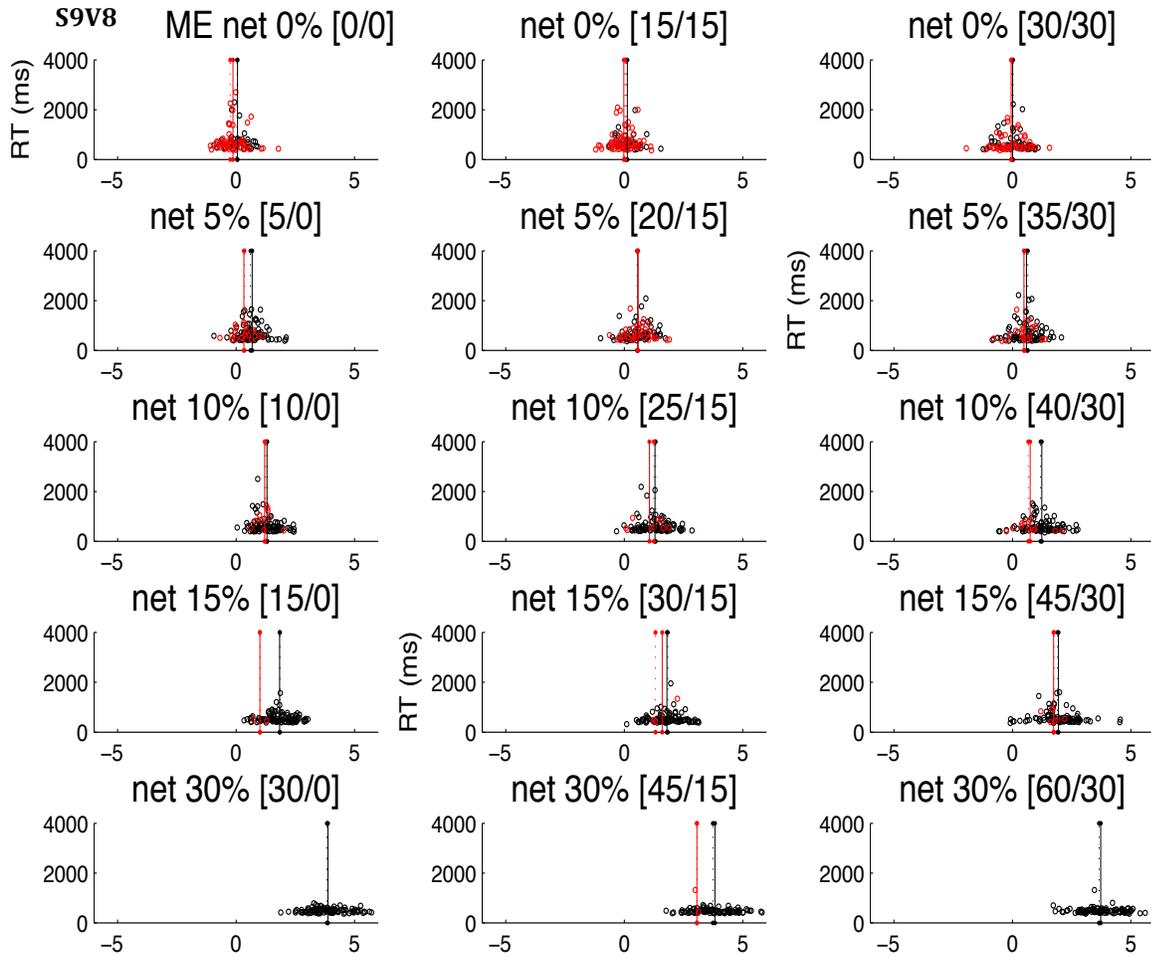
F : Analyse des réponses de S7 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V8.



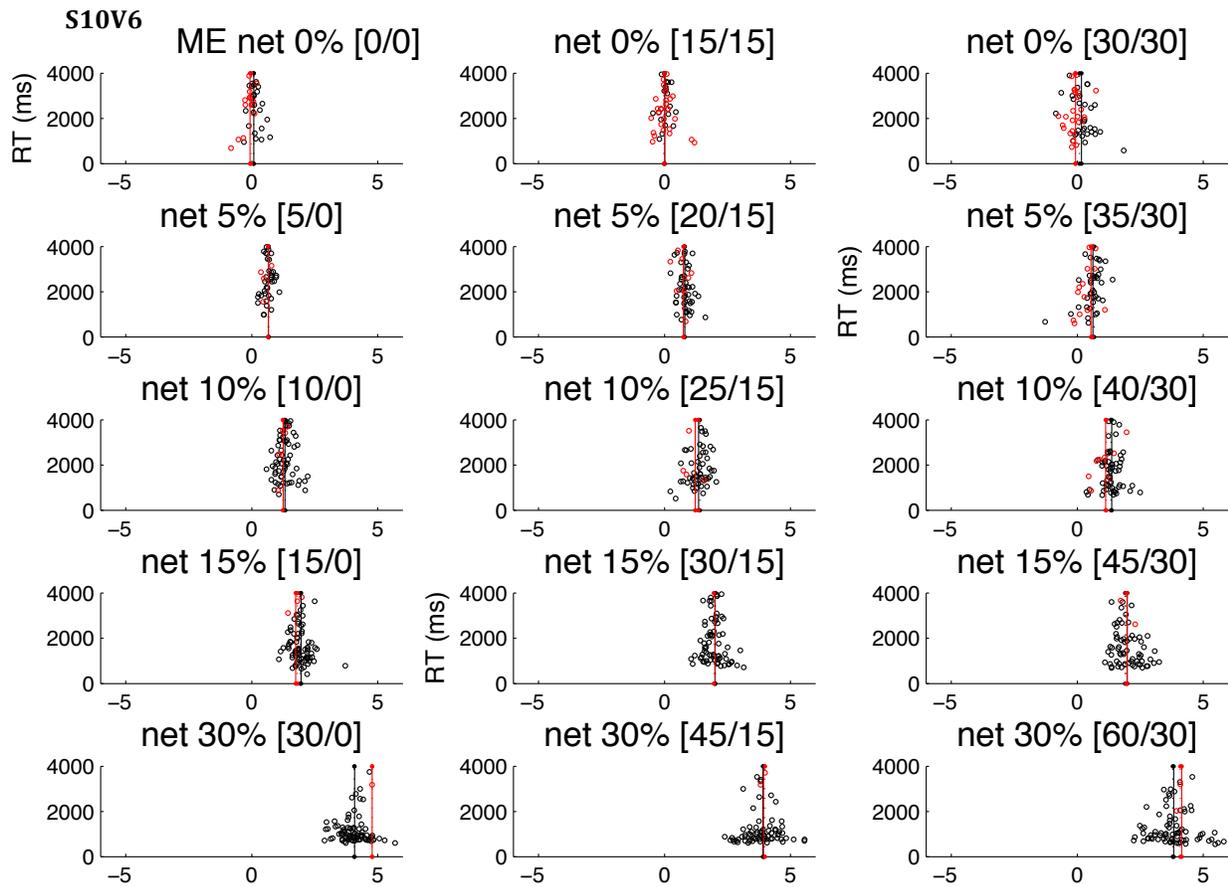
G : Analyse des réponses de S9 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V6.



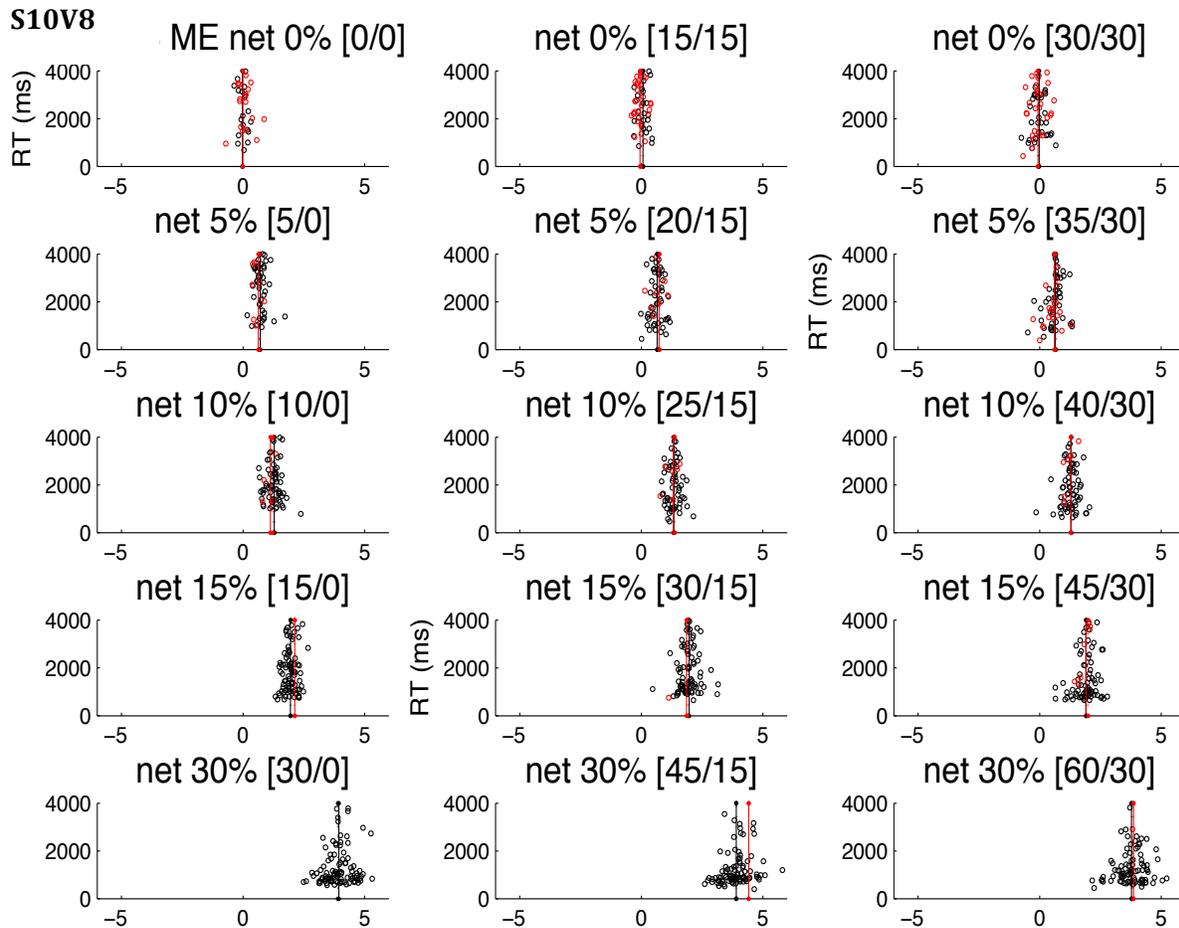
H : Analyse des réponses de S9 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V8.



I : Analyse des réponses de S10 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V6.

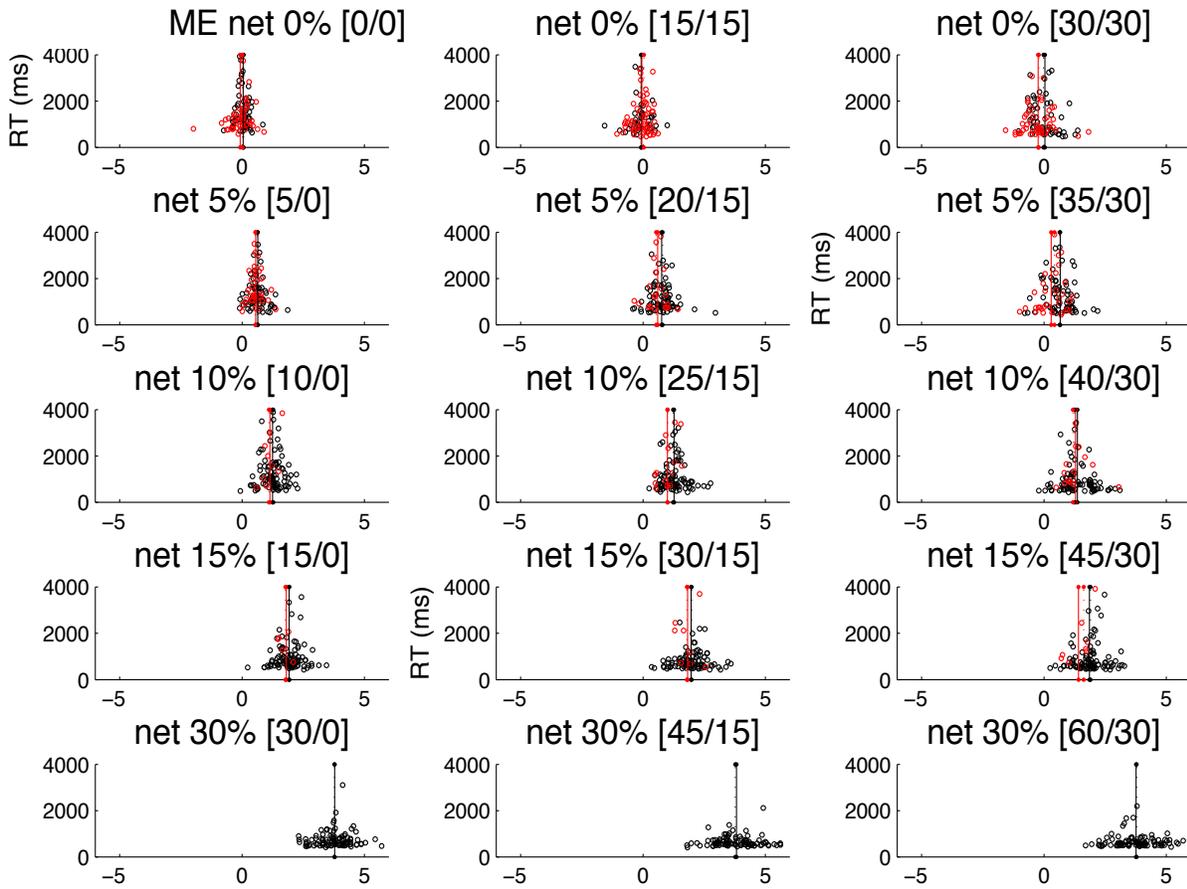


J : Analyse des réponses de S10 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V8.



K : Analyse des réponses de S11 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V6.

S11V6



L : Analyse des réponses de S11 en fonction de la quantité d'énergie dans la direction de cohérence nette. Pour V8.

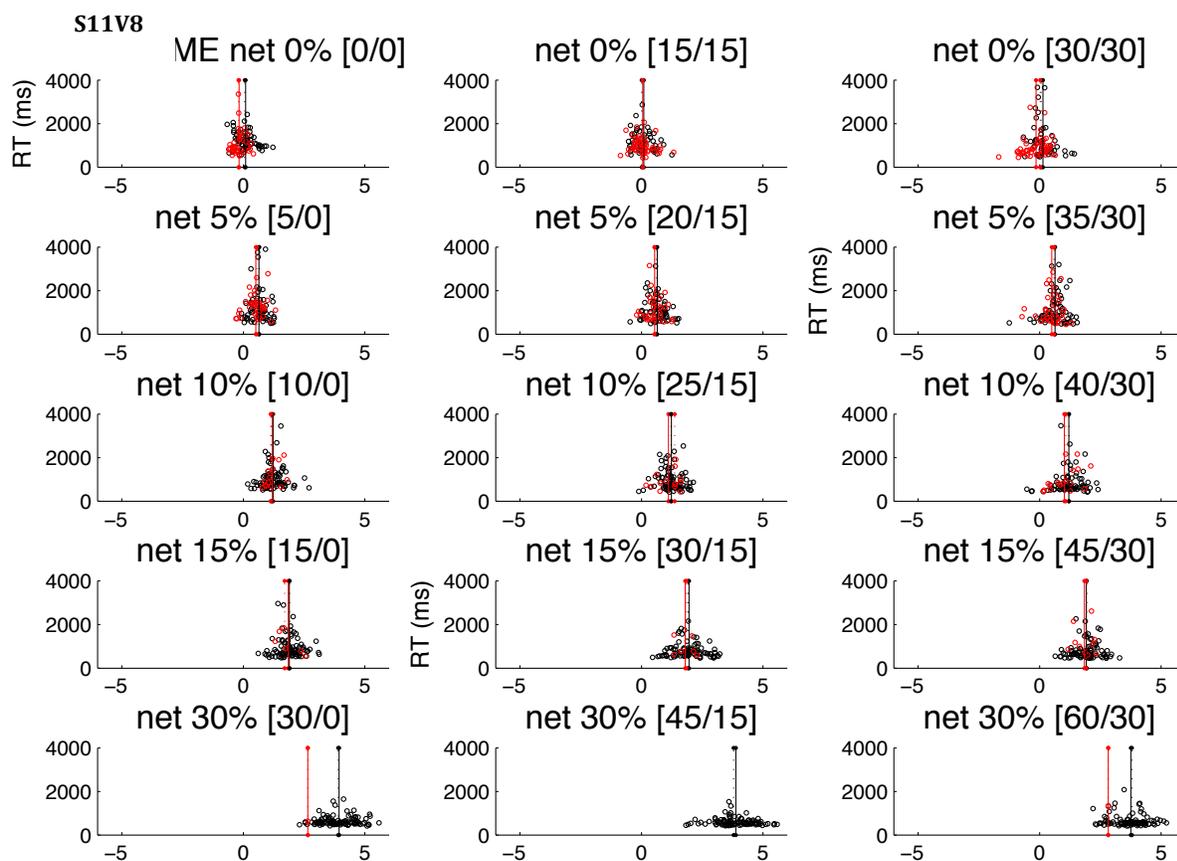
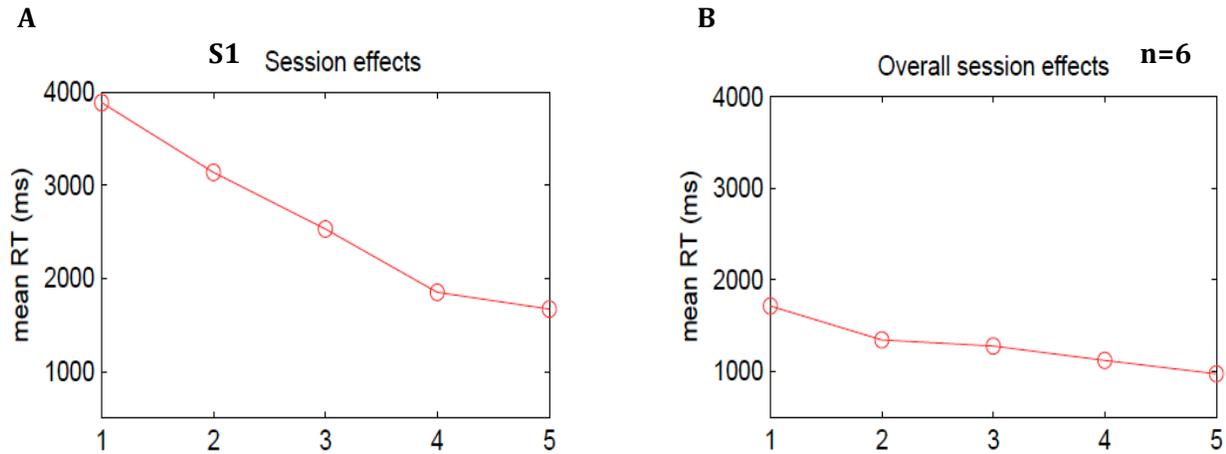
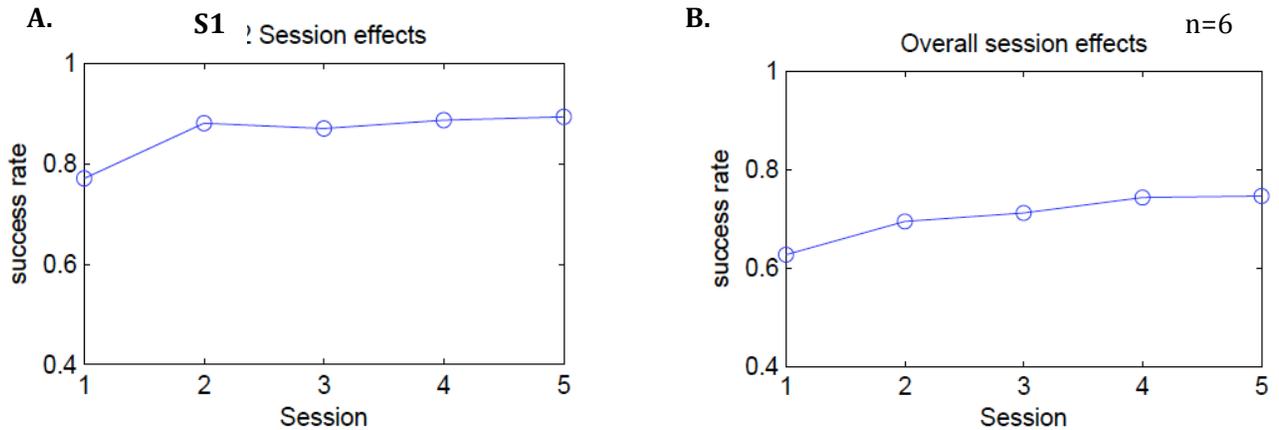


Figure 26 : Observation de tendances au cours des sessions.



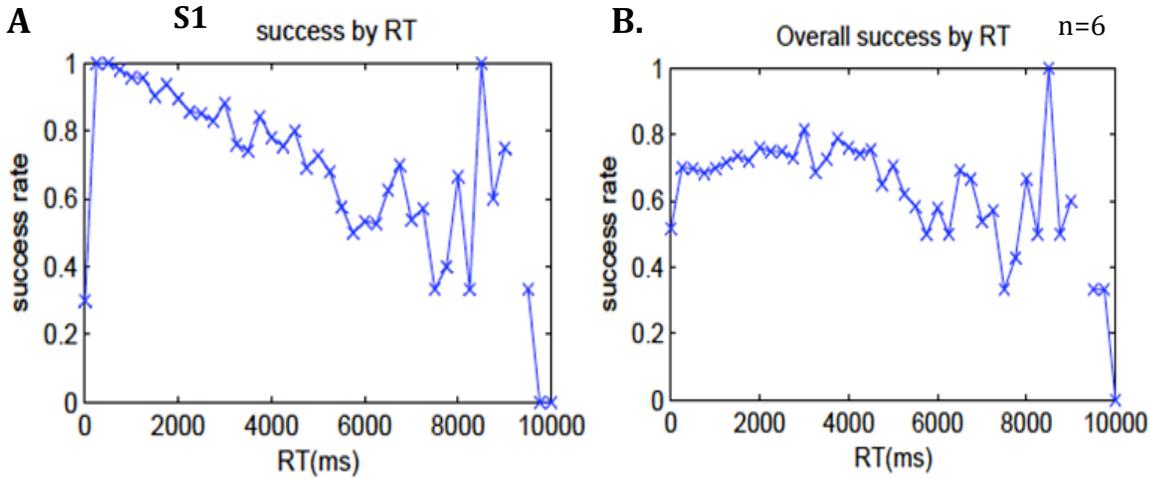
Dans la **Figure 26**, une tendance nette ressort, tout d’abord chez S1 (utilisé comme référent ici). On voit que son temps de réaction diminue très nettement au fil des sessions (il passe d’un TR ≈ 4000 ms pour la session 1 à ≈ 1800 ms pour la session 5). On pourrait envisager qu’il y aurait un mécanisme d’adaptation au niveau des centres supérieurs qui interviennent dans la prise de décision, et rendrait ainsi la perception des stimuli plus évidente au fil des sessions, et donc une décision plus rapide. La même tendance est observée plus faiblement pour l’ensemble des sujets ayant effectués le test avec une moyenne de leur temps de réaction qui varie d’une TR ≈ 2000 ms pour la session 1 à ≈ 1000 ms pour la session 5 (**Figure 26B**).

Figure 27: Taux de bonnes réponses au cours des sessions, observation d'une tendance croissante dans les résultats.



La tendance ici observée dans la **Figure 27A** est assez légère, mais existe tout de même, et est aussi caractéristique de l'effet de pratiquer la même expérience au fil du temps ; on voit une légère augmentation du nombre de bonne réponse au cours des sessions. Les sujets sont donc plus précis dans le choix de leurs réponses. Cette observation est élargie à l'ensemble des sujets (**Figure 27B**). Ces derniers passent d'un taux de réussite de $\approx 60\%$ à la première session à $\approx 75\%$ pour la dernière session. Les sujets semblent améliorer leurs performances au fil des expériences.

Figure 28: Relation entre les temps de réaction et les taux de bonnes réponses, chez le Sujet 1(A), et l'ensemble des sujets (B).



Dans la **Figure 28A**, le sujet S1 a fait le maximum de bonnes réponses (100%) pour des temps de réaction très courts ($TR < 2000$ ms), ceci permet de dire que si le stimulus était facilement perceptible, la réponse formée par le sujet était rapide et typiquement correcte. Par contre, le taux de succès diminue en fonction des temps de réaction plus longs, malgré la plus longue période de temps d'observation des stimuli. Cette tendance n'est pas forcément observée chez tous les sujets, certains d'entre eux ont privilégié de long temps de réaction pour obtenir de bonnes réponses. Mais la tendance principale (**Figure 28B**) reste tout de même la suivante : plus le stimulus est facilement perceptible plus le nombre de bonnes réponses est élevé et se rapproche de 80%, et plus la réponse se fait rapidement ($TR < 2000$ ms). La même interprétation peut se faire inversement à savoir que pour un stimulus plus difficilement perceptible les sujets ont pris plus de temps pour prendre une décision, et ont eu malgré un long temps de réaction, un nombre plus petit de bonnes réponses. De plus ces résultats appuieraient les observations effectuées précédemment à savoir qu'il y a bien un lien entre la

valeur de cohérence nette des mouvements des points et le temps de réaction ainsi que le pourcentage de bonnes réponses effectuées par les sujets (Niwa & Ditterich 2008). En effet, il s'agirait alors ici de dire que plus le nombre de bonnes réponses est élevé donc plus le stimulus est facilement perceptible (=cohérence nette élevée > 5-10%) et plus le temps de réaction est bas. Le raisonnement inverse est aussi vrai.

Discussion.

Les résultats présentés ci-dessus ont été développé en trois parties : la première partie était une analyse qualitative des tendances comportementales des sujets, la deuxième partie faisait une description quantitative de ces tendances et enfin la dernière partie examinait jusqu'à quel point la variabilité du mouvement net entre les essais pour les stimuli V6 affectait le choix des sujets.

Dans cette section de discussion, nous allons suivre cette même structure basée sur ces 3 parties.

Description qualitative des tendances du comportement psychophysique des sujets

Tout d'abord, en observant les temps de réaction, ainsi que les taux de bonnes réponses des sujets en fonction des différents pourcentages de cohérence nette, nous avons pu constater que les valeurs de cohérences nettes modulaient les taux de succès de l'ensemble des sujets

testés. Pour tous les sujets sauf un (S8), leurs taux de succès augmentaient avec des valeurs croissantes de cohérence nette.

D'autre part, nous avons observé des différences dans les résultats des sujets concernant leurs temps de réactions en fonction du pourcentage de mouvement net dans les stimuli. En effet, un groupe de sujets avait des temps de réaction qui étaient modulés par les pourcentages de cohérence nette, alors que dans l'autre groupe de sujets, on ne voyait pas d'évolution de leurs temps de réaction en fonction du même paramètre. Ce dernier est presque constant en fonction du pourcentage de cohérence nette.

Ceci suggère qu'il y a eu deux types de stratégies utilisées par les sujets. Les sujets du premier groupe (S1, S2, S7, S9, S10 et S11), présentaient des temps de réaction qui étaient modulés en fonction de la difficulté de la tâche observée. En effet, plus la preuve nette était faible, plus leurs temps de réactions étaient longs. Malgré cette période d'observation plus longue des stimuli, le taux de succès de ces sujets diminuait en même temps que la cohérence nette des stimuli.

Par contre, un groupe composé des sujets S3, S4, S5, S6, S8 et S12, regardaient les stimuli toujours pendant une durée presque constante, indépendamment de la cohérence nette des stimuli avant de prendre une décision. Néanmoins, malgré cette période d'observation relativement constante pour tous les stimuli, tous ces sujets sauf un (S8) ont montré une augmentation importante de leur taux de succès au fur et à mesure que la cohérence nette des stimuli augmentait. Ceci démontre qu'ils ont profité de l'amélioration de la qualité de la preuve sensorielle qui renseignait sur la vraie direction nette de mouvement des points dans

les stimuli, afin d'améliorer leurs taux de succès, malgré une période d'observation presque constante.

Le sujet 8, par contre, n'a montré aucun changement, à la fois pour ses temps de réaction, et pour ses taux de succès en fonction de la cohérence nette des stimuli. En effet, son taux de succès a été d'environ 50% pour tous les stimuli. En d'autres termes, son patron de choix des cibles était effectivement aléatoire. Ceci suggère que ce sujet n'a pas compris le but de la tâche et ce malgré plusieurs sessions de pratique pour cette tâche.

Les résultats expérimentaux ont montré qu'il y a bien un lien entre le pourcentage des valeurs de cohérence nette, le temps de réaction, ainsi que les taux de succès des Sujets 1, 2, 7, 9, 10 et 11. En effet plus la décision est difficile à prendre (caractérisé par de petites valeurs de cohérence nette), plus le sujet attend longtemps avant de prendre une décision et plus la fréquence d'effectuer un mauvais choix de cible est élevée (Palmer et al, 2005 ; Niwa & Dite-rich 2008 ; Lam & Kalaska, 2012).

Finalement, il n'y avait pas de grande différence évidente, des patrons de performance des 12 sujets en réponse aux stimuli V6 et V8

Analyse quantitative des résultats

L'analyse quantitative des résultats a été détaillée pour les sujets 1, 2, 7, 9, 10 et 11, car ces derniers étaient ceux qui montraient des effets similaires pour les valeurs de cohérence de base et de cohérence nette, à la fois dans leur temps de réaction mais aussi pour leur taux de succès.

Les analyses ANOVA nous ont permis de confirmer ces descriptions qualitatives des tendances dans nos données. Tout d'abord, le temps de réaction des sujets diminuait de manière importante et statistiquement significative en fonction de la réduction de la difficulté du stimulus dépendamment du pourcentage du mouvement de cohérence nette. En parallèle leur taux de succès augmentait significativement.

Nos données chez ces six sujets sont donc en accord avec les résultats de plusieurs études précédentes qui utilisaient les stimuli KPA (Niwa et Ditterich 2008, Lam et Kalaska, 2012).

De plus, la performance des sujets pour lesquels leurs temps de réaction étaient relativement constants lorsque leurs taux de succès augmentaient avec la qualité des stimuli KPA, est en accord avec d'autres études où les chercheurs ont contrôlé la durée de la période d'observation des stimuli KPA. En effet, dans ces études, ils ont montré que pour une période d'observation fixe, le taux de succès augmentait en fonction de la force de cohérence nette dans les stimuli (Kiani et al, 2008 ; Tsetsos et al, 2012; Lafuente et al, 2015).

D'autre part et le plus important pour ce projet, l'analyse ANOVA a confirmé qu'il n'y avait pas de différence significative entre les 2 stimuli, c'est à dire que pour une même valeur de cohérence nette, les stimuli V6 et V8 proposés au sujet, possédaient globalement les mêmes temps de réaction.

Dans cette partie, nous avons pu mettre en évidence qu'il n'y avait pas de différence systématique dans les réponses des sujets pour les stimuli V6 et V8. Ceci suggère que la présence ou l'absence de variabilité dans le nombre de points qui portent les signaux de mouvements cohérents d'une image à l'autre dans les stimuli KPA, pendant un essai donné, n'a pas d'effet

systematique sur la moyenne des performances des sujets. Ceci nous amène à proposer que, la variabilité observée dans les performances des sujets serait soit d'origine centrale, ou proviendrait d'autres sources de variabilité dans les stimuli.

Par exemple, bien que nous ayons éliminé la variabilité dans les stimuli, due à la variabilité du nombre de points qui portent les signaux cohérents, nous n'avons pas pu éliminer d'une part, la variabilité stochastique en ce qui concerne l'identification des points qui portent les signaux cohérents d'une image à l'autre. Mais aussi la variabilité stochastique du nombre d'images consécutives dans les stimuli, ainsi que les positions relatives des points dans les images.

Néanmoins, en faveur d'une origine centrale, il y a les résultats des études neurophysiologiques où les chercheurs ont comparé la réponse des neurones pour les stimuli KPA variables d'un essai à l'autre, par contraste à la condition où ils ont présenté exactement le même stimulus KPA à plusieurs reprises de façon consécutive (Britten et al, 1993; Cook et Maunsell, 2002; Bosking et Maunsell, 2011). Ils ont trouvé que le niveau de variabilité de la décharge des neurones de l'aire MT, n'a pas changé entre les conditions où les singes ont observé des stimuli qui ont varié d'un essai à l'autre, ou alors quand les stimuli restaient inchangés entre les essais. Ceci suggère que la variabilité neuronale a été principalement d'origine centrale.

Jazayeri & Movshon, (2006), ont présenté un modèle qui explique comment les stimuli de mouvement visuel peuvent être combinés de façon optimale à travers des neurones qui ont une vaste gamme de différentes directions préférées de mouvement visuel. Pour se faire ils ont développé un modèle pour une partie de la population de neurones sensoriels, et ont

montré que ce modèle prédit la performance d'une grande variété de tâches de perception qui nécessite d'analyser le mouvement.

Ainsi on a pu expliquer comment se fait la perception d'une seule direction de mouvement dans les stimuli KPA standard avec une seule direction de mouvement cohérent, et aussi comment extraire le signal du mouvement net global des stimuli tels que ceux de Williams/Sekuler/Watamaniuk, qui contiennent un grand éventail de directions de mouvements.

De plus dans une autre étude Jazayeri et Movshon, (2007), ont montré comment les preuves sont accumulées à travers les neurones avec plusieurs préférences de directions, qui peuvent changer en fonction de comment le sujet va extraire les signaux de directions. Pour examiner comment le système visuel combine l'activité des neurones pour différentes préférences de direction, ils ont séparé leur expérience en une partie psychophysique où les sujets rapportaient la direction observée dans des stimuli KPA, la discrimination pouvait être précise ou moins précise. Sans que les sujets ne le sachent, ils ont ajouté un signal de direction de mouvement totalement différent des deux autres alternatives (gauche ou droite) afin de perturber la réponse des neurones qui ont une préférence de direction. En effet, en variant ce troisième signal ils ont mis en évidence l'importance du rôle du mouvement du signal dans le choix des sujets pour les différentes directions. La tendance de biais induit par les différentes variations de signaux du mouvement, indique que pour la discrimination de directions opposées, le système visuel se fie principalement aux neurones qui codent pour les deux directions, mais pour des discriminations de directions plus fines et plus précises les neurones

avec leur préférence de direction vont balancer en faveur d'une des deux directions qui aura la plus grande influence.

 Étude de l'effet de la variabilité entre les essais des mouvements des points observés dans les stimuli V6, sur le comportement des sujets.

Dans cette dernière partie, on a examiné la possibilité que la variabilité entre les essais des stimuli V6 n'aurait aucun effet sur le comportement des sujets d'un essai à l'autre.

Dans un premier temps on a observé comme attendu, qu'en fonction de la condition du signal, le sujet n'arrivait pas à prendre de décision rapidement, quand le signal était moins évident. De plus, la variabilité d'un essai à l'autre de la cohérence moyenne des mouvements pour un stimulus donné avait un effet relativement faible sur la probabilité d'effectuer un choix correct ou une mauvaise réponse, et aussi sur la durée des temps de réactions.

Ainsi, il a été mis en évidence que la variabilité du nombre de points (pixels) entre différents essais, n'a pas d'effet important sur le comportement, au moins en termes de choix fait par les sujets et en termes de temps de réaction moyens pour différents niveaux de cohérence de base à un niveau de cohérence nette donné. Cette analyse pour chaque essai est donc en accord avec la conclusion que, la variabilité instantanée dans la force de mouvement cohérent n'a pas eue un grand effet sur la performance des sujets, confirmant une origine centrale pour la variabilité de leurs réponses aux stimuli KPA.

De plus, après avoir analysé la fréquence des bonnes et mauvaises réponses, nous avons pu constater que cette dernière est modulée par la valeur de cohérence nette à tous les niveaux

de cohérence de base. Ceci est en accord avec les résultats de l'étude de Niwa et Ditterich, (2008).

Par la suite, en analysant la variance des TR en fonction des valeurs de cohérence de bases pour les différents niveaux de cohérences nettes pour V6 et V8 séparément, nous avons relevé un point clé qui est que la variance des stimuli V6 augmentait avec à la fois les valeurs de cohérence nette et de cohérence de base. Cependant, comme évoqué précédemment, aucun des sujets ne montrait une augmentation dans la variance de leur TR, pour aucune valeur de cohérence de base et de cohérence nette. A contrario, la variance des TR diminuait avec les valeurs de cohérence nette croissantes, et ne variait pas systématiquement avec les valeurs de cohérence de base. Ceci est aussi en accord avec la conclusion que, la variabilité de leurs réponses pour les stimuli de même cohérence nette, n'est pas d'origine périphérique.

Enfin, pour tous les sujets, il n'y avait pas de différence significative entre les stimuli V6 et V8 dans la distribution de la variabilité des TR en fonction des différentes valeurs de cohérence de base et de cohérence nette.

L'analyse de la quantité d'énergie du mouvement est affectée à la fois par le mouvement cohérent net et les mouvements aléatoires des points pour V6 et V8. Dans cette analyse, on n'observait pas de différence pour la valeur de la variabilité de l'énergie du mouvement entre les stimuli V6 et V8, car cette mesure capturait la variabilité du stimulus en fonction des points qui bougent à la fois de façon cohérente et aléatoire. Enfin, il y avait bien une variabilité dans la quantité d'énergie des deux stimuli V6 et V8.

Pour terminer, les analyses comportementales complémentaires concernant les tendances observées au cours des sessions chez tous les sujets, nous ont permis d'appuyer les observations effectuées précédemment, à savoir qu'il y a bien un lien entre la valeur de cohérence nette des mouvements des points et le temps de réaction ainsi que le pourcentage de bonnes réponses effectuées par les sujets (Niwa & Ditterich 2008).

Conclusion

Le temps de réaction et le nombre de bonnes réponses sont modulés par la preuve nette du mouvement cohérent. De plus, on a pu établir qu'en éliminant la variabilité observé dans les stimuli KPA dû à la variabilité stochastique du nombre de pixels qui portent le signal du mouvement cohérent (stimuli V6) par rapport aux stimuli V8, qui eux avaient exactement le même nombre de pixels qui portaient le signal cohérent d'une image à l'autre, on n'observe pas réellement de modification dans les réponses des sujets aux stimuli V6 par opposition aux stimuli V8 pour les mêmes valeurs de cohérence nette. En conclusion, nous avons pu en affirmer, qu'il n'y a pas de distinction claire entre la distribution des erreurs et des bonnes réponses effectuées pour chacun des essais entre les stimuli V6 et V8.

C'est donc après avoir mesuré la « quantité d'énergie » que nous proposons, que la variabilité observée dans les résultats serait probablement d'origine centrale (Jazayeri et Movshon, 2006 et 2007). En effet, l'analyse du déplacement des pixels dans les stimuli V6 (**Figure 19**), et l'analyse de la quantité d'énergie pour les stimuli V6 et V8 (**Figure 24**), et la comparaison de la variabilité des temps de réaction avec la variabilité des stimuli (**Figure 21 à 23**), montrent que la variabilité des stimuli n'explique pas la variabilité observée dans les performances des sujets. La présence ou non de variabilité instantanée dans les nombres de pixels cohérents n'a aucune effet sur le comportement des sujets.

Bibliographie :

- Adelson EH, Bergen JR. 1985. Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *J Opt Soc Am A* 2:284-299.
- Barlow. H & Tripathy S. P. 1997. Correspondence Noise and Signal Pooling in the Detection of Coherent Visual Motion. *J Neurosci*, 17(20): 7954-7966.
- Bollimunta A, Totten D, Ditterich J. 2012. Neural dynamics of choice: single-trial analysis of decision-related activity in parietal cortex. *J Neurosci*, 32(37): 12684-12701.
- Bosking WH, Maunsell JH. 2011. Effects of stimulus direction on the correlation between behavior and single units in area MT during a motion detection task. *J Neurosci*, 31(22): 8230-8238.
- Busemeyer JR, Townsend JT. 1993. Decision field theory: A dynamic-cognitive approach to decision making in an uncertain environment. *Psychol Rev*, 100(3):432-59.
- Brainard DH. 1997. The psychophysics toolbox. *Spat Vis* 10:433-436.
- Britten KH, Shadlen MN, Newsome WT, & Movshon JA. 1992. The Analysis of Visual Motion: A Comparison of Neuronal and Psychophysical Performance. *J Neurosci*, 12(12): 4745-4765.
- Britten KH, Shadlen MN, Newsome WT, Movshon JA. 1993. Responses of neurons in macaque MT to stochastic motion signals. *Vis Neurosci*, 10, 1157-1169.
- Britten KH, Newsome WT, Shadlen MN, Celebrini S, Movshon JA. 1996. A relationship between behavioral choice and the visual responses of neurons in macaque MT. *Vis Neurosci*, 13(1): 87-100.
- Carpenter R.H.S and Williams M.L.L. 1995. Neural computation of log likelihood in control of saccadic eye movements. *Nat Neurosci*, 377: 59-62.
- Celebrini, S. & Newsome, W.T. 1994. Neuronal and psychophysical sensitivity to motion signals in extrastriate area MST of the macaque monkey. *J Neurosci*, 14(7): 4109-4124.
- Churchland AK, Kiani R, Shadlen MN. 2008. Decision-making with multiple alternatives. *Nat Neurosci*. 11(6): 693-702.

- Cisek P, Puskas GA, El-Murr S. 2009. Decisions in changing conditions: the urgency-gating model. *J Neurosci*. 29(37): 11560-11571.
- Cisek P. Thura D, Beauregard-Racine J, Fradet CW. 2011. Decision making by urgency gating: theory and experimental support. *J Neurophysiol*, 108: 2912-293.
- Cook EP, Maunsell JH. 2002. Dynamics of neuronal responses in macaque MT and VIP during motion detection. *Nat Neurosci*. 5(10):985-94.
- Ditterich J. 2006. Stochastic models of decisions about motion direction: behavior and physiology. *Neural Netw*, 19: 981-1012.
- Eagle RA, Rogers BJ. 1996. Motion detection is limited by element density not spatial frequency. *Vision Res*, 36(4): 545-558.
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. 2000. Representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *Nat Neurosci*, 404(6776), 390-394.
- Gold, J & Shadlen M.N. 2001. Neural computations that underlie decisions about sensory stimuli. *Trends Cogn Sci*, 5(1): 10-16.
- Gold, J & Shadlen M.N. 2007. The Neural Basis of Decision Making. *Annu. Rev. Neurosci*; 30: 535-74.
- Green, D. M., & Swets, J. A. 1966. *Signal detection theory and psychophysics*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 455 pages.
- Heathcote A., Brown S. 2005. A ballistic model of choice response time. *Psychol Rev*. 112(1): 117-128.
- Heathcote A, Brown SD. 2008. The simplest complete model of choice response time: linear ballistic accumulation. *Cogn Psychol*, 57: 153-178.
- Huk AC, Shadlen MN. 2005. Neural activity in macaque parietal cortex reflects temporal integration of visual motion signals during perceptual decision making. *J Neurosci*. 25(45):10420-36.
- Jazayeri M, Movshon JA. 2006. Optimal representation of sensory information by neural populations. *Nat Neurosci*, 9, 690 - 696.
- Jazayeri M, Movshon JA. 2007. Integration of sensory evidence in motion discrimination. *J Vis*, 7(12): 7.1-7.7.

- J.Ditterich. 2006. Evidence for time-variant decision-making. *Eur J Neurosci*, 24(12):3628-41.
- Kiani,R, Timothy D. Hanks, and Michael N. Shadlen. 2008. Bounded Integration in Parietal Cortex Underlies Decisions Even When Viewing Duration Is Dictated by the Environment. *J Neurosci*, 28(12): 3017-3029.
- Kim JN, Shadlen MN. 1999. Neural correlates of a decision in the dorsolateral prefrontal cortex of the macaque. *Nat Neurosci*; 2(2): 176-85.
- Lafuente V, Jazayeri M, Shadlen MN. 2015. Representation of Accumulating Evidence for a Decision in Two Parietal Areas. *J Neurosci*, 35(10): 4306–4318.
- Lam. E & Kalaska J.F. 2012. Choosing sides-the psychophysics of decision making in a two-direction motion stimulus. SFN poster.
- Macmillan, N. A., & Creelman, C. D. 1991. *Detection theory: A user's guide*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mazureck M.E, Roitman J.D, Ditterich J. and Shadlen M.N. 2003. A Role for Neural Integrators in Perceptual Decision Making. *Cerebral Corte*. 13 (11): 1257-1269.
- Maunsell JH, Van Essen DC. 1983. Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *J Neurophysiol*. 49(5):1127-47.
- Newsome WT, Britten K, Movshon JA. 1989. Neuronal correlates of a perceptual decision. *Nat Neurosci*, 341:52 – 54.
- Newsome WT, Britten K, Salzman CD, Movshon JA. 1990. Neuronal mechanisms of motion perception. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 55: 697-705.
- Noorani I, Carpenter RH. 2011. Full reaction time distributions reveal the complexity of neural decision-making. *Eur J Neurosci*, 33(11): 1948–1951.
- Niwa. M & Ditterich. J. 2008. Perceptual Decisions between Multiple Directions of Visual Motion. *J Neurosci*, 28(17): 4435-4445.
- Palmer J, Huk AC, Shadlen MN. 2005. The effect of stimulus strength on the speed and accuracy of a perceptual decision. *J Vis*, 5:376 – 404.
- Pelli DG. 1997. The VideoToolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spat Vis* 10:437-442.

- Pilly PK, Seitz AR. 2009. What a difference a parameter makes: a psychophysical comparison of random dot motion algorithms. *Vision Res*, 49(13): 1599–1612.
- Ratcliff R. 1979. Group reaction time distributions and an analysis of distribution statistics. *Psychol Bull*; 86:446–461.
- Ratcliff R, Rouder JN. 1998. Modeling response times for two-choice decisions. *Psychol Sci*; 9:347–356.
- Ratcliff R, Tuerlinckx F. 2002. Estimating the parameters of the diffusion model: Approaches to dealing with contaminant reaction times and parameter variability. *Psychon Bull Rev*, 9 (3), 438-481.
- Ratcliff R, Thapar A, McKoon G. 2003. A diffusion model analysis of the effects of aging on brightness discrimination. *Percept Psychophys*, 65 (4), 523-535
- Ratcliff, R., & Smith, P. L. 2004. A comparison of sequential sampling models for two-choice reaction time. *Psychol Rev*, 111, 333-367.
- Ratcliff R, Hasegawa YT, Hasegawa YP, Smith PL, Segraves MA. 2007. A dual diffusion model for behavioral and neural decision making. *J Neurophysiol*. 97(2): 1756– 1774.
- Reddi BA, Carpenter RH .2000.The influence of urgency on decision time. *Nat Neurosci*, 3: 827–830.
- Reddi BA, Asrress KN, Carpenter RH. 2003. Accuracy, information, and response time in a saccadic decision task. *J Neurophysiol*, 90: 3538 – 3546.
- Resulaj A, Kiani R, Wolpert DM, Shadlen MN. 2009. Changes of mind in decision-making. *Nature* 461:263-266.
- Roitman JD, Shadlen MN. 2002. Response of neurons in the lateral intraparietal area during a combined visual discrimination reaction time task. *J Neurosci*, 22(21):9475-89.
- Salzman CD, Murasugi CM, Britten KH, Newsome WT. 1992. Microstimulation in visual area MT: effects on direction discrimination performance. *J Neurosci*, 12(6): 2331-2355.
- Shadlen MN, Britten KH, Newsome WT, Movshon JA. 1996. A computational analysis of the relationship between neuronal and behavioral responses to visual motion. *J Neurosci*, 16(4): 1486-510.
- Shadlen MN, Newsome WT. 2001. Neural basis of a perceptual decision in the parietal cortex (area LIP) of the rhesus monkey. *J Neurophysiol*. Vol. 86 no. 4, 1916-1936.
- Shadlen M.N, Palmer J., Huk A.C. 2005. The effect of stimulus strength on the speed and accuracy of a perceptual decision. *J Vis*, vol. 5 no. 5 article 1.

- Smith, P. L. 1995. Psychophysically principled models of visual simple reaction time. *Psychol Rev*, Vol 102(3):567-593.
- Smith, P. L. 2000. Stochastic dynamic models of response time and accuracy: A foundational primer. *J Math Psychol*, 44(3):408-463.
- Smith P.L & Ratcliff R. 2004. Psychology and Neurobiology of simple decisions. *Trends Neurosci.*, 27(3):161-8.
- Stanislaw H, Todorov N.1999. Calculation of signal detection theory measures. *Behav Res Methods Instrum Comput.* 31(1): 137-149.
- Todd JT, Norman JF. 1992. The visual discrimination of relative surface orientation. *Perception.* 24(8): 855-66.
- Tolhurst DJ, Movshon JA, Dean AF. 1983. The statistical reliability of signals in single neurons in cat and monkey visual cortex. *Vision Res*, 23(8):775-85.
- Tripathy S.P, Shafiullah SN, Cox MJ. 2012. Influence of Correspondence Noise and Spatial Scaling on the Upper Limit for Spatial Displacement in Fully-Coherent Random-Dot Kinetogram Stimuli. *PLoS One*; 7(10): e42995.
- Tsetsos K, Gao J, McClelland JL, Usher M. 2012. Using Time-Varying Evidence to Test Models of Decision Dynamics: Bounded Diffusion vs. the Leaky Competing Accumulator Model. *Front Neurosci*; 6:79.
- Usher M, McClelland JL. 2001. The time course of perceptual choice: The leaky, competing accumulator model. *Psychol Rev*, 108(3): 550-92.
- Watamaniuk, S.N.J., Sekuler, R. & Williams, D.W. 1989. Direction perception in complex dynamic displays: The integration of direction information. *Vision Res.* 29(1): 47-59.
- Watamaniuk SN, Sekuler R. 1992. Temporal and spatial integration in dynamic random-dot stimuli. *Vision Res.* 32(12):2341-7.
- Williams. DW and Sekuler.R. 1984. Coherent global motion percepts from stochastic local motions. *Vision Res.* 24(1):55-62.
- Zeki SM. 1974. Cells responding to changing image size and disparity in the cortex of the rhesus monkey. *J Physiol.* 242(3):827-41.
- Zylberberg A, Barttfeld P, Sigman M. 2012. The construction of confidence in a perceptual decision. *Front Integr Neurosci* 6:1-10.