



HAL
open science

Dynamique des activités évoquées corticales de la phase décisionnelle de la discrimination temporelle : approche comportementale et électrophysiologique

Dorian Bannier

► **To cite this version:**

Dorian Bannier. Dynamique des activités évoquées corticales de la phase décisionnelle de la discrimination temporelle : approche comportementale et électrophysiologique. Psychologie. Normandie Université, 2017. Français. NNT : 2017NORMR124 . tel-01759848

HAL Id: tel-01759848

<https://theses.hal.science/tel-01759848>

Submitted on 5 Apr 2018

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

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



Normandie Université

THÈSE

Pour obtenir le diplôme de doctorat

Spécialité Psychologie

Préparée au sein de l'université de Rouen

Dynamique des activités évoquées corticales de la phase décisionnelle de la discrimination temporelle : approche comportementale et électrophysiologique

**Présentée et soutenue par
Dorian BANNIER**

Soutenue le lundi 27 novembre

**Thèse soutenue publiquement le (date de soutenance)
devant le jury composé de**

Mme Maria AUGUSTINOVA	Professeur, Normandie Université	Examineur
Mme Nicole FIORI	Professeur, Université Paris-Descartes	Rapporteur
M. Christophe LE DANTEC	Assistant professor, Université La Sierra	Examineur
M. Mohamed REBAI	Professeur, Normandie Université	Directeur de thèse
M. John WEARDEN	Professeur émérite, Université de Keele	Rapporteur

Thèse dirigée par Mohamed REBAI, laboratoire CRFDP

Doctorats : la nomenclature générique (47 modalités)

code diplôme SISE	LIBELLE
4200001	MATHEMATIQUES
4200002	PHYSIQUE
4200003	CHIMIE
4200004	MATHEMATIQUES APPLIQUEES ET SCIENCES SOCIALES
4200005	SCIENCES DE L'UNIVERS
4200006	ASPECTS MOLECULAIRES ET CELLULAIRES DE LA BIOLOGIE
4200007	PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE DES ORGANISMES - POPULATIONS - INTERACTIONS
4200008	RECHERCHE CLINIQUE, INNOVATION TECHNOLOGIQUE, SANTE PUBLIQUE
4200009	SCIENCES AGRONOMIQUES, BIOTECHNOLOGIES AGRO-ALIMENTAIRES
4200010	MEDECINE
4200011	ODONTOLOGIE
4200012	PHARMACIE
4200013	STAPS
4200014	MECANIQUE DES FLUIDES, ENERGETIQUE, THERMIQUE, COMBUSTION, ACOUSTIQUE
4200015	MECANIQUE DES SOLIDES, GENIE MECANIQUE, PRODUCTIQUE, TRANSPORT ET GENIE CIVIL
4200016	GENIE CIVIL
4200017	GENIE DES PROCEDES
4200018	INFORMATIQUE
4200019	GENIE ELECTRIQUE
4200020	ELECTRONIQUE, MICROELECTRONIQUE, OPTIQUE ET LASERS, OPTOELECTRONIQUE MICROONDES
4200021	SCIENCES ET TECHNOLOGIE INDUSTRIELLES
4200022	SCIENCES DU LANGAGE - LINGUISTIQUE
4200023	LANGUES ET LITTERATURES ANCIENNES
4200024	LANGUES ET LITTERATURES FRANCAISES
4200025	LITTERATURE GENERALE ET COMPAREE
4200026	ARTS PLASTIQUES, MUSICOLOGIE
4200027	FRANCAIS, LANGUE ETRANGERE
4200028	LANGUES ET LITTERATURES ETRANGERES
4200029	LANGUES ETRANGERES APPLIQUEES
4200030	CULTURES ET LANGUES REGIONALES
4200031	PHILOSOPHIE, EPISTEMOLOGIE
4200032	HISTOIRE, HISTOIRE DE L'ART ET ARCHEOLOGIE
4200033	GEOGRAPHIE
4200034	AMENAGEMENT
4200035	ARCHEOLOGIE, ETHNOLOGIE, PREHISTOIRE
4200036	SCIENCES RELIGIEUSES
4200037	PSYCHOLOGIE
4200038	SOCIOLOGIE, DEMOGRAPHIE
4200039	SCIENCES DE L'EDUCATION
4200040	SCIENCES DE L'INFORMATION ET DE LA COMMUNICATION
4200041	SCIENCES JURIDIQUES
4200042	SCIENCES POLITIQUES
4200043	SCIENCES ECONOMIQUES
4200044	SCIENCES DE GESTION
4200045	ADMINISTRATION ECONOMIQUE ET SOCIALE (AES)
4200046	AUTOMATIQUE, SIGNAL, PRODUCTIQUE, ROBOTIQUE
4200047	SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE

Résumé

La particularité du temps est de n'être l'objet d'aucun système sensoriel, contrairement aux stimulations lumineuses ou sonores. Cette singularité du temps pose plusieurs questions qui peuvent être regroupées en deux thèmes. Tout d'abord, comment cet objet est encodé par notre cerveau ? Autrement dit, existe-il une horloge interne et si oui, quelle forme prend-elle ? Mais un autre questionnement émerge : une fois encodé, comment le temps est-il manipulé ? Quelles sont les opérations cognitives, en dehors du mécanisme d'encodage, qui sont impliquées dans le fait que nous soyons capables de dire qu'une durée est plus courte qu'une autre ? Quelle est la dynamique de ces processus ? C'est cette deuxième thématique, centrée sur la manipulation du temps, que nous nous sommes focalisés dans ce travail de thèse. Pour aborder la question du traitement temporel au-delà d'une hypothétique horloge interne, nous nous sommes basés sur l'étude conjointe des performances comportementales et des potentiels évoqués dans plusieurs tâches de discrimination temporelle (oddball, généralisation, bissection).

Les études rapportées ont été conçues pour répondre à plusieurs objectifs, lesquels visaient à mieux comprendre le traitement temporel, et plus particulièrement, l'étape la plus tardive : la décision. Premièrement, il s'agissait de déterminer les processus et les activités associées, ainsi que leur dynamique, pouvant être mis en évidence dans la manipulation de l'information temporelle. Un deuxième objectif consistait à préciser l'impact du contexte sur le recrutement et sur la dynamique de ces processus. Un dernier objectif était d'explorer l'effet de la durée présentée et celui de la consigne donnée aux participants sur les processus impliqués dans le traitement temporel ainsi que sur leur dynamique.

Les résultats principaux sont les suivants. Premièrement, appuyées par des résultats comportementaux, des composantes évoquées frontopariétales indexaient la comparaison, la prise de décision, l'orientation de l'attention et la mise à jour de la mémoire de travail. La présence de ces activités témoigne de l'implication de processus non spécifiques à la perception du temps lors du traitement de durées. Deuxièmement, il a été montré que ces activités frontopariétales étaient modulées par la saillance perceptive d'une durée. En outre, une durée particulièrement saillante peut permettre au processus comparatif d'être terminé avant la fin du stimulus. Troisièmement, l'impact du contexte de présentation a été mis en évidence sur les activités frontopariétales associées au moment où la décision est prise. Ainsi, ce travail se situe dans la lignée des modèles soulignant l'impact de la mémoire sur la perception du temps. En conclusion, cette thèse met en évidence que les processus mis en œuvre dans la perception temporelle ne sont pas nécessairement spécifique au traitement des durées. Ainsi, la décision temporelle est associée à des activités cognitives complexes telles que l'attention et la mémoire de travail.

Mots clés : discrimination temporelle, potentiels évoqués, LPCt, P300, PSW, effet du contexte.

Abstract

The peculiarity of time is that it is not the object of any sensory system, contrary to the stimuli consisting of light or sound. This singularity of time poses several questions that can be grouped into two themes. First, how it is encoded by our brain? In other words, is there an internal clock and if so, what form does it take? But another question emerges: once encoded, how is time manipulated? What cognitive operations, apart from the encoding mechanism, are involved in the fact that we are able to say that one duration is shorter than another? What is the dynamic of these processes? It is this second theme, centered on the manipulation of time that we have focused in this work of thesis. To address the question of temporal processing beyond a hypothetical internal clock, we have based ourselves on the joint study of the behavioral performances and the event-related potentials in several tasks of temporal discrimination.

The studies reported were designed to address multiple objectives, which aimed to better understand temporal processing. The first objective was to determine the processes and associated ERPs, as well as their dynamics that can be demonstrated in the manipulation of the temporal information. A second aim was to specify the impact of the context on recruitment and the dynamics of these processes. A final objective was to investigate the effect of the duration presented and that of the instruction given to the participants on the processes involved in the temporal treatment as well as on their dynamics.

The main results are as follows. First, supported by behavioral results, frontoparietal event-related components indexed comparison, decision making, orientation of attention, and working memory updating. The presence of these activities attests the involvement of processes not specific to the perception of time during the processing of durations. Secondly, it has been shown that these frontoparietal activities were modulated by the perceptual salience of a duration. Moreover, a particularly salient duration may allow the comparative process to be completed before the end of the stimulus. Third, the impact of the presentation context was highlighted on the associated frontoparietal activities at the time the decision was made. Thus, this work is in line with models emphasizing the impact of memory on time perception. In conclusion, this thesis shows that the processes used in temporal perception are not necessarily specific to the treatment of durations. Thus, the temporal decision is associated with complex cognitive activities such as attention and working memory.

Keywords: temporal discrimination, event-related potentials, LPCt, P300, PSW, contextual effect.

Remerciements

Une thèse ne peut se résumer qu'au seul travail d'un individu. L'ensemble de cet exposé a été rendu possible par les interactions avec un grand nombre de personnes que je tiens à remercier ici.

Tout d'abord, je rends hommage à mon directeur de thèse, le Professeur Mohamed Rebaï, qui m'a encadré depuis mon arrivée en troisième année de licence au laboratoire. J'ai beaucoup appris à son contact et nos nombreuses entrevues m'ont permis de grandir en tant que chercheur et de permettre l'aboutissement de ce travail.

J'adresse ma gratitude en particulier aux membres du jury pour leur participation et pour le temps consacré à la lecture de cette thèse. Ainsi, un grand merci aux Professeurs Nicole Fiori et John Wearden qui ont accepté d'être rapporteurs de ce travail ; ainsi qu'à la Professeure Maria Augustinova et au Docteur Christophe Le Dantec de l'examiner.

Je suis également reconnaissant à Vincent Kernivinen, collègue travaillant également sur la perception du temps, pour les nombreux échanges que nous avons pu avoir.

Aussi, j'adresse mes remerciements à tous les étudiants de master que j'ai côtoyé pendant que j'étais en thèse, sans qui ces années n'auraient pas pu s'effectuer dans les meilleures conditions.

Je remercie également l'ensemble des participants ayant acceptés de prendre part aux expériences rapportées ici.

Enfin, je voudrais remercier ma compagne, Gwenaëlle, pour tous ses encouragements et son soutien durant cette période ; avec ses hauts et ses bas ; qu'a été le doctorat.

Avant-Propos	1
CADRE THÉORIQUE	4
Chapitre 1 : Le traitement cognitif du temps	5
1. Estimation explicite, estimation implicite et paradigmes d'exploration de la perception du temps	5
1.1. Estimation explicite des durées	6
1.2. Estimation implicite des durées	7
2. La modélisation de la perception du temps	8
2.1. Les contraintes du modèle	9
2.2. La structure de la théorie du temps scalaire	10
2.2.1. L'horloge interne	10
2.2.2. La mémoire	13
3. Les mécanismes décisionnels	16
3.1. Une règle de décision adaptée à la tâche	17
3.1.1. La généralisation temporelle	17
3.1.2. La généralisation temporelle épisodique	18
3.1.3. La bisection temporelle	19
3.2. Les facteurs influençant la décision	20
3.3. La dynamique de la décision portant sur des durées	22
4. La perception du temps et les ressources cognitives	24
4.1. Les modèles attentionnels	24
4.1.1. Le modèle de Thomas et Weaver	25
4.1.2. Le modèle de l'allocation de ressources de l'estimation temporelle	26
4.1.3. Le modèle de la porte attentionnelle	27
4.2. Preuves empiriques des modèles attentionnels	28
4.3. L'implication des différentes ressources cognitives	30
5. L'influence du contexte sur la perception du temps	33
5.1. Effets de contexte globaux	33
5.1.1. Le type de paradigme	33
5.1.2. L'effet de Vierordt	34
5.2. Effets de contexte locaux	35
6. Conclusion	37
Chapitre 2 : Les bases neuronales de la perception du temps	39
1. Un circuit central lié à l'encodage : les boucles cortico-striatales	39
1.1. Les ganglions de la base	39

1.1.1.	Anatomie et physiologie	39
1.1.2.	Études neuropsychologiques	41
1.1.3.	Études de neuroimagerie	43
1.2.	L'aire motrice supplémentaire	44
1.2.1.	Études de neuroimagerie	44
1.2.2.	Études électrophysiologiques	45
1.3.	La boucle cortico-striatale : le modèle de fréquence de battement striatal (SBF)	48
2.	Les aires neuronales interagissant avec le circuit central	50
2.1.	Les durées courtes et les durées longues	50
2.2.	Les régions préfrontales	53
2.2.1.	Description anatomique et fonctionnelle	53
2.2.2.	Implication dans la perception du temps	54
2.3.	Les régions pariétales	57
2.3.1.	Description anatomique et fonctionnelle	57
2.3.2.	Implication dans la perception du temps	58
3.	Conclusion	60
Chapitre 3 : Les potentiels évoqués dans la perception du temps		61
1.	La variation contingente négative (VCN)	61
1.1.	L'amplitude de la VCN : un indice de l'accumulateur temporel ?	65
1.2.	La latence de pic et la pente de la VCN : indice de processus mnésiques et décisionnels	71
2.	La P300	80
2.1.	Généralités	80
2.2.	L'étude du traitement temporel avec la P300	82
3.	La Late Positive Component of timing (LPCT)	85
4.	Conclusion	87
Chapitre 4 : Problématique générale		89
CONTRIBUTION EXPÉRIMENTALE		95
Chapitre 1 : Méthodologie générale		96
1.	L'électroencéphalographie	96
2.	Les potentiels évoqués – Généralités	99
2.1.	Le principe du moyennage	99
2.2.	Les composantes	99
3.	Les potentiels évoqués – Opérationnalisation	100
3.1.	Le dispositif expérimental	100
3.2.	Montage des électrodes et choix de l'électrode de référence	101

3.3.	Traitement du signal EEG et extraction des potentiels évoqués _____	101
4.	Analyse statistique des données _____	102

Chapitre 2 : Étude de l'effet de la durée et de la spécificité temporelle des activités

frontales et pariétales dans l'étape décisionnelle de la perception du temps _____		103
1.	Problématique _____	103
2.	Méthode _____	106
2.1.	Participants _____	106
2.2.	Stimuli _____	106
2.3.	Procédure expérimentale _____	106
2.4.	Recueil des données _____	108
3.	Résultats _____	110
3.1.	Données comportementales _____	110
3.2.	Données électrophysiologiques _____	111
3.2.1.	Discrimination temporelle explicite dans la condition de discrimination de durées 111	
3.2.2.	Discrimination des couleurs dans l'oddball couleurs _____	117
4.	Discussion _____	118
4.1.	Performances comportementales _____	119
4.2.	Résultats électrophysiologiques – Discrimination temporelle dans l'oddball temporel 120	
4.2.1.	Des mécanismes décisionnels différents en fonction de la durée _____	120
4.2.2.	Un mécanisme de catégorisation non spécifique dans la perception du temps ____	123
4.2.3.	Une diminution de l'activité cérébrale en réponse à la durée standard _____	124
4.3.	Résultats électrophysiologiques – Discrimination des couleurs dans l'oddball couleurs 126	
5.	Conclusion _____	127

Chapitre 3 : Étude de la spécificité des activités frontales et pariétales tardives à la

décision portant sur la différence entre la durée présentée et la durée attendue _____		129
1.	Problématique _____	129
1.1.	Le traitement d'une durée correspondant à la référence _____	129
1.2.	Le traitement d'une durée lorsqu'elle est plus courte ou plus longue que la référence 130	
1.3.	Objectifs et hypothèses _____	131
2.	Expérience 2A _____	133
2.1.	Méthode _____	133
2.1.1.	Participants _____	133
2.1.2.	Stimuli _____	133

2.1.3.	Procédure expérimentale	133
2.1.4.	Recueil des données	134
2.2.	Résultats	136
2.2.1.	Comportement	136
2.2.2.	Potentiels évoqués	137
2.3.	Synthèse des résultats	141
3.	Expérience 2B	142
3.1.	Méthode	142
3.1.1.	Participants	142
3.1.2.	Stimuli	142
3.1.3.	Procédure expérimentale	142
3.1.4.	Recueil des données	143
3.2.	Résultats	144
3.2.1.	Comportement	144
3.2.2.	Potentiels évoqués	145
3.3.	Synthèse des résultats	147
4.	Discussion	148
4.1.	La sensibilité du traitement temporel à la durée présentée (expérience 2A)	148
4.2.	Le traitement temporel tardif portant sur une durée diffère selon qu'elle correspond ou non à la durée de référence (expérience 2A)	152
4.3.	Le traitement temporel tardif est sensible au rapport entretenu entre la durée présentée et la durée de référence (expérience 2A et 2B)	154
4.4.	Le traitement des durées est sensible au contexte temporel global (expérience 2B)	155
5.	Conclusion	157

Chapitre 4 : Étude des activités frontales et pariétales tardives dans un protocole de généralisation et de bisection temporelle **159**

1.	Problématique	159
2.	Méthode	161
2.1.	Participants	161
2.2.	Stimuli	162
2.3.	Procédure expérimentale	162
2.4.	Recueil des données	163
3.	Résultats	165
3.1.	Comportement	165
3.1.1.	Analyse des réponses	165
3.1.2.	Analyse des temps de réaction	166
3.2.	Potentiels évoqués	168

3.2.1.	PSW _____	168
3.2.2.	LPCt _____	170
3.2.3.	P300 _____	173
3.3.	Dynamique des composantes _____	177
3.4.	Synthèse des résultats _____	179
4.	Discussion _____	181
4.1.	L'impact de la tâche réalisée sur l'implication des mécanismes comparatifs _____	181
4.2.	L'impact de la durée sur l'implication des mécanismes comparatifs _____	183
4.2.1.	Un comportement temporel concordant avec les données théoriques _____	184
4.2.2.	Les durées courtes se traduisent par un traitement comparatif différentiable des durées longues	186
4.3.	La complexité de la tâche _____	190
5.	Conclusion _____	192
Chapitre 5 : Discussion générale _____		194
1.	La dynamique du traitement temporel tardif _____	195
2.	L'influence du contexte de présentation des durées _____	198
2.1.	Le statut de la durée module-t-il le traitement temporel tardif ? _____	198
2.2.	L'impact de la durée présente en mémoire sur le traitement temporel tardif _____	200
3.	La complexité de la tâche temporelle module-t-elle le traitement des durées ? _____	202
Chapitre 6 : Conclusion générale et perspectives de recherche _____		205
Bibliographie _____		208

AVANT-PROPOS

« L'existence d'une psychologie du temps ne suffit pas à prouver celle d'un temps psychologique : il se pourrait en effet que ce que nous appelons le temps psychologique ne soit que la manifestation de notre rapport au temps physique, rapport qui serait, lui, gorgé de facteurs psychologiques »

E. Klein (2016)

Cette citation d'Étienne Klein illustre particulièrement bien le problème de notre perception du temps. En effet, le temps n'est pas directement matière à un de nos sens, pourtant, nous sommes capables de le ressentir. Lorsque la psychologie s'est emparée de cette thématique, la communauté s'est centrée naturellement sur la source de l'information temporelle. Existe-t-il un mécanisme qui code du temps, tel qu'une horloge interne ? Si cela est le cas, il existerait un temps psychologique. Si un tel processus d'encodage dédié n'est pas présent, notre expérience temporelle serait dérivée de l'information à partir du temps physique pris pour effectuer le traitement cognitif d'une information. Le temps psychologique ne serait qu'une impression ; modulée par des facteurs psychologiques ; résultant de notre rapport au temps physique. À l'heure actuelle, le débat entre les défenseurs et les opposants d'un mécanisme dédié au temps n'est pas clos et fait toujours l'objet de nombreuses recherches.

Il est tentant de se concentrer sur la manière dont le cerveau parvient à encoder l'information temporelle. Mais cette opération ne prend sens que dans un contexte où elle a une utilité, où il est nécessaire d'effectuer une réponse en fonction du temps. Ces situations sont courantes même si l'on ne s'en rend pas compte de prime abord. Par exemple, lorsqu'on attend dans la salle d'attente du cabinet d'un médecin, la capacité à encoder la durée de l'attente sert à déterminer si celle-ci est longue. Dans un tout autre registre, le temps peut être estimé implicitement dans des tâches comme que le langage ou le fait de

jouer de la musique. De telles activités nécessitent de temporaliser des réponses motrices, soit en produisant ces réponses selon un rythme précis, soit en exprimant une suite de sons, formant des mots, lesquels sont alors espacés temporellement pour pouvoir les combiner en phrases. Ici, l'estimation du temps, bien qu'implicite, a une fonction d'organisation de l'activité comportementale liée au langage ou à la musique. Par conséquent, l'encodage du temps entraîne nécessairement sa manipulation.

Ce travail de thèse est double. Premièrement, il s'agit d'identifier les processus qui interviennent dans ces opérations de manipulation de l'information temporelle. Deuxièmement, le but est de déterminer l'impact de facteurs connus pour influencer la perception du temps sur le recrutement et la modulation de ces processus. Pour mener à bien ce projet nous nous sommes placés dans le cadre de la psychologie expérimentale et des neurosciences cognitives, en combinant l'étude du comportement et de l'activité cérébrale. Cela nous a permis de mesurer des différences de discrimination temporelle pour ensuite en explorer les corrélats neuronaux. Les potentiels évoqués ont servi de moyen d'accès à l'activité cérébrale. Cette technique dispose d'une résolution temporelle élevée permettant de déceler des différences d'activité à l'échelle de la milliseconde. Ainsi, les potentiels évoqués se révèlent utiles pour deux choses. D'un point de vue qualitatif, ils permettent de déterminer si la chaîne de traitement de l'information diffère selon les conditions. D'un point de vue quantitatif, l'estimation de l'amplitude et de la latence des ondes observables avec cette technique indique si certaines étapes du traitement sont influencées par une manipulation expérimentale. Par conséquent, les potentiels évoqués sont une méthode de choix, car par définition, le traitement temporel dure dans le temps et entraîne l'évocation de processus impliqués sur l'ensemble d'une durée.

Pour exposer les résultats que nous avons obtenus dans le cadre de cette thèse, nous présenterons dans un premier temps les bases théoriques de ce travail. Cette partie est découpée en trois chapitres. En premier lieu seront abordés les travaux qui ont porté sur le comportement temporel. Après avoir présenté la théorie du temps scalaire (un des modèles de référence), nous détaillerons l'influence fondamentale de l'attention et de la mémoire de travail, fonctions sous-tendues par des régions corticales, sources principales des potentiels évoqués étudiés ici. Le rôle du contexte sera aussi présenté, à travers l'exposition de travaux qui ont montré par exemple l'effet des stimulations/durées précédentes sur la perception du

stimulus en cours. En second lieu, les bases neuronales de la perception du temps seront abordées. Bien qu'un consensus sur les régions impliquées dans ces activités soit absent, le traitement de durées mobiliserait un réseau « central ». Puis, selon la tâche, la durée et la nature du stimulus, des réseaux additionnels seraient activés. En troisième lieu, les résultats obtenus à l'aide des potentiels évoqués seront exposés. Cette technique étant par nature à haute résolution temporelle, elle a permis une investigation détaillée de la dynamique et des facteurs qui modulent la perception temporelle. Une fois que la présentation de la littérature sur ces trois méthodes (comportementales, neuroimagerie et potentiels évoqués) sera réalisée, la problématique générale de ce travail de thèse sera exposée et introduira les axes de recherches poursuivis.

Dans la seconde partie, nous aborderons notre contribution expérimentale. La méthodologie générale sera d'abord détaillée pour comprendre notamment comment fonctionne la technique des potentiels évoqués. Puis, chacune des trois études réalisées et analysées fera l'objet d'un chapitre dédié. Les deux premières études ont cherché à identifier les processus en jeu dans la manipulation de l'information temporelle, particulièrement dans l'étape de comparaison des durées et lors de la prise de décision. Il s'agissait également de déterminer l'influence de la durée et du contexte de présentation sur ces processus. La troisième étude visait à établir l'impact de la complexité perceptive et de la consigne sur la perception d'un même ensemble de durées, au moyen des paradigmes de généralisation et de bissection temporelle. S'il est en effet logique que des consignes différentes entraînent des décisions différentes, en quoi le sont-elles plus précisément ? Après avoir détaillé et discuté les résultats recueillis dans ces trois études, ceux-ci seront discutés ensemble et confrontés à la littérature dans le cadre de la discussion générale. Enfin, une conclusion générale clôturera la contribution expérimentale par une conclusion générale, synthétisant les apports de ce travail.

CADRE THÉORIQUE

CHAPITRE 1 :

Le traitement cognitif du temps

1. Estimation explicite, estimation implicite et paradigmes d'exploration de la perception du temps

Avant de présenter les modèles et les processus cognitifs de la perception du temps, il convient de préciser que les recherches menées dans ce domaine sont très diversifiées (Teki, 2016), proposant un ensemble de paradigmes permettant l'exploration de différentes facettes du traitement temporel. Pour clarifier cette multiplicité, une taxonomie a été proposée par Coull et Nobre (2008) dans l'optique de catégoriser les expériences réalisées selon qu'elles reposent sur une estimation explicite ou implicite des durées (Figure 1). La présentation préalable de cette taxonomie permet à la fois de mieux situer l'approche expérimentale de cette thèse et de familiariser le lecteur avec les paradigmes des études évoquées dans ce cadre théorique.

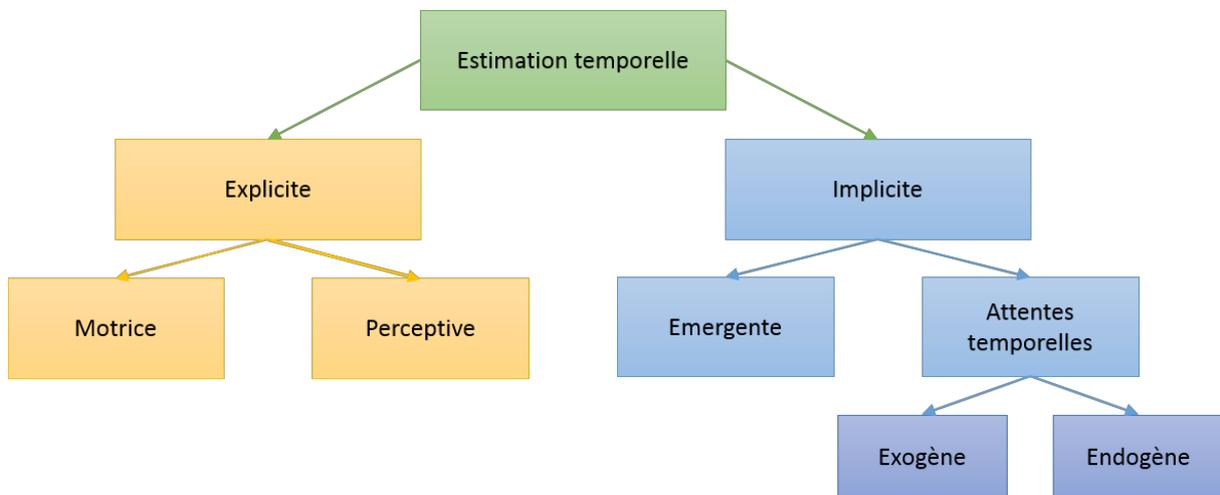


Figure 1: Taxonomie fonctionnelle de l'estimation temporelle proposée par Coull et Nobre (2008)

1.1. Estimation explicite des durées

L'estimation explicite repose sur la comparaison entre une durée apprise en mémoire et une durée perçue ou à reproduire. L'aspect perceptif peut être sondé par des protocoles de discrimination de paires de durées, dans lesquels deux stimuli sous-tendant les intervalles sont présentés successivement (Figure 2). Le sujet a pour consigne de déterminer si le second stimulus est plus long que le premier ou si leurs durées sont les mêmes. Un autre moyen consiste à présenter des durées variables. Dans le protocole de généralisation, les participants doivent indiquer si elles correspondent la durée de référence. Dans la tâche de bissection, ils doivent dire si elles sont plus proches d'une durée standard courte ou d'une durée standard longue apprises en début d'expérience (tâche de bissection). Dans chaque cas, la référence (ou standard) est apprise en début d'expérience et peut être rappelée en cours d'expérience.

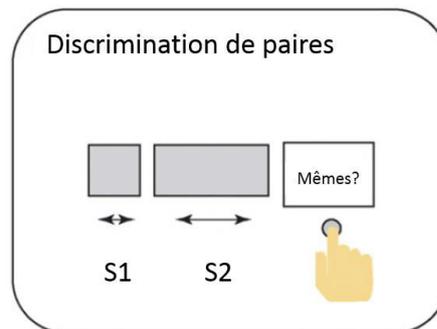


Figure 2: Protocole de comparaison de paires de durées (adapté de Coull et Nobre (2008))

D'autres protocoles reposent sur une estimation motrice (Figure 3). Ainsi, il est possible de demander au participant de reproduire la durée d'un stimulus, en effectuant deux tapements de doigts délimitant respectivement le début et la fin de l'intervalle. Dans les paradigmes de synchronisation/continuation, le principe est légèrement différent : dans une séquence de présentation rythmique d'un stimulus bref, le sujet doit appuyer sur un bouton à chaque occurrence (phase de synchronisation). Puis, le stimulus est enlevé, mais le participant doit continuer à taper sur le bouton au même rythme (phase de continuation).

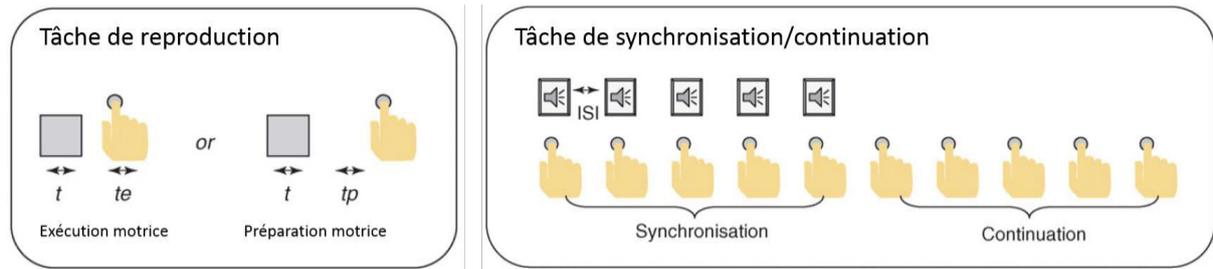


Figure 3 : Protocoles d'estimation temporelle explicite et motrice. La reproduction temporelle (gauche) consiste à reproduire une durée soit sous la forme d'un appui prolongé sur un bouton, soit sous la forme de deux appuis délimitant le début et la fin de la durée. La tâche de synchronisation/continuation consiste à appuyer sur un bouton en synchronie avec un stimulus puis à conserver le rythme d'appuis en l'absence du stimulus (adapté de Coull et Nobre (2008)).

1.2. Estimation implicite des durées

L'estimation implicite désigne les tâches dans lesquelles le temps est traité pour améliorer un acte moteur ou la réponse à une stimulation. Coull et Nobre (2008) ont identifié plusieurs sous-catégories correspondant à cette forme d'estimation temporelle. Premièrement, le timing émergent permet de parfaire un acte moteur, par exemple lorsque l'on doit dessiner un cercle à main levée de manière continue (Zelaznik, Spencer, & Ivry, 2002). D'autres types d'estimation implicites reposent sur des aspects perceptifs et s'appuient sur la génération d'attentes temporelles à propos d'une entrée sensorielle. Dans ce cadre, la tâche de temps de réaction indicée est souvent utilisée (Figure 4). Dans ce paradigme, le participant doit répondre le plus vite possible à l'apparition d'un stimulus cible, lequel est précédé d'un indice sur la durée qui va s'écouler entre les deux stimulations. Par exemple, l'indice peut prendre la forme d'un petit cercle, pour indiquer que la cible va arriver au bout d'une durée courte ou d'un grand cercle, pour l'occurrence de la cible à une durée plus longue. Ce procédé permet d'obtenir des temps de réaction en réponse au stimulus cible plus courts. Une autre tâche consiste à prédire le moment de collision entre deux stimulations en se basant sur la vitesse et l'orientation de leur mouvement (Figure 4). Enfin, d'autres paradigmes demandent implicitement aux participants de générer des attentes temporelles endogènes. Cela peut être observé dans un protocole de temps de réaction indicé, dans les conditions où l'indice ne fournit pas d'information sur le moment d'apparition de la cible. Dans ce cas, le sujet implémente en temps réel la probabilité que la cible survienne en sachant qu'elle n'est pas encore apparue. Plus le temps passe, plus la

probabilité que l'évènement arrive est grande. La conséquence est une attente de la cible et une préparation motrice d'autant plus élevées que l'intervalle indice-cible est long.

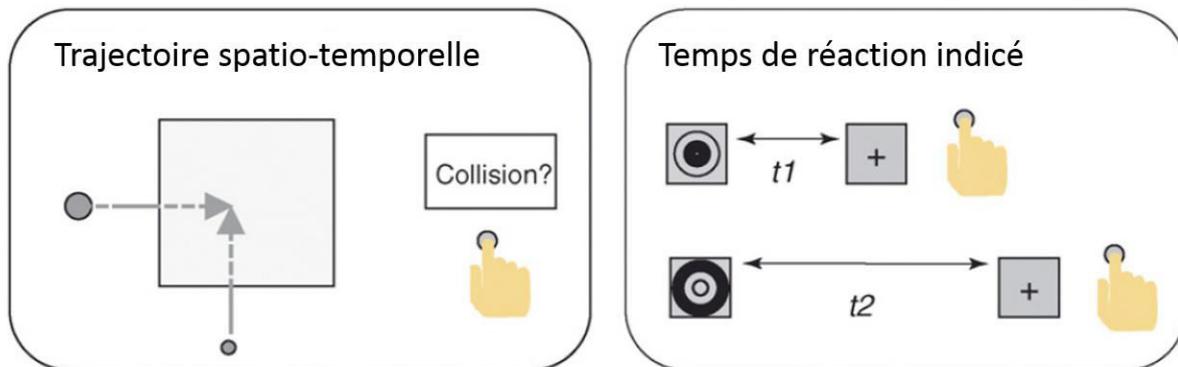


Figure 4 : Représentation schématique de la tâche d'évaluation du moment de collision entre deux stimulations sur la base de leur trajectoire spatio-temporelle (gauche) et du protocole de temps de réaction indicé (droite) (adapté de Coull et Nobre (2008)).

2. La modélisation de la perception du temps

Étant donné que nous ne savons pas comment le temps est encodé, de nombreux modèles ont été élaborés pour proposer des mécanismes de traitement des durées. On distingue particulièrement deux grandes classes de modèles : ceux qui font appel à une horloge interne et ceux qui n'y ont pas recours. En effet, certaines théories partent du principe qu'un mécanisme dédié pour encoder le temps n'est pas nécessaire. La durée d'un évènement pourrait être déduite à partir du traitement général, par exemple à partir du « vieillissement » d'une trace mnésique (Staddon, 2005; Staddon & Higa, 1999). Selon cette conception, plus le temps passe et plus la représentation d'un évènement se détériore, pouvant fournir un marqueur temporel sans avoir recours à une horloge interne. Certains modèles neurophysiologiques proposent également que la dynamique du traitement sensoriel (Karmarkar & Buonomano, 2007) ou moteur (Buonomano & Laje, 2011) puisse fournir directement un marqueur temporel permettant sans avoir recours à un mécanisme d'encodage temporel spécifique. Toutefois, les modèles à horloge interne semblent rencontrer plus de succès dans la littérature, et parmi ceux-ci, la théorie du temps scalaire est la plus citée (Gibbon, 1977; Gibbon, Church, & Meck, 1984). Il s'agit d'un cadre théorique qui présente l'avantage de considérer le traitement temporel dans son ensemble avec un système comprenant un encodage par une horloge, la mémorisation et une étape décisionnelle. Pour cette raison, nous allons nous focaliser sur cette théorie et sur la manière

dont les travaux menés dans ce cadre ont permis de mieux préciser les mécanismes décisionnels qui font l'objet de notre contribution expérimentale.

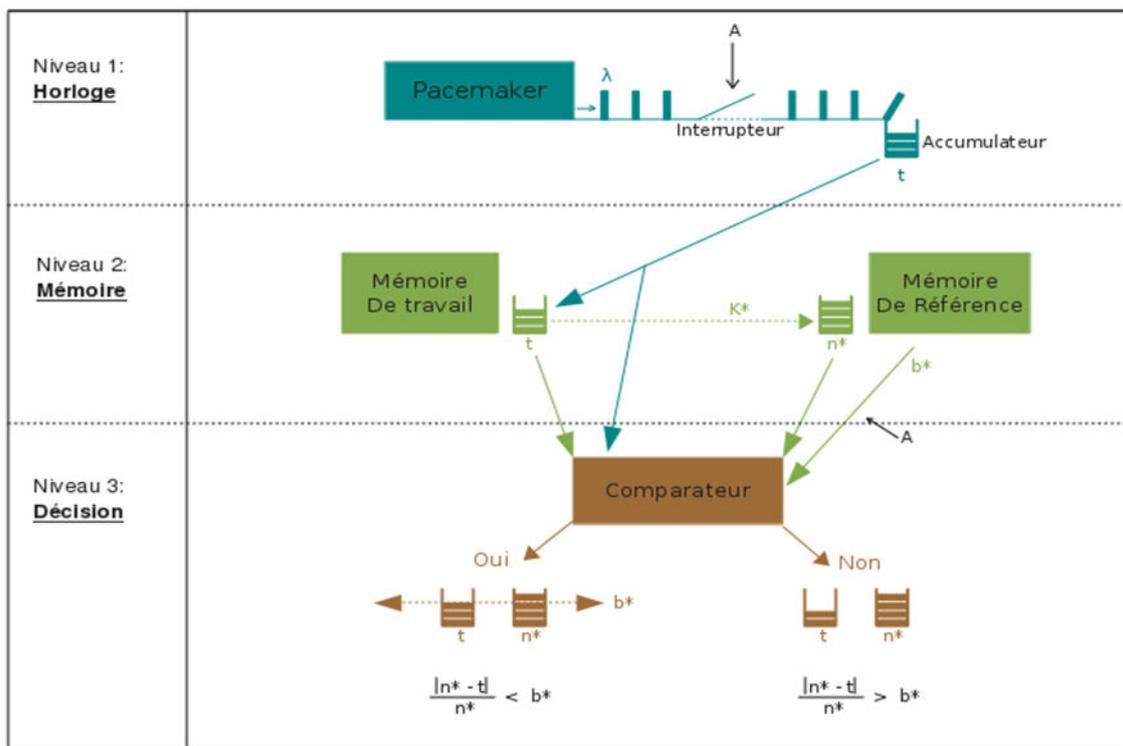
2.1. Les contraintes du modèle

La théorie du temps scalaire a pour objectif initial de modéliser les performances comportementales chez l'animal effectuant des tâches d'estimation temporelle. Une expérience particulièrement utilisée est la procédure de pic. Initialement, l'animal est placé dans une boîte contenant un levier. Un appui sur celui-ci permet d'obtenir une récompense sous forme de nourriture. Toutefois, l'administration de la récompense ne peut être possible que 30 secondes après l'appui précédent. Le rat apprend à répondre avec des intervalles fixes et ne presse le levier qu'approximativement au bout de 30 secondes environ après la dernière récompense. Dans une deuxième phase, le rat est confronté à certains essais où l'appui n'entraîne pas de distribution de nourriture. Le reste du temps, celle-ci est disponible après une réponse au moins 30 secondes après le précédent appui, comme lors de la phase d'apprentissage.

Lors des essais sans renforcement, l'analyse du comportement de l'animal permet de dégager deux propriétés qui vont constituer deux contraintes que la théorie du temps scalaire cherche à modéliser (Wearden, 2005). Premièrement, le pic d'appuis sur le levier survient au moment où la distribution de nourriture devrait avoir lieu. Autrement dit, plus l'intervalle fixe est long, plus l'intervalle subjectif s'allonge également : le temps subjectif augmente de manière linéaire avec le temps physique. Deuxièmement, la variabilité de la fréquence des appuis sur le levier augmente avec l'intervalle auquel le nombre de pics est maximal. Ainsi, si l'intervalle minimal entre deux renforcements est de 30 secondes dans une condition et de 60 secondes dans une autre, l'écart-type des réponses sera deux fois plus important avec un temps de 60 secondes. C'est ce qui est appelé la propriété scalaire. Comme le note Wearden (2005), cette propriété montre que l'estimation temporelle ne se base pas sur la durée absolue, mais plutôt sur une proportion de la durée.

2.2. La structure de la théorie du temps scalaire

La théorie du temps scalaire (SET) a été élaborée pour modéliser les deux propriétés abordées dans la section précédente et de très nombreuses données obtenues chez l'animal. Ce cadre théorique prévoit un traitement en trois étapes (Figure 5) : l'encodage par une horloge interne, la mémorisation de la durée, et la prise de décision (Gibbon et al., 1984). Chacune de ces étapes a fait l'objet d'une conceptualisation quantitative que nous allons aborder dans cette section.



Légende:

- λ = impulsion
- t = nombre d'impulsions durée comparée
- A = Attention
- n^* = nombre d'impulsions stockées en mémoire de référence
- K^* = variance qui fait varier la valeur de t quand celle-ci passe en mémoire de référence
- B^* = seuil décisionnel

Figure 5: Structure de traitement de l'information temporelle selon la théorie du temps scalaire

2.2.1. L'horloge interne

2.2.1.1. Présentation du processus

Lorsqu'une durée est présentée, la SET prévoit qu'un mécanisme d'horloge permette l'encodage au moyen d'un pacemaker, d'un accumulateur, et d'un interrupteur entre les

deux. Le pacemaker émet des impulsions en moyenne à taux constant vers l'accumulateur. Une première forme de variabilité est incluse, puisque la distribution temporelle de l'émission des impulsions suit une loi de Poisson. Cela veut dire que dans une durée donnée, l'horloge émet des impulsions distribuées selon une loi de Poisson et à un taux constant en moyenne. Lorsque la durée commence, l'interrupteur ouvre le circuit et le ferme quand la durée se termine. Dans ce cadre théorique, l'accumulation d'impulsions est donc le mécanisme qui permet de former une représentation temporelle.

2.2.1.2. *Étude du processus*

La vitesse de l'horloge interne a fait l'objet de nombreux travaux. Des manipulations pharmacologiques visant la transmission dopaminergique dans le système nerveux central modulent ainsi ce paramètre du traitement temporel (Maricq & Church, 1983; Meck, 1996). Ainsi, l'administration de méthamphétamine chez le rat, un agoniste dopaminergique, provoque une surestimation des durées, c'est-à-dire un allongement subjectif. À l'inverse, l'injection d'halopéridol, antagoniste de ce même neurotransmetteur, entraîne une sous-estimation temporelle. Ce type de résultat conforte l'idée de l'existence d'une horloge interne biologique dont le fonctionnement est manipulable, dans la lignée des travaux indiquant un lien positif entre la température du corps et les durées perçues (François, 1927; Hoagland, 1933; Wearden & Penton-Voak, 1995).

Chez l'être humain, un moyen plus simple et moins invasif a été développé pour moduler la vitesse de l'horloge interne (Penton-Voak, Edwards, Percival, & Wearden, 1996; Treisman, Faulkner, Naish, & Brogan, 1990; Wearden, Philpott, & Win, 1999). Pour ce faire, les auteurs ont présenté un train de tonalités auditives très brèves et à fréquence élevée soit pendant (Treisman et al., 1990) la durée à estimer, soit avant (Penton-Voak et al., 1996; Wearden et al., 1999). Par exemple, Wearden et al. (1999) ont cherché par ce moyen à montrer qu'il est possible d'accélérer l'horloge interne, mais aussi de la ralentir subjectivement. Ils ont demandé à des participants de dire si, après avoir perçu une paire de durées auditives, la deuxième durée était plus courte ou plus longue que la première, alors même qu'elles sont de durée égale. Le train de clics (brèves tonalités auditives) précédait le premier, le second, ou les deux stimuli. Dans une quatrième condition, aucun train de clics n'était présent. Dans la condition où la succession de tonalités auditives devançait la

seconde stimulation, les participants avaient tendance à davantage affirmer que la seconde durée était plus longue que la première, comparativement à la condition dans laquelle aucun train de clics n'était présent. Cette observation met en exergue une augmentation de la vitesse de l'horloge interne pendant le deuxième intervalle, provoquant un allongement subjectif de celui-ci. Les auteurs ont remarqué un résultat opposé dans la condition où le train de clics précédait le premier stimulus. Dans ce cas, la proportion de réponses indiquant que le second stimulus était plus long que le premier diminuait par rapport à la condition sans clics ou avec clics précédant les deux stimulations. Ici, c'est le premier intervalle qui semble plus long, provoquant un raccourcissement subjectif du second. En conclusion, le fait de placer un train de tonalités auditives à fréquence élevée avant ou pendant des durées à discriminer permet de manipuler facilement la vitesse de l'horloge interne.

Cependant, des travaux ont montré que le phénomène d'accélération de ce mécanisme n'est pas systématiquement observable (Hove, Mendlowitz, & Repp, 2013). Les auteurs ont cherché à démontrer l'effet d'accélération de l'horloge chez des musiciens dans deux études. La seconde expérience fournit les résultats les plus comparables à ce que l'on retrouve dans la littérature. Les participants devaient indiquer si la durée exposée était plus courte, égale ou plus longue qu'une durée de référence précédemment apprise (pouvant être de 600, 800 ou 1000 ms), de manière analogue à une tâche de généralisation temporelle. Comme dans les expériences présentées ci-dessus, un train de tonalités brèves à fréquence élevée était administré soit avant le rappel de la durée standard, soit avant la durée de comparaison. Par rapport à une condition sans clics, les auteurs n'ont cette fois pas montré de différence de performances dans les conditions avec clics. Après avoir passé en revue plusieurs hypothèses explicatives de ce résultat, Hove, Mendlowitz et Repp (2013) ont proposé que cette absence d'effet soit due au recours à des musiciens professionnels. Ceux-ci présentent en effet des réponses bien plus précises que les participants non musiciens recrutés dans les études précédentes. Les auteurs postulent que ces participants non experts en musique montrent un allongement subjectif non pas à cause d'une accélération de l'horloge, mais plutôt du fait d'un degré d'incertitude plus élevé. Ils concluent en remettant en cause que les études mentionnées plus haut constituent des preuves théoriques de l'existence de l'horloge interne.

2.2.2. La mémoire

2.2.2.1. Présentation du processus

L'horloge interne constitue le point central de la théorie du temps scalaire, puisque c'est la source de l'information temporelle. Cependant, son intérêt consiste à prévoir des opérations de manipulation de ce type de données. Ainsi, une étape de mémorisation permet de stocker le temps à l'aide de deux mécanismes : la mémoire de travail et une mémoire de référence. Après son encodage, la durée est stockée en mémoire de travail dans le but d'effectuer une comparaison que l'on décrira dans la section suivante. Le modèle ne prévoit pas de modification particulière de la représentation temporelle lors de son transfert entre l'accumulateur et la mémoire de travail.

La mémoire de référence constitue une forme de rétention à plus long terme. Elle est justifiée du fait que la théorie du temps scalaire a été élaborée pour modéliser le comportement animal. En effet, avec ce type de sujets, il est nécessaire de répéter un très grand nombre de fois une durée pour qu'il l'apprenne et réalise ensuite la tâche d'estimation temporelle. Par exemple, dans la procédure de pic, un rat mettra un certain temps pour s'ajuster aux 30 secondes nécessaires pour pouvoir obtenir une nouvelle récompense. C'est cet apprentissage que modélise la mémoire de référence. A chaque présentation, la durée est stockée dans ce système en subissant une déformation. Le modèle implémente cette transformation à travers un facteur multiplicatif noté K^* , variable d'un essai à l'autre et dont la valeur est issue d'une distribution gaussienne de moyenne 1 et avec un coefficient de variation \underline{c} . Ainsi, pendant la phase d'apprentissage, l'animal va stocker en mémoire de référence une durée de 28 secondes à un essai, de 34 secondes à un autre et ainsi de suite. La mémoire de référence de l'intervalle fixe se présente alors elle-même comme une distribution gaussienne centrée sur la durée fixe et avec un coefficient de variation \underline{c} .

2.2.2.2. Étude du processus

La mémoire temporelle a fait l'objet de moins de travaux que l'horloge interne. Mais une série d'études a permis d'examiner la mémoire de travail et la mémoire de référence

chez l'homme à l'aide d'une modélisation adaptée de la théorie du temps scalaire (Wearden, 2016).

Une particularité de la mémoire de référence est l'absence d'amélioration des performances si la durée critère est rappelée plusieurs fois dans une tâche de discrimination temporelle (L. Jones & Wearden, 2003). Les chercheurs ont demandé aux participants de faire une tâche de généralisation temporelle dans laquelle ils devaient dire si la durée présentée était la durée de référence. L'expérience était divisée en blocs et au début de chaque bloc, la durée critère était présentée 1, 3 ou 5 fois. Les durées étaient différentes d'un bloc à l'autre. Contrairement à ce qui est observé avec des tâches de mémoire à long terme portant sur des stimulations non temporelles, les performances ne s'amélioraient pas en fonction du nombre de rappels en début de chaque bloc. Cette constatation indique que les durées standard ne sont pas « moyennées » au fil des répétitions dans le but d'améliorer la représentation de cet intervalle.

D'autres expériences ont aussi permis de montrer la possibilité de créer des effets d'interférence entre plusieurs durées en mémoire de référence (Filippopoulos, Hallworth, Lee, & Wearden, 2013; Ogden, Wearden, & Jones, 2008). Avec un protocole de généralisation modifié (Ogden et al., 2008), des sujets étaient confrontés à une série de stimulations organisée en séquences de durées différentes. Premièrement, une durée standard (entre 800 et 1200 ms dans l'expérience 3) et des durées de comparaison (de 0,25 à 1,75 fois la durée standard) étaient présentées. Deuxièmement, une séquence similaire était administrée, mais les durées étaient plus courtes (standard compris entre 400 et 800 ms) ou plus longues (standard compris entre 1200 et 1600 ms) que la première séquence. Troisièmement, les durées de comparaison de la première séquence étaient à nouveau présentées sans rappel de la durée standard. À chaque fois qu'une durée de comparaison était présentée, le participant devait indiquer s'il s'agissait ou non de la durée standard. Les performances étaient complètement diminuées dans la troisième séquence, comme si la durée standard était « effacée » de la mémoire de référence après avoir effectué la séquence d'interférence. Ces résultats ont été modélisés à l'aide d'une adaptation de la théorie du temps scalaire à l'être humain : le MCG (Modified Church and Gibbon model), adaptation de la SET à l'homme. Grâce à cette analyse, il est possible de déterminer si un effet est dû à une distorsion mnésique (paramètre "k") ou à une

augmentation de la variabilité du seuil décisionnel (paramètre "b*"). La modélisation des données a montré que la chute des performances pouvait s'expliquer par une distorsion plus importante lors du stockage en mémoire de référence. De manière similaire, un effet d'interférence a été mis en évidence dans une autre forme de généralisation temporelle (Filippopoulos et al., 2013). Les auteurs ont présenté des blocs de durées aux participants, commençant par la présentation de la durée standard (200, 400 ou 600 ms), puis de durées de comparaison (de 0.4 à 1.6 fois la durée standard). Les participants étaient confrontés à une alternance de blocs de durée intermédiaires (gamme de 400 ms) et de blocs de durées courtes (gamme de 200 ms, condition 1) ou de durées longues (gamme de 600 ms). L'intérêt de l'expérience consiste à contraster les performances obtenues dans la gamme de durées intermédiaires dans les deux conditions. Les résultats révèlent que les participants avaient tendance à confondre davantage les durées plus courtes avec la durée de référence dans la condition où des blocs de durées courtes sont également présentés. Inversement, ils identifiaient plus souvent les durées plus longues comme la durée critère quand la durée standard des blocs interférant était longue. Ainsi, les résultats de ces deux études montrent la présence d'interférences en mémoire de référence temporelle, de manière similaire de ceux observés avec des stimuli non temporels, tels que des mots, en mémoire à long terme.

Le stockage de la durée en mémoire de travail a aussi été exploré et a permis de montrer un phénomène de raccourcissement subjectif d'une durée à mesure que le temps passe (Wearden & Ferrara, 1993; Wearden, Parry, & Stamp, 2002). Ainsi, dans un paradigme de discrimination de paires de durées (Wearden & Ferrara, 1993), les participants devaient indiquer si la première durée (S1) était plus courte, égale ou plus longue que la seconde (S2). Les auteurs ont manipulé l'intervalle s'écoulant entre S1 et S2. Dans le cas où S2 est supérieur à S1, les performances des participants augmentaient à mesure que l'intervalle interstimulus était important. Selon les auteurs, ce résultat est dû à un raccourcissement subjectif de S1 pendant l'intervalle. Plus ce dernier augmente, plus S1 semble raccourci et plus la différence subjective avec S2 grandit, permettant d'améliorer la réponse. Un autre résultat conforte cette notion de raccourcissement subjectif d'une durée en fonction du temps qui passe. Lorsque les deux durées sont physiquement égales, la proportion de réponses indiquant que S2 est plus long que S2 augmente en même temps que l'intervalle entre les deux durées. Bien que celles-ci soient réellement égales, le phénomène de

raccourcissement provoquerait une différence subjective entre S1 et S2, dans le sens où la dernière semble plus longue que la première. Une autre étude a permis de montrer que cet effet semble spécifique à la perception du temps (Wearden et al., 2002). Les chercheurs ont repris le protocole de discrimination de paires de durées en manipulant l'intervalle entre les deux stimulations. Mais cette fois, celles-ci se présentaient sous la forme de lignes pouvant être identiques ou non. Les participants devaient effectuer une discrimination temporelle ou une discrimination sur la longueur de la ligne, en indiquant, dans les deux cas, si S1 était plus court, égal ou plus long que S2. Le phénomène de raccourcissement subjectif n'a pu être mis en évidence que dans la condition temporelle, tandis que les jugements portant sur la longueur des lignes étaient insensibles à la durée s'écoulant entre les deux stimulations. Par conséquent, le raccourcissement subjectif serait causé par une spécificité du stockage de la durée en mémoire de travail.

Au terme de cette présentation de l'étude des mécanismes mnésiques, il faut préciser que la capacité de stockage des durées permet de les comparer, c'est-à-dire d'émettre une décision sur la durée présentée par rapport à celle qui est attendue. Puisque le travail que nous proposons dans cette thèse s'inscrit dans l'étude des mécanismes décisionnels, nous allons lui dédier la section suivante, dans laquelle nous les présenterons en fonction de la tâche temporelle réalisée, mais aussi les facteurs qui les modulent.

3. Les mécanismes décisionnels

Le traitement temporel se termine par une réponse. En reprenant la procédure de pic, la finalité de ces opérations consiste à déterminer quand il faut répondre pour obtenir de la nourriture. Puisqu'il n'est pas nécessaire de répondre trop tôt, l'animal va attendre que l'intervalle soit suffisamment grand pour décider qu'il est temps d'appuyer sur le levier. Dans la théorie du temps scalaire, ce processus est opérationnalisé par un comparateur contrastant la durée encodée avec la durée qu'il attend, celle qu'il a apprise en début d'expérience. Dès que la durée dépasse suffisamment la durée apprise, selon un certain seuil, l'animal émet une réponse.

Gibbon, Church et Meck (1984) ont examiné plusieurs paradigmes expérimentaux et en ont déduit des règles de décision différentes en fonction de la tâche effectuée par le sujet. Par la suite, un travail similaire a été réalisé chez l'homme et a aussi permis de

modéliser différemment la comparaison en fonction du paradigme auquel est confronté le participant (Wearden, 2004).

3.1. Une règle de décision adaptée à la tâche

De nombreux paradigmes sont utilisés pour étudier la perception du temps. D'un côté se trouvent les protocoles de généralisation et de bissection temporelle, issus de la recherche chez l'animal (Church & Deluty, 1977; Church & Gibbon, 1982). D'un autre côté, les tâches de jugement de paires de durées, consistent à déterminer si le deuxième stimulus était plus court ou plus long que le premier (Lapid, Ulrich, & Rammsayer, 2008) ou si ce sont les mêmes ou non (Wearden & Bray, 2001). Dans cette section, chaque paradigme sera présenté, puis seront abordées des propositions de règles décisionnelles s'inscrivant dans le cadre de la SET.

3.1.1. La généralisation temporelle

Le protocole de généralisation temporelle se déroule en deux parties. Dans une phase d'apprentissage, une durée standard sous-tendue par un stimulus visuel ou auditif est présentée plusieurs fois. Le participant a pour consigne de simplement la mémoriser. Dans un second temps, des durées plus

courtes, égales ou plus longues que la durée standard sont présentées. À chaque essai, le sujet doit indiquer s'il s'agit de la durée standard apprise en début d'expérience. L'analyse des performances passe alors

par l'étude du gradient de généralisation, représentation graphique de la proportion de réponses positives en fonction de la durée présentée. D'une part, le pic de fréquence est habituellement obtenu à la durée standard. D'autre part, plus la durée diffère de la durée standard, plus cette proportion diminue. Toutefois, en fonction des facteurs expérimentaux manipulés, la pente du gradient peut varier. De plus, une particularité de l'estimation temporelle chez l'être humain est l'asymétrie du gradient de généralisation : globalement, la

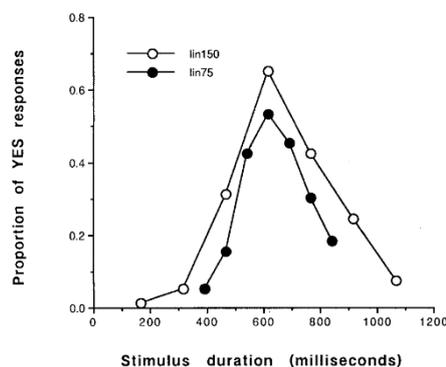


Figure 6: exemple de gradient de généralisation, avec la proportion de réponses « oui » en fonction de la durée présentée. Tiré de Ferrara et al. (1997)

proportion de réponses positives est plus élevée pour les durées plus longues que la durée standard que pour les durées plus courtes (Figure 6) (Wearden, 1992).

L'asymétrie du gradient de généralisation est une spécificité de l'être humain. Wearden (1992) a modifié le modèle du temps scalaire original pour rendre compte de cette propriété. D'après cette version modifiée, nommée le Modified Church and Gibbon model (MCG) le participant répond « oui » quand : $\frac{|s^* - t|}{t} < b^*$. Où s^* est la représentation de la durée standard remémorée, t est la durée présentée, b^* est le seuil de décision. L'astérisque désigne que la représentation de la durée standard et du seuil change d'un essai à l'autre.

3.1.2. La généralisation temporelle épisodique

Le protocole de généralisation temporelle épisodique a été développé dans l'optique de tester si la propriété scalaire peut être observée lorsque des participants n'ont pas recours à la mémoire de référence, c'est-à-dire en n'utilisant pas de durée standard (Wearden & Bray, 2001). Le principe consiste à présenter des durées par paires. Une des durées est toujours 200, 400, 600 ou 800 ms, tandis que la deuxième durée est variable : plus courte, égale ou plus longue. Le participant doit dire si les deux durées sont identiques ou non. De cette manière, le participant a l'impression que les durées sont différentes d'une paire à l'autre. Pourtant, les auteurs ont extrait un gradient de généralisation pour les 4 durées 200, 400, 600 et 800 ms (Figure 7). Pour vérifier si la propriété scalaire est bien présente, un moyen simple consiste à tracer la courbe en fonction de la durée relativement à la durée standard (durée/durée standard). Wearden et Bray ont montré que les gradients pour ces 4 durées standard se superposent, démontrant que la propriété scalaire est bien présente sans mémoire de référence.

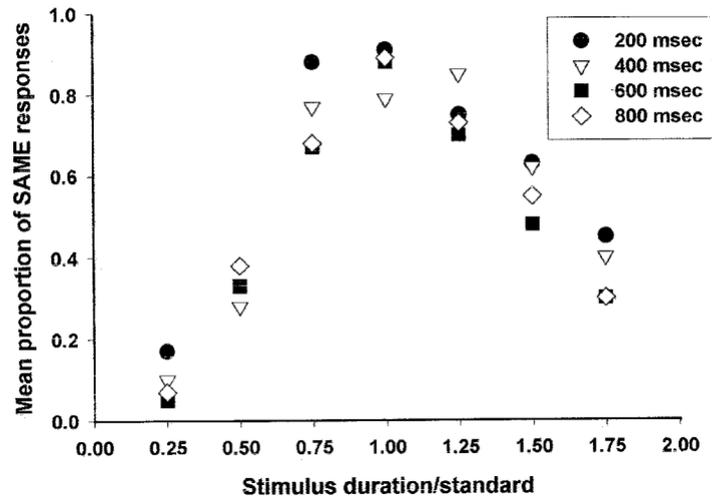


Figure 7: Gradients de généralisation obtenus dans les conditions avec une durée standard de 200, 400, 600 et 800 ms avec des stimuli visuels. La proportion de réponses « durées identiques » est rapportée en fonction de la durée relativement à la durée standard. Tiré de Wearden et Bray (2001)

Étant donné l'absence de durée standard issue de la mémoire de référence, la décision est nécessairement le résultat d'un traitement différent de la généralisation temporelle classique. Dans ce cas, une règle de décision correspondant bien aux données est la suivante : $\frac{|t_1 - t_2|}{m} < b^*$. Où t_1^* et t_2^* sont les deux durées de la paire qui ont été transformées en les multipliant par une valeur issue d'une distribution gaussienne de moyenne 1 et de coefficient de variation c . m est la moyenne de t_1^* et t_2^* , tandis que b^* est le seuil décisionnel.

3.1.3. La bissection temporelle

Dans le paradigme de bissection temporelle, il est demandé aux participants de mémoriser une durée standard courte et une durée standard longue dans une phase d'apprentissage. Puis, un ensemble de durées comprises entre ces durées est présenté. À chaque essai, le sujet doit indiquer si la durée est plus proche de la durée standard courte ou de la durée standard longue. Il s'agit d'une tâche de catégorisation qui diffère de la généralisation. Les données sont représentées en traçant une courbe psychométrique de la proportion de réponses « durée longue » en fonction de la durée. La courbe présente une forme sigmoïde et deux indices principaux sont dérivés des données. Le point de bissection, ou point d'égalité subjective correspond à la durée nécessaire pour que les participants répondent « durée longue » dans 50 % des cas. Chez l'humain, le point de bissection

correspond à la moyenne arithmétique des deux durées standard (Wearden & Ferrara, 1996). Toutefois, certains auteurs mettent en évidence qu'il se situe plutôt au niveau de leur moyenne géométrique, comme chez l'animal (Allan & Gibbon, 1991). Le seuil différentiel est une mesure de la sensibilité des sujets. Il se calcule de la manière suivante : $(Q3-Q1)/2$, où $Q1$ et $Q3$ représentent les durées auxquelles les participants répondent « durée longue » dans 25 % et 75 % des cas, respectivement. Plus la valeur du seuil différentiel est faible, meilleure est la sensibilité temporelle.

D'après Wearden (2004), la règle de décision qui s'ajuste le mieux aux données de la bissection est un peu plus complexe que dans la généralisation, à cause de la présence de deux durées de référence. Le participant répondra que la durée présentée est plus proche de la durée standard courte quand : $\frac{|t-M|}{t} < -b$, et qu'elle est plus proche de la durée du standard longue quand : $\frac{|t-M|}{t} > b$. Où t est la durée présentée, M est la moyenne de l'ensemble des durées présentées et b est le seuil de décision. Dans le cas où : $-b < \frac{|t-M|}{t} < b$, la situation est ambiguë. Le sujet répond que la durée est plus proche de la durée standard courte ou de la durée standard longue aléatoirement avec une probabilité de réponse égale.

L'avantage de ce modèle est de pouvoir expliquer les données d'une expérience de bissection dans laquelle les participants n'apprenaient pas les durées standard au préalable (Wearden & Ferrara, 1996). Ils devaient simplement se forger des références par eux-mêmes au fil de l'expérience. En comparant la durée de l'essai en cours avec la moyenne de toutes les durées présentées dans l'expérience, cette règle de décision explique pourquoi le participant n'a pas besoin d'avoir une représentation explicite des durées de référence pour effectuer la bissection.

3.2. Les facteurs influençant la décision

D'un point de vue théorique, deux facteurs expérimentaux permettent de manipuler le seuil de décision : attribuer ou retirer des points en fonction de la réponse d'une part et la difficulté de la tâche d'autre part. À l'aide de la généralisation temporelle, il a été montré que les réponses diffèrent selon que le sujet est encouragé ou découragé à identifier la

durée comme le standard (Wearden & Grindrod, 2003). Dans deux conditions expérimentales, la durée standard était de 400 ms et les durées de comparaison étaient distribuées de 250 à 500 ms avec un pas de 50 ms. D'après la théorie de la détection du signal, on parle de détection correcte lorsque le sujet répond « oui » à la durée 400 ms, mais de faux positifs pour les autres durées. Par contre, il s'agit d'une omission quand il répond « non » à 400 ms et de rejet correct pour les autres durées. Dans la première condition, les sujets étaient encouragés à identifier chaque durée comme le standard : 5 points étaient gagnés pour une détection correcte et 5 points étaient perdus pour une omission. Les faux positifs et les rejets corrects n'entraînaient pour leur part que la perte ou le gain d'un point respectivement. À l'inverse, dans la deuxième condition, la répartition des points incitait les participants à être plus conservateurs. Ils gagnaient 5 points pour un rejet correct, ils en perdaient 5 pour un faux positif, tandis que la détection correcte et l'omission ne se traduisaient par l'ajout et le retrait que d'un point, respectivement. Globalement, la proportion de réponses « oui, c'est le standard » était plus élevée dans la condition où les sujets étaient encouragés à identifier chaque durée comme le standard, sauf pour la durée la plus courte. En ayant recours au modèle MCG, les auteurs ont montré que c'était essentiellement le paramètre \underline{b} qui variait entre les deux conditions, à savoir le seuil de décision. Ainsi, selon la modélisation, la décision est spécifiquement modulée lorsque l'on fait varier la répartition des points attribués au participant en fonction de sa réponse.

Rendre la discrimination temporelle plus difficile est aussi connue pour diminuer le seuil d'identification de la durée standard dans une tâche de généralisation temporelle (Ferrara, Lejeune, & Wearden, 1997). Paradoxalement, rendre la discrimination plus difficile améliore donc les performances comportementales. Cette manipulation de la difficulté est possible en manipulant le degré d'espacement des durées autour de la durée standard. Dans l'étude de Ferrara et al., la durée standard était de 600 ms dans des conditions faciles et difficiles. Dans la condition facile, les durées de comparaison étaient définies de 150 ms à 1050 ms, par pas de 150 ms. Ce pas était réduit à 75 ms dans la condition difficile, où les durées allaient de 375 ms à 825 ms. Deux conditions similaires ont aussi été conduites avec cette fois un pas logarithmique, mais révélant des résultats similaires à l'espacement linéaire. La proportion de réponses « oui » était moins élevée dans la condition difficile que dans la condition facile. L'application du modèle MCG a permis de montrer que le seuil était

diminué lorsque la discrimination est plus difficile tandis que le coefficient de transformation de la durée standard en mémoire n'était pas affecté.

Il est donc possible d'identifier des facteurs expérimentaux qui permettent de manipuler exclusivement les processus décisionnels de la perception du temps. Cependant, cette approche rigoureuse ne permet pas d'expliquer la dynamique de la formation d'une décision. Dans cette optique, un cadre computationnel a été proposé pour modéliser l'évolution de la décision temporelle dans le temps à partir de mécanismes dits de dérive-diffusion, que nous allons présenter dans la section suivante.

3.3. La dynamique de la décision portant sur des durées

La théorie du temps scalaire et les modèles qui en sont dérivés permettent de décrire les mécanismes aboutissant à la précision du comportement temporel (pourcentage de réponses « oui », pourcentage de réponses « durées longues »), mais pas le temps de réponse. Cette variable a été moins souvent étudiée, bien qu'elle permette d'explorer la perception du temps sous un nouvel angle. Un cadre théorique a été proposé pour expliquer à la fois le temps de réaction et la précision des réponses dans une tâche de bissection temporelle (Balci & Simen, 2014).

D'après ce modèle dit TOPDDM (Time adaptive opponent Poisson diffusion model, Balci & Simen, 2016), le traitement temporel repose sur les mêmes mécanismes que la décision perceptive non temporelle : un mécanisme de dérive-diffusion. Dans cette approche, la décision se forme par la manipulation d'une variable de décision dont la valeur évolue dans le temps, selon un phénomène de marche aléatoire, en faveur d'une réponse par rapport à une autre. Concrètement, le début du traitement décisionnel commence à un moment T_0 , où la variable de décision X a une valeur z . À mesure que le temps passe, la valeur de X évolue soit vers un seuil haut (a) ou un seuil bas (0) correspondant aux deux réponses possibles. La vitesse à laquelle X croît ou décroît est notée v . Une réponse est donnée dès que X franchit un des deux seuils de décision.

Dans une tâche de bissection temporelle, le modèle proposé par les auteurs contient deux étapes, contenant chacune un mécanisme de dérive-diffusion (Figure 8). Dans la première étape, la durée est encodée par un mécanisme semblable à une forme d'horloge

interne. Une variable temporelle est incrémentée à mesure que le temps s'écoule jusqu'à la fin de la durée par un processus émettant des « impulsions » distribuées selon une loi de Poisson. Certaines impulsions sont excitatrices, d'autres sont inhibitrices, la balance de ces deux types déterminant le taux d'accroissement de la variable temporelle. Une fois la durée terminée, un second processus de dérive-diffusion prend le relais, permettant de représenter la comparaison. La valeur de départ z au moment T_0 correspond à la valeur à laquelle s'est arrêtée l'accumulation d'impulsions lors de la première étape de traitement. Le seuil bas représente le seuil pour répondre que la durée est courte, le seuil haut pour répondre qu'elle est longue. La direction du processus de dérive (le signe de \underline{v}) est déterminée par la position de z comparativement au point d'égalité subjective. Si la variable de décision a une valeur inférieure au PSE au début de la comparaison, la dérive entraînera la variable X vers le seuil bas, et inversement lorsque le paramètre z se situe au-dessus du PSE. Enfin, le taux de dérive \underline{v} est déterminé par la différence entre z et le PSE. Plus la différence entre ces deux valeurs est grande, plus le taux de dérive \underline{v} sera élevé.

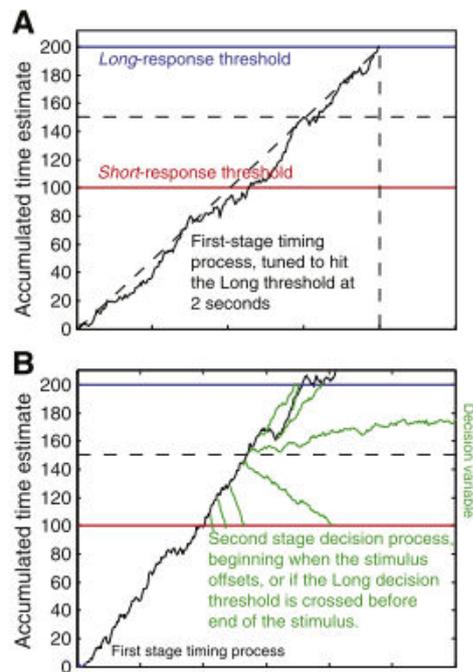


Figure 8: Représentation de la première étape de dérive-diffusion associée à l'encodage temporel (A) et de la seconde étape associée à la comparaison (B). Tiré de Balci et Simen (2014)

Pour conclure sur ce modèle, il faut noter qu'il implique que la perception du temps repose sur les mêmes mécanismes que la prise de décision perceptive. Autrement dit, la décision portant sur une durée émergerait de la même manière qu'une décision consistant à

déterminer si un mot était masqué ou non par un autre par exemple. Comme nous le verrons dans la problématique générale de cette thèse, les potentiels évoqués sont un moyen particulièrement adapté pour étudier la dynamique de la comparaison temporelle, puisque cette technique permet d'analyser le traitement d'une stimulation par le cerveau avec une résolution temporelle de l'ordre de la milliseconde durant sa présentation.

La théorie du temps scalaire a fait émerger une structure de traitement de l'information temporelle constituée de trois grandes étapes : l'horloge interne, la mémoire (vues dans le chapitre précédent) et la décision. Chaque étape a été explorée et fait l'objet d'avancées théoriques. Toutefois, un nombre substantiel de travaux ont pointé l'importance de mécanismes non spécifiques au traitement temporel, tels que l'attention et les fonctions exécutives, et dont le rôle est quasiment absent de la SET. Dans la section à venir, des modèles permettant d'expliquer le rôle fondamental de l'attention dans l'estimation temporelle seront décrits. De même, des travaux précisant l'implication de certaines fonctions exécutives dans la perception du temps seront exposés.

4. La perception du temps et les ressources cognitives

4.1. Les modèles attentionnels

Que l'on fasse attention ou non au temps révèle deux manières de percevoir les durées. Ainsi, lorsque l'on demande à des participants de juger explicitement la durée de stimuli, l'attention est portée au temps et cette forme d'estimation est dite prospective. À l'inverse, si on demande une estimation temporelle qu'une fois la durée écoulée, celle-ci est rétrospective. Cette forme d'estimation repose plutôt sur la reconstitution de la durée en mémoire plutôt que sur l'attention. Il est assez difficile de mettre au point des expériences sur l'estimation rétrospective dans la mesure où elles sont limitées à un seul essai. En effet, dès que l'on a demandé à un participant de juger rétrospectivement la durée d'un événement, il jugera la durée d'un événement suivant de manière prospective. Par conséquent, la littérature s'est concentrée sur des paradigmes d'estimation temporelle prospectives. Cela veut dire que dans les tâches d'estimation temporelle couramment utilisées par les chercheurs, deux activités cognitives entrent en concurrence pour des ressources attentionnelles limitées : la perception sensorielle du stimulus et la perception de sa durée. Des expériences ont été conçues pour explorer spécifiquement cette notion de

partage attentionnel entre traitement temporel et non temporel, lesquelles ont ensuite permis l'élaboration de modèles que nous allons exposer dans cette partie.

4.1.1. Le modèle de Thomas et Weaver

Le premier modèle expliquant l'influence de l'attention sur la perception du temps est celui de Thomas et Weaver (1975). D'après ce cadre théorique, le temps subjectif est une moyenne pondérée de la sortie d'un processeur temporel $P(t)$ et d'un processeur non temporel $P(i)$, lequel traite les aspects du stimulus non liés au temps (comme la couleur, le sens, l'intensité, etc.). D'après le modèle, ces deux systèmes sont en concurrence pour obtenir des ressources attentionnelles limitées (Kahneman, 1973). Un intervalle contenant peu d'informations non temporelles permet une allocation importante de l'attention sur le processeur temporel. À l'inverse, si le participant exerce une tâche cognitivement coûteuse pendant la durée, l'attention est plutôt mobilisée vers le processeur non temporel. Dans ce cas, l'estimation temporelle est rétrospective. Elle repose sur la quantité d'informations traitées durant l'intervalle et la durée est subjectivement d'autant plus longue que le traitement cognitif était poussé. En revanche, lorsque l'attention est allouée au processeur temporel, l'inverse se produit : la durée perçue est plus longue à mesure que le traitement non temporel est réduit.

Si le modèle de Thomas et Weaver permet de comprendre les effets opposés entre estimation prospective et rétrospective du temps, il ne précise pas comment les ressources attentionnelles sont allouées entre les deux processeurs. Surtout, il a été testé avec des durées inférieures à 100 ms. Selon Zakay (1989), ce modèle ne peut pas expliquer l'estimation des durées supérieures à la seconde à cause du fait que les jugements temporels soient basés sur la combinaison des sorties des deux processeurs. Il remarque en effet que les tâches complexes interfèrent davantage avec la perception du temps des durées longues que les tâches simples. D'après le modèle de Thomas et Weaver, $P(t)$ et $P(i)$ sont complémentaires : si davantage d'attention est portée aux propriétés non temporelles, $P(i)$ fournira davantage d'information temporelle. À l'inverse $P(t)$ est la principale source d'information sur le temps lorsque l'attention est portée sur la durée. Dans les deux cas, l'estimation temporelle se base sur la sortie de ces deux processeurs. Par conséquent, selon ce modèle, la complexité de la tâche ne devrait pas accroître la diminution des performances

temporelles. Pour cette raison, Zakay a proposé un modèle permettant de rendre compte de l'effet de la complexité de la tâche non temporelle sur la perception du temps.

4.1.2. Le modèle de l'allocation de ressources de l'estimation temporelle

Le modèle d'allocation de ressources (Zakay, 1989) modifie le fonctionnement du modèle de Thomas et Weaver pour rendre compte de la manière dont les durées longues, à l'échelle des secondes, sont traitées. L'idée initiale d'un traitement temporel sous-tendu par deux types de processeurs est conservée.

Le processeur d'informations temporelles $P(t)$ sous-tend l'accumulation d'unités temporelles subjectives (STU) en mémoire à court terme. Cependant, ces unités ne sont pas transférables en mémoire à long terme. Dans ce cadre théorique, l'information temporelle issue de $P(t)$ est donc accessible pendant une période limitée jusqu'à ce que le contenu de la mémoire à court terme se détériore naturellement avec le temps. À chaque fois qu'un stimulus sous-tendant une durée est présenté, $P(t)$ est remis à zéro pour pouvoir l'estimer efficacement. De plus, le processeur temporel nécessite que l'attention y soit portée pour permettre l'accumulation de STU. Plus de ressources attentionnelles sont allouées, plus de STU seront accumulées dans une durée physique donnée.

Le processeur d'informations non temporelles $P(i)$ traite les caractéristiques non temporelles ainsi que le temps mis à les encoder et à les stocker en mémoire. La sortie de ce processeur emmagasine d'abord en mémoire à court terme la quantité d'informations traitées, la profondeur de ce traitement, et le nombre de changements significatifs qui se sont produits pendant un intervalle. Cette fois, ce contenu mnésique à court terme peut être stocké en mémoire à long terme. Plus l'attention est portée à $P(i)$, plus il est possible de transférer un contenu important en mémoire à long terme.

Dans le modèle d'allocation des ressources, l'estimation temporelle est basée soit sur la sortie de $P(t)$, soit sur celle de $P(i)$, contrairement au modèle de Thomas et Weaver, qui prévoit une moyenne pondérée des sorties de ces modules de traitement. En condition prospective, la source d'information temporelle est $P(t)$. Si l'attention est déviée de $P(t)$, comme c'est le cas en double tâche, il y a moins d'unités temporelles subjectives accumulées, ce qui provoque un raccourcissement subjectif d'une durée donnée. À l'inverse,

le jugement rétrospectif d'une durée se base sur la sortie de $P(i)$. En effet, le contenu issu de $P(t)$ n'étant pas accessible en mémoire à long terme, seule la quantité d'informations traitée par $P(i)$ peut servir de base à l'estimation temporelle. Dans ce cas, plus les ressources sont allouées à $P(i)$ durant l'intervalle, plus la trace en mémoire à long terme est importante et plus la durée sera perçue rétrospectivement longue.

Les modèles attentionnels permettent de rendre compte de l'influence fondamentale de l'attention pour pouvoir estimer le temps. Toutefois, ces modèles ne précisent pas la nature de l'information temporelle, ni comment elle est générée par le processeur temporel. De plus, ces cadres théoriques ne permettent pas d'expliquer l'ensemble des propriétés mises en évidence dans la perception du temps, comme la propriété scalaire (Zakay, 2005).

4.1.3. Le modèle de la porte attentionnelle

Pour surmonter cette difficulté théorique, Zakay et Block (1995) ont proposé d'utiliser la structure de la théorie du temps scalaire pour spécifier le fonctionnement du processeur temporel $P(t)$ dans son modèle de l'allocation de ressources (Figure 9).

Ainsi, $P(t)$ serait sous-tendu par le pacemaker de la SET, dont la fréquence d'émission des impulsions serait influencée par le niveau d'éveil. Si le participant porte son attention sur la durée d'un stimulus, une porte attentionnelle s'ouvre et permet au flux d'impulsions de se diriger vers l'accumulateur. Ce mécanisme est continu : plus l'attention est dirigée sur le temps, plus la porte est ouverte et plus le flux d'impulsions est important. Ainsi, dans les situations où le sujet est amené à effectuer une tâche en parallèle de l'estimation temporelle, la porte attentionnelle se referme d'autant plus que la tâche interférente nécessite de ressources, ce qui explique pourquoi les estimations de durées sont plus longues quand la tâche concurrente est facile plutôt que complexe. Malgré la présence de la porte attentionnelle, un interrupteur est toujours nécessaire, car il est nécessaire de disposer d'un mécanisme en « tout ou rien » en fonction de la signification temporelle des stimulations. Si un marqueur sensoriel indique le début d'une durée, l'accumulateur est remis à zéro et l'interrupteur ferme le circuit pour permettre aux impulsions d'être comptées. Une fois la durée encodée par ce mécanisme d'horloge interne sensible à l'éveil, à l'attention et à la signification temporelle des stimuli, la durée est stockée en mémoire de

travail puis fait l'objet d'un mécanisme de comparaison de manière identique à la théorie du temps scalaire.

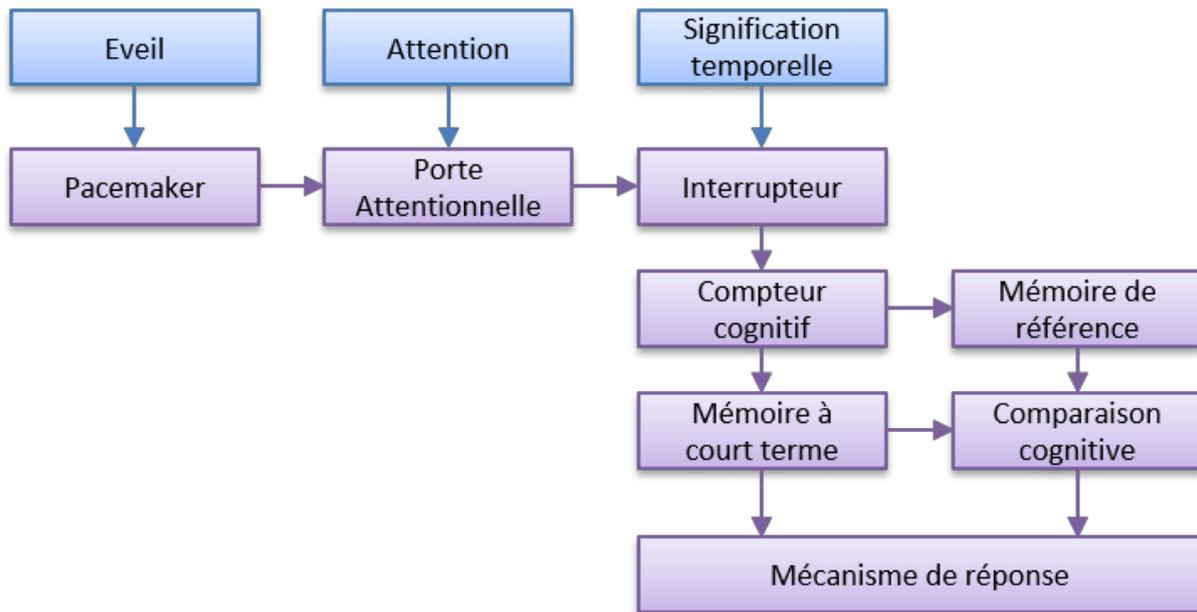


Figure 9: Représentation schématique des processus de traitement constitutifs du modèle de la porte attentionnelle. Tiré de Block et Zakay (1995).

4.2. Preuves empiriques des modèles attentionnels

Les modèles attentionnels trouvent un soutien empirique dans les paradigmes de double tâche, où les participants doivent effectuer en parallèle une tâche temporelle et une tâche non temporelle. Dans cette optique, Zakay (1993) a demandé à des sujets de produire ou de reproduire une durée de 12 secondes en manipulant le niveau de charge cognitive durant la tâche temporelle. Soit les participants n'avaient pas de tâche concurrente (charge cognitive faible), soit ils devaient répondre à un paradigme de Stroop. Dans ce cas, ils devaient lire un mot désignant la couleur dans laquelle il était écrit, désigner la couleur du mot désignant une autre couleur ou enfin évoquer une association à la couleur du mot désignant une autre couleur. Au total, l'auteur disposait de 4 conditions correspondant à des niveaux de charge de plus en plus élevés. La longueur des productions était positivement liée au niveau de charge et celle des reproductions y était négativement liée. Ces résultats confortent bien les modèles attentionnels de la perception du temps. D'une part, dans la production temporelle, plus la charge cognitive est importante, plus l'attention est déviée du processeur temporel. Il faut alors plus de temps pour accumuler suffisamment

d'informations temporelles pour que le participant ait l'impression que la durée à produire s'est écoulée. D'autre part, dans la reproduction temporelle, la charge cognitive a lieu pendant la phase de présentation de la durée à reproduire ensuite. Quand la charge cognitive augmente, la quantité d'impulsions accumulées diminue parce que l'attention est déviée du traitement temporel. Cela provoque un raccourcissement subjectif de la durée à reproduire, si bien que le sujet reproduira une durée d'autant plus courte que la charge cognitive était élevée pendant l'encodage de la durée cible.

De manière similaire, un effet d'interférence du traitement non temporel sur le traitement temporel a été mis en évidence avec un paradigme de partage attentionnel (Macar, Grondin, & Casini, 1994). La tâche consistait à déterminer si le stimulus présenté avait une intensité faible (1.5 microcandela ou mcd) ou forte (2.25 mcd) et s'il était court ou long. L'expérience était divisée en trois sessions, chacune ayant une durée courte et une durée longue différente (350 et 650 ms, 1250 et 1750 ms, 2500 et 3500 ms). Au début de chaque essai, les participants recevaient une instruction leur indiquant la répartition des ressources attentionnelles à allouer pour les deux tâches : 100 % dirigées vers le temps, 100 % dirigées vers l'intensité, autant d'attention envers les deux tâches, plus d'attention allouée au temps qu'à l'intensité ou plus d'attention allouée à l'intensité qu'au temps. L'analyse des réponses des sujets s'est basée sur l'indice de discriminabilité d' , lequel est issu de la théorie de la détection du signal (MacMillan, 2002) et permet de mesurer la capacité des participants à distinguer un stimulus d'un autre. Plus la valeur de d' est élevée, plus le sujet est capable de discriminer les stimulations. Macar, Grondin et Casini ont observé que d' était d'autant plus faible que le sujet allouait moins d'attention au traitement temporel. Autrement dit, le participant avait plus de difficulté à dire si la durée était courte ou longue s'il partage ses ressources attentionnelles avec d'autres types de traitement de la stimulation. De plus, dans une autre analyse, les auteurs montrent que la proportion de réponses « durée courte » augmente à mesure que l'attention est allouée au traitement de l'intensité de la stimulation. Ces résultats confortent les modèles attentionnels, car d'une part ils appuient l'idée que traiter en même temps l'intensité et la durée d'un stimulus provoque une compétition pour les mêmes ressources attentionnelles et d'autre part, la diminution de l'allocation de ressources pour le processeur temporel entraîne une perte d'informations temporelles qui provoque un raccourcissement subjectif des durées. Enfin,

un résultat inattendu plaide également en faveur des modèles attentionnels : l'interférence entre traitement temporel et traitement de l'intensité était significative pour les durées courtes et intermédiaires, mais pas pour les durées longues. Les auteurs ont proposé que l'intensité soit traitée rapidement, si bien que lorsque les stimuli sont longs, l'interférence n'a lieu qu'en début de durée et affecte peu le traitement temporel. Cette hypothèse a par la suite été validée dans une expérience ultérieure (Casini & Macar, 1997) et montre que dans ce contexte, l'attention n'est pas déviée suffisamment longtemps pour affecter la perception du temps.

4.3. L'implication des différentes ressources cognitives

Des données expérimentales ont précisé le point de vue des modèles attentionnels en mettant en exergue que le partage des ressources entre le temps et le traitement non temporel diffère selon la tâche interférente (Brown, 1997). Dans cette expérience, les participants devaient produire une durée de 2 ou de 5 secondes de manière rythmique. Selon la condition, la tâche concurrente consistait à suivre le déplacement d'un stimulus avec un styler (ressources motrices : tâche de poursuite motrice), à parcourir une rangée de lettres de gauche à droite et indiquer à chaque fois que la lettre « K » est identifiée (ressources perceptives : tâche de recherche visuelle) ou à effectuer des calculs sous forme de soustractions de chiffres (ressources cognitives : tâche arithmétique). D'après les modèles attentionnels, une interférence bidirectionnelle entre la tâche temporelle et la tâche non temporelle devrait être observée. Les résultats montrent que les trois paradigmes non temporels entraînent effectivement une augmentation de la variabilité des productions de durées, mais seul le calcul de soustractions est affecté par la tâche temporelle. Selon Brown, il est nécessaire de compléter le modèle d'allocation de ressources attentionnelles avec le cadre théorique de la mémoire de travail (Baddeley & Hitch, 1974). Il s'agit d'un système de mémoire à court terme permettant la manipulation active de l'information qu'il contient. Il est constitué d'un calepin visuospatial et d'une boucle phonologique, permettant de stocker et de manipuler respectivement les informations visuelles et verbales. Au-dessus de ces deux sous-systèmes dits « esclaves », un administrateur central est impliqué dans les fonctions cognitives de haut niveau et est recruté lorsqu'un traitement approfondi est nécessaire. Il a été montré qu'une tâche de calcul implique l'administrateur central (Hitch,

1978) et la boucle phonologique (Logie & Baddeley, 1987). De plus, la perception du temps prospective est une activité intentionnelle qui selon Brown nécessite constamment de mettre à jour le temps écoulé. Pour cette raison, l'interférence bidirectionnelle entre la tâche de soustractions et la production temporelle résulterait d'une compétition pour les ressources de l'administrateur central. À l'inverse, les tâches de recherche visuelle et de poursuite motrice sont plutôt prises en charge par le calepin visuospatial, entraînant peu d'interférence bidirectionnelle avec le traitement de la durée. Toutefois, ces deux paradigmes exercent bien une interférence unidirectionnelle sur la production temporelle. Bien que les ressources recrutées soient différentes, le paradigme de double tâche nécessite de coordonner la réalisation des deux tâches. Or, cette fonction étant assurée par l'administrateur central, une partie de ses ressources serait déviée du traitement temporel, entraînant par conséquent une diminution des performances.

Des travaux plus récents ont permis d'affiner l'implication de l'administrateur central dans la perception du temps. Cette structure cognitive n'est pas une entité unitaire, mais est plutôt composée de fonctions dites exécutives. Trois fonctions élémentaires ont été identifiées : le shifting (ou switching), la mise à jour et l'inhibition (Miyake et al., 2000). Le shifting correspond à la capacité à passer d'une tâche à l'autre. La mise à jour désigne le processus par lequel les entrées sensorielles sont surveillées de manière continue pour mettre à jour les représentations en mémoire de travail en cas de changement significatif. Enfin, l'inhibition est l'action d'empêcher délibérément une réponse dominante et automatique. Une quatrième fonction exécutive a de plus été isolée, il s'agit de l'accès à la mémoire sémantique, qui est particulièrement impliquée dans des tâches de fluence verbale (Fisk & Sharp, 2004).

Ogden, Salominaite, Jones et al. (2011) ont demandé à des participants de produire une durée de 2 secondes de manière rythmique en situation de monotâche ou de double tâche. La particularité de cette étude est d'avoir choisi comme tâche interférente des paradigmes reposant particulièrement sur une des fonctions exécutives décrites ci-dessus. De cette manière, ils ont pu déterminer si chaque fonction exécutive entraînait une interférence bidirectionnelle avec la production de durée. Pour tester la fonction d'inhibition, les participants devaient faire une tâche de génération de lettre aléatoire. Ils devaient générer une séquence de 100 lettres à un rythme de 1 par seconde en ne répétant

pas les mêmes lettres et en ne citant pas de séquence alphabétique. La mise à jour était évaluée par un paradigme de soustraction d'un nombre à 3 chiffres. La consigne consistait à soustraire 7 du chiffre de départ de manière continue pendant 120 secondes. La tâche de « plus-moins » permettait le recours à l'inhibition dans laquelle les participants devaient alternativement effectuer une tâche d'addition et une tâche de soustraction. L'accès à la mémoire sémantique s'est fait à l'aide d'un paradigme d'association verbale orale contrôlée, dans lequel les sujets devaient rappeler autant de mots que possible commençant soit par la lettre F, soit par la lettre S. Les 4 tâches exécutives ont toutes entraîné une interférence sur la production de la durée de 2 secondes. Par contre, la tâche temporelle n'a affecté que la performance au paradigme de mise à jour. D'après cette étude, la perception du temps requiert par conséquent au moins des ressources de mise à jour de la mémoire de travail. Les auteurs restent toutefois prudents pour conclure que les autres fonctions exécutives ne sont pas impliquées dans le traitement temporel. En effet, d'autres études ont montré une interférence bidirectionnelle avec l'inhibition (Brown, 2006) et le switching (Zakay & Block, 2004). Ogden, Salominaite, Jones et al. (2011) concluent que ces ressources exécutives peuvent être recrutées également dans des conditions où la perception temporelle est plus difficile.

Dans une étude ultérieure, il a été montré que différents paradigmes d'estimation temporelle recrutent différemment les fonctions exécutives (Ogden, Wearden, & Montgomery, 2014). Les participants devaient faire trois types de tâches temporelles : une de généralisation, une de reproduction et une d'estimation verbale. Cette fois, les durées à estimer étaient inférieures à la seconde. Pour évaluer l'influence des fonctions exécutives, les sujets complétaient aussi une tâche de fluence verbale (accès), d'empan de calcul (mise à jour), de génération de lettres aléatoire (inhibition) et un paradigme dit « nombre-lettre » (switching). Dans cette dernière tâche, les participants étaient confrontés à chaque essai à une lettre et à un chiffre. Si le couple apparaissait en haut de l'écran, il fallait indiquer si la lettre était une voyelle. S'il survenait en bas, le sujet devait dire si le chiffre était pair. À la différence des études précédente, cette expérience ne consistait pas à mettre les tâches exécutives et les tâches temporelles en interférence. Les participants ont réalisé ces tâches indépendamment et l'analyse des données a cherché à déterminer si les performances étaient corrélées et si les sujets les plus performants et les moins performants à une tâche

exécutive présentait des performances différentes dans les paradigmes temporels. Les résultats montrent que la tâche de généralisation est associée aux ressources de mise à jour et d'accès. La reproduction dépendrait également de la mise à jour et de l'accès, mais aussi du switching. Le paradigme d'estimation verbale n'est par contre en lien qu'avec les performances de l'accès à la mémoire sémantique. Globalement, cette étude montre l'importance de la mise à jour qui permettrait de surveiller et de maintenir en mémoire plusieurs durées, tandis que l'accès permettrait de récupérer les représentations de durées en mémoire à long terme. De plus, l'implication différente des fonctions exécutives dans différents paradigmes d'estimation temporelle pointe la complexité de cette activité cognitive, laquelle recrute de nombreux processus additionnels à l'horloge interne.

5. L'influence du contexte sur la perception du temps

Dans la littérature, le traitement temporel est souvent étudié sans prendre en compte le contexte. Cependant, de nombreux chercheurs se sont attardés à l'examen de ces influences qui ne sont pas directement liées aux processus de traitement de l'information temporelle (Bausenhardt, Bratzke, & Ulrich, 2016). Nous présenterons dans cette section différentes formes d'effets contextuels, qu'ils soient globaux – à l'échelle de la tâche réalisée – ou locaux – l'influence d'un essai sur le suivant. Dans un second temps, nous aborderons les explications théoriques qui ont été proposées de ces effets.

5.1. Effets de contexte globaux

5.1.1. Le type de paradigme

La tâche de discrimination temporelle utilisée est un premier facteur contextuel qui a un impact sur la perception du temps. Dans une série d'expériences, des sujets ont été confrontés à une tâche de jugement de paires de durées (Lapid et al., 2008). Dans une condition, une des deux durées était toujours la même. Cette condition est dite « tâche de rappel » (*reminder task*). Dans une deuxième condition, les deux durées de la paire étaient variables. La consigne donnée aux participants est d'indiquer quelle durée était la plus longue. Les auteurs ont mesuré le seuil différentiel dans chacune des expériences. Il s'agit d'une mesure de sensibilité temporelle et se calcule en faisant la soustraction de la durée à laquelle les participants disent que la durée est longue dans 75 % des cas et celle où ils le

disent dans 25 % des cas. Cette différence est ensuite divisée par deux. D'un point de vue psychologique, il s'agit d'une estimation de la différence minimale nécessaire pour que deux durées soient différenciables. Plus le seuil différentiel a une valeur basse, meilleure est la capacité à différencier les durées. Lapid et al. ont mis en évidence que le seuil différentiel était systématiquement moins élevé dans la tâche de rappel, où une des deux durées était toujours la même, que lorsque les deux durées de la paire variaient d'un essai à l'autre. De plus, dans la tâche de rappel, le seuil était plus prononcé lorsque la durée fixe était présentée en deuxième position qu'en première position. Les modèles classiques ne permettent pas de comprendre pourquoi ces résultats sont obtenus. En effet, ils reposent sur l'idée que la comparaison se fait simplement en comparant la 2^e durée avec la trace mnésique de la 1^{ère}. Dans ce cas, il ne devrait pas y avoir d'effet de position de la durée fixe et du fait que les deux durées soient variables. Pour expliquer ces effets, Lapid et al. proposent que les participants basent leur comparaison sur une durée de référence interne. Ce standard serait calculé non pas sur la base du premier stimulus de la paire de durées, mais plutôt sur l'ensemble des durées présentées dans l'expérience. Plus formellement, les auteurs notent I le standard interne. I combine l'information A issue des essais précédents avec la représentation interne X_1 du 1^{er} stimulus de l'essai en cours. Le modèle suppose également que la valeur de X_1 est bruitée de telle manière qu'elle peut être inférieure ou supérieure à la durée physique du stimulus. Ainsi, le standard interne a une valeur qui change d'un essai à l'autre, en prenant en compte la durée du premier stimulus à chaque essai. En conclusion, selon ce modèle de la référence interne, lorsque les participants sont confrontés à une tâche de jugement de paires de durées, la comparaison ne se fait pas entre la durée X_2 et la trace mnésique de X_1 , mais plutôt entre la durée X_2 et le standard interne I .

5.1.2. L'effet de Vierordt

En moyenne, il existe une relation linéaire entre le temps physique et le temps subjectif (Wearden & Jones, 2007). Toutefois, dans de nombreuses études, majoritairement des tâches de reproduction temporelle, les durées courtes sont surestimées tandis que les durées longues sont perçues plus courtes qu'elles ne sont. Cet effet a été mis en évidence par Karl Vierordt au XIX^e siècle et porte désormais son nom (Lejeune & Wearden, 2009). Par exemple, dans une tâche de reproductions de durées de 15 à 35 secondes, les participants

surestiment les durées courtes et sous-estiment les durées longues, tandis qu'il existe un point d'indifférence entre les deux, où l'estimation des durées est peu biaisée (Bobko, Schiffman, Castino, & Chiappetta, 1977). L'effet de Vierordt a amené à penser que l'estimation temporelle repose sur l'élaboration d'une durée standard interne, d'une manière assez similaire à celle qui a été décrite par Lapid et al. (2008). Cette référence temporelle serait basée sur l'ensemble des durées présentées antérieurement, laquelle serait mise à jour à chaque essai (Bausenhardt & Dyjas, 2014).

5.2. Effets de contexte locaux

En se référant au travail de Lapid et al. (2008), il apparaît que dans le jugement d'une paire de durées, la sensibilité temporelle est meilleure lorsque la durée standard (durée qui est présentée à chaque essai) est présentée avant plutôt qu'après la durée de comparaison (variable d'un essai à l'autre). Cet effet, dit de type B (Ulrich & Vorberg, 2009), est expliqué par le modèle de la référence interne proposé par cette équipe. En effet, celui-ci indique que la comparaison est réalisée entre la deuxième durée et une durée standard interne, élaborée sur l'ensemble de l'expérience et mise à jour à chaque essai. Dans une expérience ultérieure, la même équipe de recherche a voulu approfondir la compréhension de l'effet d'un essai sur le suivant dans une tâche de jugement de paires de durées (Dyjas, Bausenhardt, & Ulrich, 2012). Dans deux expériences, l'une menée avec des stimulations visuelles et l'autre avec des stimulations auditives, les participants devaient déterminer si la première ou la seconde durée d'une paire était la plus longue. À chaque paire de durées, une était fixe (durée standard) et une était variable (durée de comparaison). Différentes conditions ont été conçues pour exposer les sujets à différents contextes : selon que la durée standard (condition 1) ou la durée de comparaison (condition 2) est toujours en première position, ou que l'ordre des deux durées soit défini de manière aléatoire (condition 3). Les auteurs ont au préalable lancé des simulations du modèle de référence interne sur les mesures du point d'égalité subjective et du seuil différentiel, lesquelles ont ensuite été confirmées par les expériences. Ainsi, dans la condition où la durée standard est toujours présentée d'abord, le seuil différentiel est moins élevé que lorsque c'est la durée de comparaison qui apparaît toujours dans un premier temps. Cet effet d'ordre était aussi observé dans la condition où l'ordre des durées était aléatoire. Selon le modèle, lorsque la durée de comparaison est en

première position, la mise à jour de la durée standard interne se fait avec une valeur différente de la durée standard réelle. Par conséquent, la représentation de celle-ci est plus variable et il est nécessaire que l'écart entre les deux durées de chaque paire soit plus grand pour pouvoir les différencier. Les résultats observés concernant le point d'égalité subjective (PSE) mettent en évidence l'effet que peuvent avoir les durées présentées à l'essai précédent sur l'essai en cours, dans le cas où la durée de comparaison est toujours présentée en premier. Si la durée de comparaison à l'essai N-1 est plus courte que la durée standard, celle-ci est alors surestimée (augmentation du PSE), tandis que le pattern inverse est observé lorsque la durée de comparaison à l'essai N-1 est plus longue. Le modèle explique ce résultat à partir des distorsions que subit la référence interne étant donné que c'est une durée variable et qu'il est nécessaire de la mettre à jour à chaque essai. Si la durée de comparaison est plus longue que la durée standard à l'essai N-1, la référence interne aura une valeur plus élevée, car elle est « attirée » par la longueur de la durée de comparaison. À l'essai N, la vraie durée standard, présentée en seconde position, tend alors à être subjectivement plus courte que la durée standard interne, expliquant pourquoi dans cette situation, le PSE diminue. Le raisonnement inverse est également applicable dans le cas où la durée de comparaison à l'essai N-1 est plus longue que la durée standard.

L'effet du contexte local a aussi été exploré dans des tâches de discrimination temporelle ne reposant pas sur la comparaison de deux durées successives (Wiener, Thompson, & Coslett, 2014). Dans une tâche de bissection temporelle dans laquelle il n'était pas indiqué aux participants de durée standard courte ou longue, Wiener, Thompson et Branch ont montré que la durée et la réponse donnée à l'essai N-1 influent sur la perception temporelle à l'essai N. Plus spécifiquement, le biais de réponse désigne la tendance des participants à donner la même réponse à l'essai N qu'à l'essai N-1. En effet, le point de bissection (durée à laquelle le participant affirme que la celle-ci est longue dans 50 % des occurrences) pour une durée à l'essai N est plus élevé lorsque la durée de l'essai N-1 est jugée courte plutôt que lorsqu'elle est jugée longue, indiquant une tendance à sous-estimer les durées quand la durée précédente était jugée courte. De manière analogue, le biais perceptif se manifestait par un point de bissection plus élevé à l'essai N lorsque la durée à l'essai N-1 était longue plutôt que courte, indiquant que lorsque la durée précédente était longue, le participant a tendance à répondre davantage que la durée à

l'essai en cours est longue, tandis que le résultat inverse est observé lorsque la durée à l'essai précédent est courte. De plus, ces effets étaient plus prononcés lorsque la tâche de bisection était réalisée dans la modalité visuelle plutôt que dans la modalité auditive. Une modélisation différente du modèle de référence interne (Lapid et al., 2008) a été utilisée pour rendre compte de ces données. Dans ce cadre computationnel, l'encodage de la durée consiste à tirer un échantillon d'une fonction gaussienne, permettant de rendre l'encodage variable d'un essai à l'autre. Lorsque la durée est perçue, elle est comparée à une durée critère dont la valeur change en fonction des durées précédentes. Plus un essai est temporellement distant de l'essai en cours, plus sa contribution à la durée critère en mémoire est faible. Par cette manipulation, le modèle prend en compte l'historique des stimulations précédentes en implémentant une fonction d'oubli. Un seuil d'incertitude est ajouté, issu d'une distribution gaussienne. Une différence est perçue entre la durée encodée et la durée critère lorsque celle-ci est suffisamment grande, c'est-à-dire qu'elle dépasse le seuil d'incertitude.

6. Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons présenté la manière dont le temps est traité selon le modèle de référence : la théorie du temps scalaire, puis nous avons approfondi plus en détail la dernière étape du modèle : la comparaison entre la durée attendue et la durée écoulée. Des travaux et d'autres modèles ont montré que différents facteurs tels que la difficulté de la tâche influent sur la décision. De même, des règles décisionnelles ont été proposées pour différents types de protocoles permettant d'aborder le temps psychologique.

Bien que la théorie du temps scalaire, élaborée pour expliquer le comportement animal puis adaptée à l'homme, présente l'intérêt d'expliquer un grand nombre de données avec une structure de traitement en trois étapes (horloge, mémoire, décision), les travaux menés par la suite ont montré que des facteurs additionnels non pris en compte par ce modèle influent sur la perception du temps. Ainsi, des fonctions cognitives de haut niveau comme l'attention et la mémoire de travail sont profondément liées à notre faculté à estimer des durées. De plus, le traitement temporel s'avère particulièrement dépendant du contexte dans lequel il se déroule. Non seulement il est influencé selon le type de tâche que

le participant doit faire, mais il est aussi et surtout dépendant du contexte local. En effet, les durées et les réponses émises à des essais précédents ont un impact sur les réponses temporelles à l'essai en cours.

L'ensemble des études qui ont été passées en revue dans ce chapitre montrent par conséquent que le traitement temporel ne se résume pas à un simple encodage par une horloge interne, mais implique aussi des facteurs cognitifs et contextuels qu'il est nécessaire de prendre en compte pour mieux comprendre la manière dont nous percevons le temps. Cependant, les études présentées se sont focalisées sur la description et l'explication du comportement en rapport avec des durées. Le développement des neurosciences cognitives a permis l'émergence d'une nouvelle forme d'exploration du temps psychologique, dont l'objectif principal est de déterminer comment le cerveau parvient à traiter le temps. Nous développerons dans le chapitre suivant l'apport des neurosciences dans la perception du temps.

CHAPITRE 2 :

Les bases neuronales de la perception du temps

1. Un circuit central lié à l'encodage : les boucles cortico-striatales

1.1. Les ganglions de la base

1.1.1. Anatomie et physiologie

Les ganglions de la base sont des noyaux sous-corticaux fortement interconnectés avec les aires corticales et sont principalement connus pour réguler le comportement moteur, bien qu'ils influencent aussi des fonctions cognitives de haut niveau (Braunlich & Seger, 2013). Cet ensemble de noyaux est composé du striatum (noyau caudé et putamen) et du globus pallidus (segment interne et externe). Deux structures sous-corticales sont aussi impliquées dans la régulation des ganglions de la base : la substance noire (ou locus niger) et le noyau sous-thalamique.

Dans le cadre de la régulation de la motricité, les ganglions de la base forment un circuit cortico-striato-thalamo-cortical (Figure 10). De nombreuses régions du cortex, sensorielles ou associatives, projettent sur le striatum. Les neurones épineux moyens du noyau caudé et du putamen sont dotés d'une arborisation dendritique très importante, leur conférant un rôle d'intégrateur des signaux corticaux (Meck & N'Diaye, 2005). En fonction de ces entrées, les cellules striatales projettent sur le globus pallidus interne, lequel à son tour est connecté au thalamus, qui joue un rôle de relais avec les aires motrices. Ce circuit est composé de neurones inhibiteurs, entre le striatum et le globus pallidus et entre le globus pallidus et le thalamus. En conséquence, lorsqu'un évènement externe est analysé par le cortex et nécessite une réponse motrice, les neurones corticaux stimulent les neurones épineux moyens du striatum, lesquels inhibent le globus pallidus. Il s'en suit une diminution

de l'inhibition du globus pallidus interne sur le thalamus, lequel décharge davantage sur les structures motrices, stimulant la production de la réponse motrice.

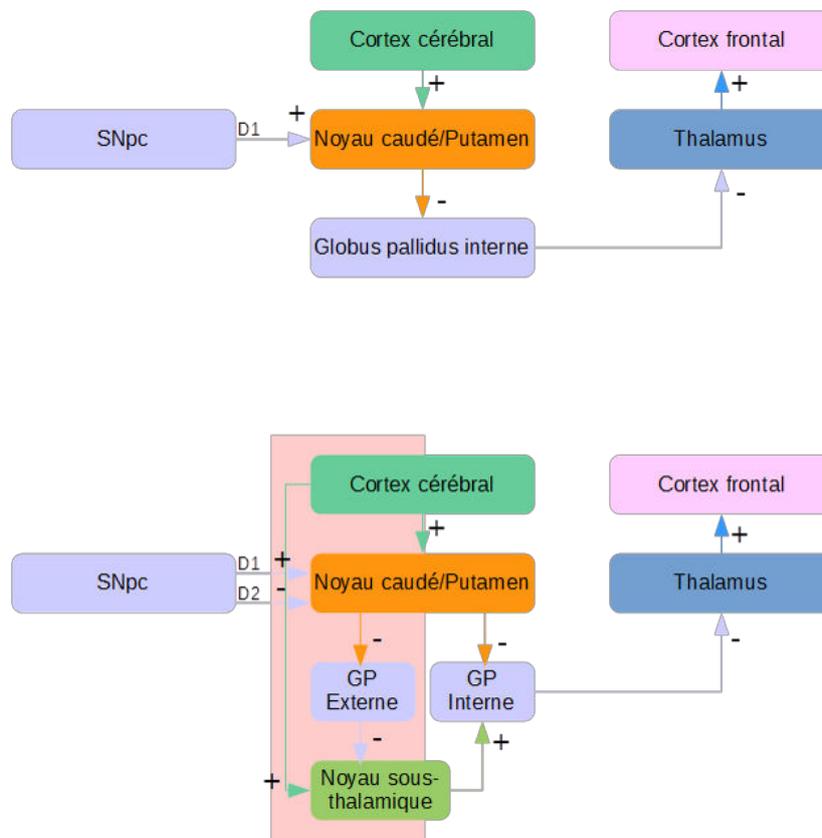


Figure 10 : Circuit direct (haut) et circuit direct/indirect (bas) des ganglions de la base (adapté de Purves (2015)). SNpc : Substance noire pars compacta, GP : globus pallidus.

Un circuit « indirect » a un effet antagoniste de celui du circuit « direct ». Le circuit « indirect » relie le striatum, le segment externe du globus pallidus, le noyau sous-thalamique et le segment interne du globus pallidus. Lorsqu'il est stimulé, le striatum inhibe le segment externe du globus pallidus, ce qui diminue son activité inhibitrice sur le noyau sous-thalamique. Les neurones sous-thalamiques, excitateurs, déchargent davantage sur le segment interne du globus pallidus. L'effet est d'augmenter l'inhibition que provoque cette structure sur le thalamus, lequel décharge moins sur les structures motrices.

L'activité du striatum et donc la régulation de la motricité est médiatisée par la substance noire pars compacta (SNpc), laquelle contient une très grande densité de neurones dopaminergiques projetant sur le noyau caudé et sur le putamen. Les neurones striataux exprimant des récepteurs D1 sont excités lorsque les neurones dopaminergiques déchargent et renforcent l'activité du circuit « direct ». À l'inverse, les cellules du noyau

caudé et du putamen exprimant des récepteurs D2 sont inhibées lors des décharges dopaminergiques en provenance de la SNpc, renforçant l'activité du circuit « indirect ». Dans les deux cas, la stimulation du striatum par la SNpc a pour conséquence de diminuer l'inhibition thalamique, excitant les régions corticales motrices, ce qui facilite l'expression de réponses motrices.

À l'heure actuelle, de nombreuses revues de littérature (Coull, Cheng, & Meck, 2011; Harrington & Jahanshahi, 2016; Merchant, Harrington, & Meck, 2013; Wiener, Turkeltaub, & Coslett, 2010) ont mis en évidence l'activation systématique des ganglions de la base dans les tâches où l'estimation temporelle est requise. Ce groupe de structures sous-corticales et le circuit qu'elle forme avec le cortex jouent par conséquent un rôle central dans la faculté à percevoir le temps.

1.1.2. Études neuropsychologiques

Les personnes atteintes de la maladie de Parkinson présentent régulièrement des troubles de la perception du temps (C. Jones & Jahanshahi, 2014). Cette pathologie se caractérise par une atteinte des neurones dopaminergiques de la SNpc, induisant un manque d'inhibition des neurones thalamocorticaux par les ganglions de la base. Les symptômes moteurs provoqués par la mort des neurones dopaminergiques sont une akinésie (absence ou pauvreté des mouvements), une bradykinésie (ralentissement de l'initiation et de l'interruption des mouvements), une rigidité musculaire et des tremblements au repos. La maladie s'accompagne également de signes non moteurs tels que la dépression, des hallucinations ou encore l'anxiété. Le fait que la maladie de Parkinson caractérise un dysfonctionnement des circuits impliquant les ganglions de la base en fait une pathologie adaptée pour étudier le rôle de ces structures sous-corticales dans le traitement temporel.

Dans une tâche de jugement de paires de durées très courtes, de l'ordre de dizaines de millisecondes, la différence nécessaire entre les deux durées (ou seuil de discrimination temporelle) est plus grande chez les patients atteints de la maladie de Parkinson que chez des sujets contrôle (Artieda, Pastor, Lacruz, & Obeso, 1992), et ce, que les durées soient présentées dans les modalités visuelles, auditives ou tactiles. La même étude a révélé non

seulement que l'administration de ledovopa, un précurseur de la dopamine qui permet d'atténuer les symptômes de la maladie, permet de diminuer le seuil chez les patients Parkinsoniens, confirmant le rôle de la modulation dopaminergique des ganglions de la base dans l'estimation temporelle. Cette conclusion est d'ailleurs confortée par la présence d'une corrélation positive entre l'intensité de la maladie et le seuil de discrimination de durées.

D'un point de vue fonctionnel, des expériences pointent pour un rôle des ganglions de la base dans des processus d'horloge interne (Lange, Tucha, Steup, Gsell, & Naumann, 1995). D'un côté, les patients Parkinsoniens sous-estiment la durée présentée (10, 30 ou 60 secondes) dans une tâche d'estimation temporelle comparativement à des sujets contrôles. D'un autre côté, dans une tâche similaire à une reproduction de durées, où les participants doivent indiquer quand une durée spécifiée (10, 30 ou 60 secondes) s'est écoulée, les patients surestiment la durée à estimer par rapport aux sujets contrôle. Ces résultats montrent un ralentissement de l'horloge interne dû au déficit dopaminergique au niveau des ganglions de la base. Dans le cas de l'estimation d'une durée présentée, une horloge interne allant moins vite entraîne une moins grande quantité d'impulsions accumulées au bout de la durée à estimer par rapport aux patients contrôles et donc une sous-estimation temporelle. Dans la tâche analogue à la production de durée, étant donné que l'horloge fonctionne plus lentement, il est nécessaire que davantage de temps physique soit écoulé pour accumuler le nombre d'impulsions associé à la durée à produire, résultant dans une surestimation des durées dans cette tâche.

Le dysfonctionnement des ganglions de la base dans le traitement temporel chez les personnes atteintes de la maladie de Parkinson a aussi été associé à un dysfonctionnement de la mémoire des durées (Malapani et al., 1998). Dans une tâche de reproduction de durées, il était demandé aux participants de reproduire des durées de 8 ou de 21 secondes, les deux durées étant présentées de manière aléatoire dans la session expérimentale. Sur cette tâche, les patients atteints de la maladie de Parkinson et sans médication surestiment la durée courte (reproductions supérieures à 8 s) et sous-estiment la durée longue (reproductions inférieures à 21 s). Ce phénomène a été nommé « effet de migration », car il évoque l'image d'une migration des deux durées l'une vers l'autre en mémoire.

D'après une revue de littérature (C. Jones & Jahanshahi, 2014), la démonstration d'un effet de la maladie de Parkinson sur les tâches de perception du temps n'est pas systématique et dépend des durées et du contexte expérimental. Plus particulièrement, les tâches d'estimation temporelle perceptives présentent un pattern comportemental particulier chez les patients Parkinsoniens. Par contre, dans les tâches faisant appel à une composante motrice (telle que la reproduction de durées), ce sont plutôt les durées courtes dont le traitement est impacté chez ces patients. Toutefois, les données issues de la neuroimagerie mettent en évidence un rôle bien plus équivoque des ganglions de la base dans la perception du temps (Coull et al., 2011).

1.1.3. Études de neuroimagerie

Les données issues des études de neuroimagerie indiquent que les ganglions de la base sont presque toujours davantage activés dans une tâche d'estimation temporelle relativement à une tâche contrôle (Coull et al., 2011). Cette observation semble indépendante du contexte, dans la mesure où ces structures sont retrouvées, que le participant ait à traiter des durées inférieures à la seconde ou supérieures à la seconde (Jahanshahi, Jones, Dirnberger, & Frith, 2006), et que les durées soient présentées dans la modalité auditive ou dans la modalité visuelle (Shih, Kuo, Yeh, Tzeng, & Hsieh, 2009). De plus, certaines études ont cherché à dissocier les processus associés aux activations cérébrales en présentant des paires de durées, pour lesquelles les participants devaient dire laquelle était la plus longue (Harrington et al., 2004; Rao, Mayer, & Harrington, 2001). Les résultats ont montré que les ganglions de la base étaient activés pendant la première durée, à un moment où le processus de comparaison n'est pas mis en œuvre, ce qui amène à penser que ce groupe de structures est impliquée dans l'encodage et/ou la mémorisation de la durée. Pris ensemble, ces résultats plaident en faveur d'une implication centrale des ganglions de la base dans le traitement temporel, lesquels sous-tendraient une fonction d'horloge interne supramodale et indépendante du contexte (Coull et al., 2011).

Coull et al. (2011) ont rapporté sur une carte cérébrale l'ensemble des activations striatales observées dans la littérature qu'ils ont analysé dans la perception du temps explicite (Figure 11). Il ressort une spécialisation fonctionnelle au sein de cette structure dans le traitement temporel. Il ressort de cela que c'est plutôt le striatum dorsal qui est

activé par l'estimation temporelle. De plus, les tâches motrices engagent des régions latérales et caudales tandis que les régions plus médianes et rostrales sont recrutées dans les tâches perceptives.

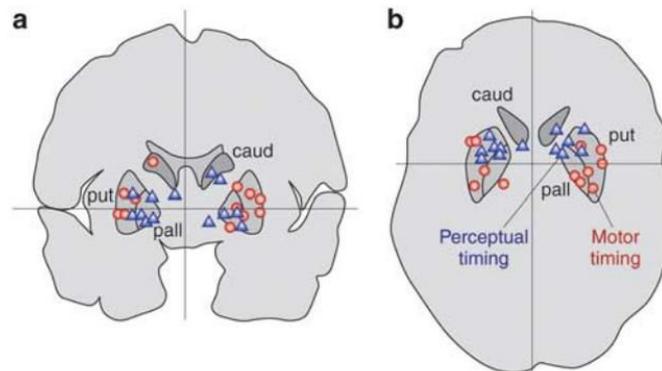


Figure 11 : Répartition des foci d'activation du striatum répertorié dans la littérature par Coull, Cheng et Meck (2011) dans des tâches d'estimation temporelle perceptive (bleu) et motrice (rouge)

1.2. L'aire motrice supplémentaire

1.2.1. Études de neuroimagerie

Certaines méta-analyses réalisées sur les études de neuroimagerie sur la perception du temps ont identifié l'aire motrice supplémentaire comme une région clé du traitement d'une durée. Ainsi, 41 études ayant analysé l'ensemble du cerveau ont été analysées (Wiener et al., 2010). Les activations rapportées dans ces articles ont ensuite été catégorisées en fonction de la durée (en dessous ou au-dessus d'une seconde) et en fonction de la réponse (motrice ou perceptive). Seuls les voxels associés à l'AMS et au gyrus frontal inférieur droit sont significativement associés au traitement temporel dans les quatre situations possibles que permet cette analyse. Une autre méta-analyse a permis de dissocier fonctionnellement deux sous-régions de l'AMS : la préAMS et l'AMS propre (Schwartz, Rothermich, & Kotz, 2012). En compilant les données issues de 42 expériences menées avec une IRMf, les auteurs ont démontré que la préAMS tendait à être activée par le traitement temporel perceptif, non séquentiel (durées qui ne sont pas présentées sous forme de rythme) et portant sur des durées de plus d'une seconde. À l'inverse, l'AMS propre est plutôt recrutée par le traitement temporel moteur, séquentiel et portant sur des durées de moins d'une seconde. Toutefois, les auteurs pointent un chevauchement dans les zones d'activations

associées à ces deux patterns, laissant penser que la traditionnelle opposition entre timing perceptif et timing moteur (Coull et al., 2011) nécessite d'être affinée. Un accent particulier est aussi porté sur le fait que l'AMS fonctionne en lien avec d'autres structures, notamment les ganglions de la base, dans des circuits fronto-striataux que nous développerons dans la partie suivante.

La fonction de l'AMS dans le traitement temporel est habituellement associée à l'étape de l'horloge interne. Dans une tâche de bissection de durées allant de 400 ms à 1600 ms (Tipples, Brattan, & Johnston, 2013), l'activité de cette région est d'autant plus grande que la durée présentée est longue. De plus, la propension à surestimer les durées de l'expérience ; mesurée par une diminution du point de bissection ; est corrélée avec le degré d'activation de l'AMS. Ces deux observations indiquent que l'AMS est plutôt impliquée dans le processus d'accumulation d'informations temporelles. Une autre étude confirme cette conclusion, en dissociant les traitements liés à l'encodage et ceux liés à la comparaison de durées (Wencil, Coslett, Aguirre, & Chatterjee, 2010). Dans cette expérience, les participants sont confrontés à des paires de durées et doivent dire quelle durée présentée était la plus longue. Lors de la présentation de la première durée, le processus de comparaison ne peut pas encore avoir lieu, puisque celui-ci nécessite de comparer cette durée avec l'intervalle à venir. Dans ce cas, les activités de l'AMS, du cortex frontal inférieur gauche et de la région temporale supérieure sont corrélées avec la première durée. Ce résultat confirme le rôle de l'AMS dans l'encodage temporel, mais aussi que ce processus repose sur un réseau de régions cérébrales.

1.2.2. Études électrophysiologiques

Des enregistrements électrophysiologiques intracérébraux menés chez deux singes ont permis de conforter la fonction d'intégration temporelle de l'AMS (Merchant, Harrington, et al., 2013; Merchant, Zarco, Pérez, Prado, & Bartolo, 2011). Dans une première phase, les sujets effectuaient un tapement synchronisé avec un stimulus rythmique. Après avoir été présenté quatre fois, le stimulus était enlevé et le participant devait continuer la séquence. Des électrodes intracrâniennes ont été posées sur l'AMS et ont révélé différentes formes d'activités grimpantes, désignant l'augmentation progressive du taux de décharge des neurones au fil du temps. Considérons l'intervalle délimité par deux tapements. Certaines

cellules, dites motrices (Figure 12a) ou d'estimation relative du temps (Figure 12b), déchargeaient en anticipation de la fin de l'intervalle. Les cellules motrices présentaient une activité rampante commençant 400 ms avant le deuxième tapement, tandis que la même activité chez les cellules d'estimation temporelle relative débutait d'autant plus tôt que l'intervalle entre deux tapements est long. D'autres cellules, appelées d'estimation absolue du temps (Figure 12c) ou accumulatrices (Figure 12d) montraient une activité synchronisée sur le début de l'intervalle, sous la forme d'une activité rampante croissante puis décroissante. La durée de cette activité chez les neurones d'estimation absolue du temps était d'autant plus longue que l'intervalle à produire était long. Les cellules accumulatrices présentaient un profil différent : le pic de l'activité rampante était d'autant plus ample et tardif que la durée entre deux tapements était longue. Ces résultats mettent en exergue la sensibilité des neurones de l'AMS au temps d'une part, mais ils montrent aussi que ces cellules codent le temps différemment d'autre part.

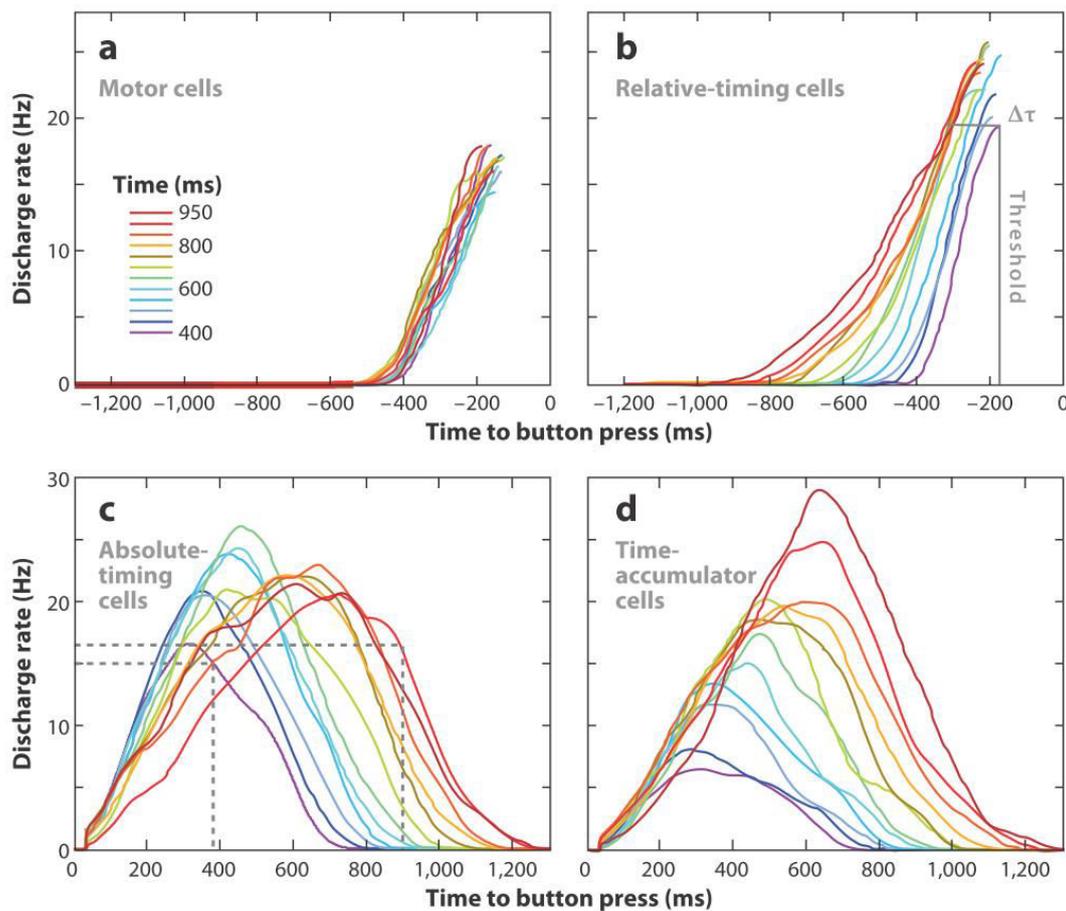


Figure 12 : Évolution du taux de décharge de quatre groupes de neurones de l'AMS entre deux tapements dans la tâche de synchronisation-continuation. Adapté de Merchant et al. (2013). Les cellules motrices (a) et d'estimation temporelle relative (b) déchargent en prévision du prochain tapement. À l'inverse, les cellules

d'estimation temporelle absolue (c) et les cellules accumulatrices de temps présentent un taux de décharge qui dépend du temps écoulé depuis le précédent tapement.

L'inconvénient de cette démonstration était la mesure de la dynamique des neurones moteurs dans une tâche d'estimation temporelle motrice. Par conséquent, l'encodage apparent du temps par ces cellules pourrait être plus impliqué dans le traitement moteur que dans le traitement temporel (Merchant, Harrington, et al., 2013). Dans une étude ultérieure, il a été montré que les cellules du cortex prémoteur médial semblent encoder l'information temporelle de manière plus abstraite (Merchant, Pérez, Zarco, & Gámez, 2013). L'expérience, réalisée sur deux singes sur lesquels des électrodes intracrâniennes ont été posées sur l'AMS, consistait à faire une tâche de synchronisation/continuation, identique à l'expérience de Merchant et al. (2011) et une tâche de reproduction d'intervalles. Les stimulations sous-tendant les durées étaient présentées dans la modalité visuelle ou dans la modalité auditive et les durées étaient les mêmes dans les deux tâches : 450, 650, 850 ou 1000 ms. Les auteurs ont mis en évidence une réponse sélective de certains neurones à une durée en particulier. Concrètement, ces neurones présentaient un taux de décharge plus élevé en réponse à un intervalle temporel précis plutôt qu'aux autres, ce qui suggère que le cortex prémoteur médial est une région dans laquelle les intervalles sont représentés et où des durées spécifiques sont codées par des cellules qui sont spécialisées pour celles-ci. Cette conclusion est confortée par le fait que la réponse sélective de ces neurones est constante dans les tâches de reproduction et de synchronisation/continuation, mais aussi que la durée à reproduire soit présentée initialement dans la modalité visuelle ou auditive. Autrement dit, la réponse des cellules de l'AMS semble indépendante du contexte et encode une quantité abstraite de temps.

Par conséquent, les études électrophysiologiques indiquent que les neurones de l'AMS encodent le temps de différentes manières et présentent également une préférence pour des durées précises, indépendamment de la tâche réalisée ou de la modalité sensorielle du stimulus sous-tendant les durées à reproduire. Toutefois, la littérature rapporte que l'AMS, le cortex préfrontal et les ganglions de la base sont associés à l'estimation explicite des durées (Coull et al., 2011). Par conséquent, une boucle fronto-striatale semble à l'œuvre dans la perception du temps.

1.3. La boucle cortico-striatale : le modèle de fréquence de battement striatal (SBF)

L'implication d'une boucle cortico-striato-thalamo-corticale dans l'estimation temporelle semble aujourd'hui bien établie (Coull, Cotti, & Vidal, 2016; Harrington & Jahanshahi, 2016; Merchant & Yarrow, 2016). De plus, comme nous venons de le voir, les ganglions de la base et l'AMS sont des structures qui sont pratiquement toujours mises en lien avec l'estimation temporelle et semblent donc jouer un rôle fondamental dans la perception du temps. Il est donc envisageable que ces structures, qui entretiennent des liens anatomiques, puissent être le substrat neuronal de l'horloge interne. Dans cette optique, le modèle SBF a été mis au point pour proposer une implémentation neurobiologique de cette horloge basée sur les boucles cortico-striatales (Matell & Meck, 2004).

Les neurones épineux moyens du striatum, dotés chacun de 10 000 à 30 000 épines dendritiques, sont des cellules qui intègrent les signaux d'un très grand nombre de sources corticales, chacune ayant sa propre périodicité. D'après le modèle SBF, la phase de l'ensemble des neurones corticaux, à un instant donné, pourrait être un marqueur du temps pouvant être lu par les cellules striatales, lesquelles seraient donc des détecteurs de coïncidence d'activité corticale associée à un instant donné (Figure 13). Lorsqu'une durée à estimer commence, la phase des neurones corticaux oscillatoires serait synchronisée par une décharge dopaminergique ayant pour source l'aire tegmentale ventrale. Puisque les neurones corticaux ont une périodicité différente, ils se désynchroniseraient. Les neurones striataux auraient pour fonction de décharger lors de l'apparition d'un pattern oscillatoire associé à la fin de la durée, lequel aurait fait l'objet d'une potentialisation dopaminergique à long terme. Plus précisément, les neurones dopaminergiques de la SNpc déchargeraient sur les neurones épineux moyens au début et à la fin de l'intervalle dans l'optique de favoriser la potentialisation à long terme et de disposer de « marqueurs » temporels permettant d'identifier le début de l'évènement et la détection du pattern d'activité corticale coïncidente avec la durée recherchée.

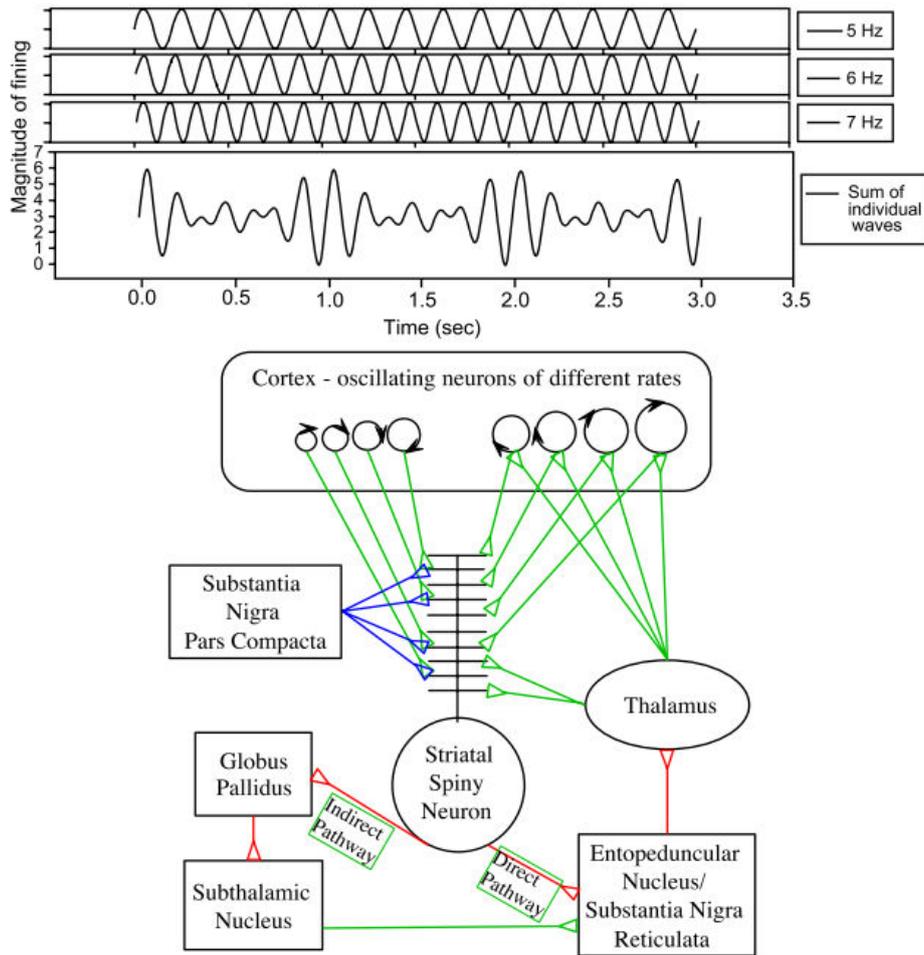


Figure 13 : Représentation schématique du modèle de fréquence de battement striatal de Matell et Meck (2004). Les voies excitatrices sont en vert, celles qui sont inhibitrices sont en rouge. Les influences dopaminergiques de la SNpc sur le striatum sont représentées en bleu.

L'intérêt principal du modèle SBF est de fournir une implémentation neuronale du codage de l'information temporelle. Si la temporalité de l'activité nerveuse peut fournir une information temporelle au cerveau, celle-ci est limitée aux durées extrêmement brèves des dynamiques neuronales (jusqu'à plusieurs dizaines de millisecondes). La force du modèle SBF est de proposer que le temps à des échelles de temps supérieures soit plutôt codé par la dynamique de réseaux neuronaux entiers et que celle-ci soit détectée par des neurones intégrateurs. Par ce mécanisme, le cerveau aurait la capacité de coder des durées beaucoup plus longues, au moins à l'échelle des centaines de millisecondes.

2. Les aires neuronales interagissant avec le circuit central

2.1. Les durées courtes et les durées longues

Une revue de littérature du début des années 2000 a souligné l'implication de réseaux neuronaux différents selon que les participants traitent des durées courtes, inférieures à la seconde, ou des durées longues, supérieures à la seconde (Lewis & Miall, 2003a). Les durées courtes seraient davantage associées au système moteur, incluant l'hémisphère cérébelleux droit, le cortex prémoteur et l'AMS. De plus, l'estimation des durées courtes requiert régulièrement l'activation d'aires temporales, associées à l'imagerie auditive. À l'inverse, les durées longues impliquent des régions corticales préfrontales et pariétales connues pour avoir un rôle dans la mémoire de travail et l'attention, respectivement. En conclusion, cette étude indique que le traitement temporel diffère selon la durée à traiter. D'un côté, une durée inférieure à la seconde est traitée automatiquement à travers l'activité neuronale du système moteur. D'un autre côté, une durée supérieure à la seconde implique un système d'horloge plus flexible, mais temporaire, car étant basé sur des modules de traitement préfrontaux non spécialisés.

Lewis & Miall (2006) ont par la suite développé l'idée que le cortex préfrontal dorsolatéral puisse sous-tendre une fonction d'horloge avec les mêmes neurones qui sont impliqués dans la mémoire de travail. Les auteurs s'appuient sur plusieurs arguments : les fonctions d'estimation temporelle et de mémoire de travail recrutent la même région préfrontale dorsolatérale, dont l'activité est modulée par la manipulation des projections dopaminergiques de la voie mésocorticale. De plus, dans des tâches de perception du temps comme de mémoire de travail, les neurones préfrontaux présentent une activité qui augmente lentement dans le temps (activité rampante), modulée par la dopamine.

D'un point de vue anatomique, il apparaît également des spécificités cérébrales pour le traitement des durées courtes et des durées longues (Hayashi, Kantele, Walsh, Carlson, & Kanai, 2014). Il a été demandé à des participants de faire une tâche de discrimination temporelle de durées de moins d'une seconde (durée standard : 700 ms) ou de plus d'une seconde (durée standard : 3,5 s). Les stimuli étaient présentés par paire et les sujets devaient indiquer quel stimulus durait le plus longtemps. À partir des données de cette tâche, les auteurs ont déterminé la fraction de Weber, une mesure de la sensibilité

temporelle. Ils ont ensuite cherché une corrélation entre cette variable comportementale et le volume de matière grise de différentes régions cérébrales. Une corrélation négative entre le volume de matière grise du cervelet antérieur et la fraction de Weber a été démontrée dans la condition d'estimation de durées courtes, confirmant l'implication de régions motrices dans le traitement de ce type de durées. Par contre, la condition de discrimination de durées longues a permis de mettre en exergue une corrélation positive entre le volume de matière grise du cortex pariétal inférieur et la fraction de Weber. Cela indique que de meilleures performances comportementales sont associées à un cortex pariétal inférieur moins volumineux. Étant donné le rôle attentionnel du cortex pariétal, les auteurs proposent que la diminution du volume de cette région soit associée à une meilleure capacité à focaliser son attention sur la durée et à maintenir l'information en mémoire de travail.

S'il est maintenant accepté que des réseaux neuronaux différents sous-tendent le traitement des durées courtes et des durées longues, il a été montré que les durées d'environ une seconde recrutent les deux systèmes de traitement, et que cette activation est modulée par la durée présentée à l'essai précédent (Murai & Yotsumoto, 2016). Les participants devaient reproduire une durée de 400 ms, d'une seconde ou de 2,5 secondes. Comme le montrent les études précédentes, la reproduction de la durée 400 ms recrutait préférentiellement des régions motrices (cortex moteur, AMS) et celle de la durée 2500 ms activait plutôt les régions de traitement cognitivement contrôlé : aires frontales, pariétales et temporales. L'intérêt de cette expérience est de montrer l'activation cérébrale observée lors de la reproduction de la durée d'une seconde, à la limite entre les durées courtes et les durées longues. Les résultats mettent en exergue une influence de la durée des essais précédents. Si la durée précédente était une durée courte, alors la reproduction de la durée de 1000 ms activait préférentiellement les réseaux sous-tendant le traitement des durées courtes (aire précentrale droite). À l'inverse, lorsqu'une durée longue précédait la reproduction de 1000 ms, alors cette dernière évoquait une activation du cortex pariétal inférieur droit, associé au traitement cognitivement contrôlé des durées longues. Par conséquent, en plus de confirmer l'existence de deux systèmes de traitement des durées, cette étude pointe que le traitement d'intervalles situés à la limite des durées inférieures et supérieures à la seconde peut recruter le système moteur comme le système de traitement cognitivement contrôlé, en fonction de la durée présentée à l'essai précédent. Cela met en

exergue un effet d'adaptation du cerveau, lequel traite la durée en fonction du contexte local. Cette expérience montre aussi qu'il n'y a pas de limite fixe et rigide entre d'un côté un traitement automatique de la durée et d'un autre côté un traitement cognitif.

Il est à noter qu'une étude purement comportementale basée sur une analyse factorielle confirmatoire confirme la dissociation de traitement entre durées courtes et durées longues (Rammsayer & Troche, 2014a). Les participants devaient faire une tâche de généralisation temporelle avec des durées courtes (durée standard = 75 ms) ou des durées longues (durée standard = 1000 ms). Pour mesurer la performance comportementale, les auteurs ont calculé la part que représente la fréquence de réponses « standard » suite à la présentation de la durée standard comparativement à l'ensemble des réponses « standard » sur l'ensemble des durées présentées. Un autre paradigme utilisé est une tâche de discrimination de paires de durées avec une base temporelle de 50 ms ou de 1000 ms. Dans cette tâche, les durées pouvaient être délimitées par deux brèves stimulations sensorielles pour 50 ms ou par une stimulation sensorielle sous-tendant l'ensemble de la durée pour 50 ms et pour 1000 ms. Les performances dans ce paradigme ont été définies en calculant le seuil différentiel (la moitié de l'intervalle interquartile) dans chaque condition. Au total, cinq tâches d'estimation temporelle ont ainsi été passées par les sujets, et les expérimentateurs ont soumis les performances à une analyse factorielle confirmatoire. En confrontant un modèle avec une seule variable latente (estimation temporelle reposant sur un mécanisme unique) et un autre avec deux variables latentes, il est apparu que ce dernier modèle rendait mieux compte des données, conformément à l'hypothèse de mécanismes différents pour les durées courtes et pour les durées longues. Cependant, les deux variables latentes présentent 77 % de variance commune, indiquant l'existence possible d'un facteur latent de second ordre modulant les deux variables latentes mises en évidence. Par conséquent, il apparaît de cette analyse l'existence d'un système de traitement de durées courtes et d'un autre dédié aux durées longues, mais aussi qu'il existe un facteur supra-ordonné qui contrôle les systèmes dédiés en fonction de la durée.

2.2. Les régions préfrontales

2.2.1. Description anatomique et fonctionnelle

Le cortex préfrontal constitue la partie la plus étendue du lobe frontal et se situe en avant des régions motrices et prémotrices (AMS et préAMS). Chez l'homme, trois grandes régions peuvent être identifiées (Figure 14) : le cortex préfrontal latéral (divisé en sections dorsolatérales et ventrolatérales), le cortex préfrontal médian et cingulaire, puis le cortex préfrontal orbital (ou inférieur) (Fuster, 2002).

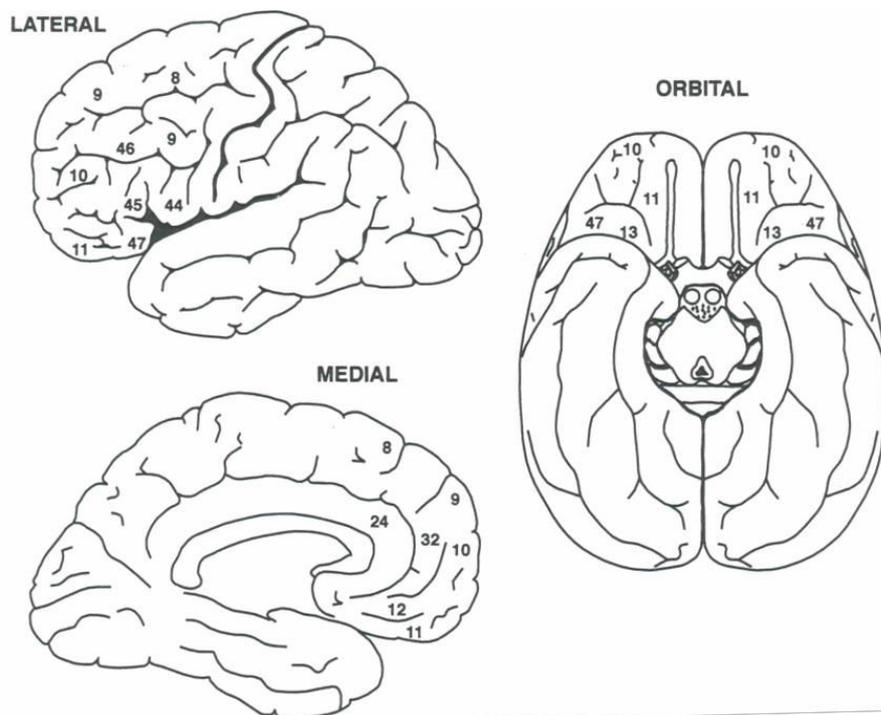


Figure 14 : Régions préfrontales latérales, orbitales et médianes sur le cerveau humain (adapté de Fuster, 2002).

Fortement interconnecté avec le reste de l'encéphale, le cortex préfrontal est une région associative hétéromodale impliquée dans les fonctions cognitives de haut niveau telles que la mémoire de travail et ses fonctions exécutives ou encore la planification et la prise de décision. Les données issues de la neuropsychologie ont permis de décrire les fonctions associées aux trois grandes régions du cortex préfrontal (Fuster, 2001). Ainsi, une lésion du cortex préfrontal orbital entraîne une atteinte de la personnalité. Les personnes sont désinhibées, impulsives, moins respectueuses des codes sociaux. Une atteinte de cette aire a aussi pour conséquence un désordre attentionnel, caractérisé par une difficulté à résister à l'interférence. La destruction de la partie médiane du cortex préfrontal évoque des

symptômes un peu différents. Les patients ont des difficultés à initier les mouvements et la parole, sont apathiques, désintéressés par leur environnement et sont incapables de concentrer leur attention sur une tâche. Enfin, une atteinte de la partie latérale du cortex préfrontal a plutôt pour conséquence de provoquer des difficultés à formuler et à planifier des séquences d'actions. Par conséquent, cette région joue un rôle fondamental dans l'organisation et l'exécution du comportement, de la parole et du raisonnement, toutes ces fonctions reposant sur l'établissement d'une séquence mentale d'actions à mettre en œuvre.

2.2.2. Implication dans la perception du temps

Des études neuropsychologiques ont permis de montrer la dépendance de la perception du temps vis-à-vis de l'intégrité du cortex préfrontal (Harrington, Haaland, & Knight, 1998; Mangels, Ivry, & Shimizu, 1998). Ces expériences ont mis en évidence que des patients présentant une lésion préfrontale avaient plus de difficultés à discriminer deux durées supérieures à la seconde que des sujets sains. Toutefois, ces auteurs ont aussi mis en exergue la même difficulté dans une tâche de discrimination de fréquences de tonalités : lorsque l'intervalle entre les deux tonalités augmentait, les participants avaient plus de mal à différencier les sons. De plus, dans une expérience additionnelle, les auteurs ont montré que les patients préfrontaux avaient du mal à initier par eux-mêmes des stratégies permettant de traiter plus efficacement des durées longues. En effet, lorsque la durée était découpée en une série de tonalités, les performances étaient améliorées uniquement chez les sujets préfrontaux lorsqu'on leur donnait explicitement comme consigne de compter les tonalités pour aider à différencier les durées. L'ensemble de ces résultats confirment bien l'importance du cortex préfrontal dans la perception du temps, mais cette étude met aussi en exergue que cette région sous-tend plutôt des fonctions de mémoire de travail nécessaires pour traiter les durées.

Les données de neuroimagerie ont aussi apporté des informations sur le rôle du cortex préfrontal. Dans ce cadre, une série d'expériences a permis de montrer que les étapes d'encodage et de comparaison d'une durée sont associées à des aires cérébrales différentes (Coull, Nazarian, & Vidal, 2008; Harrington et al., 2004; Harrington, Zimbelman, Hinton, & Rao, 2010; Rao et al., 2001). Ce type de protocole a permis de pointer l'implication d'aires

cérébrales sous-tendant les fonctions cognitives de haut niveau dans l'estimation temporelle. Pour dissocier les étapes de traitement, les auteurs demandent aux participants de discriminer une paire de durées et enregistrent des séquences IRMf en réponse à la première durée (encodage) et à la seconde durée (comparaison).

De cette manière, Rao et al. (2001) ont demandé à leurs participants de déterminer si, dans une paire d'intervalles délimités par deux tonalités, le deuxième intervalle était plus court ou plus long que le premier. Deux tâches contrôles ont été utilisées. Dans une tâche de discrimination de tonalités, les participants devaient indiquer si la dernière tonalité était d'une fréquence plus ou moins élevée que les trois premières. Dans la deuxième tâche contrôle, les sujets devaient simplement appuyer sur un bouton suite à la présentation des deux intervalles fixes, délimités par deux tonalités identiques. Les auteurs ont pointé une activation particulière du cortex préfrontal dorsolatéral (DLPFC) droit durant la phase de comparaison des durées, ce qui concorde avec le rôle attribué à cette région dans la manipulation de l'information en mémoire de travail. Toutefois, une activation similaire était retrouvée dans le DLPFC gauche lors de la discrimination de tonalités comparativement à la tâche contrôle, ce qui met en évidence à la fois un caractère général à l'activation préfrontale (implication dans la décision) et spécifique du fait de la latéralisation de l'activation en fonction de la caractéristique traitée.

D'un point de vue plus fonctionnel, le DLPFC droit a été associé à un processus de surveillance des entrées sensorielles en fonction des entrées temporellement attendues. Dans un paradigme de période de préparation à intervalle fixe ou variable, les participants doivent répondre le plus vite possible à un stimulus impératif précédé d'un stimulus avertisseur. Lorsque la durée entre les deux stimuli (période de préparation) est variable, le temps de réaction en réponse au stimulus avertisseur est d'autant plus rapide que l'intervalle séparant les deux stimulations est grand (Los, 2010). Cet effet est connu pour être la manifestation de l'implémentation de la fonction de hasard (Nobre, Correa, & Coull, 2007), qui détermine la probabilité qu'un événement (le stimulus impératif) survienne sachant qu'il n'a pas encore eu lieu. Cette probabilité augmente à mesure que le temps passe et nécessite de surveiller les entrées sensorielles pour améliorer au mieux la préparation motrice en réponse à l'évènement. La diminution du temps de réaction lors de l'allongement de la période de préparation est corrélée avec l'activité du DLPFC droit,

indiquant que cette aire est impliquée dans la mise à jour continue des attentes concernant la survenue du stimulus impératif en fonction du temps écoulé depuis le stimulus avertisseur (Vallesi, McIntosh, Shallice, & Stuss, 2009). Si cette région est sensible à la période de préparation, il s'agit dans ce cas d'une sensibilité implicite au temps entre deux stimuli (Coull & Nobre, 2008). Toutefois, il a été proposé que des régions sensibles implicitement au temps puissent être recrutées dans l'estimation explicite des durées (MacDonald & Meck, 2004). Ainsi, le DLPFC droit serait activé dans l'optique de mettre à jour les représentations temporelles en fonction du temps. À mesure que l'intervalle s'écoule, le cortex préfrontal utiliserait les signaux sensoriels pour déterminer si la durée est terminée et pour mettre à jour en temps réel la comparaison entre la durée en cours et la durée de référence mémorisée (Coull et al., 2011).

Des enregistrements intracérébraux de neurones unitaires du cortex préfrontal chez le singe concordent avec l'idée que ces cellules puissent encoder le temps (Genovesio & Tsujimoto, 2014). Dans une étude (Genovesio, Tsujimoto, & Wise, 2009), les neurones préfrontaux ont été enregistrés pendant que l'animal faisait une tâche de discrimination temporelle. Deux stimuli de durée variable étaient présentés de manière séquentielle : un carré rouge et un cercle bleu. Après le second stimulus, un écran faisant apparaître les deux stimuli incitait le singe à indiquer lequel avait eu la durée la plus longue. Les auteurs ont observé que des sous-populations de neurones préfrontaux codaient la durée relative des deux stimulations de différentes manières. Ainsi, certaines cellules déchargeaient selon que le premier ou le second stimulus durait le plus longtemps, selon que le stimulus rouge ou le stimulus bleu a duré le plus longtemps et, plus rarement, en fonction de la différence entre les deux durées. Ces résultats indiquent que les neurones préfrontaux sont impliqués dans la comparaison puisqu'ils déchargent différemment en fonction de la différence (basée sur une comparaison) entre les deux durées. Ce type de travaux amène à penser que le cortex préfrontal joue un rôle spécifique dans le traitement temporel, notamment dans l'étape de comparaison.

Toutefois, d'autres auteurs ont proposé une explication fonctionnelle alternative à l'activité préfrontale durant une tâche de discrimination temporelle (Radua, Pozo, Gómez, Guillen-Grima, & Ortuño, 2014). En effectuant une méta-analyse portant sur les données de la neuroimagerie à propos de la discrimination temporelle d'une part, et portant sur les aires

recrutées lorsqu'un effort cognitif est nécessaire d'autre part, il a été montré que la perception du temps et les fonctions exécutives partageraient les mêmes bases anatomiques (Radua et al., 2014). Ils ont inclus dans leur analyse 89 articles ; 54 portant sur des effets de difficulté de la tâche et manipulant donc l'effort cognitif à fournir pour effectuer la tâche et 35 portant sur la perception du temps. Un groupe de régions, dont le DLPFC, davantage activé en condition difficile dans une tâche non temporelle était aussi retrouvé dans les activations associées à la perception du temps. Selon les auteurs, il est possible que les régions retrouvées dans la perception du temps et dans l'effort cognitif sous-tendent des fonctions communes telles que maintenir l'attention dans le temps, maintenir l'information en mémoire de travail, prendre une décision ou préparer une réponse motrice. Par conséquent, si l'activité préfrontale sous-tend des processus spécifiques au traitement temporel tels que la comparaison de durées, les populations neuronales de cette région sont aussi recrutées à la fois lorsqu'il est nécessaire de porter une décision sur des durées et lorsqu'il faut faire un effort cognitif. Autrement dit, dans une tâche de perception du temps, le cortex préfrontal pourrait sous-tendre des fonctions spécifiques et des fonctions cognitives plus générales.

2.3. Les régions pariétales

2.3.1. Description anatomique et fonctionnelle

Le lobe pariétal est une région corticale située dans le quart supérieur de l'arrière du cerveau (Houdé, Mazoyer, & Tzourio-Mazoyer, 2002). Habituellement, deux principales régions sont identifiées : le cortex somatosensoriel (S1) et le cortex pariétal postérieur. Des sous-régions ont aussi été isolées. Sur la face externe se trouvent les gyri post-centraux, supramarginal, angulaire, pariétal postérieur ainsi que les lobules pariétaux supérieurs et inférieurs. Sur la face interne, le lobe pariétal ne comprend qu'une seule région : le précuneus.

Les régions pariétales sont, comme le cortex préfrontal, associatives et fortement connectées avec d'autres aires cérébrales. Par conséquent, elles sous-tendent un nombre important de fonctions, notamment sensorielles pour le cortex somatosensoriel, attentionnelles (Behrmann, Geng, & Shomstein, 2004), motrices (Culham & Valyear, 2006),

visuo-spatiales (Husain & Nachev, 2007) et numériques (Dehaene, Piazza, Pinel, & Cohen, 2003) pour le cortex pariétal postérieur.

2.3.2. Implication dans la perception du temps

Des données neuropsychologiques pointent l'implication du cortex pariétal dans le traitement temporel (Harrington et al., 1998). Dans cette expérience, les participants devaient effectuer une tâche de discrimination temporelle et un paradigme de discrimination de fréquence de tonalités auditives. Les participants avaient une lésion dans l'hémisphère gauche, dans l'hémisphère droit, ou bien n'avaient pas de lésion. Il ressort de cette étude que les patients ayant des difficultés à accomplir le paradigme de discrimination temporelle présentaient une lésion de l'hémisphère droit. En pratiquant une analyse de conjonction des lésions, les auteurs ont pu déterminer que les patients ayant une lésion de l'hémisphère droit présentaient tous une lésion des cortex préfrontaux latéraux, prémoteurs et pariétaux inférieurs. Par conséquent, les auteurs sont arrivés à la conclusion de l'existence d'un réseau fronto-pariétal droit impliqué dans l'estimation temporelle. En confrontant leurs données à la littérature, ils ont aussi associé le cortex préfrontal et le cortex pariétal inférieur droit à des opérations de mémoire de travail et d'attention portant sur des durées, respectivement.

L'étude menée par Rao et al. (2001), avec l'IRMf, a aussi mis en évidence une activité pariétale droite durant la phase d'encodage du premier intervalle d'une paire de durées à discriminer, conjointement à l'activité du circuit fronto-striatal. Étant donné le rôle connu du lobe pariétal dans les fonctions attentionnelles, les auteurs en ont déduit que l'activité pariétale droite reflète une focalisation de l'attention sur la dimension temporelle du stimulus pour permettre l'encodage de la durée. Dans une étude ultérieure de la même équipe (Harrington et al., 2004), les activations enregistrées dans un protocole similaire ont été mises en lien avec des indices comportementaux de la performance temporelle. Pendant la phase d'encodage (activations évoquées en réponse à la première durée), ils ont retrouvé une activité pariétale inférieure droite, accompagnée d'une activation du noyau caudé droit et du cervelet gauche. Toutes ces activités étaient corrélées avec le coefficient de variation des réponses temporelles, mesurant la sensibilité de la durée, confirmant le rôle de ces régions dans l'encodage des intervalles. Les auteurs proposent que l'activation pariétale

inférieure droite soit plus spécifiquement associée à une modulation attentionnelle du départ et de l'arrêt du processus d'accumulation d'impulsions émises par l'horloge interne.

Un autre moyen de mettre en évidence le rôle attentionnel du cortex pariétal inférieur a consisté à contraster les activations entre deux tâches de discrimination, l'une temporelle et l'autre de couleurs, dans deux conditions (Livesey, Wall, & Smith, 2007). Dans la première condition, la tâche temporelle était plus facile que la tâche de discrimination de couleurs, tandis que dans la seconde condition, c'était l'inverse. Les auteurs ont montré que l'activité du cortex pariétal inférieur, de l'AMS et du cortex préfrontal était plus élevée dans la tâche de discrimination difficile, que celle-ci porte sur des durées ou sur des couleurs. Ceci démontre une implication non spécifique de ces régions dans le traitement temporel, notamment attentionnelle dans le cas du cortex pariétal inférieur.

Si le cortex pariétal postérieur droit a été associé à des processus attentionnels dans l'estimation explicite des durées, le cortex pariétal postérieur gauche semble recruté par des processus d'attente implicite d'une durée (Coull et al., 2011). Dans une expérience récente (Coull et al., 2016), des participants ont effectué une tâche de temps de réaction indicé. Ils devaient répondre le plus vite possible à l'apparition d'un stimulus cible. Préalablement, un stimulus indice était présenté, lequel pouvait (condition temporelle) ou non (condition neutre) donner une information sur le moment d'occurrence du stimulus cible. Les sujets répondaient plus rapidement dans la condition temporelle que dans la condition neutre, indiquant qu'ils utilisaient bien le stimulus indice pour prédire l'apparition du stimulus cible. De plus, dans la condition neutre, le temps de réaction était d'autant plus court que l'intervalle entre le stimulus indice (non informatif) et le stimulus cible était long, mettant en exergue la capacité à déterminer que plus le temps passe, plus un événement a de chances de survenir sachant qu'il n'est pas encore arrivé. L'analyse des données IRMf a révélé d'une part que l'activité du cortex pariétal postérieur gauche était plus grande dans la condition temporelle que dans la condition neutre et, d'autre part, que cette région était d'autant plus recrutée que l'intervalle indice-cible était long dans la condition neutre. Cela veut dire que cette région est impliquée dans l'implémentation des attentes temporelles, que celles-ci soient induites par l'environnement, c'est à dire évoquées par un indice externe, ou par l'encodage de la fonction de hasard.

3. Conclusion

La revue effectuée sur les bases neuronales de la perception du temps met en exergue des activités cérébrales étendues. Certaines régions cérébrales sont presque toujours associées aux paradigmes temporels, que ce soit avec des études neuropsychologiques, de neuroimagerie ou d'enregistrement cellulaires. C'est le cas de l'AMS et des ganglions de la base, qui forment un réseau fronto-striatal dont il a été proposé qu'il sous-tende le cœur du traitement temporel. Mais en fonction du contexte, une constellation d'autres aires cérébrales sont activées, selon que le participant traite implicitement ou explicitement les durées, qu'il traite des durées courtes ou longues. Les cortex préfrontaux et pariétaux font partie de ces régions. Si le rôle du cortex préfrontal semble à la fois spécifique au traitement temporel et plus général, à travers des processus de mémoire de travail et de fonctions exécutives, le cortex pariétal sous-tendrait plutôt des fonctions attentionnelles, bien que des études d'enregistrements cellulaires ont montré une sensibilité temporelle des neurones pariétaux.

Bien que ces résultats soient éclairants sur les aspects neuronaux de la perception du temps, leur intérêt principal reste dans la localisation des fonctions (neuropsychologie, neuroimagerie). De plus, les enregistrements cellulaires de neurones dans diverses régions sont effectués chez l'animal et non chez l'homme. La méthode des potentiels évoqués est une technique électrophysiologique d'enregistrement de l'activité électrique non invasive, permettant une analyse plus dynamique du traitement temporel chez l'homme. Dans le chapitre suivant seront abordées les ondes évoquées et étudiées dans la recherche sur la perception du temps.

CHAPITRE 3 :

Les potentiels évoqués dans la perception du temps

Les potentiels évoqués correspondent à l'activité électrique du cerveau enregistrée sur le scalp en réponse à un évènement, généralement le début d'une stimulation (Luck, 2014). Pour les obtenir, il est nécessaire de moyenniser l'électroencéphalogramme (EEG) enregistré en réponse à un grand nombre de présentations du stimulus dans le but d'isoler les activités électriques associées au traitement de l'évènement. Un potentiel évoqué est composé d'une succession de déflexions, les composantes, caractérisées par leur polarité, leur latence et leur topographie.

La perception du temps étant une activité dynamique par nature, les potentiels évoqués (PE) sont une technique très adaptée à son étude, du fait de la résolution temporelle de l'ordre de la milliseconde des PE. La variation contingente négative (VCN) est sans nul doute la composante qui a reçu le plus d'attention, bien que d'autres déflexions aient aussi été étudiées, comme la LPCt et la P300.

1. La variation contingente négative (VCN)

La variation contingente négative (VCN) est une composante lente négative observée au niveau des électrodes frontocentrales initialement dans des tâches à temps de réaction indicé (Walter, Cooper, Aldridge, Mccallum, & Winter, 1964). Dans ce type de protocole, des paires de stimuli sont présentées au sujet, comprenant un stimulus avertisseur et un stimulus impératif. Le stimulus avertisseur indique au participant la survenue prochaine du stimulus impératif. La VCN n'apparaît que lorsque le sujet a pour consigne de répondre le plus vite possible à l'apparition du stimulus impératif. Cette composante apparaît suite au

complexe triphasique ; une succession de trois composantes associées au traitement perceptif ; et se présente sous la forme d'une augmentation graduelle de la négativité frontocentrale, jusqu'au moment de la réponse, puis retourne à la ligne de base. Par conséquent, la VCN serait un indice de l'anticipation du stimulus impératif.

D'autres types de stimulations permettent le développement de la VCN : l'apparition et la disparition d'un stimulus continu (Campbell, Herzig, & Jashmidi, 2009; Ng, Tobin, & Penney, 2011; Pfeuty, Ragot, & Pouthas, 2005), deux stimuli démarquant le début et la fin d'une durée « vide » (Macar & Vitton, 1982), le temps entre l'apparition d'un stimulus et le moment où il entre en contact avec une barre présente à l'écran (Masaki, Sommer, Takasawa, & Yamazaki, 2012), la période entre le stimulus impératif et le feedback (Brunia, 2004; van Boxtel & Böcker, 2004).

La VCN est une onde composée de plusieurs composantes (Pouthas & Macar, 2005). Dans un paradigme classique de temps de réaction indicé avec un intervalle interstimulus de 4 secondes, Rohrbaugh, Syndulko & Lindsley (1976) ont montré la présence de deux sous-composantes dans la VCN se développant entre le stimulus avertisseur et le stimulus impératif (Figure 15). Une onde négative précoce apparaît au niveau frontal et présente une amplitude qui augmente au fil du temps. Elle apparaît liée au traitement du stimulus avertisseur. Une deuxième onde négative apparaît au niveau pariétal tardivement, juste avant la survenue du stimulus impératif. Les auteurs ont montré que l'amplitude de cette sous-composante tardive était liée au temps de réaction. Par conséquent, cette onde serait liée à la préparation motrice. Par la suite, ces deux sous-composantes ont été nommées VCNi pour désigner la composante précoce et VCNt pour la composante tardive (Birbaumer, Elbert, Canavan, & Rockstroh, 1990). Il est nécessaire que l'intervalle interstimulus soit suffisamment grand pour pouvoir dissocier ces deux composantes (environ 3 secondes). Dans le cas contraire, les deux se chevauchent.

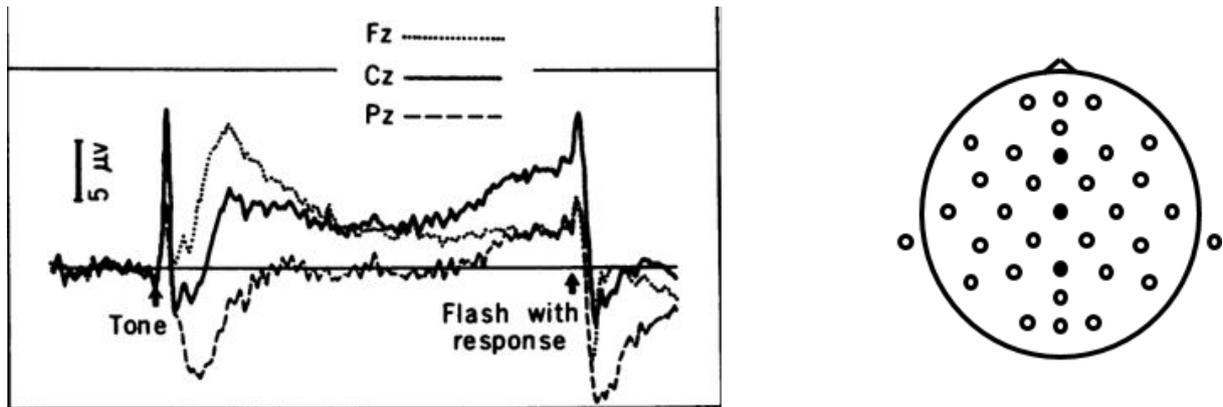


Figure 15: VCN obtenue par Rohrbaugh, Syndulko & Lindsay (1976) dans un paradigme de temps de réaction indicé. Le signal obtenu au niveau frontal présente un pic précoce et celui enregistré au niveau central un pic tardif.

Van Boxtel & Brunia (1994) ont montré qu'une composante motrice et une composante non motrice participent à la VCNT. Dans une tâche de temps de réaction indicé, les participants devaient maîtriser la vitesse de leur réponse. Trois stimuli étaient présentés aux sujets : un stimulus avertisseur (sous la forme d'un son) qui ne donnait pas d'information sur la vitesse de réponse à donner, une LED verte (S1) apparaissait en même temps et était allumée pendant 4 secondes. La fin de l'illumination de la LED constituait S2. Le sujet donnait alors sa réponse rapide ou lente. Une indication était donnée aux sujets sur la vitesse de contraction à fournir soit durant S1 (condition « préindicée »), soit lors de S2 (condition « choix »), soit une seconde après le stimulus avertisseur non indicatif. Une condition où il n'y avait pas cette indication était aussi présente, dans laquelle les expérimentateurs disaient aux sujets quelle vitesse ils devaient fournir au début d'un bloc de réponse (condition « simple »). Ainsi, dans la condition « choix », les sujets n'avaient pas encore d'information sur la vitesse de réponse, ils attendaient le stimulus. Dans les conditions « simple » et « préindicée », ils savaient à l'avance quelle vitesse fournir et ils n'avaient donc qu'à préparer leur réponse. Les auteurs ont observé que la VCNT était plus ample dans la condition « choix » que dans les deux autres conditions. Cela veut dire qu'en plus de la préparation motrice, la composante reflète l'anticipation de l'instruction de réponse, une composante non motrice. Les auteurs nomment cette onde la « négativité précédant le stimulus » (SPN). Cette composante est aussi présente avant l'apparition de S1, alors même qu'aucune réponse motrice n'est requise. Par conséquent, les auteurs concluent que la VCNT

est constituée d'une composante liée à la préparation motrice et d'une composante liée à l'anticipation du stimulus.

Selon Macar & Besson (1985), il y aurait aussi une composante liée au traitement temporel dans la VCN. Étant donné que cette onde est observée entre un stimulus avertisseur (S1) et un stimulus impératif (S2), il est fort probable qu'il y ait un changement de potentiel lent qui « enjambe » l'intervalle S1-S2, reflétant la relation temporelle et probabilistique entre les deux stimuli. Macar & Besson (1985) ont donc demandé à des sujets de participer à 4 paradigmes, reposant tous sur une durée vide de 4 secondes délimitée par deux stimuli brefs (S1 et S2) ou par S1 et la réponse du sujet. Les sujets devaient juger l'intensité de S2 par rapport à S1 (tâche de jugement d'intensité), répondre le plus vite possible à S2 (tâche de temps de réaction), produire une durée de 4 secondes à partir de S1 (tâche de production temporelle) ou reproduire l'intervalle S1-S2 (tâche de reproduction temporelle). Les auteurs ont montré que la tâche qui évoquait la VCN la plus ample était le paradigme de reproduction temporelle. Cependant, la tâche de production temporelle n'évoquait pas d'augmentation particulière de la négativité de l'onde. Selon les auteurs, l'absence d'augmentation de négativité serait due à la consigne, dans laquelle les expérimentateurs fournissaient une étiquette verbale de la durée à produire : « vous devez produire 4 secondes ». Dans ce cas, les sujets compteraient. Dans la tâche de reproduction, aucune étiquette verbale n'est donnée, ce qui n'amènerait pas les sujets à compter explicitement. Les auteurs ont conclu que la VCN pourrait être un indice des processus d'estimation temporels n'impliquant pas l'utilisation de concepts temporels abstraits.

La VCN est donc une onde constituée de multiples composantes dont certaines ont été identifiées. Nous allons par la suite présenter les travaux qui ont cherché à mieux cerner l'implication de la VCN dans les mécanismes du traitement de l'information temporelle et en retour à mieux comprendre ce type de traitement. Deux principaux indices de la VCN ont été exploités dans ce but : l'amplitude et la latence/pente de la composante (Ng & Penney, 2014).

1.1. L'amplitude de la VCN : un indice de l'accumulateur temporel ?

Historiquement, l'amplitude de la VCN a été associée au fonctionnement d'un accumulateur neuronal similaire à l'accumulateur que postule la théorie du temps scalaire (Gibbon et al., 1984).

La première étude à avoir montré ce lien est celle menée par Macar, Vidal & Casini (1999). Les auteurs ont eu recours à une tâche de production temporelle dans laquelle les participants produisaient une durée de 2500 ms. Les productions étaient ensuite classées en 3 catégories : productions trop courtes (2200-2400 ms), correctes (2400-2600 ms) et trop longues (2600-2800 ms). En analysant les potentiels évoqués par chacun de ces trois types de productions, les auteurs ont montré que la VCN frontale était d'autant plus ample que la durée reproduite était longue (Figure 16). Les auteurs ont enregistré leurs signaux avec la méthode dite du « Laplacien de surface » qui permet d'obtenir un signal peu sensible aux sources profondes et reflétant essentiellement les sources neuronales radiales. Cette technique permet d'améliorer la résolution spatiale des potentiels évoqués. Ainsi, Macar, Vidal & Casini (1999) ont montré que l'amplitude de la VCN était maximale au niveau des électrodes frontocentrales, au-dessus de l'AMS. Selon Birbaumer et al. (1990), la négativité observée au niveau des potentiels évoqués reflète la dépolarisation simultanée de larges assemblées des dendrites de neurones pyramidaux. Plus la négativité serait élevée, plus le nombre de neurones dépolarisés serait important. Étant donné que la VCN mise en évidence par Macar, Vidal & Casini (1999) présente une augmentation graduelle de la négativité en fonction du temps, les auteurs ont proposé qu'elle reflète une accumulation neuronale d'informations temporelles. Plus le temps passe, plus le nombre de neurones pyramidaux dépolarisés est important, ce qui correspond à une équivalence neuronale de l'augmentation graduelle du nombre d'impulsions émises par l'horloge interne dans l'accumulateur. Par conséquent, les auteurs concluent que l'amplitude de la VCN est un indice de l'accumulation d'informations temporelles dans l'AMS.

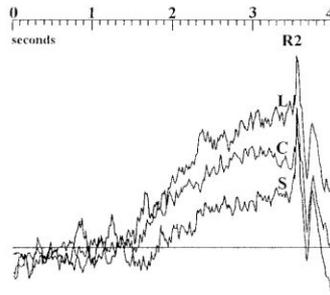


Figure 16: VCN obtenue par Macar, Vidal & Casini (1999) dans leur tâche de reproduction d'une durée de 2,5 s. Les signaux obtenus pour les reproductions trop courtes, correctes ou trop longues sont désignés respectivement par les lettres S, C et L.

Le lien entre durée psychologique et VCN a été reproduit avec des durées courtes (autour de 500 ms), présentées dans la modalité auditive (Bendixen, Grimm, & Schröger, 2005). Des durées comprises entre 400 et 600 ms étaient présentées et les sujets devaient dire si la tonalité était plus courte ou plus longue que la durée standard. Les signaux évoqués par les durées 480 et 520 ms ont été moyennés et ont été classés en deux catégories : les essais où le sujet indiquait que la durée était plus courte que la durée standard et ceux où il affirmait qu'elle était plus longue. Premièrement, les auteurs ont répliqué l'effet de Macar, Vidal & Casini (1999) : la VCN était plus ample lorsque la durée était perçue plus longue plutôt que plus courte que la durée standard. Deuxièmement, ils ont observé que cet effet était présent de manière précoce sur l'onde N1. Cela indique que les sujets déployaient davantage de ressources attentionnelles sur le traitement auditif initial de la stimulation qui sous-tend la durée lorsque la durée est jugée plus longue que la durée standard.

La VCN serait une manifestation électrophysiologique de l'accumulation de l'information temporelle. Une étude menée par Macar & Vidal (2002) a cherché à déterminer si le lien entre l'amplitude de la VCN et la durée reproduite apparaît durant l'apprentissage, c'est-à-dire durant la formation de la trace mnésique de la durée ou n'est observable qu'après qu'une représentation mnésique de la durée soit consolidée. Les sujets devaient produire une durée de 2,5 s. Dans la première condition, un feedback était présenté aux sujets à chaque essai, leur indiquant si leur réponse était trop courte (1,4-2,4 s), correcte (2,4-2,6 s) ou trop longue (2,6-3,6 s). Il s'agit de la condition dans laquelle les sujets doivent apprendre la durée. Dans la deuxième condition, aucun feedback n'était donné aux sujets. Ils devaient donc réaliser la tâche en utilisant leur représentation en mémoire de la durée à produire. Les auteurs ont ensuite calculé un signal moyen dans le cas

d'une production trop courte, égale ou trop longue par rapport à 2,5 s. Dans un premier temps, ils ont utilisé des fenêtres temporelles objectives : les durées trop courtes étaient des durées de 2,2 à 2,4 s, les durées correctement produites devaient être entre 2,4 et 2,6 s et les durées trop longues devaient être comprises entre 2,6 et 2,8 s. Les auteurs n'ont pas retrouvé de lien entre amplitude de la VCN et durée produite. En explorant les données comportementales, ils ont observé qu'une importante variabilité interindividuelle était présente dans la condition 2. Certains sujets avaient tendance à surestimer la durée à produire et d'autres à la sous-estimer. Macar & Vidal ont donc créé des fenêtres de production subjectives, c'est-à-dire qu'elles étaient calculées sur la base des données individuelles. Par exemple, si un sujet produisait majoritairement des durées comprises entre 2,6 et 2,8 s, cette gamme de durées était considérée comme la fenêtre de production correcte. Puis les auteurs définissaient des fenêtres de production trop courtes et trop longues à partir de cette nouvelle référence. De cette manière, Macar & Vidal ont montré que la VCN était d'autant plus ample que la production était longue dans la condition 2. Par conséquent, le lien entre amplitude de la VCN et durée produite n'apparaît que lorsqu'une trace mnésique de la durée à produire est consolidée en mémoire. Les auteurs concluent que l'AMS, la région qui générerait la VCN, sous-tendrait la consolidation de la mémoire temporelle à partir de l'accumulation d'informations temporelles nécessaires à l'encodage.

L'implication de la mémoire dans l'amplitude de la VCN a été confirmée par une étude manipulant la durée entre la présentation d'un intervalle et sa reproduction (Mochizuki, Takeuchi, Masaki, Takasawa, & Yamazaki, 2005). Deux durées pouvaient être présentées aux sujets : 2700 ms ou 3000 ms. Les sujets devaient attendre soit 3000 ms, soit 9000 ms pour reproduire la durée initialement présentée. Les auteurs ont mis en évidence que la VCN était significativement plus ample en réponse à un intervalle durée-reproduction de 9000 ms plutôt que de 3000 ms. Pour Mochizuki et ses collaborateurs, un intervalle de 9000 ms est trop long pour maintenir en mémoire la durée à reproduire. Par conséquent, des ressources attentionnelles seraient requises pour reconstruire la représentation de la durée qui s'est détériorée. Par conséquent, l'augmentation de l'amplitude de la VCN lorsque l'intervalle durée-reproduction est de 9000 ms refléterait l'allocation de ressources attentionnelles pour mettre en place un processus de traitement en mémoire.

Bien que les études qui viennent d'être présentées indiquent que l'amplitude de la VCN est un indice direct du traitement temporel, des données publiées plus récemment nuancent cette conclusion. Ainsi, Kononowicz & van Rijn (2011) ont mené une expérience similaire à celle de Macar, Vidal & Casini (1999). Ils ont demandé à des sujets de produire une durée de 2.5 secondes et ont classé les réponses des sujets en trois classes : productions trop courtes, productions correctes et productions trop longues. Contrairement à ce qu'ont observé Macar, Vidal & Casini (1999), les auteurs n'ont pas retrouvé une augmentation de l'amplitude de la VCN en fonction de la durée produite. Par contre, ils ont mis en évidence un effet d'habituation : l'amplitude de la VCN diminuait au fur et à mesure de l'expérience. Surpris par ce résultat, les auteurs ont reproduit l'expérience en utilisant des paramètres aussi proches que possible de ceux de Macar, Vidal & Casini (1999). Cette fois, il n'y avait pas d'effet de la longueur de la production ni d'effet d'habituation. Les auteurs ont complété leur traitement en effectuant une analyse basée sur des modèles à effets linéaires mixés permettant de mesurer l'effet de la longueur de la production et de l'effet d'habituation essai par essai. Cette analyse permet aussi de mesurer l'interaction entre ces deux facteurs. L'effet de l'habituation s'est révélé significatif, mais pas celui de la longueur de la production. De plus, l'ajout d'une interaction entre les deux facteurs n'a pas amélioré la valeur prédictive du modèle à effets linéaires mixés. Cette étude est donc en désaccord avec celle de Macar, Vidal & Casini et semble remettre en question le lien direct entre l'amplitude de la VCN et le traitement temporel en faveur d'un lien plus indirect. Kononowicz & van Rijn ont proposé que l'activité de l'AMS qui sous-tend la VCN reflète davantage un processus de décision qu'un simple mécanisme d'accumulation d'information temporelle. En effet, certains travaux modélisent la décision temporelle par un processus de dérive diffusion en temps réel. Autrement dit, la VCN pourrait refléter l'accumulation d'informations sensorielles jusqu'à ce qu'un seuil de décision (matérialisant le fait que suffisamment d'informations ont été accumulées pour se décider) soit franchi (Balci & Simen, 2014).

Le lien entre l'amplitude de la VCN et l'accumulateur temporel a aussi été mis à mal lors de l'exploration des potentiels évoqués dans une tâche de bissection (Ng et al., 2011). Les sujets devaient catégoriser un ensemble de durées comprises entre 800 ms et 3200 ms comme étant plus proches d'une durée standard courte (800 ms) ou d'une durée standard longue (3200 ms) préalablement apprises. Pour les durées présentées les plus longues (2540

et 3200 ms), la négativité de la VCN augmentait jusqu'à la durée standard courte (800 ms) puis atteignait un plateau qui durait jusqu'à la moyenne géométrique de la distribution des durées (1600 ms) puis le signal retournait à la ligne de base. La morphologie de la VCN ne correspondait pas à un mécanisme d'accumulation d'informations temporelles, mais plutôt à un mécanisme de comparaison dynamique, reposant sur au moins deux indices temporels : la durée standard courte et la moyenne géométrique de la distribution des durées. Cette conclusion est corroborée par l'analyse des réponses « standard court » et « standard long » pour les durées intermédiaires (1270, 1600 et 2016 ms). En effet, la VCN évoquée au niveau frontocentral et pariétocentral ne se différenciait pas significativement pour les deux réponses possibles, excepté pour une fenêtre temporelle entre 850 ms et 1100 ms, pendant laquelle la réponse « standard court » évoquait une VCN plus ample que la réponse « standard long ». Par conséquent, Ng et ses collaborateurs mettent en évidence un effet inverse à celui observé par Macar, Vidal & Casini (1999).

Dans une tâche de généralisation temporelle avec une durée standard de 2200 ms et des durées de comparaison allant de 1600 ms à 2928 ms, Kononowicz & van Rijn (2014) ont montré que la VCN ne reflétait pas une activité neuronale en lien direct avec le traitement temporel. Étant donné que les durées étaient présentées sous la forme d'intervalles délimités par deux stimuli brefs, le stimulus marquant la fin de la durée évoque un complexe d'ondes précoces N1P2 lié au traitement sensoriel. L'amplitude pic à pic du complexe ainsi que la latence de la P2 sont sensibles à la durée présentée. L'amplitude pic à pic était d'autant plus ample que l'écart entre la durée présentée et la durée standard était grand. Selon les auteurs, cet effet pourrait être la manifestation d'un signal d'erreur de prédiction. D'après la théorie du codage prédictif (Friston, 2005), le cerveau génère constamment des attentes sur les entrées sensorielles dans le but d'économiser les ressources allouées au traitement des myriades d'informations sensorielles qui lui parviennent à chaque instant. Ces attentes sont donc des prédictions et d'après cette théorie, le cerveau ne traite que les informations qui ne sont pas conformes à ces prédictions, suite à la génération de signaux d'erreurs. Rapportée à la tâche de Kononowicz & van Rijn (2014), cela voudrait dire que les sujets prédisent qu'à chaque essai la durée standard va être présentée. Plus la durée affichée est différente de cette durée de référence, plus l'erreur de prédiction est grande et donc plus le complexe d'ondes N1P2 est ample. Les auteurs notent également que la P2 est

d'autant plus précoce que la durée présentée est longue. Encore une fois, cet effet est probablement piloté par les attentes du sujet. Plus la durée présentée est longue, plus le sujet attend la fin de celle-ci et est donc préparé à traiter le stimulus marquant la fin de la durée. La diminution de la latence de la P2 en fonction de la durée représenterait donc une accélération du traitement sensoriel du stimulus marquant la fin de la durée. Les auteurs n'ont pas mis en évidence de différence d'amplitude de la VCN entre les différentes durées. Par contre, le pic de la composante survenait avant que ne se soit écoulée la durée standard pour les durées plus longues que celle-ci. Une dernière analyse basée sur un modèle de régression indique que l'amplitude de la N1P2 est un meilleur prédicteur de la performance temporelle que la VCN. La conclusion pour les auteurs est donc que non seulement, le traitement temporel est toujours en cours une fois la durée terminée, mais aussi que la VCN explique moins bien les performances temporelles que la N1P2. Il est donc peu probable que l'amplitude de la VCN ne reflète directement un processus de traitement de l'information temporelle tel que l'accumulateur.

Dans une autre étude, Kononowicz, Sander & van Rijn (2015) ont voulu évaluer le rôle de la VCN et de sa contrepartie magnétique enregistrée au moyen de la MEG, la VCM (Variation Contingente Magnétique), dans un paradigme de reproduction temporelle. Dans cette tâche, les sujets devaient reproduire une durée de 2, 3 ou 4 s présentée juste avant. Les auteurs ont pu montrer la présence d'une VCN frontocentrale lors de l'encodage et lors de la reproduction. Par contre, il ne semblait pas y avoir de VCM. Une augmentation progressive de la négativité ; aussi appelée négativité « grimpante » ; était bien présente durant la reproduction dans le signal synchronisé à partir du début de la reproduction, mais les auteurs montrent que cette onde serait plutôt un pré-MMF (champ magnétique prémouvement). Bien que le pré-MMF et la VCN reflètent tous les deux des processus de préparation, les différences observées entre les deux signaux suggèrent que l'EEG et la MEG en capturent des aspects différents. Une deuxième analyse révèle que la VCN lors de la reproduction de 2 s était plus ample que la VCN lors de la reproduction de 3 et de 4 s. De plus, à l'aide d'un modèle de régression, les auteurs ont montré une corrélation négative entre l'amplitude de la VCN et la durée reproduite. Autrement dit, plus les sujets sont préparés à répondre, plus vite ils répondent et plus ample est la composante. Ces résultats confortent l'interprétation selon laquelle l'amplitude de la VCN ne reflète pas l'activité de

l'accumulateur temporel, mais serait plutôt un indice des processus de préparation (Kononowicz & van Rijn, 2011; van Rijn, Kononowicz, Meck, Ng, & Penney, 2011). Ces effets sont observables dès le début de la reproduction, puisque la VCNi lors de la reproduction de la durée 2 s est aussi plus ample que celle évoquée par la reproduction de 3 et 4 s. Cette mobilisation précoce des ressources, en fonction de la durée reproduite, suggère que le sujet se prépare dès le début de la reproduction à répondre vite. Toutefois, la préparation seule n'explique peut-être pas les résultats observés. Il a été montré dans des études précédentes que l'attente peut être affectée par une diminution de la précision du signal d'estimation temporelle à mesure que la durée s'écoule. La conséquence serait une diminution de l'amplitude de la VCN. D'après cette explication basée sur l'attente plutôt que sur la préparation, la VCNi serait plus ample lors de la reproduction de 2 s, car le sujet s'attend à ce que le signal d'estimation temporelle interne survienne rapidement : l'attente de ce signal est plus élevée au départ de la reproduction. En conclusion, l'étude de Kononowicz, Sander & van Rijn (2015) montre deux choses. D'une part les données EEG et MEG fournissent des informations différentes sur les processus de préparation motrice en jeu dans la reproduction d'une durée. D'autre part, conformément à des études précédentes, les auteurs concluent que l'amplitude de la VCN n'est pas en lien avec l'activité de l'accumulateur, mais plutôt avec les processus de préparation et d'attente de la réponse.

1.2. La latence de pic et la pente de la VCN : indice de processus mnésiques et décisionnels

La communauté scientifique s'est assez rapidement aperçue que le décours temporel de la VCN pourrait être en lien avec l'estimation temporelle. Dans une tâche de reproduction de durées de 800, 900 et 1000 ms, Ruchkin, McCalley & Glaser (1977) ont observé la présence d'une VCN dont le pic précédait la réponse motrice délimitant la fin de la reproduction. Par exemple, la reproduction médiane de la durée 800 ms était de 794 ms ou 802 ms selon les sujets analysés. En estimant qu'il y a 87 ms de délai entre l'envoi de l'ordre moteur par le cortex et l'apparition d'une activité EMG (activité musculaire enregistrée avec un électromyogramme) et qu'un délai supplémentaire de 42 ms est nécessaire pour que l'appui sur le bouton (marquant la fin de la reproduction) soit effectif après le début du signal EMG, les auteurs en concluent que l'émission de l'ordre moteur devait survenir autour

de 665 ms. Le pic de la VCN apparaissait avec une latence de 630 ms. Par conséquent, le pic de la VCN pourrait sous-tendre la formation du jugement temporel suivi de l'envoi de l'ordre moteur vers 665 ms.

La VCN observée dans des protocoles où l'estimation temporelle est explicitement en jeu semble présenter des particularités par rapport à la même composante observée dans la tâche de temps de réaction différé classique. Dans le premier cas, le pic apparaît avant la fin de la production ou reproduction d'une durée, dans le deuxième cas, le pic survient au moment d'apparition du stimulus impératif. La question se pose de savoir si cette différence traduit l'implication d'un mécanisme commun aux deux tâches à des moments différents, comme la préparation motrice, ou si elle reflète l'implication de deux mécanismes différents. Pour répondre à cette problématique, Macar & Vitton (1982) ont eu recours à une tâche de discrimination temporelle pour étudier la VCN. De cette manière, les sujets n'avaient pas à préparer temporellement leur réponse motrice, diminuant l'influence des mécanismes moteurs dans la détermination des ondes composant la VCN. Les participants de l'expérience étaient confrontés à des couples de durées. La première durée était de 5 s (durée standard) et était séparée d'une deuxième durée de 4.5, 5 ou 5.5 s par un intervalle interstimulus de 3 s. Les sujets devaient dire si les deux durées étaient égales ou non juste après la deuxième durée ou après un délai suivant celle-ci (délai de réponse postposée). Lors de l'intervalle interstimulus et durant le délai de réponse postposée, une VCN classique a été observée par Macar & Vitton (1982). Il s'agissait d'une augmentation progressive de la négativité jusqu'à l'apparition de la deuxième durée ou du signal indiquant que la réponse pouvait être donnée. Selon les auteurs, il s'agissait bien d'une onde reflétant l'attente d'un événement. Par contre, durant la première et la seconde durée, le pic de la VCN apparaissait avant la fin du stimulus et laissait place à une résolution précoce et lente. Le pic de la VCN survenait ainsi typiquement entre 1.5 et 3 s après le début de l'intervalle, alors que la stimulation durait entre 4.5 et 5.5 s. Ce pattern ne reflète pas un processus moteur puisqu'il aurait été observé durant l'intervalle interstimulus et durant le délai de réponse postposée. Par conséquent, Macar & Vitton (1982) en ont conclu que la résolution précoce de la VCN pendant un intervalle temporel est un marqueur du traitement de l'information temporelle.

Au cours des années 2000, de nouvelles études se sont penchées sur le pic de la VCN dans les paradigmes d'estimation temporelle. Macar & Vidal (2003) ont voulu trouver des

traces neuronales des étapes de mémoire et de décision du traitement temporel avec les potentiels évoqués. Ils ont fait passer à des sujets un paradigme de généralisation temporelle avec une durée standard de 2000 ms et des durées de comparaison de 1250 à 3125 ms. Les durées étaient présentées dans la modalité visuelle ou tactile. Lorsque les durées étaient plus courtes que la durée standard (2000 ms), le pic de la VCN était atteint à la fin de la durée présentée puis le signal retournait à la ligne de base. À l'inverse, lorsque la durée était plus longue que la durée standard, le pic de la VCN était toujours atteint à 2000 ms puis le signal retournait à la ligne de base (Figure 17). Selon Macar & Vidal, ces résultats indiquent que le pic de la VCN centropariétale reflète l'implémentation neuronale des mécanismes décisionnels. Le pic de la VCN indiquerait la fin du processus de comparaison. Si la durée est courte, la fin du stimulus indique qu'il n'est plus nécessaire d'accumuler de l'information temporelle et que la réponse peut être émise. Si la durée est longue, c'est la fin de la remémoration de la durée standard qui indique qu'une réponse peut être évoquée.

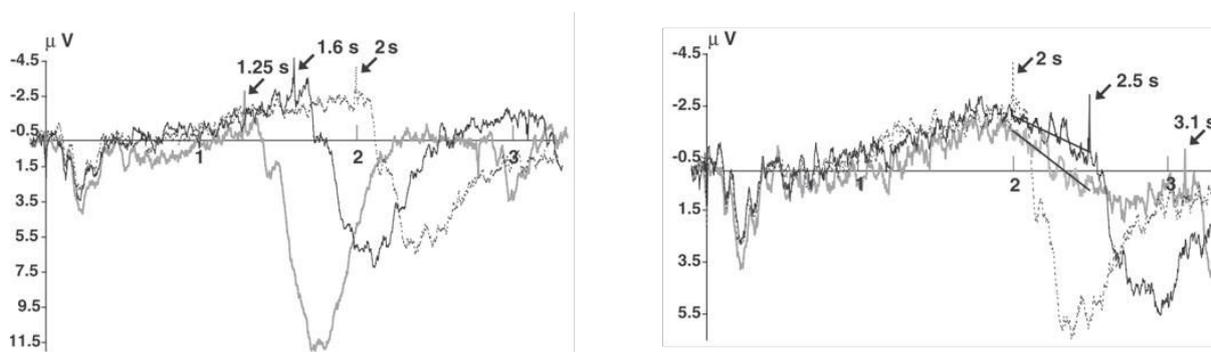


Figure 17: VCN évoquée par le paradigme de généralisation temporelle de Macar & Vidal (2003) avec une durée standard de 2 s et des durées de comparaison de 1,25 à 3,1 s. Les durées courtes sont présentées à gauche, les durées longues à droite. Le pic de la VCN survient à la fin de la durée présentée pour les durées courtes et à la fin de la durée standard pour les durées longues.

Une autre étude publiée la même année complète les résultats de Macar & Vidal (2003) en analysant le pic de la VCN dans les régions frontales (Pfeuty, Ragot, & Pouthas, 2003). Les auteurs ont aussi eu recours à un paradigme de généralisation temporelle, mais cette fois avec la modalité auditive et avec des durées courtes puisque la durée standard était fixée à 700 ms et les durées de comparaison allaient de 490 ms à 910 ms. Sur les aires frontales gauches et centrales, le pic de la VCN était atteint au bout de la durée standard tandis que ce pic survenait à la fin de la durée présentée au niveau des électrodes frontales

droites (Figure 18). Pfeuty, Ragot et Pouthas ont conclu que le pic de la VCN mise en évidence dans l'hémisphère gauche traduit la remémoration de la durée standard. Cette proposition est confortée par la corrélation positive entre le pic de la VCN des aires frontales gauches et médianes d'une part et l'asymétrie du gradient de généralisation d'autre part (une mesure qui indique s'il y a une sous ou une surestimation de la durée standard subjective par rapport à la durée standard objective). Le lien entre le pic de la VCN de l'hémisphère droit et la durée présentée a amené les auteurs à penser que cet indice indexe l'anticipation de la fin du stimulus qui sous-tend la durée. Ainsi, Pfeuty, Ragot et Pouthas ont proposé que la VCN des aires frontales gauches et centrales reflète une opération de mémoire tandis que la VCN des aires frontales droites est un indice d'une opération attentionnelle. Ces deux opérations sont nécessaires pour effectuer la comparaison entre la durée standard et la durée de comparaison.



Figure 18: Latence de pic en fonction de la durée présentée dans l'expérience de Pfeuty, Ragot & Pouthas (2003) pour l'électrode FC5 (hémisphère gauche) et FC6 (hémisphère droit) à droite. Sur FC5, le pic de la VCN survient au bout de la durée standard 700 ms pour les deux durées les plus longues, tandis que sur FC6, le pic de la VCN survient à la fin de la durée présentée pour ces deux mêmes durées.

La morphologie de la VCN sous la forme d'un développement progressif de la négativité ressemble à un certain type d'activités qui est retrouvé dans de nombreuses régions cérébrales : les activités neuronales grimpantes (« climbing neural activity ») (Durstewitz, 2004). Ce type d'activité est notamment observé dans les tâches de mémoire de travail durant l'intervalle séparant un indice d'une cible. Dans ce type de paradigme, le sujet doit maintenir l'information présentée par l'indice pour pouvoir répondre à la cible. Il a été rapporté à l'aide d'enregistrements unitaires une diminution ou une augmentation progressive de l'amplitude du signal évoqué durant l'intervalle interstimulus, de manière similaire à la VCN. Sur le plan fonctionnel, les activités neuronales grimpantes pourraient refléter une forme d'intégration temporelle soit en permettant de fournir une base

neuronale du temps que d'autres neurones n'auraient qu'à « lire » pour anticiper un évènement, soit en codant le temps écoulé depuis la présentation du stimulus indice. La pente de cette activité serait un indice important pour mesurer l'implémentation neuronale de l'intégration temporelle. Ainsi, Leon & Shadlen (2003) ont mesuré l'activité de neurones du cortex pariétal postérieur de macaque dans une tâche de discrimination temporelle. Les sujets devaient indiquer si la durée présentée était plus courte ou plus longue que la durée standard préalablement apprise et qui était soit 314 ms, soit 800 ms. Les neurones présentaient une activité grimpanche dont la pente était plus élevée lorsque la durée standard était courte. La pente de l'activité grimpanche reflète donc la vitesse d'intégration temporelle : plus la durée de référence est courte, plus l'intégration temporelle est rapide et la pente de l'activité neuronale est élevée.

Un pont évident semble se profiler entre la VCN et les activités neuronales grimpanches. Pfeuty, Ragot & Pouthas (2005) ont donc cherché à établir un lien entre ces deux concepts. Ils ont fait passer à des sujets deux tâches de généralisation temporelle. Dans la première, la durée standard était 600 ms et les durées de comparaisons étaient comprises entre 454 ms et 794 ms. Dans la deuxième, la durée standard était fixée à 794 ms et les durées de comparaison comprises entre 600 ms et 1050 ms. Les auteurs se sont intéressés à la durée 794 ms, présente dans les deux conditions. L'amplitude de pic de la VCN était équivalente dans les deux conditions. Par contre, de manière similaire à ce qu'ont observé Leon & Shadlen (2003), la pente de la VCN était plus élevée lorsque la durée standard était 600 ms plutôt que 794 ms. Cela veut dire que la durée standard mémorisée n'aurait pas d'influence sur l'amplitude du pic de la VCN, mais en a une sur sa pente : plus la durée standard est courte, plus la pente est élevée. Pfeuty, Ragot & Pouthas (2005) ont donc directement mis en lien la VCN avec les activités neuronales grimpanches habituellement observées avec des enregistrements unitaires. En conclusion, l'expérience de Pfeuty, Ragot & Pouthas (2005) met en évidence que l'encodage d'une durée implique à la fois l'accumulation d'informations temporelles, mais aussi la vitesse de cette accumulation, laquelle est indiquée par la pente de la VCN.

Depuis ces études, plusieurs travaux ont pointé l'importance des potentiels évoqués après la VCN. Tarantino, Ehrlis, Baehne et al. (2010) ont ainsi montré l'existence d'une onde P150 apparaissant environ 150 ms après la fin d'une durée. Les auteurs ont eu recours à une

tâche de discrimination temporelle dans laquelle les sujets étaient confrontés à des paires de durées. La première durée était 1000 ms, la deuxième était fixée à 800 ms, 1000 ms ou 1200 ms. Les sujets devaient dire si la deuxième durée était différente ou non de la première. Les potentiels évoqués ont révélé que le pic de la VCN survenait juste avant la fin de la durée pour 800 ms et 1000 ms, mais pas pour 1200 ms. Pour la durée la plus longue, le signal revenait déjà à la ligne de base juste avant la fin de la durée, ce qui réplique des résultats précédents montrant que le pic de la VCN reflète la fin de la comparaison temporelle. Lorsque la durée 1200 ms est présentée, les sujets peuvent en effet dire que la durée est différente de la première dès 1000 ms. La conséquence est que le pic de la VCN et le retour du signal à la ligne de base ne reflètent pas la fin de la comparaison pour 800 ms et pour 1000 ms. Les auteurs ont donc exploré le signal évoqué après la fin de la durée et ont identifié une P150 dont la topographie et la latence sont modulées par la durée. La P150 était maximale sur les électrodes centropariétales pour 1200 ms, sur Cz (aires centrales) pour 1000 ms et sur FPz (aires frontopolaires) pour 800 ms. La P150 était aussi plus précoce pour la durée longue (1200 ms) par rapport à la durée courte (800 ms). Les auteurs ont noté également qu'au niveau frontocentral, l'amplitude de la P150 était inversement liée à la durée tandis qu'au niveau pariétocentral, c'était l'inverse. Cela amène les auteurs à penser que cette composante est en lien avec des processus qui traitent la durée absolue de l'intervalle présenté. Quoi qu'il en soit, les auteurs montrent bien que le pic de la VCN n'est pas le seul à pouvoir représenter des mécanismes de traitement temporel.

Ng, Tobin & Penney (2011) ont voulu étudier la manière dont le cerveau catégorise les durées dans une tâche de bissection avec des durées de comparaison allant de 800 ms à 3200 ms, une durée standard courte de 800 ms et une durée standard longue de 3200 ms. Le résultat principal de leur étude est que la VCN présente une topographie particulière dans ce contexte. Pour les durées les plus longues (2540 ms et 3200 ms), l'amplitude de la VCN augmente jusqu'à 800 ms (correspondant à la durée standard courte) puis reste stable jusqu'à la moyenne géométrique de la distribution des durées présentées, à savoir 1600 ms. Enfin la résolution de la VCN suivait entre 1600 ms et 2000 ms (moyenne arithmétique de la distribution). Ces résultats indiquent que les sujets se basent au moins sur deux durées spécifiques pour effectuer la décision de catégorisation : la durée standard courte et la moyenne géométrique de la distribution. Ainsi, dans un premier temps, les sujets

accumulent l'information temporelle correspondant à la remémoration de la durée standard courte, c'est la « montée » de la VCN jusqu'à 800 ms. Dans une deuxième étape, survenant à la moyenne géométrique (1600 ms) la décision de catégorisation est prise. Par conséquent, deux phases apparaissent dans la bissection : la remémoration de la durée standard courte et la prise de décision de catégorisation qui a lieu une fois que la moyenne géométrique des deux durées standards est passée. Ng, Tobin & Penney (2011) ont aussi mis en évidence une corrélation négative entre la pente de la VCN et le PSE. Ce résultat est surprenant, car il va à contre-courant de ce qui est observé dans la littérature. La pente de la VCN est supposée refléter le taux d'accumulation d'information temporelle. Par conséquent, une pente moins élevée correspond à une durée perçue plus courte. Dans la tâche de Ng, Tobin & Penney (2011), l'ensemble des durées devrait être perçues plus courtes ce qui devrait entraîner un raccourcissement du PSE plutôt qu'un allongement en fonction de la pente de la VCN. Les auteurs proposent qu'à certains essais, le taux d'accumulation de la durée encodée soit peu élevé, mais que dans le même temps, cette durée soit comparée avec les durées standards remémorées à un taux d'accumulation plus rapide. Par conséquent, la durée encodée est subjectivement plus longue en comparaison aux durées standard qui sont subjectivement raccourcies.

Une autre étude ajoute du poids au fait que le pic de la VCN est sensible à la mémoire (Wiener & Thompson, 2015). Dans ce travail, les auteurs ont demandé à des sujets de passer une tâche de bissection temporelle avec des durées de comparaison comprises entre 300 ms et 900 ms ainsi qu'une durée standard courte de 300 ms et une durée standard longue de 900 ms. L'élégance de la conception de l'expérience des auteurs a été de manipuler la durée qui précédait chaque intervalle présenté. Ainsi chaque stimulus temporel pouvait être précédé d'une durée comprise entre 300 ms et 900 ms. L'intérêt est de pouvoir explorer l'effet de la représentation mnésique de l'essai précédent sur le traitement temporel. Ainsi, trois types d'analyses pouvaient être réalisées : l'effet de la durée présentée sur le traitement temporel, l'effet de la durée précédente et l'effet de l'écart entre la durée précédente et la durée présentée. La première analyse indique que le pic de la VCN est d'autant plus précoce que la durée présentée est longue et que les sujets répondent vite, ce qui confirme que la VCN est un indice de la représentation en mémoire de la durée qui sert de référence pour la décision : le point de bissection, qui reflète la durée à laquelle les

participants répondent que la durée est longue dans 50% des essais. La seconde analyse révèle que la VCN est d'autant plus ample que la durée présentée à l'essai précédent est longue (Figure 19). Selon les auteurs, cet effet s'explique par le fait qu'une durée précédente longue crée une distorsion du point de bissection en mémoire, lequel devient subjectivement plus long et évoque alors une VCN plus ample. La troisième analyse montre que la VCN est aussi sensible à l'écart entre la durée précédente et la durée en cours. Plus l'écart entre les deux durées est faible, plus la VCN est ample. Cet effet reflète une augmentation de la réponse cérébrale à la répétition de la durée (Figure 20). Pour économiser l'énergie, le cerveau chercherait à prédire les entrées sensorielles pour limiter le traitement aux entrées qui ne sont pas prédites. Pour cela, il chercherait dans des patterns environnementaux qui témoignent d'une stabilité temporelle prévisible. Dans la tâche de bissection, lorsque deux durées successives sont proches, le cerveau générerait une prédiction sur les essais suivants. Cela permettrait au cerveau de réduire la quantité de ressources allouées au traitement de la durée présentée à l'essai « n » en se basant sur la prédiction générée grâce à la durée de l'essai « n-1 ».

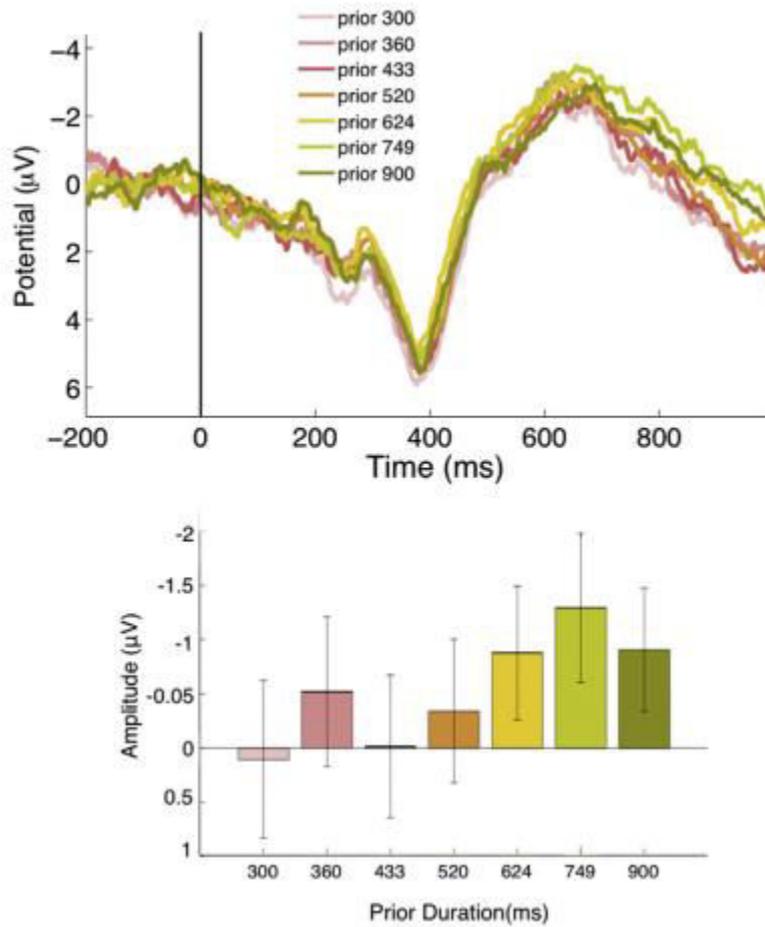


Figure 19: Représentation de l'effet de la durée à l'essai $n-1$ sur la VCN évoquée à l'essai n dans l'expérience de Wiener & Thompson (2015). Il apparaît bien que plus la durée précédente est longue, plus la VCN a tendance à être ample.

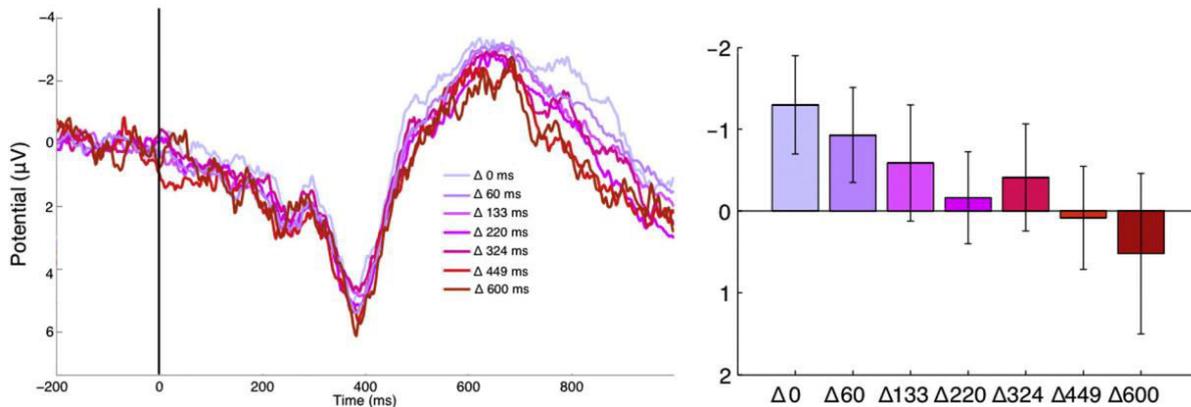


Figure 20: Représentation de l'effet de l'écart temporel entre la durée présentée à l'essai $n-1$ et celle présentée à l'essai n sur la VCN évoquée à l'essai n dans l'expérience de Wiener & Thompson (2015). Cette fois, la VCN est d'autant moins ample que la distance temporelle est élevée.

2. La P300

2.1. Généralités

La P300 est une composante qui a été observée pour la première fois dans une tâche de « devinement » (Sutton, Braren, Zubin, & John, 1965). Des paires de stimuli étaient présentées aux sujets. La consigne était de « deviner la modalité de présentation du deuxième stimulus de la paire (modalité visuelle ou auditive). Dans une condition de « certitude », chaque stimulus indice (le premier stimulus) était toujours apparié avec un stimulus test (le deuxième stimulus) identique : un son ou une image. Dans une autre condition d'« incertitude », il n'y avait pas d'appariement entre le stimulus indice et le stimulus test. Une onde positive dont le pic survenait vers 300 ms était plus ample en condition d'incertitude. Les auteurs ont réalisé une deuxième expérience dans laquelle ils manipulaient le degré d'incertitude. Il s'agissait de deux conditions d'incertitude dans lesquelles le stimulus test était une image dans 1/3 des cas ou un son dans 2/3 des cas d'une part ou l'inverse d'autre part. Dans les deux conditions, l'onde positive tardive (qui sera appelée plus tard la P300) était plus ample lorsque la modalité était rare. Enfin, Sutton et ses collaborateurs ont rapporté une dernière expérience dans laquelle le stimulus test visuel dans 50 % des cas et auditif dans les autres essais. L'onde positive était plus ample lors des essais incorrects que lors des essais corrects. Les auteurs en concluent que les potentiels évoqués sont sensibles à la fois aux caractéristiques physiques des stimuli (probabilité d'apparition), mais aussi à des paramètres psychologiques (degré d'incertitude, rupture des attentes). De plus, il s'agissait d'une démonstration que les composantes tardives démontrent des effets qui ne sont pas sensibles à la modalité sensorielle à l'inverse des composantes sensorielles précoces.

La positivité mise en évidence par l'équipe de Sutton a par la suite été nommée P300. Cette composante est observable dans de nombreux paradigmes expérimentaux. Cependant, la tâche d'oddball est typiquement utilisée pour étudier la composante, car elle permet de manipuler deux facteurs clés qui modulent la P300 : la probabilité et la pertinence du stimulus. Il existe trois variantes du protocole oddball (Polich, 2007). Dans la première, seul un stimulus cible que le sujet doit détecter apparaît de temps en temps, avec aucun autre stimulus présenté. La version la plus commune de l'oddball consiste à présenter une

suite de deux stimuli, l'un standard fréquent et l'autre cible rare. Le sujet doit alors détecter le stimulus qui constitue la cible. La troisième possibilité est de confronter le participant à trois stimuli : un standard fréquent, une cible rare et un distracteur rare. Le sujet doit détecter le stimulus cible (rare et pertinent), mais ne doit pas répondre au stimulus distracteur (rare, mais non pertinent) (Figure 21).

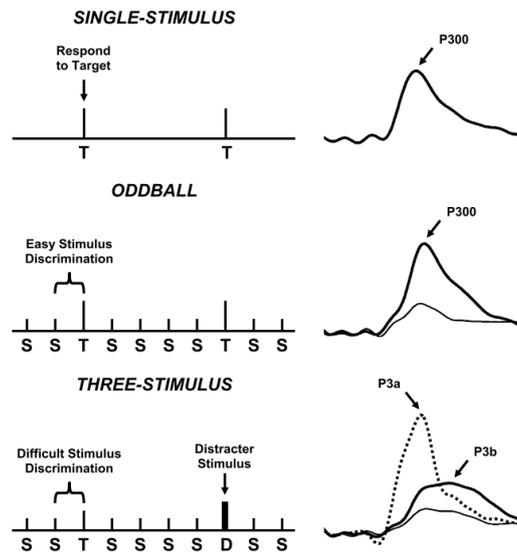


Figure 21: Les différentes versions du protocole oddball (adapté de Polich, 2007)

Tout comme la VCN, la P300 n'est pas une composante unitaire. Deux principales sous-composantes ont été identifiées, chacune indexant des mécanismes différents et sont bien dissociables avec un paradigme oddball à trois stimuli. Dans cette tâche, le stimulus distracteur rare évoque une seule onde, maximale au niveau frontocentral et dénommée la P3a. Par contre, le stimulus cible évoque également une onde un peu plus tardive et centropariétale : la P3b qui constituerait la « vraie » P300. Selon Polich & Criado (2006), ces deux ondes forment le complexe P300 témoignant des opérations cognitives se déroulant lors de la détection d'un stimulus rare. Lorsqu'un tel stimulus est évoqué, une capture automatique de l'attention aurait lieu (indexée par la P3a) qui entraînerait la mise à jour du contexte en mémoire de travail (sous-tendue par la P3b, Donchin & Coles, 1988). Si le stimulus n'est pas pertinent, il y a bien une orientation de l'attention, mais pas de mise à jour de la mémoire de travail.

2.2. L'étude du traitement temporel avec la P300

En mettant en évidence une P300 évoquée par des durées très courtes, Gibbons & Rammsayer (2005) ont pu préciser la spécificité du traitement des durées. Dans une expérience de généralisation temporelle, les sujets devaient comparer une durée standard de 200 ms avec des durées comprises entre 125 ms et 275 ms. Les auteurs ont aussi eu recours à une tâche de généralisation de fréquences sonores dans laquelle les participants devaient confronter la fréquence standard 1000 Hz avec des fréquences allant de 964 Hz à 1036 Hz. Pour pouvoir comparer le traitement des fréquences et le traitement des durées avec exactement les mêmes stimulations, les stimuli variaient dans les deux dimensions : temporelle et fréquence sonore. Le problème avec cette condition est que lorsque les sujets réalisent la tâche dans une dimension perceptive, ils doivent inhiber la dimension non pertinente. Pour cette raison, deux conditions supplémentaires ont été administrées aux sujets dans lesquelles les stimuli variaient uniquement en fonction du temps ou en fonction de la fréquence. Le résultat le plus intéressant de cette étude est la présence de deux composantes, la P300 et la P500, modulées différemment par la durée. La P300 apparaissant au niveau centropariétal était inversement liée à la durée présentée. Elle refléterait l'évaluation de la durée, une première étape du traitement temporel évoquée par l'onset du stimulus, qui serait mobilisée pour les durées qui peuvent être traitées en moins de 300 ms. Lorsque les durées sont plus courtes que la durée standard, l'amplitude de la P300 est maximale, car elles peuvent être évaluées rapidement. Par contre, pour les durées plus longues que la durée standard, il est peu probable qu'elles puissent être évaluées en 300 ms, ce qui se traduit par une quasi-absence de P300. Dans ce cas, ce serait un autre mécanisme qui se chargerait de l'évaluation temporelle. La deuxième composante, la P500 frontocentrale était moins ample en réponse à la durée standard qu'aux durées plus courtes ou plus longues. Il s'agirait d'une P3a qui est différée dans le temps. Bien que cette composante soit évoquée typiquement en 300 ms, le fait que les durées soient en moyenne de 200 ms et soient donc évaluées avec du retard différerait la latence de la composante. Étant donné que la P3a est sensible à la violation des attentes perceptives, Gibbons & Rammsayer (2005) pensent que la composante indexe un mécanisme de décision temporelle évoqué par l'offset du stimulus. Si la durée présentée et la durée standard en mémoire ne correspondent pas, il y aurait une violation des attentes qui se traduirait par une P500 plus

ample. Puisque ces deux composantes ne sont pas modulées par la fréquence dans la généralisation de fréquences ni par l'écoute passive des durées dans une tâche contrôle indique que la P300 et la P500 sont modulées par des processus spécifiques à l'évaluation temporelle active. En conclusion, étant donné que la P300 et la P500 sont des composantes indexant des processus liés au traitement de l'onset et de l'offset du stimulus respectivement, cette étude conforte l'idée que les durées très courtes sont traitées par des processus perceptifs et n'impliquent pas de représentation cognitive de haut niveau.

La sensibilité de la P300 au traitement temporel a par la suite été mise en évidence avec des durées plus longues (dans la gamme des centaines de millisecondes). Ce fut le cas avec l'étude de Le Dantec, Gontier, Paul, Charvin, Bernard, Lalonde & Rebaï (2007) dont l'objectif était d'investiguer le lien fonctionnel entre les structures préfrontales et les structures pariétales durant la présentation d'une durée. Pour cela, ils ont demandé à leurs participants de juger des durées présentées par paires. Les intervalles étaient soit courts (250-500 ms) soit longs (500-1000 ms) et présentés dans l'ordre court-long ou long-court. Deux consignes pouvaient être données aux sujets : soit ils devaient déterminer si le premier stimulus était plus court ou plus long que le deuxième, soit ils devaient dire si le deuxième était plus court ou plus long que le premier. Les performances étaient plus importantes avec la première consigne, dans laquelle les sujets doivent faire attention dès le début du premier stimulus pour pouvoir effectuer la comparaison avec le deuxième stimulus. Par conséquent, lorsque l'attention est davantage mobilisée, les performances sont meilleures. Les résultats électrophysiologiques permettent d'établir les bases neuronales de cet effet comportemental. Les deux durées de chaque paire évoquaient une VCN et une P300 apparaissant en même temps au niveau frontopolaire et au niveau pariétal respectivement. Lorsque les sujets doivent indiquer si le premier stimulus est plus long ou plus court que le deuxième (condition où les sujets font plus attention), la VCN et la P300 sont plus amples pendant la première durée qu'avec la deuxième consigne, ce qui confirme l'implication des cortex préfrontaux et pariétaux dans les mécanismes attentionnels alloués au traitement temporel. De plus, la P300 enregistrée dans l'hémisphère gauche durant la présentation de la première durée était d'autant plus ample que les performances comportementales étaient élevées. Selon les auteurs, ce résultat est symétrique à celui observé par Pfeuty et al. (2003) au niveau frontal avec la VCN. Ces auteurs avaient montré que la VCN dans

l'hémisphère gauche était fonction de la durée présentée. Par conséquent, Le Dantec et al. (2007) concluent que le lien entre l'amplitude de la P300 et les performances comportementales reflète le rôle des structures corticales gauches dans la mémoire à court terme des durées à encoder. Enfin, durant la deuxième durée, la VCN sur FP1 et sur FP2 et la P300 sur P4 étaient modulées par l'ordre de présentation et la durée des stimuli. Étant donné que la deuxième durée implique le rappel de la première, les effets observés par les auteurs sur la VCN et la P300 durant le second stimulus reflèteraient l'implication des aires frontales et pariétales dans des mécanismes de mémoire de travail. En conclusion, Le Dantec et al. (2007) mettent en évidence qu'une covariation de la VCN et de la P300 durant le traitement temporel indique que la perception du temps met en jeu une dynamique fronto-pariétale et que la P300 est sensible à des mécanismes mnésiques et attentionnels lorsque l'on traite des intervalles.

La P300 rend aussi compte du traitement temporel des durées supérieures à la seconde (Gibbons & Stahl, 2008). Une durée sous la forme d'un intervalle vide de 2 secondes délimité par des clics auditifs était initialement présentée aux sujets. Ensuite, ils devaient reproduire la durée en appuyant deux fois sur un bouton (une fois pour commencer la durée et une fois pour la terminer). Enfin, un feedback apparaissait pour indiquer si la reproduction était suffisamment précise. Pour déterminer si les potentiels évoqués par la durée standard et lors de la reproduction reflètent des mécanismes en lien avec le traitement temporel, les chercheurs ont divisé leur groupe expérimental en deux sous-groupes : les bons estimateurs et les mauvais estimateurs. Pour cela, ils ont calculé deux indices comportementaux : l'erreur absolue et le coefficient de variation. L'erreur absolue représente le pourcentage d'écart entre la durée standard réelle et la durée reproduite moyenne. Lorsque sa valeur est basse, cela indique que le sujet s'est beaucoup servi du feedback pour ajuster sa performance d'un essai à l'autre. Le coefficient de variation est une mesure de la dispersion des reproductions. S'il est faible, cela indique que les reproductions sont précises et que la représentation de la durée standard en mémoire est stable. Les auteurs ont eu donc recours à deux mesures différentes pour classer les bons et les mauvais estimateurs. Comme le montrent les données des auteurs, ces mesures capturent bien des aspects différents du traitement temporel puisque les sujets qui sont bons estimateurs en termes d'erreur absolue ne le sont pas nécessairement en termes de coefficient de variation. Les potentiels

évoqués révèlent d'ailleurs que les bons estimateurs ayant une erreur absolue faible présentent une P300 évoquée par l'offset de la durée standard plus ample que les mauvais estimateurs. Par contre, les bons estimateurs ayant un coefficient de variation peu élevé se caractérisent plutôt par une négativité lente évoquée durant la durée standard plus prononcée que les mauvais estimateurs. Ces deux patterns bien distincts mettent en évidence deux stratégies de traitement pour reproduire la durée standard. Les sujets qui ont une erreur temporelle absolue faible ne seraient pas nécessairement des bons estimateurs du temps en réalité. La négativité plus ample que présentent ces sujets pendant la durée standard refléterait davantage de ressources allouées à l'encodage de la durée, car ils ont une difficulté à former une représentation précise de celle-ci. Ils se serviraient donc du feedback pour estimer la durée standard avec leurs reproductions. Par contre, les sujets disposant d'un coefficient de variation réduit présentent un mode de traitement plus actif. À chaque présentation de la durée standard, ils testeraient leur représentation de cette durée pour consolider sa trace mnésique. Ce processus est plus actif chez les bons estimateurs en termes de coefficient de variation et se manifeste par une P300 plus ample.

3. La Late Positive Component of timing (LPCT)

Dans une étude princeps, une composante positive frontopolaire a été mise en évidence après la présentation d'une durée nécessitant une réponse (Paul, Le Dantec, Bernard, Lalonde, & Rebaï, 2003). Il s'agit de la Late Positive Component of timing (LPCT) (Figure 22). Les auteurs ont demandé à des sujets de réaliser une tâche de discrimination de paires de durées pouvant être 100/200 ms, 300/600 ms ou 1000/2000 ms. L'ordre de présentation des durées était aussi manipulé et les sujets devaient déterminer si la deuxième durée était plus courte ou plus longue que la première. La LPCT était évoquée uniquement après la deuxième durée quand une décision était requise. De plus, cet indice covariait avec les performances comportementales : une LPCT plus ample était associée à de meilleures performances. Ces deux constatations ont amené les auteurs à conclure que la LPCT sous-tend une activité neuronale liée aux mécanismes décisionnels portant sur des durées. Plus précisément, étant donné que la VCN reflète l'assemblage de réseaux neuronaux et que les ondes positives tardives reflètent le désassemblage de ces réseaux (Timsit-Berthier & Gérono, 1998), Paul et al. ont proposé que la LPCT reflète l'inhibition

neuronale de réseaux correspondant aux choix incorrects. Elle serait donc associée au filtrage de l'information non pertinente.

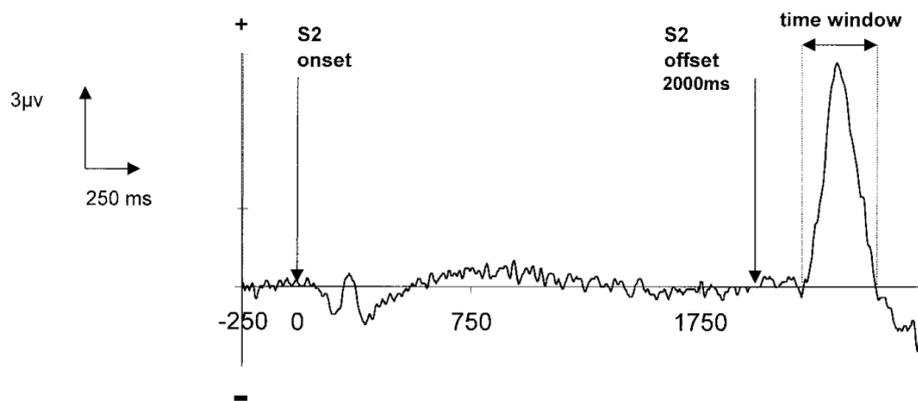


Figure 22: Signal frontopolaire observé par Paul et al. (2003) en réponse à la durée 2 s dans la condition où la paire de durées à discriminer est 1-2 s. Une composante positive, la LPCT, est évoquée peu après la fin de la durée.

Une étude ultérieure a cherché à déterminer si la LPCT était un indice de la décision spécifique aux durées ou commun à d'autres types de décisions perceptives (Gontier et al., 2008). Une tâche de discrimination temporelle et une autre portant sur la discrimination de formes ont été administrées aux participants. Dans les deux cas, la structure de la tâche consistait à présenter une paire de stimuli (temporels ou formes) et le sujet devait indiquer si la deuxième durée était plus courte ou plus longue que la première durée dans la tâche temporelle ou si le deuxième cercle était plus petit ou plus grand que le premier dans la tâche de discrimination de formes. La LPCT était présente en réponse au deuxième stimulus dans les deux tâches. Cependant, la composante covariait avec les performances comportementales dans la tâche temporelle, mais pas dans la tâche de discrimination de formes. De plus, la LPCT apparaissait avant la fin de la stimulation dans la tâche non temporelle. Les auteurs en déduisent que cette composante reflète des mécanismes décisionnels généraux qui ne sont donc pas spécifiques à la discrimination temporelle.

Une autre étude a été menée en ayant recours à une tâche dont une modélisation précédente a révélé qu'elle manipulait spécifiquement les mécanismes décisionnels (Paul et al., 2011). Le paradigme était une réplique de l'expérience de Ferrara, Lejeune & Wearden (1997) avec des stimuli visuels qui sous-tendaient les durées plutôt que des stimuli auditifs. Les participants devaient faire une tâche de généralisation temporelle dans une condition

facile et dans une condition difficile. La durée standard était de 600 ms et c'est l'espacement des durées dans la distribution des intervalles utilisés qui différenciait les conditions. Dans la condition facile, la distribution des durées consistait en des intervalles séparés de 150 ms centrés sur la durée standard. Dans la condition difficile, les durées n'étaient séparées que de 75 ms. Les auteurs ont retrouvé le résultat de Ferrara, Lejeune & Wearden (1997), à savoir que les deux conditions entraînent une diminution globale de réponses « oui, c'est la durée standard » dans la condition difficile. D'après la modélisation, cet effet est dû à une modification spécifique du seuil de décision qui est plus élevé lorsque la tâche est difficile. Sur le plan électrophysiologique, la LPCt était plus ample dans la condition difficile que dans la condition facile, ce qui confirme que la composante reflète bien des mécanismes décisionnels. Cependant, l'amplitude de la P1 et de la VCN montrait le même effet, ce qui indique que la condition difficile mobilise davantage de ressources attentionnelles. Le signal cérébral lié à la stimulation entrante est amplifié dans l'optique d'améliorer le traitement temporel ultérieur. Par conséquent, le processus décisionnel est basé sur une activation cérébrale en aval. Cela montre également que contrairement à ce que la modélisation comportementale suggère, la manipulation de la difficulté de la tâche module les mécanismes décisionnels, mais aussi attentionnels.

4. Conclusion

Les potentiels évoqués ont fourni un ensemble de résultats permettant de mieux comprendre la perception du temps. La VCN a été la composante la plus étudiée. Apparaissant pendant une durée à estimer, elle a été associée à la fois à l'encodage, à la mémoire et à la décision portée sur le temps. Toutefois, la portée fonctionnelle de cette onde a été remise en question par des travaux suggérant qu'elle reflèterait des processus sensibles au temps et non des processus de perception du temps en tant que tel. Une autre composante, la LPCt, est liée à des étapes tardives du traitement temporel, puisqu'elle apparaît après une durée nécessitant une réponse et varie en fonction des performances des participants. Enfin, une P300 tardive, étant donc associée à des étapes survenant lors de la décision, a été observée dans des protocoles de discrimination de durées, mais n'a à notre connaissance pas fait l'objet d'une investigation dédiée dans le cadre de la perception du temps. Si l'ensemble des composantes évoquées ayant été utilisées pour étudier la discrimination de durées n'a pas été abordé dans ce chapitre, il s'avère que la présence de

trois composantes distinctes dans le traitement temporel conforte l'idée que celui-ci ne se résume pas à un simple mécanisme d'horloge interne et implique un ensemble de fonctions cognitives additionnelles.

CHAPITRE 4 :

Problématique générale

Comme nous l'avons vu dans le cadre théorique, la perception du temps repose sur l'implication d'une vaste palette de fonctions cognitives. Si certaines propositions théoriques ont mis en avant le rôle des processus mnésiques (Block & Reed, 1978) et attentionnels (Thomas & Weaver, 1975; Zakay & Block, 1996), la majorité des modèles reposent sur une horloge interne. Parmi les plus citées, la théorie du temps scalaire (Gibbon, 1977; Gibbon et al., 1984) décrit non seulement comment l'horloge interne encode le temps, mais aussi la manière dont cette information est manipulée par des mécanismes mnésiques et décisionnels. Ainsi, la théorie du temps scalaire prévoit l'existence d'un comparateur, qui compare la durée qui vient d'être présentée et la durée attendue en mémoire selon une règle de décision variant en fonction du paradigme expérimental (Wearden, 2004). De plus, un modèle basé sur la dérive-diffusion, le TOPDDM (Balci & Simen, 2014, 2016), a identifié des points communs entre le processus de prise de décision perceptive en situation d'incertitude et l'estimation temporelle. Ces deux modèles, la théorie du temps scalaire et le TOPDDM, présentent toutefois un point commun, puisqu'ils conçoivent la décision comme un processus d'accumulation jusqu'à un certain seuil. Cependant, ils expliquent des données différentes. Ainsi, la théorie du temps scalaire décrit plutôt le processus de choix de la réponse. De son côté, le TOPDDM explique la dynamique de traitement aboutissant au choix d'une réponse concernant une durée, en modélisant l'estimation temporelle avec les mêmes processus que ceux de la décision perceptive.

D'autre part, notre revue littérature a également montré le poids important de l'attention portée au temps, des fonctions exécutives et du contexte. Ainsi, le degré d'attention portée à une durée influe directement sur sa perception, nécessitant l'élaboration d'un modèle incluant une « porte » attentionnelle entre le pacemaker et

l'accumulateur de la théorie du temps scalaire (Zakay & Block, 1995). Une interférence a aussi été mise en exergue entre des tâches impliquant un contrôle cognitif et des paradigmes d'estimation temporelle, soulignant le rôle des fonctions exécutives dans la perception du temps (Brown, 1997; Ogden et al., 2011, 2014). Enfin, l'impact de la mémoire sur la perception du temps a été mis en exergue par l'intermédiaire de facteurs contextuels. Ainsi, les effets contextuels locaux (Wiener et al., 2014) désignent l'influence d'une durée sur la perception de la ou des durées suivantes. De plus, des effets contextuels globaux existent également (Dyjas et al., 2012), lesquels désignent l'impact de la structure de la tâche ou de la consigne sur la perception des durées. Pris tous ensemble, ces résultats confortent l'idée que l'estimation temporelle met en branle un ensemble de processus cognitifs en plus de l'horloge interne. Par conséquent, il semble nécessaire de les étudier pour bien comprendre la manière dont nous sommes capables de répondre à des durées ou à des intervalles.

Dans le prolongement des travaux sur le comportement temporel, les études sur les bases neuronales se sont plutôt attachées à identifier les aires ou les réseaux cérébraux associés spécifiquement à l'estimation temporelle (Coull et al., 2011; Wiener et al., 2010). Il résulte de ces recherches que certaines aires, comme les ganglions de la base et l'aire motrice supplémentaire sont effectivement activés dans presque tous les cas. Mais de nombreuses autres régions sont activées, en fonction de la tâche ou des durées que les participants doivent discriminer ou produire. Ainsi, les durées courtes, inférieures à la seconde, activent préférentiellement des réseaux neuronaux impliqués dans le traitement moteur tandis que les durées longues, supérieures à la seconde, recrutent plutôt des aires corticales, associées à un traitement cognitivement contrôlé (Lewis & Miall, 2003a, 2003b). Certaines études ont aussi pointé l'implication des aires corticales, notamment frontales et pariétales, respectivement dans des mécanismes de comparaison en mémoire de travail et d'attention (Harrington et al., 2004; Rao et al., 2001).

Dans le dernier chapitre du cadre théorique, il a été montré que les travaux menés avec les potentiels évoqués se sont révélés riches d'enseignement sur les mécanismes mnésiques et décisionnels liés à la perception du temps. Pendant longtemps, les chercheurs se sont focalisés sur la VCN comme indice à la fois de l'encodage, de la mémoire et de la décision (Macar & Vidal, 2003; Macar et al., 1999). Cependant, d'autres travaux ont mis en

exergue des indices électrophysiologiques additionnels comme la LPCt (Paul et al., 2003), la N1P2 (Kononowicz & van Rijn, 2014) ou la P300 (Macar & Vidal, 2003). Ces trois indices sont observés après la fin d'une durée à un moment où la décision est prise. Plus spécifiquement, la LPCt reflète la prise de décision, la P300 indexe des mécanismes de mémoire de travail et d'attention et le complexe N1P2 est sensible aux attentes des participants. La présence d'activités multiples lors de la décision indique que ce processus n'est pas réductible à l'activité d'un comparateur unique. Le traitement temporel tardif implique des sous-processus (Paul et al., 2003), notamment des mécanismes tels que la mémoire de travail et l'attention, ce qui rejoint les conclusions de la revue de littérature centrée sur l'analyse du comportement temporel.

De cette synthèse du cadre théorique, il apparaît que la perception du temps est plus complexe que ne le prévoit la théorie du temps scalaire (Gibbon, 1977; Gibbon et al., 1984). L'encodage et la manipulation de l'information temporelle sont des processus dynamiques, faisant intervenir des mécanismes attentionnels et de mémoire de travail. Ces mécanismes non spécifiques sous-tendus par les régions pariétales et frontales ont été étudiés par l'intermédiaire de la P300 et de la VCN pendant la présentation de la durée (Gontier et al., 2007, 2009; Le Dantec et al., 2007). Cependant, est-il possible d'observer des manifestations électrophysiologiques de ces processus plus tardivement dans le traitement temporel, à un moment où le participant est dans la phase de comparaison, c'est-à-dire dans une phase de manipulation de l'information temporelle ? Dès lors, notre objectif général consiste à spécifier et à étudier, au moyen des potentiels évoqués, les activités fronto-pariétales sous-tendant l'attention, la mémoire de travail et la décision à la fin ou après la fin de la présentation d'une durée.

Plusieurs indices électrophysiologiques semblent adaptés à cette recherche. La LPCt est ainsi une composante apparaissant après la fin de la durée et permet de sonder la prise de décision particulièrement au niveau frontopolaire. La P300 a aussi été mise en exergue après la fin d'une durée sur les régions pariéto-centrales dans une tâche de discrimination temporelle (Giovannelli et al., 2014; Macar & Vidal, 2003). Son amplitude pourrait permettre de quantifier l'implication des ressources attentionnelles allouées au processus de mise à jour du contexte en mémoire de travail, selon l'interprétation dominante de la composante (Polich, 2007). De plus, devant la multitude des processus et des activités cérébrales qui sont

en jeu dans le traitement temporel tardif, il semble également pertinent de s'intéresser à leur dynamique. En effet, à notre connaissance, chaque indice a été étudié de manière isolée. Pourtant, le traitement d'une durée est réparti dans le temps, de son apparition jusqu'à quelques centaines de millisecondes après sa fin. Il est envisageable que la dynamique temporelle des processus impliqués puisse être sensible à certains paramètres expérimentaux, permettant de cette manière d'éclairer sous un nouveau jour le fonctionnement du traitement temporel. Partant de ces indices potentiels, nous avons cherché à déterminer l'implication et la dynamique des activités frontales (LPCT) et pariétales (P300) en lien avec le traitement des durées, en fonction de plusieurs facteurs, qui ont déterminé le choix des axes de recherche de la présente contribution expérimentale.

Le **premier axe** questionne la dynamique des activités cognitives en fonction de la durée et selon son statut. D'après la revue de littérature, les durées inférieures et supérieures à la seconde mobilisent des réseaux neuronaux et donc des systèmes de traitement différents (Lewis & Miall, 2003a, 2003b, 2006; Wiener et al., 2010). Ainsi, les durées courtes reposent plutôt sur un traitement automatique sous-tendu par des boucles fronto-striatales, tandis que les durées longues mobilisent un traitement cognitivement contrôlé recrutant aussi les régions frontales et pariétales. De plus, lors de la perception d'un intervalle, celui-ci est comparé à une référence interne récupérée en mémoire (Gibbon et al., 1984; Wearden, 2004). Deux cas de figure se présentent : soit les deux intervalles sont identiques, soit ils diffèrent. Puisqu'elles aboutissent à deux réponses différentes, la manipulation de l'information temporelle devrait différer dans ces deux situations. Par conséquent, ce premier axe de recherche questionne l'impact sur la manipulation des durées de deux facteurs basiques influant la perception des temps, à savoir la durée du stimulus et son statut vis-à-vis de la référence en mémoire (selon que la durée y soit égale ou non).

La première expérience a été menée pour répondre à ce premier axe de recherche. L'objectif que nous avons cherché à atteindre consistait à savoir si des durées inférieures, égales ou supérieures à une durée de référence mobilisent différemment les mécanismes de décision, d'attention et de mémoire de travail sous-tendus par des activités fronto-pariétales.

Le **deuxième axe** interroge l'interaction pouvant exister entre la durée présentée et la durée attendue stockée en mémoire. En effet, il a été établi que la présentation de plusieurs durées au sein d'une même expérience entraîne des interactions dans leurs représentations. Plusieurs de ces interactions ont été isolées et ont été nommés « principe de second ordre » de la perception du temps (Allman, Teki, Griffiths, & Meck, 2014). Par exemple, la propriété scalaire, qui décrit l'augmentation de la variabilité des jugements temporels avec l'augmentation des durées à discriminer est un de ces principes de second ordre. De plus, il est aujourd'hui bien établi que le contexte local (les durées précédentes) (Murai & Yotsumoto, 2016; Wiener & Coslett, 2013; Wiener & Thompson, 2015; Wiener et al., 2014), et le contexte global (le type de durées présentées) (Lapid et al., 2008; Lejeune & Wearden, 2009; Shi, Church, & Meck, 2013) modulent la discrimination temporelle. Ces résultats indiquent bien à quel point les différentes durées présentées dans une même expérience peuvent interagir sur le traitement d'une durée. Par conséquent, une durée est probablement traitée de manière différente, selon qu'elle soit plus courte ou plus longue que la durée de référence en mémoire, car l'interaction avec cette dernière n'est pas la même. Cet axe de recherche vise donc à éclairer dans quelle mesure le traitement temporel diffère dans ces deux situations.

La deuxième étude a été conçue pour éclairer ce point. D'un côté, les sujets ont été exposés à des durées pour lesquelles la durée de référence pouvait être plus courte ou plus longue, permettant d'explorer l'effet de l'interaction entre durée perçue et durée de référence sur la perception temporelle. D'un autre côté, la durée et son statut (différent ou égal à la durée de référence) ont également été manipulés de manière orthogonale pour reproduire les résultats de la première étude et dissocier les effets spécifiques à chacun de ces facteurs.

Dans un **troisième axe**, les processus cognitifs liés à la comparaison, la décision, l'attention et à la mémoire de travail ont été étudiés dans un contexte de discrimination plus complexe. En outre, l'impact du type de comparaison a été questionné. Les travaux théoriques menés sur le comportement temporel ont montré que chaque tâche de discrimination de durées se caractérise par une règle de décision qui lui est propre, adaptée à la consigne (Wearden, 2004). Cela signifie que l'étape de comparaison dépend de la tâche effectuée. Cependant, les différences causées par le type de paradigme employé sur la

dynamique temporelle de la comparaison n'ont pas été questionnées. Pourtant, les travaux menés avec les potentiels évoqués laissent supposer que la chronométrie de la comparaison temporelle diffère en fonction de la tâche réalisée par le sujet. Ainsi, la morphologie de la VCN est déterminée par la durée standard courte et la moyenne géométrique des deux durées standard dans une tâche de bissection (Ng et al., 2011), puisque la composante a une amplitude constante entre ces deux points temporels. Dans une tâche de généralisation, cette morphologie n'est pas retrouvée et la VCN se caractérise par une augmentation progressive de la négativité (Macar & Vidal, 2003; Pfeuty et al., 2003). Par conséquent, selon la tâche réalisée, les mécanismes associés à la manipulation cognitive du temps sont recrutés différemment.

La troisième étude a pour objectif d'investiguer cet axe de recherche. Les participants étaient confrontés à une même distribution de durées dans deux conditions. Dans la première, ils devaient identifier la durée de référence (généralisation) et dans la seconde, ils devaient catégoriser la durée présentée comme étant courte ou longue (bissection).

CONTRIBUTION EXPÉRIMENTALE

CHAPITRE 1 :
Méthodologie générale

1. L'électroencéphalographie

Le cerveau se caractérise par une activité électrique pouvant être enregistrée à l'aide d'électrodes posées sur le scalp de manière non invasive, ce que l'on appelle l'électroencéphalographie (EEG). Cette technique a été mise au point initialement par Berger (1929) et n'a cessé depuis d'être développée et raffinée. Le signal obtenu se présente sous la forme d'oscillations qui ont été classées en 4 grandes bandes de fréquences : le rythme beta (14-60 Hz), alpha (8-13 Hz), thêta (4-7 Hz) et delta (< 4 Hz). Chaque bande de fréquence est associée à un niveau de vigilance, ce qui a permis à l'EEG d'être une technique privilégiée pour explorer les étapes du sommeil, en recherche et en clinique.

L'activité électrique enregistrée par l'EEG n'est toutefois qu'une partie de l'activité nerveuse. L'activité nerveuse se caractérise par deux grands types de courants ioniques : les potentiels d'action et les potentiels post-synaptiques. Étant donné la présence très rapprochée de phases de dépolarisation et de repolarisation lors du potentiel d'action, deux ondes électriques opposées sont générées et s'annulent. Par conséquent, seul le potentiel post-synaptique participe au signal EEG. De plus, lorsqu'une région cérébrale est activée, les champs électromagnétiques que génèrent les neurones individuels obéissent au principe de superposition, qui désigne le fait que le champ global enregistré à l'échelle d'une région cérébrale est la somme des champs générés par les neurones individuels. Dans certaines aires, les neurones sont alignés de manière parallèle les uns par rapport aux autres, comme c'est le cas des cellules pyramidales du cortex. Ils forment des macro-colonnes. C'est dans ce

cas, où les neurones sont disposés en « champs ouverts » qu'un champ global pouvant être recueilli à la surface du scalp va pouvoir être généré par la sommation des champs de neurones individuels. Par conséquent, l'EEG enregistre à une électrode donnée l'activité électrique diffuse de plusieurs milliers de neurones simultanément.

L'activité électrique est enregistrée à partir d'un nombre variable d'électrodes dont la disposition sur le scalp est normalisée par la norme 10-20 (Jasper, 1958). Les électrodes sont référencées par une ou deux lettres, indiquant leur emplacement (Fp pour frontopolaire, F pour frontal, C pour central, P pour pariétal, O pour occipital et T pour temporal) suivi d'un chiffre indiquant l'hémisphère (impair à gauche, pair à droite) ainsi que la distance par rapport à la ligne médiane (chiffre d'autant plus grand que la distance est élevée). La répartition spatiale des électrodes est illustrée sur la figure Figure 23.

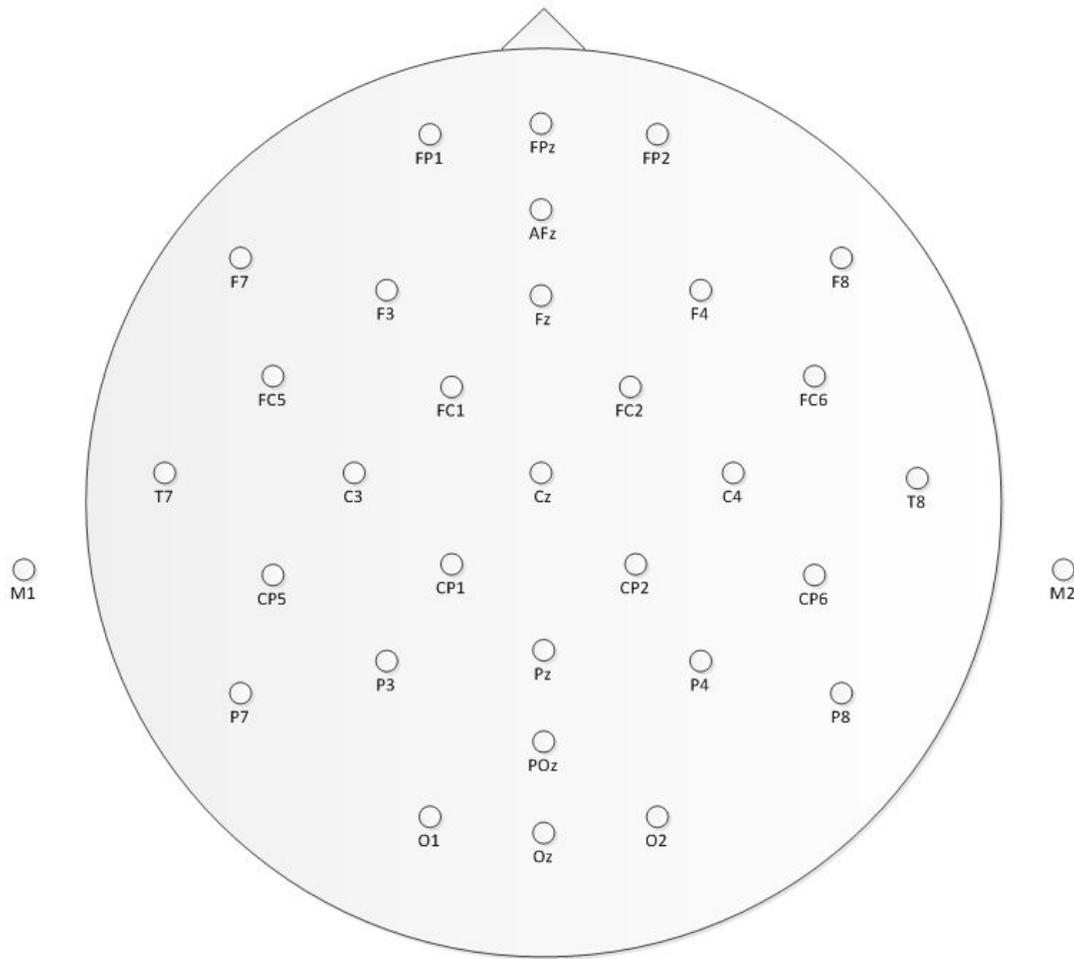


Figure 23: Représentation schématique de l'emplacement des électrodes sur le casque à 32 électrodes utilisé dans notre contribution expérimentale. Les électrodes sont distribuées et référencées selon le système 10-20.

Enfin, l'EEG est une différence de potentiel entre le signal enregistré sur une électrode donnée et une électrode de référence. Plusieurs types de références peuvent être utilisées. Les électrodes de références passives sont situées sur des endroits où l'électrode ne peut pas enregistrer d'activité électrique (sur le lobe d'une oreille par exemple). À l'inverse, une électrode active est placée sur une région sur laquelle l'électrode capte une activité électrique fluctuante, comme les autres électrodes. Dans ce cas, le risque est d'obtenir une diminution du signal enregistré sur les électrodes situées à proximité de la référence.

2. Les potentiels évoqués – Généralités

2.1. Le principe du moyennage

Suite à l'apparition de l'EEG, certains chercheurs ont voulu trouver un moyen d'analyser la réponse du cerveau en réponse à un évènement perceptif. Cependant, cette activité, de l'ordre des μV , est noyée dans l'activité électrique diffuse du cerveau, de l'ordre des dizaines de μV . De plus, des ondes environnementales peuvent contaminer l'EEG, comme l'onde émise par une prise de courant à une fréquence de 50 Hz. Pour isoler l'activité cérébrale évoquée par une stimulation (signal) de l'activité électrique non spécifique de l'EEG (bruit), un moyen très simple a été élaboré sur le principe du moyennage, reposant sur la répétition d'une stimulation. En moyennant le signal obtenu et synchronisé au stimulus, l'activité oscillatoire non spécifique est éliminée, car apparaissant à des moments aléatoires d'un essai à l'autre. Par cette technique, il ne reste donc plus que le signal évoqué et synchronisé avec le début du stimulus. Les réponses évoquées obtenues se caractérisent alors par une succession de déflexions positives et négatives appelées composantes.

2.2. Les composantes

Les potentiels évoqués (PE) issus du moyennage se présentent sous la forme de composantes, caractérisées par leur polarité, leur latence et leur topographie sur le scalp. Avec la croissance du nombre d'études sur les PE, un certain nombre de composantes ont été identifiées et plusieurs nomenclatures ont été mises au point. Une première manière de classer les composantes est d'indiquer leur polarité sous la forme d'un P (positivité) ou d'un N (négativité) suivi de la latence ou de l'ordre d'apparition de l'onde. Ainsi, la P100 est une composante positive dont le pic survient au bout de 100 ms environ. La N2 est la deuxième composante négative observable sur le signal. D'autres composantes sont nommées en fonction du contexte qui les évoque. C'est le cas par exemple de la VCN pour « variation contingente négative » ou ERN pour « *error related negativity* ».

Puisque les PE sont évoqués en réponse à une stimulation, ils sont sensibles à des opérations cognitives associées à son traitement. Comme il a pu être abordé dans le cadre théorique, il est possible d'associer des processus à une composante, mais aussi et surtout de se servir d'une composante pour quantifier la chronométrie cognitive et cérébrale

associée au stimulus. Par exemple, la latence de la P3 a pu être utilisée à plusieurs reprises comme un indice de la latence de la catégorisation d'un stimulus (McCarthy & Donchin, 1981). Si la majorité des études sur les PE se sont focalisées sur les ondes allant jusqu'à 500 ms, la recherche sur la perception du temps se distingue par la dispersion temporelle du traitement d'une durée. Par conséquent, ce sont plutôt des composantes plus tardives qui ont reçu davantage d'attention, notamment la VCN et la LPCt.

3. Les potentiels évoqués – Opérationnalisation

Nous allons à présent aborder les modalités d'opérationnalisation du recueil des données électrophysiologiques dans le cadre de cette thèse. Pour cela, nous présenterons d'abord le dispositif expérimental utilisé, le montage des électrodes sur le casque, puis la manière dont les potentiels évoqués ont été enregistrés et analysés.

3.1. Le dispositif expérimental

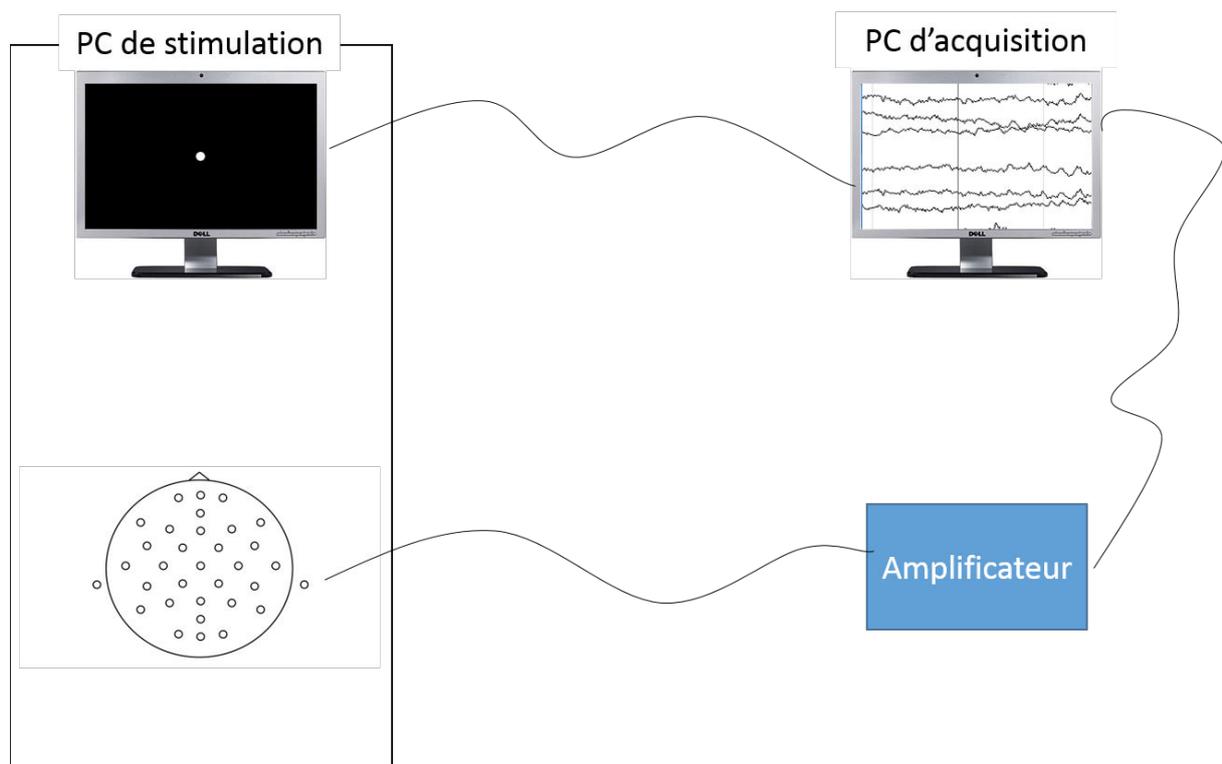


Figure 24: Dispositif expérimental utilisé dans notre laboratoire.

Les expériences consistant à enregistrer les potentiels évoqués comprennent un dispositif à deux ordinateurs (Figure 24). Le premier est un PC de « stimulation », lequel avait

pour fonction de présenter les stimulations et de recueillir les réponses des participants. Le second est un PC d'« acquisition », dont le but est d'enregistrer puis de traiter les données électrophysiologiques. L'acquisition de l'EEG se faisait au moyen d'un casque posé sur la tête des sujets, lequel était relié à un amplificateur, lui-même renvoyant le signal amplifié et digitalisé vers le PC d'acquisition.

3.2. Montage des électrodes et choix de l'électrode de référence

Dans les expériences rapportées dans ce travail, un casque à 32 électrodes a été utilisé et sur dont les emplacements suivaient le système 10-20 (Figure 23). Les électrodes comprenaient Fp1, Fpz, Fp2, F7, F3, Fz, F4, F8, FC5, FC1, FC2, FC6, T7, C3, Cz, C4, T8, M1, CP5, CP1, CP2, CP6, M2, P7, P3, Pz, P4, P8, POz, O1, Oz et O2. L'électrode de référence était AFz, située sur les aires frontales. Les signaux étaient ensuite reréférencés selon une référence moyenne sur l'ensemble des électrodes du casque.

3.3. Traitement du signal EEG et extraction des potentiels évoqués

Après avoir été amplifié et digitalisé (taux d'échantillonnage : 512 Hz), le signal était enregistré pour effectuer un traitement et une analyse offline à l'aide du logiciel ASA (ANT, Pays-Bas). Dans un premier temps, l'EEG était filtré avec un filtre passe-haut de 0,1 Hz et un filtre passe-bas de 30 Hz. Puis, dans un second temps, une détection d'artefact était réalisée, consistant à détecter les portions de signal dont l'amplitude est supérieure à $\pm 75 \mu\text{V}$. Le moyennage était ensuite calculé sujet par sujet, condition par condition, en rejetant les essais comportant un artefact détecté au sein de la fenêtre de moyennage. Seuls les essais associés aux bonnes réponses étaient analysés (excepté dans la dernière expérience). Une période préstimulus de 200 ms était comprise dans cette fenêtre, de manière à pouvoir calculer la ligne de base en déterminant l'amplitude moyenne sur cette période. Enfin, le grand moyennage était extrait à partir des moyennages individuels. À partir de ces signaux, des fenêtres d'analyse ont été déterminées pour déterminer l'amplitude moyenne centrée sur le pic et la latence de pic des composantes et effectuer une analyse statistique.

4. Analyse statistique des données

Les analyses statistiques effectuées ont été effectuées sur les temps de réaction (en ms) et sur les taux de bonne réponse (en %) au niveau comportemental et sur l'amplitude moyenne ainsi que la latence de pic des composantes au niveau électrophysiologique. Les analyses ont été effectuées avec le logiciel R en effectuant des ANOVA à mesures répétées avec un seuil de significativité fixé à 5 %. Des analyses *post-hoc* ont été menées pour explorer les interactions ou les effets de facteurs à plus de deux modalités à l'aide de tests de student par paires sur lesquels ont été appliqués la correction de Holm-Bonferroni. Enfin, les tailles d'effets ont également été rapportées. Ainsi, l'êta carré partiel (η^2) était rapporté dans les résultats concernant les ANOVA, et le *d* de Cohen était indiqué dans les comparaisons par paires.

CHAPITRE 2 :

Étude de l'effet de la durée et de la spécificité temporelle des activités frontales et pariétales dans l'étape décisionnelle de la perception du temps

1. Problématique

Comme il a été mentionné précédemment, la théorie du temps scalaire (Gibbon et al., 1984) reste le cadre théorique de référence pour expliquer le comportement temporel. La raison de ce succès réside dans la description par ce modèle de différents processus cognitifs permettant le traitement d'une durée à travers une horloge interne, un système de mémorisation et une opération de comparaison permettant la prise de décision. Cependant, la phase décisionnelle de ce modèle se focalise sur la description de la qualité de la réponse, c'est-à-dire comment le participant prend une décision plutôt qu'une autre. Il a été proposé plus récemment un modèle s'intéressant à l'évolution dans le temps de la réponse du sujet, exposant comment la décision prend forme au fil de la durée présentée (Balci & Simen, 2016). Cet aspect chronométrique a été exploité à l'aide des potentiels évoqués et a révélé qu'au cours de la décision sur une durée, plusieurs processus peuvent intervenir. Ainsi, une composante frontopolaire, la LPCT, apparaît systématiquement après la fin d'un intervalle et sous-tend la prise de décision à travers un processus de filtrage de l'information non pertinente associé aux mauvaises réponses (Paul et al., 2003). Dans l'idée de l'existence de plusieurs processus lors de l'étape de comparaison, d'autres composantes ont été dévoilées suite à la présentation d'une durée. Ainsi, la P300 ou des activités positives lentes ont été observées à ce moment du traitement au niveau des électrodes frontales et pariétales. Ces activités ont été mises en lien avec le recrutement de l'attention et de la mémoire de travail

(Lindbergh & Kieffaber, 2013; Macar & Vidal, 2003; Tarantino et al., 2010). De plus, il a été également établi que l'augmentation de la difficulté à prendre une décision sur une durée augmentait l'amplitude de la LPCt, mais aussi celle de la P100 et de la VCN, qui sont des composantes bien plus précoces et apparaissant à un moment auquel la décision n'est pas encore prise (Paul et al., 2011). Selon ces auteurs, l'augmentation globale de l'amplitude du signal en situation de discrimination temporelle difficile est le signe d'une augmentation de la quantité de ressources attentionnelles allouées à la tâche et a été interprétée comme une preuve de l'implication de processus multiples dans la prise de décision temporelle. Enfin, les résultats de la neuroimagerie soutiennent les conclusions issues des potentiels évoqués selon lesquelles l'encodage par une horloge interne, la mémorisation et la comparaison ne sont pas les seuls mécanismes en jeu dans la perception du temps. En effet, les structures frontales et pariétales sont recrutées dans le traitement temporel, les premières sous-tendant des fonctions non spécifiques au temps, telles que la prise de décision et la mémoire de travail (Coull et al., 2011; Rao et al., 2001), tandis que les secondes prendraient en charge des aspects attentionnels durant l'encodage d'une durée (Le Dantec et al., 2007; Rao et al., 2001). Par conséquent, l'ensemble des données présentes dans la littérature indique que la comparaison temporelle nécessite un ensemble de processus qui ont été explorés de manière isolée.

Le **premier objectif** de cette étude a été d'explorer l'ensemble de ces mécanismes lors de la présentation d'un intervalle. Devant la multiplicité des processus à étudier, il était nécessaire de recourir à un protocole simple et bien connu. Pour cette raison, nous avons choisi le paradigme d'oddball, dans la mesure où il n'implique que deux classes de stimuli (ici des durées), un standard fréquent et une cible rare. La consigne pour le participant était de détecter la cible rare. Par sa rareté et la nécessité d'une réponse différente de celle du standard, la cible engage des mécanismes cognitifs de haut niveau, tels que l'attention et la mémoire de travail pour approfondir son traitement. Ces processus peuvent être quantifiés à travers deux composantes formant la P300 : la P3a indexant l'orientation de l'attention puis la P3b sous-tendant la mise à jour du contexte en mémoire de travail et dont l'amplitude est également sensible au degré d'attention alloué au stimulus (Polich, 2007). Par conséquent, nous faisons l'hypothèse que la durée cible du paradigme oddball impliquera des mécanismes associés à la prise de décision, à l'attention et à la mémoire de

travail. Chacun de ces processus pourra être quantifié à l'aide d'indices électrophysiologiques. Ainsi, la prise de décision sera explorée par l'intermédiaire de la LPCT, l'attention par la P3a et la P3b et la mémoire de travail par la P3b.

En quantifiant les processus décisionnels, attentionnels et de mémoire de travail par les potentiels évoqués, il est possible de déterminer l'effet de certains facteurs sur le recrutement de ces mécanismes dans le traitement associé à la comparaison temporelle. Un facteur déterminant de la perception du temps est la durée physique du stimulus. D'après la revue de littérature effectuée dans le cadre théorique, il a été indiqué que les durées courtes, inférieures à la seconde, sont traitées différemment des durées longues, supérieures à la seconde (Lewis & Miall, 2003a, 2003b; Rammsayer & Troche, 2014b; Wiener et al., 2010). Ainsi, les premières reposeraient sur un traitement automatique impliquant le circuit moteur tandis que les durées longues nécessiteraient en plus les aires corticales, notamment frontales et pariétales, pour soutenir des fonctions cognitives de haut niveau telles que l'attention et la mémoire de travail. D'un point de vue comportemental, cette séparation entre durées inférieures et supérieures à la seconde est soutenue par la démonstration de violations de la fraction de Weber entre une et deux secondes (Grondin, 2012). Ainsi, d'après la théorie du temps scalaire, le coefficient de variation des jugements temporels est constant : si une durée à reproduire augmente, la variabilité de la reproduction augmentera également d'une même proportion. Le changement de la fraction de Weber entre une et deux secondes est donc une preuve que le comportement associé à la perception du temps change en fonction de la longueur de la durée traitée.

Le **second objectif** de cette étude consistait à déterminer dans quelle mesure les mécanismes décisionnels, attentionnels et de mémoire de travail changeaient en fonction de la gamme de durée traitée. La tâche d'oddball temporel proposée dans cette étude a fait varier la longueur de la durée cible : dans 10% des essais, elle était de 500 ms et dans 10% d'autres essais, elle était de 2000 ms. Puisque les durées longues sont connues pour recruter davantage les structures corticales engagées dans les fonctions cognitives de haut niveau, nous faisons l'hypothèse que la prise de décision, l'attention et la mémoire de travail sont davantage mobilisées dans le traitement de la durée cible longue plutôt que dans celui de la

durée cible courte, à travers une modulation des potentiels évoqués sous-tendant ces processus.

2. Méthode

2.1. Participants

Vingt participants (16 femmes et 4 hommes) de l'université de Rouen ont participé à l'étude (âge moyen : 22,33 ans, écart-type : 1,85). Ils présentaient tous une vue normale ou corrigée lors de la passation de l'expérience. De plus, l'ensemble des sujets présentaient une dominance manuelle à droite selon les critères standard d'Oldfield (1971). Cette recherche a suivi les recommandations de les préconisations concernant les protocoles de recherche de la déclaration d'Helsinki relatives au traitement éthique des participants humains. Trois sujets ont été exclus de l'analyse à cause d'un trop faible nombre de signaux évoqués par condition (seuil fixé à 20 signaux par condition).

2.2. Stimuli

Les stimuli étaient les mêmes dans la tâche temporelle et dans la tâche non temporelle. Il s'agissait d'un spot lumineux ayant un diamètre de 0,5° d'angle visuel présenté au centre de l'écran, sur un fond noir. La couleur du stimulus était jaune, rouge ou bleue. La durée de présentation était de 500 ms, 1000 ms ou 2000 ms. Les sujets étaient placés à 57 cm de l'écran dans le but de contrôler la taille du spot dans le champ visuel. L'écran LCD utilisé présentait une diagonale mesurant 15 pouces, avec une résolution de 1280 par 1080 pixels et à un taux de rafraîchissement de 60 Hz.

2.3. Procédure expérimentale

Dans les deux tâches de discrimination (temporelle et couleur), les différentes combinaisons de spots étaient présentées le même nombre de fois (Figure 25). Les participants étaient confrontés à un paradigme oddball, dans lequel ils devaient détecter un des deux stimuli cibles rares, présentés dans 10 % des essais, parmi une suite d'un stimulus standard fréquent, présenté dans 80 % des essais.

	Bleu	Rouge	Jaune
500 ms	8	64	8
1000 ms	64	512	64
2000 ms	8	64	8

Figure 25: Répartition des différentes combinaisons de durées et de couleurs de spot durant les deux expériences de discrimination.

Dans la condition temporelle, les sujets devaient détecter la durée cible 500 ms ou 2000 ms embarquée dans le train de répétition de la durée standard 1000 ms. Dans la condition couleur, ils devaient détecter la couleur cible bleue ou jaune parmi la répétition de la couleur standard rouge. Dans les deux cas, une touche correspondait au stimulus standard et une autre aux stimuli cibles. Les sujets devaient appuyer sur les boutons « *Entrée* » et « *Control* » du clavier, situés respectivement sur le bord inférieur droit et gauche. L'affectation des stimuli aux deux touches était contrebalancée entre les participants.

Le protocole consistait dans un premier temps en une phase d'apprentissage du stimulus standard, lequel était présenté 5 fois consécutivement. Puis, une phase d'entraînement consistait à effectuer une tâche de détection des stimuli cibles dans un bloc de 40 essais. Enfin, la phase expérimentale était constituée de 16 blocs de 40 essais. Chaque stimulus cible était présenté 80 fois et le stimulus standard 560 fois, pour un total de 600 essais par tâche.

Un essai était constitué de trois événements (Figure 26). Premièrement un intervalle interessai, caractérisé par un écran noir d'une durée aléatoire comprise entre 800 ms et 1200 ms (durée issue d'une distribution uniforme). Puis, le stimulus était présenté. Enfin, un écran noir était présenté, distinct de l'intervalle interessai, pendant lequel le participant pouvait répondre s'il ne l'avait pas fait pendant le stimulus. Cet écran était présenté jusqu'à ce que le sujet réponde. Le participant avait pour consigne de répondre le plus vite et le plus précisément possible.

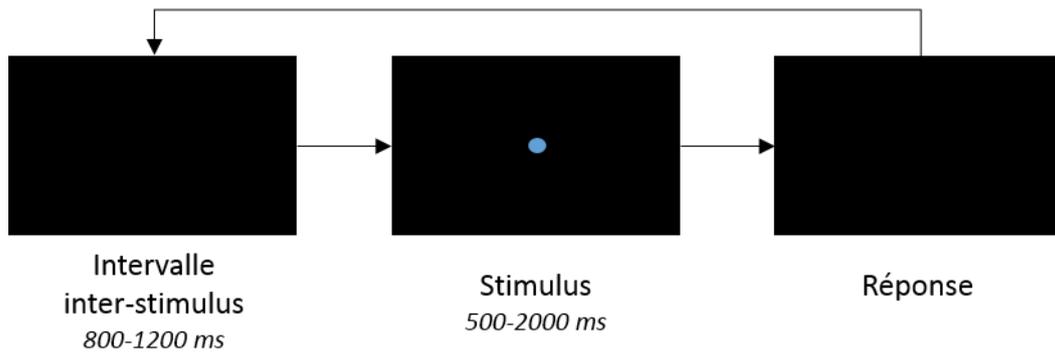


Figure 26: Structure d'un essai dans la tâche d'oddball temporel ou portant sur la couleur. Un essai commençait par un intervalle inter-stimulus, puis par la présentation du stimulus et se terminait par un écran noir durant lequel le participant devait répondre.

2.4. Recueil des données

L'analyse des données comportementales a été effectuée à partir de la mesure du taux de bonnes réponses et du temps de réaction dans la tâche temporelle et dans la tâche couleurs. Le temps de réaction était déterminé à partir de l'offset du stimulus dans l'oddball temporel et à partir de l'onset dans l'oddball couleurs. En effet, l'analyse des données a montré que les participants répondaient après la fin de la durée. Ainsi, pour éviter la présence d'un effet de la durée dû à la durée physique du stimulus et non à son traitement perceptif, la durée physique a été retranchée des temps de réaction. Le plan expérimental de l'étude est donc le suivant : $S_{20} \times D_3 \times Cou_3 \times Con_2$. Plus précisément, les variables indépendantes étaient :

- **Durée** (D) : 500 ms, 1000 ms, 2000 ms
- **Couleur** (Cou) : Jaune, Rouge, Bleu
- **Condition** (Con) : Temporelle, Couleurs

Concernant les données électrophysiologiques, trois régions d'intérêts ont été définies dans le but d'augmenter le ratio signal/bruit. La région frontopolaire comprenait les électrodes FP1, Fpz et FP2, la région frontocentrale était la moyenne de FC1, FC2, F3, F4 et Fz, enfin la région centropariétale était constituée par les électrodes CP1, CP2, P3, P4 et Pz.

La première analyse concernait quatre composantes qui ont été explorées dans la condition temporelle : la LPct et une onde lente positive (PSW) apparaissant respectivement après et pendant la durée sur la région frontopolaire, la P300 sur les régions frontocentrales

et pariéto-centrales. L'amplitude moyenne et la latence de pic ont été enregistrées pour chacune des composantes évoquées ci-dessus. Pour la LPCt et la P300, l'amplitude moyenne était calculée sur une fenêtre de 100 ms centrée sur le pic. Une fenêtre d'analyse définie au préalable pour localiser le pic était de 0 à 500 ms après l'offset du stimulus pour la LPCt et de 0 à 1000 ms après le moment auquel une décision pouvait être prise sur la durée présentée. Ainsi, les fenêtres retenues pour l'analyse de la composante pour les durées 500 ms, 1000 ms et 2000 ms étaient respectivement [500-1500], [1000-2000] et [1000-2000]. Puisque la P300 apparaît une fois qu'une décision perceptive est prise sur le stimulus (Nieuwenhuis, Aston-Jones, & Cohen, 2005) et que celui-ci est catégorisé (Luck, 2014), cette méthode de définition des fenêtres nous a permis de minimiser leur taille et de calculer la latence de la composante à partir du moment où la durée présentée est discriminable des autres. La PSW a été explorée à partir d'une procédure retrouvée à plusieurs reprises dans la littérature sur l'étude de la VCN (Kononowicz et al., 2015; Pfeuty et al., 2003). Des fenêtres successives de 100 ms ont été définies entre 300 ms et 1500 ms. La fenêtre contenant l'amplitude moyenne la plus élevée était choisie pour déterminer l'amplitude de la composante et le milieu de la fenêtre en question constituait sa latence.

Une deuxième analyse a été entreprise sur les signaux évoqués par les couleurs dans la condition couleur. Seule la P300 était présente sur les régions frontocentrales et centropariétales. Pour investiguer les paramètres de cette composante, l'amplitude moyenne centrée 100 ms autour du pic a été déterminée sur la base d'une fenêtre comprise entre 300 et 600 ms après l'onset du stimulus.

De ces analyses électrophysiologiques, un facteur supplémentaire est donc ajouté au plan expérimental:

- **Région d'intérêt ou ROI** (R) : Frontopolaire, Frontocentrale, Centropariétale

Le plan expérimental est donc : $S_{17} \times D_3 \times Cou_3 \times Con_2 \times R_3$

3. Résultats

3.1. Données comportementales

L'analyse du taux de bonnes réponses dans la condition temporelle a révélé un effet significatif de la durée présentée [$F(2,38) = 16,68$; $p < 0,001$; $\eta p^2 = 0,47$]. Cet effet indique que le taux de bonnes réponses était significativement plus élevé pour 1000 ms que pour 500 ms ($d = 1,94$; $p < 0,001$) et 2000 ms ($d = 0,99$; $p < 0,001$) (Figure 27).

Les résultats ont également indiqué également un effet significatif de la durée sur le temps de réaction mesuré à partir de la fin de la durée [$F(2,38) = 80,23$; $p < 0,001$; $\eta p^2 = 0,81$]. Le temps de réaction en réponse à la durée 500 ms était significativement plus élevé qu'à 1000 ms ($d = 3,82$; $p < 0,001$) et 2000 ms ($d = 3,1$; $p < 0,001$). De plus, les participants étaient plus rapides à répondre à la fin de la durée 2000 ms que pour 1000 ms ($d = 1,28$; $p < 0,001$) (Figure 27).

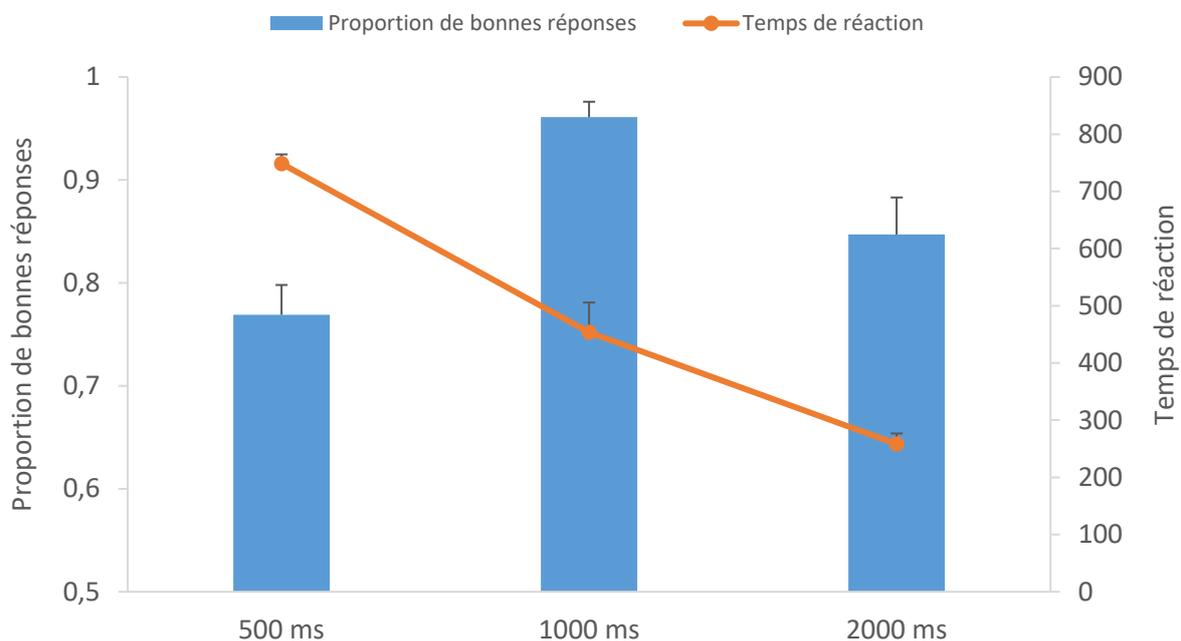


Figure 27: Taux de bonnes réponses et temps de réaction dans l'oddball temporel. Le point 0 de l'axe concernant le temps de réaction désigne la fin de la durée et non son début.

De manière similaire, le facteur Couleur dans la condition d'oddball couleurs avait un effet significatif sur le taux de bonnes réponses [$F(2,38) = 33,05$; $p < 0,001$; $\eta p^2 = 0,63$]. L'analyse post-hoc a permis de préciser que le stimulus standard rouge faisait

significativement plus l'objet de bonnes reconnaissances que les stimuli cibles bleus ($d = 1,1$; $p < 0,001$) et jaunes ($d = 1,22$; $p < 0,001$) (Figure 28).

Le facteur couleur impactait également significativement le temps de réaction [$F(2,38) = 79,31$; $p < 0,001$; $\eta^2 = 0,8$], dans la mesure où les participants répondaient plus rapidement au stimulus standard rouge qu'aux stimuli cibles bleus ($d = 1,46$; $p < 0,001$) et jaunes ($d = 1,49$; $p < 0,001$) (Figure 28).

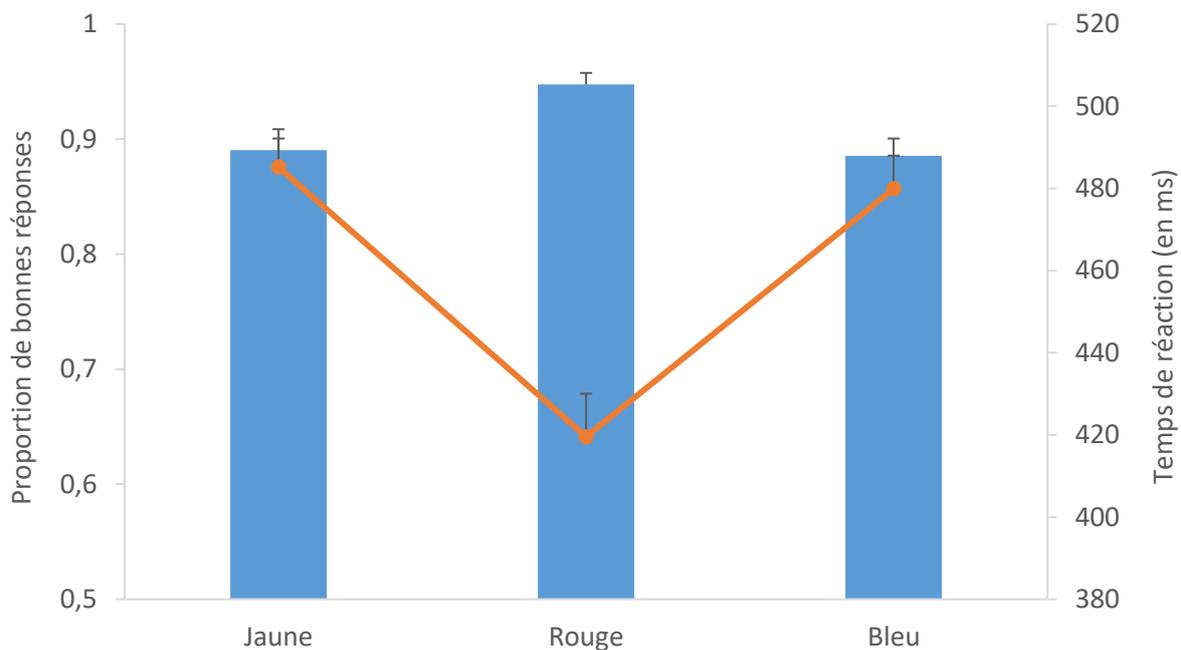


Figure 28: Taux de bonnes réponses et temps de réaction dans l'oddball temporel. Le point 0 de l'axe concernant le temps de réaction désigne le début du stimulus.

3.2. Données électrophysiologiques

3.2.1. Discrimination temporelle explicite dans la condition de discrimination de durées

Les patterns évoqués par les trois durées de l'oddball temporel sont particulièrement complexes, car ils évoquent jusqu'à quatre composantes dont la présence et l'ordre varient selon la durée. Pour cette raison, une lecture chronométrique des signaux est d'abord présentée sur la base d'une représentation schématisée, permettant une lecture initiale plus aisée des activités cérébrales (Figure 29). Les activités évoquées proprement dites sont présentées dans les sous-sections suivantes. Comme nous venons de le mentionner, les trois

durées auxquelles nous avons eu recours ont mises en évidence quatre composantes : la LPct frontopolaire, la P3a frontocentrale, la P3b centropariétale, ainsi qu'une onde lente positive frontopolaire se développant pendant la durée (PSW). La durée 500 ms a entraîné l'apparition successive de la LPct, de la P3a et de la P3b, suivies du temps de réaction moyen. La durée 1000 ms a évoqué une PSW, suivie de la réponse puis du pic de la P3b. Enfin, la durée 2000 ms a élicitée la PSW, la P3b, suivie du temps de réponse moyen, puis enfin le pic de la LPct.

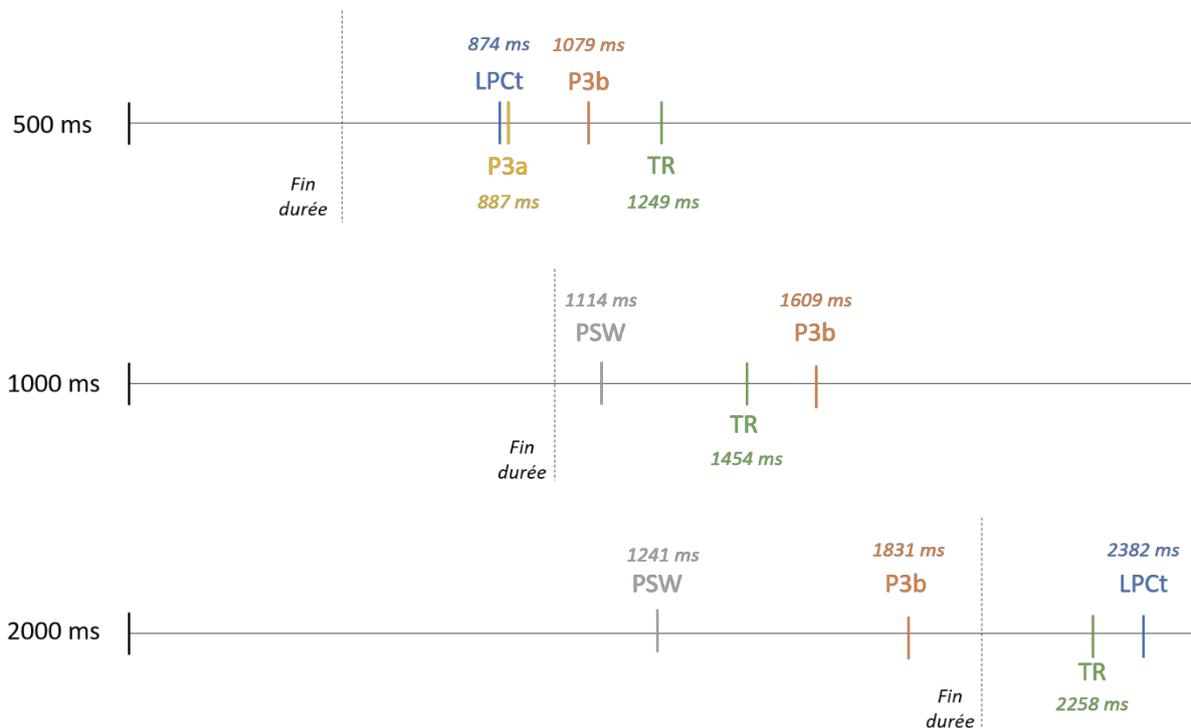


Figure 29: Chronométrage à partir de l'onset des pics de composantes (PSW, LPct, P3a et P3b) et du temps de réaction moyen pour chacune des durées de l'oddball temporel.

L'analyse visuelle de la chronométrage de traitement des durées à partir de l'onset indique clairement que la latence des processus est d'autant plus longue que la durée est grande. Cette observation est logique, puisqu'il est attendu que la décision à propos de 500 ms arrive plus tôt que pour 2000 ms. Cependant, certains processus pourraient survenir plus tôt à la fin d'une durée longue que d'une durée courte, à cause d'une anticipation plus importante de la fin d'une durée longue. Pour le déterminer, la chronométrage a aussi été tracée à partir de l'offset de la durée (Figure 30). Ainsi, il apparaît plus évident que les manifestations électrophysiologiques ont lieu après la fin des durées 500 ms cible (LPct, P3a

et P3b) et 1000 ms standard (PSW, P3b), tandis que la durée longue 2000 ms cible évoque des activités situées à la fois avant la fin du stimulus (PSW, P3b) et après son extinction (LPCT).

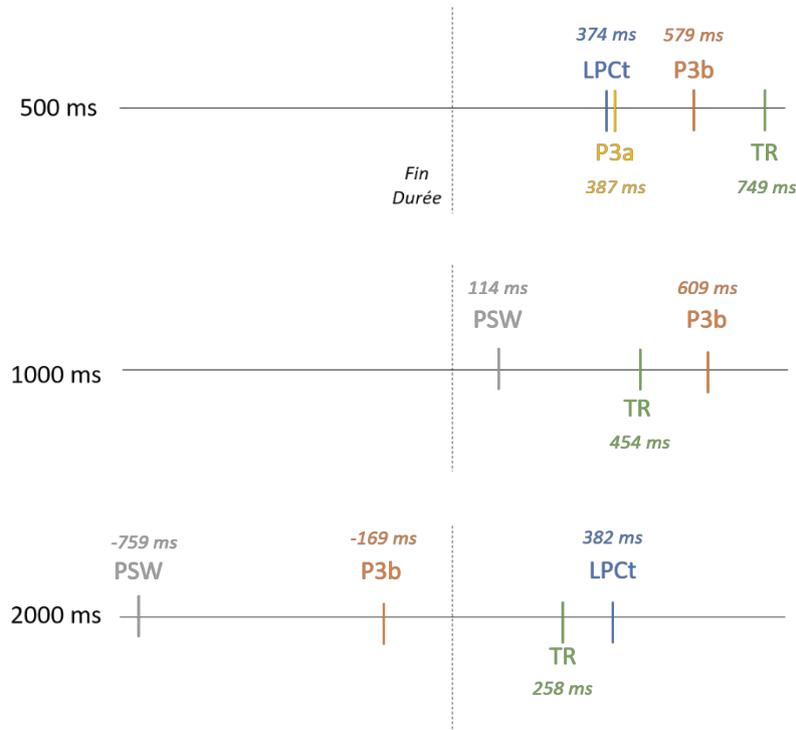


Figure 30: Chronométrie à partir de l'offset des pics de composantes (PSW, LPCT, P3a et P3b) et du temps de réaction moyen pour chacune des durées de l'oddball temporel.

3.2.1.1. LPCT

Pour rappel, seules les durées 500 ms et 2000 ms ont permis de montrer la présence d'une LPCT. L'analyse statistique n'a pas révélé d'effet significatif de la durée sur l'amplitude [$t(16) = 0,39$; $p = 0,70$; $d = 0,14$] et sur la latence du pic d'amplitude [$t(16) = 0,64$; $p = 0,53$; $d = 0,23$] de la LPCT calculée à partir de l'instant où la durée était différentiable des autres (Figure 31).

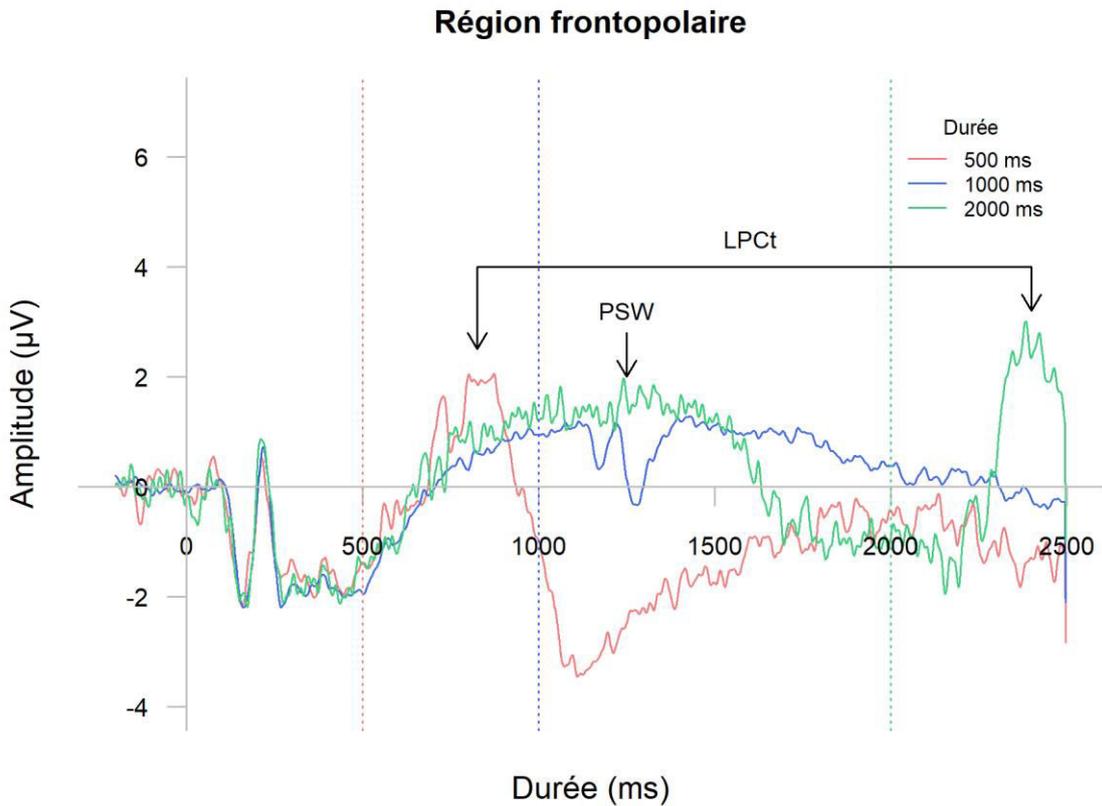


Figure 31: Signal évoqué sur la région frontopolaire à partir de l'onset de la stimulation dans l'oddball temporel. Les lignes horizontales indiquent la fin de la durée (rouge pour 500 ms, bleu pour 1000 ms et vert pour 2000 ms).

3.2.1.2. P300

Puisque la P3a était évoquée uniquement par la durée 500 ms (Figure 32), aucune analyse statistique ne pouvait être réalisée sur la région frontocentrale, sur laquelle cette sous-composante de la P300 apparaît. Par conséquent, l'analyse de variance a été restreinte sur la région centropariétale, sur laquelle était présente la P3b en réponse aux trois durées de l'oddball temporel.

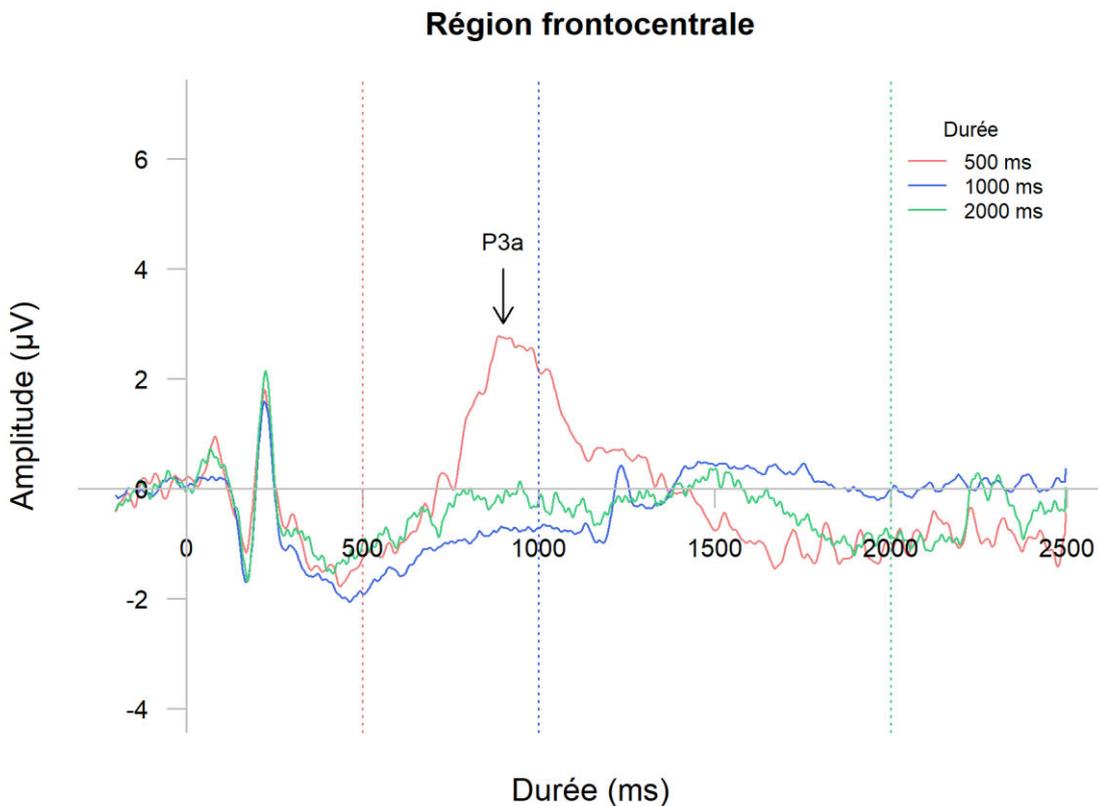


Figure 32: Signaux frontocentraux révélant la P3a uniquement en réponse à 500 ms dans la condition d'oddball temporel. Les lignes en pointillés indiquent la fin des durées.

L'analyse de variance réalisée sur l'amplitude de la P3b (Figure 33) a mis en évidence un effet principal de la durée [$F(2,32) = 31,84$; $p < 0,001$; $\eta^2 = 0,66$]. Ces effets indiquent d'une part que la durée cible 500 ms a évoqué une P300 significativement plus ample que 1000 ms ($d = 1,65$; $p < 0,001$) et 2000 ms ($d = 1,37$; $p < 0,001$). Bien qu'il existe une différence visuelle d'amplitude et de taille petite entre la P300 évoquée par 2000 ms et 1000 ms, celle-ci est non significative ($d = 0,35$; $p = 0,5$).

Concernant la latence de la P3b, il convient de rappeler qu'elle est mesurée à partir du moment auquel une décision peut être émise. Cette mesure permet donc de mesurer un effet de la durée présentée sur la latence de la mise à jour de la mémoire de travail suite à la prise de décision. L'analyse statistique a mis au jour un effet significatif du facteur Durée [$F(2,32) = 3,96$; $p = 0,029$; $\eta^2 = 0,66$]. L'analyse post-hoc de Holm-Bonferroni permet de préciser que le pic de la P3b était significativement plus précoce en réponse à 1000 ms qu'à 2000 ms ($d = 0,88$; $p = 0,02$) et qu'il apparaissait aussi descriptivement, mais non

significativement, plus tôt suite à 500 ms qu'à 2000 ms ($d = 0,68$; $p = 0,08$) et qu'à 1000 ms ($d = 0,30$; $p = 0,49$).

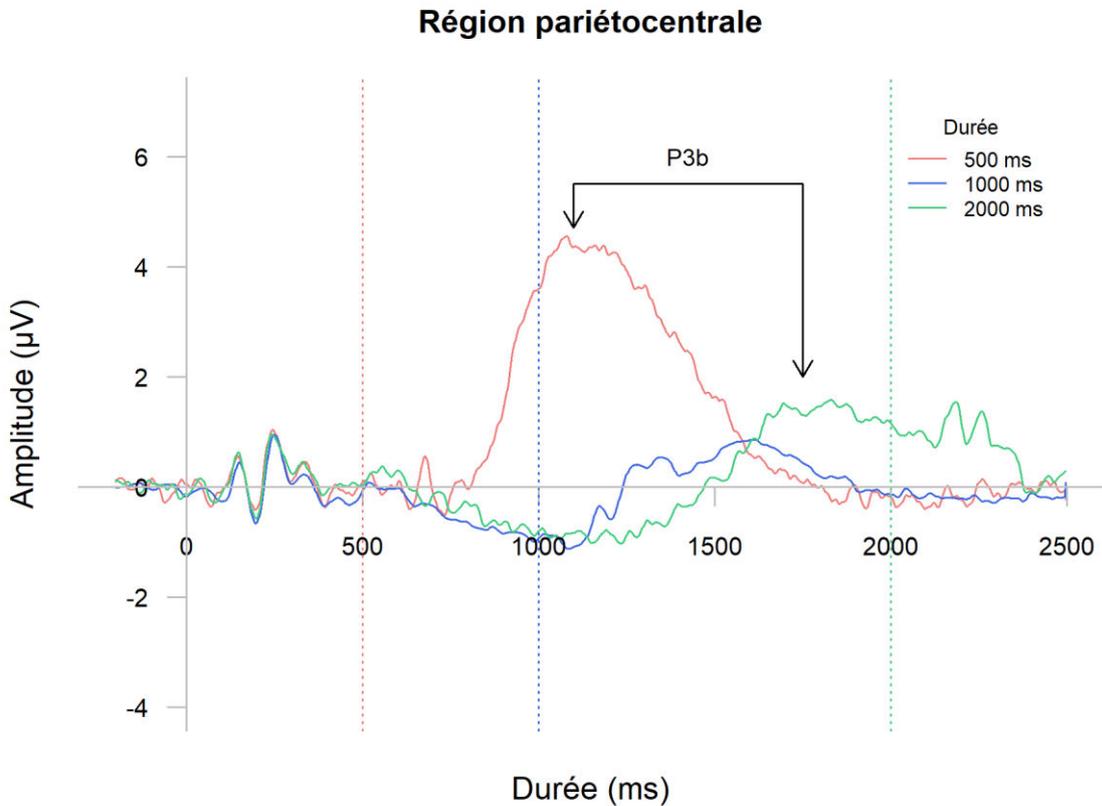


Figure 33: Signaux centropariétaux révélant la présence de la P3b dans la condition d'oddball temporel. Les lignes en pointillés désignent la fin des durées.

3.2.1.3. PSW

De manière inattendue, une onde lente positive, que nous nommerons PSW (« Positive Slow Wave ») est apparue pendant les durées 1000 ms et 2000 ms (Figure 31). La durée présentée n'avait pas d'effet significatif sur l'amplitude [$t(16) = 0,47$; $p = 0,64$; $d = 0,14$] et sur la latence du pic de la composante [$t(16) = 0,46$; $p = 0,65$; $d = 0,15$].

3.2.2. Discrimination des couleurs dans l'oddball couleurs

Contrairement à l'oddball temporel, l'oddball couleurs a évoqué la P300, sans que la PSW et la LPCt ne soient présentes au niveau frontopolaire (Figure 34).

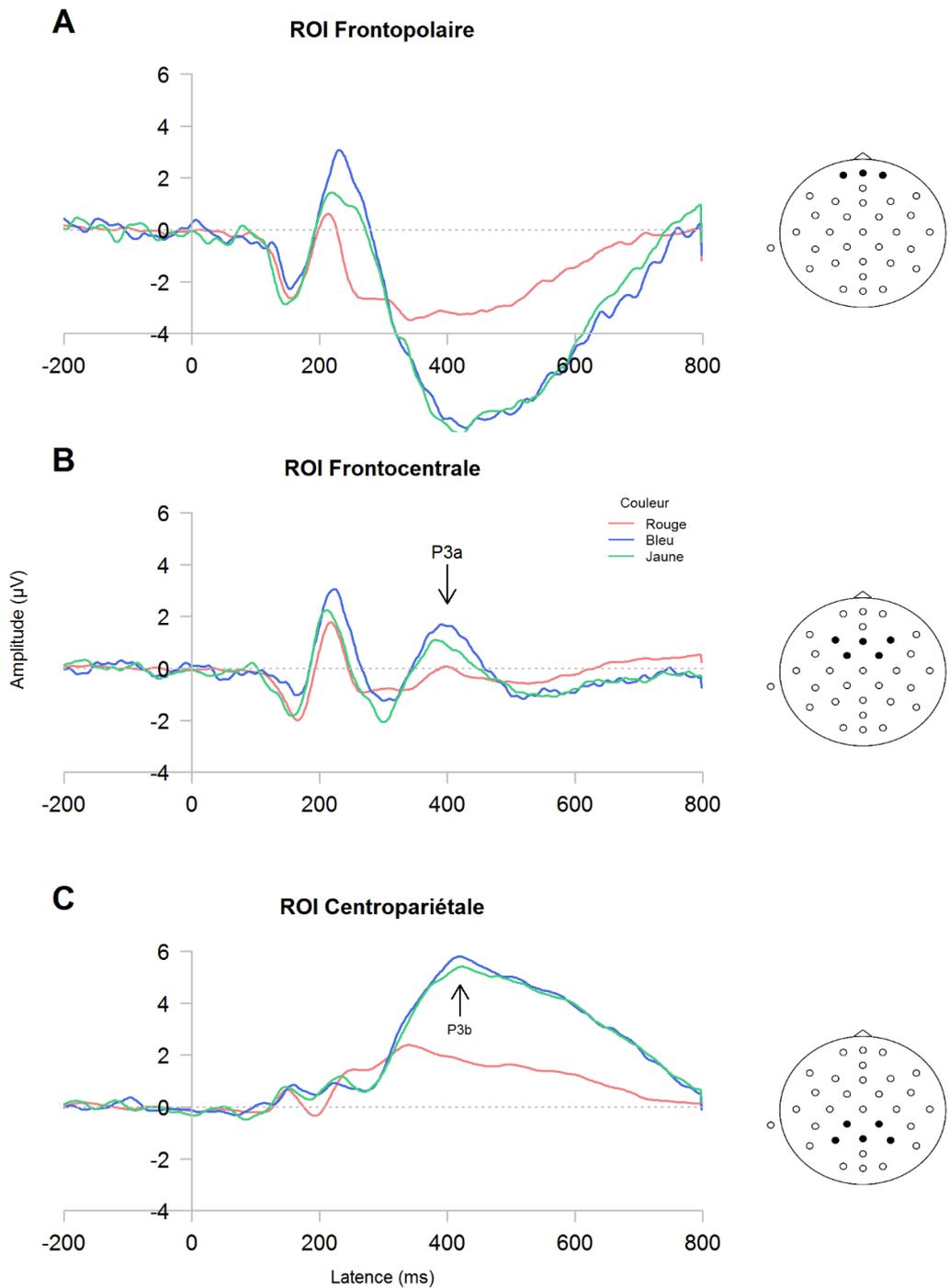


Figure 34: Signaux évoqués dans l'oddball couleurs sur les régions frontopolaires (A), frontocentrales (B) et centropariétales (C).

L'analyse portant sur l'amplitude de la P300 a révélé un effet significatif de la couleur du stimulus [$F(2,32) = 54,5$; $p < 0,001$; $\eta^2 = 0,77$] et de la ROI [$F(1,16) = 28,77$; $p < 0,001$; $\eta^2 = 0,64$], mais également une interaction significative entre les deux facteurs [$F(2,32) = 16,19$; $p < 0,001$; $\eta^2 = 0,5$]. Sur la région centropariétale, la P300 était plus ample suite à la présentation du stimulus standard rouge que des stimuli cibles bleus ($d = 1,73$; $p < 0,001$) ou jaunes ($d = 1,65$; $p < 0,001$). Un effet similaire est présent sur la région frontocentrale, mais celui-ci n'est pas significatif (rouge vs bleu : $d = 0,81$; $p = 1$. Rouge vs jaune : $d = 0,33$; $p = 0,63$). De plus, l'amplitude de la P300 était significativement plus élevée au niveau de la région centropariétale que sur la région frontocentrale, lorsque le stimulus était jaune ($d = 1,98$; $p < 0,001$) ou bleu ($d = 1,89$; $p < 0,001$).

Concernant la latence de la P300, une interaction significative était présente entre la couleur du stimulus et la ROI [$F(2,32) = 17,4$; $p < 0,001$; $\eta^2 = 0,52$], mais les effets principaux de la couleur [$F(2,32) = 3$; $p = 0,08$; $\eta^2 = 0,16$] et de la ROI [$F(1,16) = 0,07$; $p = 0,79$; $\eta^2 = 0,004$] ne l'étaient pas. La latence de la P300 était plus tardive sur la région frontocentrale que sur la région centropariétale quand le stimulus était rouge ($p = 0,02$), ce qui pourrait être dû à la présence d'une onde lente après la P3a au niveau frontocentral. De plus, sur la région centropariétale, la P300 était plus précoce quand le stimulus était rouge que quand il était bleu ($d = 1,32$; $p = 0,004$) ou jaune ($d = 1,42$; $p = 0,005$).

4. Discussion

L'objectif principal de cette étude consistait à évaluer la présence d'activités cérébrales associées à la décision sur les régions frontales et pariétales, attestant l'implication de multiples processus impliqués dans le traitement temporel tardif. Les participants ont été exposés à deux conditions d'un paradigme oddball. Dans le premier cas, ils devaient se focaliser sur la détection d'une durée cible embarquée dans la répétition d'une durée standard. Dans le second cas, ils devaient détecter une couleur cible parmi une couleur standard présentée fréquemment. Les performances comportementales révèlent une meilleure reconnaissance du stimulus standard que des stimuli cibles, dans la condition temporelle et dans la condition couleurs. Concernant les temps de réaction de l'oddball portant sur le temps, les participants répondaient à la fin de la durée, et ce d'autant plus rapidement qu'elle était longue. Lorsque la détection concernait les couleurs, les

participants répondaient en moyenne avant la fin du stimulus et étaient plus rapides face à la couleur standard que face aux couleurs cibles. Les données électrophysiologiques ont révélé la présence de trois composantes ; la PSW, la LPCt et la P300 ; pouvant être mises en lien avec le traitement temporel tardif, sur les régions frontales et pariétales, validant l'hypothèse de sous-processus durant l'étape de comparaison temporelle de la théorie du temps scalaire. La dynamique de ces composantes différait selon la durée présentée. Les signaux évoqués dans l'oddball couleurs ont démontré que le traitement de cette caractéristique des stimuli n'évoquait que la P300 mais pas la PSW ou la LPCt. À présent, ces résultats vont être discutés et mis en lien avec la littérature sur la perception du temps.

4.1. Performances comportementales

Dans les deux tâches d'oddball, les participants étaient plus précis lorsqu'ils répondaient au stimulus standard qu'à la stimulation cible. Il a été montré un effet similaire dans une situation de détection difficile portant sur des tonalités (Katayama & Polich, 1998), dans laquelle le stimulus cible faisait l'objet d'un taux de détection moindre quand la différence de fréquence sonore entre cible et standard était plus faible. Puisque l'encodage temporel est basé sur un mécanisme d'intégration bruité (Simen, Balci, de Souza, Cohen, & Holmes, 2011), il s'agit d'une situation s'apparentant à une détection perceptivement difficile, pouvant expliquer une diminution du taux de bonnes réponses pour la durée cible. Cependant, le même effet a été observé dans la condition d'oddball couleurs, puisque les stimuli cibles jaunes et bleus étaient l'objet d'un taux de bonnes réponses moins élevé que le stimulus standard rouge. Dans ce cas, la discrimination est simple à effectuer et ne peut pas être expliquée par un effet de difficulté de la tâche. Une interprétation alternative est celle d'une « routinisation » de la tâche. Puisque le stimulus standard était présenté dans 80% des essais, les participants ont pu généraliser la réponse « stimulus standard » aux stimuli cibles, peu importe la tâche effectuée par les participants. Ce défaut d'inhibition permet donc d'expliquer la chute des performances suite à une stimulation rare.

Les résultats comportementaux dans l'oddball temporel indiquent aussi que le temps de réponse mesuré à partir de la fin de la durée était d'autant plus court que l'intervalle était long. Autrement dit, les sujets ont attendu la fin de la durée pour répondre, alors qu'ils

pouvaient réagir avant en réponse au stimulus cible 2000 ms. Pourtant, il leur a bien été indiqué de répondre le plus vite et le plus précisément possible. Ainsi, les participants ont implicitement transformé la tâche en paradigme de temps de réaction indicé (Los, 2010). Il s'agit d'un protocole dans lequel il faut répondre le plus vite possible à l'apparition d'un stimulus impératif, précédé par un stimulus indice. Plus l'intervalle entre les deux stimuli est grand, plus les participants répondent vite au stimulus impératif. Dans notre tâche d'oddball temporel, le début de la durée servait d'indice temporel servant à se préparer à l'offset, qui était dès lors le stimulus impératif. Dans ce contexte, il a été établi que le cerveau implémente une fonction de hasard désignant la probabilité qu'un événement survienne sachant qu'il n'est pas encore arrivé (Nobre et al., 2007). Concrètement, cette fonction modélise la capacité à envisager que plus le temps passe, plus la probabilité de la fin de la durée est grande. Par conséquent, la préparation motrice peut être améliorée à mesure que le temps passe, permettant de répondre plus rapidement à l'apparition de l'offset quand la durée est longue.

Dans l'oddball couleurs, l'influence du stimulus sur le temps de réaction n'est pas la même que dans l'oddball temporel. Les participants ne mettaient pas en place de stratégie temporalisée de réponse, puisqu'ils répondaient avant la fin du stimulus. Surtout, ils réagissaient plus lentement lorsque la couleur était cible plutôt que standard, alors même que les cibles présentaient un taux de bonnes réponses moindre. L'impact du stimulus sur le temps de réaction conforte l'hypothèse d'un défaut d'inhibition en cas de présentation d'une couleur cible, causé par une routinisation de la tâche. En effet, lorsque la cible apparaît, un conflit survient entre la réponse prépotente (dire que c'est le standard) et l'entrée sensorielle (ce n'est pas le standard). Ce décalage pourrait entraîner un traitement de la cible plus long et donc un retard dans l'émission de la réponse.

4.2. Résultats électrophysiologiques – Discrimination temporelle dans l'oddball temporel

4.2.1. Des mécanismes décisionnels différents en fonction de la durée

Les données électrophysiologiques ont mis en exergue la présence d'une LPCt sur les électrodes frontopolaires lorsque les participants étaient confrontés aux deux durées cibles.

Son apparition spécifiquement après la fin de la durée renforce l'idée que l'onde reflète des mécanismes décisionnels associés à des intervalles (Gontier et al., 2008; Paul et al., 2011). Toutefois, concernant la durée standard, seule une réponse sensorielle associée à l'offset du stimulus était présente. Ce résultat inattendu pourrait être expliqué par le fait que la LPCt indexe le degré de discordance entre les durées cibles et la durée de référence. Cette conclusion rejoint celle de Kononowicz et van Rijn (2014) qui ont mis en évidence un effet de la durée présentée sur l'amplitude de la N1P2 évoquée par le stimulus marquant la fin d'un intervalle délimité par deux stimulations brèves. Plus la durée présentée différait de la durée attendue en mémoire, plus la N1P2 était ample. Puisque nous avons eu recours à des durées « pleines », sous-tendues par une stimulation visuelle continue, il est possible que la LPCt reflète un mécanisme similaire à celui indexé par la N1P2 dans ce contexte. Mais cette interprétation est peu probable du fait qu'une expérience précédente a montré que la LPCt apparaissait en réponse à la durée standard dans une tâche de généralisation temporelle (Paul et al., 2011). Bien que cette observation ne rejette pas en soi l'idée que la LPCt soit sensible au degré de discordance entre la durée présentée et la durée attendue en mémoire, cela n'explique pas l'absence de la composante en réponse à la durée standard. Dans le paradigme oddball utilisé dans cette expérience, celle-ci était présentée un grand nombre de fois comparativement aux durées cibles, ce qui a probablement entraîné un désengagement attentionnel dans le but d'économiser les ressources. Par conséquent, nous supposons que la routinisation de la tâche avait pour conséquence de n'entraîner l'évocation de mécanismes décisionnels indexés par la LPCt uniquement pendant les durées cibles rares.

Pendant la présentation de la durée cible 2000 ms, la LPCt est apparue après le temps de réaction moyen, ce qui concorde avec des données précédemment publiées selon lesquelles cette onde peut être étudiée à partir des potentiels évoqués synchronisés à partir de la réponse des participants (Wiener & Thompson, 2015). Dans le cas présent, la décision a certainement été prise avant la fin du stimulus puisque les temps de réaction sont extrêmement brefs suite à l'extinction de la durée. L'apparition de la LPCt indique probablement que les sujets initient un mécanisme d'encodage temporel automatique toujours en cours à l'offset du stimulus, même si la décision a déjà été prise. Une fois que ce processus est terminé, un nouveau mécanisme décisionnel sous-tendu par la LPCt pourrait servir pour conforter le participant dans sa réponse. Il est à noter qu'à l'inverse de la durée

cible longue, la durée cible 500 ms a évoqué une LPCt qui précédait de près de 450 ms le temps de réaction moyen. Par conséquent, ces données suggèrent que pour la durée cible courte, la LPCt indexait la prise de décision. Ces observations sont intéressantes et amènent à approfondir l'interprétation précédente indiquant que la prise de décision temporelle est indexée par la LPCt (Paul et al., 2003). En effet, selon ce point de vue, la LPCt aurait dû survenir avant le temps de réaction moyen en réponse à la durée cible 2000 ms. Le fait que cela ne soit pas le cas indique que la décision repose sur des bases différentes selon que la durée présentée soit courte ou longue et conforte l'idée que ces deux types de durées recrutent des réseaux neuronaux différents (Lewis & Miall, 2003a, 2003b). Ainsi, selon l'interprétation que nous rapportons ici, la LPCt indexerait une forme de prise de décision évoquée automatiquement après la fin d'une durée nécessitant une réponse. Ce processus servirait de base à la décision menant à la réponse lorsque la durée est courte. Mais lorsque la durée est longue, la décision induisant la réponse serait indexée par un autre mécanisme, et l'opération sous-tendue par la LPCt servirait plutôt à fournir un feedback au participant sur la réponse qu'il a donnée.

Pendant les durées cibles 2000 ms et standard 1000 ms, une PSW était évoquée pendant la durée. Cette composante inattendue pourrait refléter des mécanismes décisionnels. Cette interprétation serait en accord avec le rôle supposé du cortex préfrontal dans la prise de décision perceptive (Summerfield & Koechlin, 2009). De plus, des modèles récents impliquent l'incrémentatation au fil du temps d'une variable de décision dans des tâches de perception du temps (Balci & Simen, 2014) dont la morphologie correspond au développement d'une onde lente. Ce processus d'accumulation d'évidence sensorielle dans le temps a été mis en évidence à partir de l'activité de neurones pariétaux dans une tâche de saccades oculaires (de Lafuente, Jazayeri, & Shadlen, 2015). Il est donc possible que la décision temporelle puisse être indexée par une onde lente telle que la PSW. Cela concorde également avec une étude ayant montré que le cortex préfrontal sous-tend un mécanisme de « monitoring » temporel de l'entrée sensorielle (Vallesi et al., 2009). Il s'agit d'un processus pouvant servir de base neurophysiologique à la comparaison de durées. Dans cette conception, l'entrée sensorielle sous-tend la durée en cours qui est comparée en temps réel avec une durée attendue, correspondant à la durée de référence remémorée à partir de la mémoire dans le cadre de la théorie du temps scalaire. Ainsi, le cortex préfrontal

aurait pour fonction de surveiller l'entrée sensorielle en fonction de la durée attendue et d'implémenter la fonction de hasard (Nobre et al., 2007), désignant la probabilité de la fin de la durée sachant que le stimulus n'est pas encore terminé.

La latence de la PSW était descriptivement plus longue en réponse à la durée cible 2000 ms qu'à la durée standard 1000 ms. Avec un stimulus d'une durée de 1000 ms, une décision peut être émise uniquement à sa fin, expliquant pourquoi la PSW se termine quand la durée se termine. Mais lorsque la durée 2000 ms est présentée, le processus d'accumulation continue jusqu'à ce qu'un seuil soit franchi, c'est à dire jusqu'à ce que la durée soit suffisamment plus longue que la durée standard. À un moment proche de 1500 ms, le cerveau peut détecter que l'intervalle est plus long que la durée standard.

4.2.2. Un mécanisme de catégorisation non spécifique dans la perception du temps

Les résultats électrophysiologiques ont démontré la présence d'une P300 tardive, en réponse à la durée. Celle-ci était plus ample en réponse à la cible 500 ms comparativement au standard 1000 ms. Il s'agit de la manifestation de l'effet « oddball » habituellement observé avec des stimulations sensorielles (Desmedt, Debecker, & Manil, 1965; Nolan et al., 2012). Ainsi, la P300 est évoquée en réponse à des durées, bien que sa présence ait déjà été attestée dans une autre étude (Macar & Vidal, 2003). Les données concordent avec la distinction entre deux sous-composantes de la P300 : une P3a frontocentrale, visible uniquement en réponse à la durée cible 500 ms et la P3b centropariétale, visible pour les trois durées de l'oddball temporel, reflétant deux sous-processus distincts impliqués dans la détection de la cible. Selon Polich et Criado (2006), ces deux sous-composantes reflètent respectivement une orientation automatique de l'attention et la mise à jour du contexte en mémoire de travail. Par conséquent, comme avec des stimulations non temporelles, ces mécanismes sont à l'œuvre dans la détection de durées dans un paradigme « oddball ».

Contrairement à ce qui était attendu, la P3b était significativement plus prononcée en réponse à 500 ms qu'à 2000 ms. Ces résultats indiquent une différence de traitement entre les deux durées cibles et concordent avec la distinction entre une déviation exogène et endogène de l'attention temporelle (Coull, Frith, Büchel, & Nobre, 2000). En effet, la cible

500 ms évoque une P3a et une P3b suite à la fin du stimulus. Cette situation correspond à un événement exogène déviant l'attention : la fin du stimulus sous-tendant la durée, arrivant plus tôt que prévu, puisque les participants attendent la durée standard et fréquente 1000 ms. Par contre, la durée cible 2000 ms évoque une P3b avant la fin du stimulus ; mais pas de P3a ; une fois que la durée dépasse suffisamment la durée standard. C'est un événement interne qui provoque l'apparition de la P300 et la déviation de l'attention. Puisque le modèle modifié de Church et Gibbon (Wearden, 1992) prévoit un seuil de décision variable d'un essai à l'autre, le moment auquel la durée 2000 ms est détectée comme déviante est variable, moment sur lequel la P300 est synchronisée. La conséquence est alors une chute de l'amplitude de la composante.

Il est intéressant de noter que comme il a été montré dans le cadre théorique, la P300 a déjà été étudiée dans la perception du temps. Cependant, il s'agissait presque toujours de la composante associée au traitement perceptif de la stimulation sensorielle sous-tendant la durée (Gibbons & Stahl, 2008; Gontier et al., 2007; Le Dantec et al., 2007; Schmidt-Kassow, Schubotz, & Kotz, 2009). Dans notre étude, comme dans celle de Macar et Vidal (2003), la P300 est évoquée bien après la latence habituelle d'apparition de la composante dans le traitement perceptif associé à une stimulation non temporelle. Par conséquent, il s'agit cette fois d'une onde électrophysiologique spécifiquement évoquée en réponse à la durée et non à la perception du stimulus qui sous-tend celle-ci.

4.2.3. Une diminution de l'activité cérébrale en réponse à la durée standard

Lors de la présentation de la durée standard, les potentiels évoqués ont révélé une diminution de l'activité cérébrale. Ainsi, la LPCt et la P3a n'étaient pas présentes, tandis que la P3b présentait une amplitude diminuée. Ces effets rappellent un phénomène connu dans la littérature sous le terme de « suppression neuronale liée à la répétition » (Matthews et al., 2014), qui désigne la baisse de l'activité cérébrale associée au traitement d'une stimulation répétée. Deux explications fonctionnelles ont été fournies. D'un côté, il a été proposé que cette manifestation physiologique soit une adaptation cérébrale qui résulte d'un traitement plus efficace du traitement de l'information : plus une stimulation est répétée, plus le traitement est efficace et moins il est nécessaire que le cerveau dépense d'énergie pour la

traiter (Wark, Lundstrom, & Fairhall, 2007). D'un autre côté, la suppression liée à la répétition est interprétable dans le cadre théorique du codage prédictif (Matthews & Gheorghiu, 2016). Selon ce point de vue, le cerveau est un organe qui traite l'information en générant des prédictions sur les entrées à venir, dans l'optique d'approfondir uniquement le traitement des entrées non prédites. Ce fonctionnement permettrait une économie d'énergie en ne traitant que les informations inattendues, qui font l'objet d'une réponse cérébrale, une « erreur de prédiction ». L'hypothèse du codage perceptif a été favorisée dans le cadre de la perception du temps, car elle explique les effets d'attentes concernant les durées. En effet, il a été montré que plus une stimulation diffère de la durée attendue (autrement dit, la durée standard), plus la réponse cérébrale était forte, car l'erreur de prédiction est importante (Kononowicz & van Rijn, 2014). Par conséquent, l'absence de LPct, de P3a et d'une P3b diminuée en réponse à la durée standard dans notre tâche d'oddball temporel s'inscrit particulièrement bien dans le cadre du codage prédictif : puisque la durée correspond à celle qui est la plus courante, les attentes sont remplies et le cerveau ne génère pas ou peu de signal d'erreur de prédiction.

Si la durée standard 1000 ms s'est traduite par une absence ou une réduction des composantes électrophysiologiques très tardives dans le traitement temporel, la PSW était tout de même bien présente. Cela tranche avec la diminution significative ou l'absence de la LPct, de la P3a et de la P3b en réponse à la même durée. Ces observations sont toutefois logiques dans la mesure où il est nécessaire que le cerveau évalue au préalable la durée pour déterminer correspond à la durée standard ou non. Par conséquent, il est logique que la phase d'évaluation de la durée indexée par la PSW ne soit pas impactée par la suppression liée à la répétition. Des travaux menés avec un protocole d'oddball temporel ont révélé une sous-estimation de la durée standard, associée à une réduction de l'activité neuronale provoquée par la répétition de la stimulation (Pariyadath & Eagleman, 2007, 2012). Ainsi, plus une durée provoque une activité préfrontale importante, dans un contexte où elle est inattendue, plus elle est perçue comme longue (Mayo & Sommer, 2013). Le lien entre la magnitude de l'activité neuronale et la durée perçue est observé pendant le stimulus, tandis que dans le paradigme oddball temporel rapporté ici, la magnitude de l'activité neuronale diminue en réponse à la durée attendue qu'une fois la durée évaluée. Cette différence chronométrique s'explique par les différences de stimulations visuelles utilisées. Tandis que

les auteurs s'intéressant à l'effet de raccourcissement subjectif de la durée standard utilisent des stimulations fréquentes et rares qui sont visuellement différentes (par exemple une chaise et une table), nous avons eu recours à des durées standard et cibles qui étaient physiquement identiques, dont seule la durée changeait. Puisque les stimulations visuelles changent en même temps que leur durée en fonction du statut standard/cible, les auteurs provoquent un traitement visuel pouvant différer dès le début du stimulus. Dans cette étude, puisque les stimulations étaient visuellement identiques pour chaque durée, la suppression neuronale ne peut être mise en place que suite à l'évaluation temporelle de la durée du stimulus. Par conséquent, la particularité de ce travail est de révéler une forme de suppression neuronale évoquée par le traitement temporel du stimulus et non par son traitement sensoriel.

4.3. Résultats électrophysiologiques – Discrimination des couleurs dans l'oddball couleurs

Les signaux évoqués par les trois couleurs de l'oddball couleurs ont entraîné l'apparition de la P300 sur les régions frontocentrales et centropariétales, mais pas de la PSW et de la LPCt. A première vue, il serait possible d'en conclure que les deux composantes frontopolaires sont spécifiques du traitement temporel, puisqu'elles n'apparaissent que lorsque des durées sont discriminées. Deux arguments s'opposent à cette conclusion. Premièrement, une étude précédente a rapporté la présence de la LPCt dans une tâche de discrimination de formes (Gontier et al., 2008), ce qui est en contradiction avec l'idée que la composante est spécifique de la perception du temps. Deuxièmement, la présence de la contrepartie frontopolaire de la P300 pourrait masquer des composantes associées à la décision.

Un moyen de vérifier la spécificité temporelle de la PSW et de la LPCt pourrait être de reproduire une tâche similaire à l'oddball couleurs, dont les performances seraient appariées avec celles de l'oddball temporel. Cela est possible en déterminant préalablement à la session expérimentale et pour chaque sujet quelles différences entre les stimuli sont nécessaires pour obtenir un taux de bonnes réponses donné, de manière similaire à ce qui a été pratiqué dans certaines études (Coull, 2004; Kulashekhar, Pekkola, Palva, & Palva, 2016).

De cette manière, le contraste entre traitement temporel et non temporel se présenterait sous une forme similaire, celle d'une accumulation d'évidences jusqu'à un certain seuil, moment auquel une décision pourrait être prise.

5. Conclusion

L'objectif de cette étude consistait à mettre en évidence des sous-processus décisionnels impliqués dans la comparaison de durées à partir des signaux évoqués sur les régions frontales et pariétales. De plus, il s'agissait également de déterminer si ces sous-processus étaient recrutés quand les durées sont traitées implicitement, alors que les participants focalisent leur attention sur une tâche perceptive non temporelle. Plusieurs indices électrophysiologiques ont été mis en exergue lorsque les participants étaient engagés dans la tâche de détection temporelle. Ainsi, une durée cible plus courte qu'attendue évoque une LPCt frontopolaire, une P3a frontocentrale et une P3b centropariétale impliquées respectivement dans des mécanismes de prise de décision, attentionnels et de mémoire de travail. Une durée plus longue qu'attendue évoque plutôt une PSW sur la région frontopolaire pendant la durée, suivie de la P3b sur la région centropariétale et indexant des mécanismes décisionnels et de mémoire de travail, respectivement. De plus, pour ce type de durée, un mécanisme de décision recruté automatiquement est évoqué après la fin de la durée, mais sans lien avec la réponse des participants, comme l'atteste la présence d'une LPCt après le temps de réaction moyen. Lorsque les durées étaient traitées implicitement, une P3a frontocentrale suivie d'une LPCt frontopolaire étaient évoquées, systématiquement après la fin de la durée, bien après le temps de réaction moyen. Ces composantes indexent un mécanisme d'orientation de l'attention automatique et une forme de décision recrutée automatiquement, qui seraient impliqués dans les essais dans lesquels les participants comprennent qu'ils ont eu affaire à une durée différente. Ainsi, selon que le traitement temporel soit explicite ou implicite et non volontaire, le traitement décisionnel diffère. Dans le premier cas, la décision est évoquée suite à un processus de comparaison temporelle dirigé par la focalisation de l'attention, tandis que dans le second cas, il est provoqué par l'extinction du stimulus. Bien que l'effet de la durée n'ait pas été systématique dans l'ensemble des analyses, il apparaît tout de même que le pattern électrophysiologique est clairement différent selon que la

durée soit plus courte ou plus longue que la durée standard. Si cette étude montre un effet du statut de la durée, les effets observés peuvent être causés non pas par le fait que la durée a un statut de cible, mais plutôt parce qu'elle est différente de la durée standard. Pour cette raison, une seconde étude a été menée pour déterminer si les activités fronto-pariétales tardives sont spécifiquement recrutées lors d'une décision de différence entre la durée présentée et la durée attendue.

CHAPITRE 3 :

Étude de la spécificité des activités frontales et pariétales tardives à la décision portant sur la différence entre la durée présentée et la durée attendue

1. Problématique

1.1. Le traitement d'une durée correspondant à la référence

Dans la première étude, nous avons montré l'existence d'activités frontales (PSW, LPCt, P3a) et pariétales (P3b) lors de l'étape de comparaison de durées. La présence de ces activités montre l'existence de plusieurs mécanismes associés à la décision temporelle. Ainsi, la PSW est recrutée lorsque les durées sont longues (au moins égale à une seconde) et est associée à un traitement comparatif. La LPCt est associée à la prise de décision, tandis que la P3a et la P3b indexent respectivement l'orientation de l'attention et la mise à jour de la mémoire de travail lorsque la durée est nouvelle. Cependant, cette première étude a posé le problème du contrôle de la durée sur les effets obtenus. En effet, la quantification des indices que nous venons de citer a été réalisée en comparant leur amplitude et leur latence pour des durées cibles et standard physiquement différentes. Par conséquent, il est difficile de dissocier ce qui relève de l'effet de la durée de ce qui relève de l'effet du statut, c'est-à-dire selon que la durée soit standard ou non. Certains auteurs ont pointé la nécessité de comparer deux stimuli temporels physiquement identiques, mais en manipulant le contexte de présentation, pour étudier la perception du temps (Wearden, 2013). Ainsi, certaines études ont très élégamment contrôlé l'effet du stimulus pour comparer deux durées

identiques dans des conditions de présentation différentes (e.g. Coull, 2004; Ferrara et al., 1997). Concernant la tâche d'oddball que nous avons présenté dans la première étude, la question se pose de chercher à créer une situation expérimentale dans laquelle la présence ou la modulation des activités fronto-pariétales est dépendante de la durée ou de son statut.

1.2. Le traitement d'une durée lorsqu'elle est plus courte ou plus longue que la référence

La première étude a également révélé une différence de patterns électrophysiologiques selon que la durée présentée soit plus courte ou plus longue que la durée de référence. Ainsi, lorsque la durée cible (500 ms) était plus courte que le standard (1000 ms), trois composantes sont évoquées dans l'ordre suivant : LPCt, P3a et P3b. Par contre, lorsque la durée cible 2000 ms était plus longue, les activités observées survenaient dans cet ordre : PSW, P3b et LPCt. De plus, lorsque la durée cible est plus courte (500 ms) que la durée standard, la P3b était plus ample que lorsqu'elle était plus longue (2000 ms). Par conséquent, le rapport entretenu entre la durée présentée et la durée de référence entraîne différentes chaînes de traitement de l'information temporelle associée à la comparaison. Mais ces différences ont été observées durant le traitement de durées physiquement courtes (500 ms) et longues (2000 ms). L'effet de rapport entre durée et référence pourrait donc être expliqué au moins en partie par un effet de différences de traitement de la durée physique. Un contrôle de cet effet est donc nécessaire pour s'assurer qu'une même durée est bien traitée différemment selon qu'elle soit plus courte ou plus longue que la durée « standard ».

Dans la littérature, la mémoire de référence qui stocke le « standard » a fait l'objet de certains travaux qui ont permis d'en dégager certaines caractéristiques. Par exemple, dans une tâche d'estimation temporelle, le fait de rappeler plusieurs fois la durée « standard » n'améliore pas significativement les performances par rapport à une situation où elle n'est rappelée qu'une fois (L. Jones & Wearden, 2003). Aussi, la représentation temporelle dans ce système mnésique peut faire l'objet d'interférence (Filippopoulos et al., 2013; Ogden et al., 2008). De plus, des expériences ont confirmé que ce processus est très variable selon le contexte. Ainsi, les participants ont tendance à percevoir une durée de manière similaire à la précédente (Wiener et al., 2014). À un niveau contextuel plus global, lorsque les participants

effectuent une tâche de jugement de paires de durées, ils forment une représentation d'une référence interne moyenne à l'échelle de l'expérience, laquelle est mise à jour d'un essai à l'autre (Dyjas et al., 2012).

Bien que ces travaux aient l'intérêt de préciser les caractéristiques de la mémoire de référence, la question de l'impact de son contenu sur l'étape de comparaison reste ouverte. Pourtant, puisque la décision sur une durée implique de la comparer avec un « standard » stocké en mémoire, il est logique de penser que pour une durée donnée, les mécanismes décisionnels soient modulés par la durée de référence de la tâche passée par le participant. Puisque nous avons montré que cette étape fait appel à différents processus, la question se pose de savoir lesquels sont modulés par la durée de référence.

1.3. Objectifs et hypothèses

L'objectif de cette étude est double. **Premièrement**, il s'agit de dissocier l'effet de la durée et l'effet de son statut sur l'implication des mécanismes décisionnels, attentionnels et de mémoire de travail, indexés par les activités fronto-pariétales de la première étude. **Deuxièmement**, le but est de préciser quelles sont les étapes de traitement qui sont affectées selon que la durée est plus courte ou plus longue que le « standard ». Chacun de ces objectifs fera l'objet d'une expérience dédiée. Les participants ont été exposés à un paradigme « oddball » similaire à l'étude n°1. Dans la première expérience, les sujets devaient détecter une durée cible de 500 ms parmi un train de durées standard de 1000 ms (condition 1), ou bien détecter une cible de 1000 ms dans un train de durées standard de 500 ms (condition 2) (Figure 35). Ainsi, il est possible de contraster une condition dans laquelle la durée de référence est 500 ms d'une autre où elle est de 1000 ms. De plus, cette manipulation permet également de contraster la même durée 500 ms ou 1000 ms, selon qu'elle soit standard ou cible, autrement dit, selon qu'elle soit égale ou non à la durée de référence. Cette conception permet aussi de reproduire l'effet du statut de la durée obtenu dans l'étude 1, tout en contrôlant l'effet de la durée physique lors du contraste « standard vs cible », et à l'inverse, de déterminer s'il existe un effet de la durée, mais avec un statut constant. Dans la deuxième expérience, les participants devaient détecter une durée cible de 500 ms parmi un train de durées standard de 250 ms (condition 1), ou une cible de 1000 ms parmi la répétition d'une durée standard de 2000 ms (condition 2) (Figure 35). En croisant

les données de cette expérience avec celles de la première expérience de cette étude, il est possible de comparer pour une même durée (500 ms ou 1000 ms) selon qu'elle est plus courte ou plus longue que la durée standard. Ainsi, la durée 500 ms pouvait être confrontée à une durée standard de 250 ms ou de 1000 ms, alors que la durée 1000 ms était présentée avec une durée standard de 500 ms ou de 2000 ms.

Expérience 2A		
	<i>Condition 1</i>	<i>Condition 2</i>
Cible	1000 ms	500 ms
Standard	500 ms	1000 ms

Expérience 2B		
	<i>Condition 1</i>	<i>Condition 2</i>
Cible	1000 ms	500 ms
Standard	2000 ms	250 ms

Figure 35: Structure des deux expériences constituant cette étude.

À l'aide des potentiels évoqués et des résultats de la première étude, il est possible d'étudier les activités associées à la décision, à l'attention et à la mémoire de travail en mettant en exergue des variations des activités frontales (PSW, LPCt pour la prise de décision, P3a pour l'attention) et pariétales (P3b pour l'attention et la mémoire de travail). Dans la première expérience, il est attendu qu'une durée mobiliserait plus les processus de la prise de décision, de l'attention et de la mémoire de travail lorsqu'elle est cible plutôt que lorsqu'elle est standard. De plus, lorsque la durée est longue (1000 ms), un processus d'accumulation d'évidences sensorielles jusqu'à l'atteinte d'un seuil de décision devrait être recruté, mais pas lorsque la durée est courte (500 ms). Dans la seconde expérience, le moment auquel la décision est prise devrait différer selon que la durée est plus courte ou plus longue que la durée de référence. Par conséquent, nous nous attendons à ce que les processus tardifs du traitement temporel entrent également en jeu à des moments distincts selon le rapport entretenu entre la durée cible et la durée de référence stockée en mémoire. Pour cela, il est nécessaire de mesurer la dynamique de ces mécanismes non pas à partir du début du stimulus, mais à partir du moment où une décision peut être prise, c'est-à-dire lorsque la durée encodée et la durée de référence diffèrent. A partir de ce point de référence, nous nous attendons à ce qu'une durée présentée plus courte que la durée

standard mobilise plus tardivement les processus intervenant lors de la comparaison temporelle, par rapport à la situation où la durée est plus longue que la référence. En effet, dans ce cas de figure, la fin de la durée n'est pas attendue et la mise en place de ces processus ne peut pas être anticipée.

2. Expérience 2A

2.1. Méthode

2.1.1. Participants

Dix-neuf sujets volontaires (3 hommes), âgés de 18 ans à 29 ans (moyenne d'âge : 21,8 ans \pm 2,89) ont participé à cette étude. Trois participants (trois femmes) ont été exclus de l'analyse des potentiels évoqués à cause d'un trop faible nombre de signaux dans au moins une condition. Tous les sujets étaient droitiers selon les critères du Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971) présentaient tous une vue normale ou corrigée. Un formulaire de consentement éclairé était signé avant l'expérimentation et les participants étaient informés qu'ils pouvaient interrompre l'expérience à tout moment. Cette recherche a suivi les recommandations de les préconisations concernant les protocoles de recherche de la déclaration d'Helsinki relatives au traitement éthique des participants humains.

2.1.2. Stimuli

Tous les stimuli se présentaient sous la forme d'un spot lumineux blanc, d'un diamètre de 0,5° d'angle visuel présenté au centre de l'écran, sur un fond noir. La durée de présentation était de 500 ms ou de 1000 ms. Les sujets étaient placés à 57 cm de l'écran dans le but de contrôler la taille du spot dans le champ visuel. L'écran LCD utilisé présentait une diagonale mesurant 15 pouces, avec une résolution de 1280 par 1080 pixels et à un taux de rafraîchissement de 60 Hz.

2.1.3. Procédure expérimentale

Les participants ont été confrontés à une tâche d'oddball dans laquelle les participants devaient détecter une durée cible rare embarquée dans une répétition d'une durée standard fréquente. Dans une condition, la durée cible était 500 ms et la durée standard 1000 ms, dans la seconde, c'était l'inverse. L'ensemble des participants était confrontée aux deux

conditions. Dans les deux cas, la proportion d'apparitions de la durée était la même : 80 % pour la durée standard et 20 % pour la durée cible. La consigne donnée aux participants était d'appuyer aussi vite et aussi précisément que possible sur le bouton ENTRÉE du clavier positionné en face d'eux lorsqu'ils détectaient la durée cible.

Chaque condition commençait par une phase d'apprentissage, dans laquelle les participants étaient confrontés cinq fois de suite à la durée standard. Ils étaient informés qu'ils n'avaient pas à répondre et simplement à faire attention et à mémoriser la durée du stimulus. Une phase d'entraînement était administrée suite à l'apprentissage, consistant en un bloc d'essais identique à ceux présentés dans la phase expérimentale qui suivait. Chaque bloc était composé de vingt-cinq stimulations dans lequel la durée standard et la durée cible étaient présentées de manière pseudo-aléatoire : la durée cible pouvait être précédée de 2, 3, 4 ou 5 durées standard. De cette manière, deux durées cibles ne pouvaient se succéder et la probabilité d'apparition de chaque stimulation (80 % standard – 20 % cibles) était respectée à l'échelle d'un bloc (20 standards – 5 cibles). L'intervalle interessai était issu d'une distribution uniforme allant de 1000 ms à 2000 ms (moyenne : 1500 ms). Après chaque présentation d'un stimulus, les participants avaient 1000 ms pour répondre avant que l'intervalle interessai ne commence. Dans chaque condition, 17 blocs expérimentaux étaient présentés aux participants, permettant d'inclure dans l'analyse 400 stimulations, dont 80 durées cibles, par sujet.

2.1.4. Recueil des données

Les données comportementales ont été analysées à partir de la précision de la réponse (appui sur le bouton ENTRÉE si c'était la durée cible et absence de réponse si c'était la durée standard) et du temps de réaction lorsque la durée cible était présentée. Comme dans l'étude précédente, le temps de réaction était mesuré à partir de l'offset du stimulus, puisque les participants répondaient après la fin de la durée. Une analyse statistique a été réalisée sur le taux de bonnes réponses (ANOVA) pour tester l'effet des facteurs :

- **Durée** (D2) : 500 ms, 1000 ms
- **Statut** (S2) : Cible, Standard.

Ce qui fournissait le plan expérimental suivant : $S_{19} \times D_2 \times S_2$.

Concernant le temps de réaction, puisque les participants n'avaient à répondre qu'à la durée cible, seul l'effet du facteur Durée a été testé à l'aide d'un test de Student.

Les données électrophysiologiques ont été abordées de manière similaire à l'étude précédente. Trois régions d'intérêts ont été constituées : la région frontopolaire, comprenant les électrodes FP1, Fpz et FP2, la région frontocentrale moyennant le signal des électrodes FC1, FC2, F3, F4 et Fz et la région centropariétale, constituée des électrodes CP1, CP2, P3, P4 et Pz.

Trois composantes ont été explorées : la PSW et la LPCt frontopolaires ainsi que la P3b centropariétale, à partir du moyennage des essais corrects. Puisque la P3a n'apparaissait que dans une seule condition (500 ms cible), celle-ci n'a pas fait l'objet d'analyse. L'amplitude moyenne et la latence de pic de chaque composante étaient quantifiées pour étudier l'effet des facteurs expérimentaux. Pour la LPCt et la P3b, l'amplitude était définie à partir de l'amplitude moyenne 100 ms autour du pic identifié dans la fenêtre d'analyse. Pour la PSW, une méthodologie identique à celle de l'étude précédente a été reprise : des fenêtres successives de 100 ms ont été définies entre 300 et 700 ms pour la durée 500 ms et entre 300 et 1200 ms pour la durée 1000 ms. La fenêtre présentant le signal le plus ample permettait de définir l'amplitude moyenne, tandis que la latence était la durée médiane de cette fenêtre. En se basant sur l'inspection visuelle des grands moyennages, l'établissement des fenêtres d'analyse de la LPCt et de la P300 a été établi à partir de l'offset du stimulus : 0-700 ms post-offset pour la LPCt et 0-800 ms post-offset pour la P300. Puisque le pic de ces composantes survient après la fin de la durée présentée, un effet de la durée physique du stimulus contamine la mesure et ne permet pas de montrer un effet chronométrique d'origine psychologique. Pour cette raison, la durée du stimulus était retranchée à la latence calculée pour la LPCt et la P3b. La même opération a été réalisée sur la latence de la PSW, pour déterminer le lien entretenu avec l'offset du stimulus. Ainsi, une latence négative de la PSW indique que la comparaison est terminée avant la fin de la durée.

Concernant les données électrophysiologiques, le plan expérimental était donc le suivant : $S_{16} \times D_2 \times S_2 \times R_3$, comprenant les facteurs :

- **Durée** (D2) : 500 ms, 1000 ms
- **Statut** (S2) : Cible, Standard.

- **Région d'intérêt (ou ROI)** (R3) : frontopolaire, frontocentrale, centropariétale.

2.2. Résultats

2.2.1. Comportement

Un effet principal du facteur Durée [$F(1,18) = 8$; $p = 0,011$; $\eta p^2 = 0,31$] a été mis en exergue sur le taux de bonnes réponses indiquant que les sujets répondent mieux à 500 ms (91,63 %) qu'à 1000 ms (86,39 %). Le facteur Statut présentait également un effet significatif [$F(1,18) = 10,31$; $p = 0,005$; $\eta p^2 = 0,36$], révélant de meilleures performances en réponse à la durée standard (94,63 %) plutôt qu'à la durée cible (83,39 %) (Figure 36). Par contre, l'analyse n'a pas mis en évidence une interaction significative entre les deux facteurs [$F(1,18) = 0,14$; $p = 0,48$; $\eta p^2 = 0,03$].

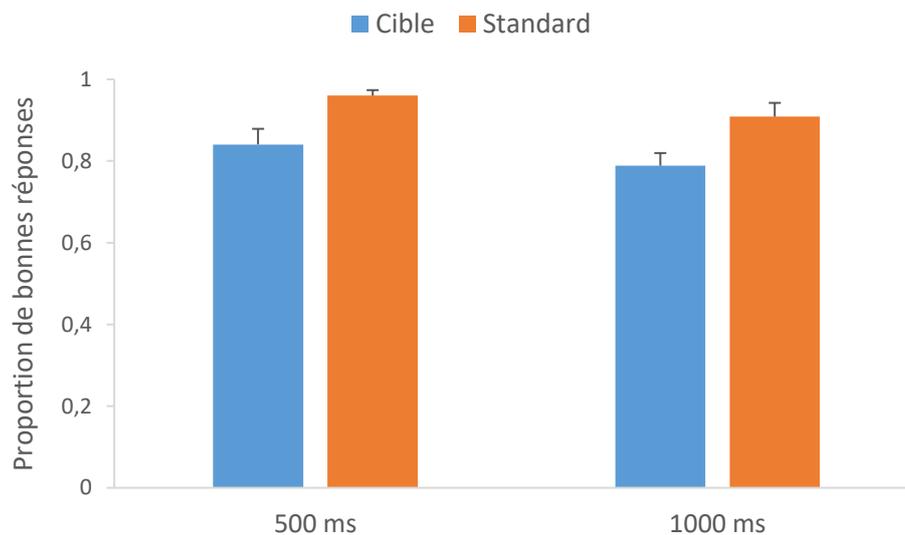


Figure 36: Proportion de bonnes réponses en fonction du statut et de la durée.

L'analyse réalisée sur le temps de réaction a indiqué que les participants répondaient plus rapidement à la fin de la durée cible 1000 ms qu'à la fin de la durée cible 500 ms [$t(18) = 9,04$; $p < 0,001$; $d = 2,35$] (Figure 37).

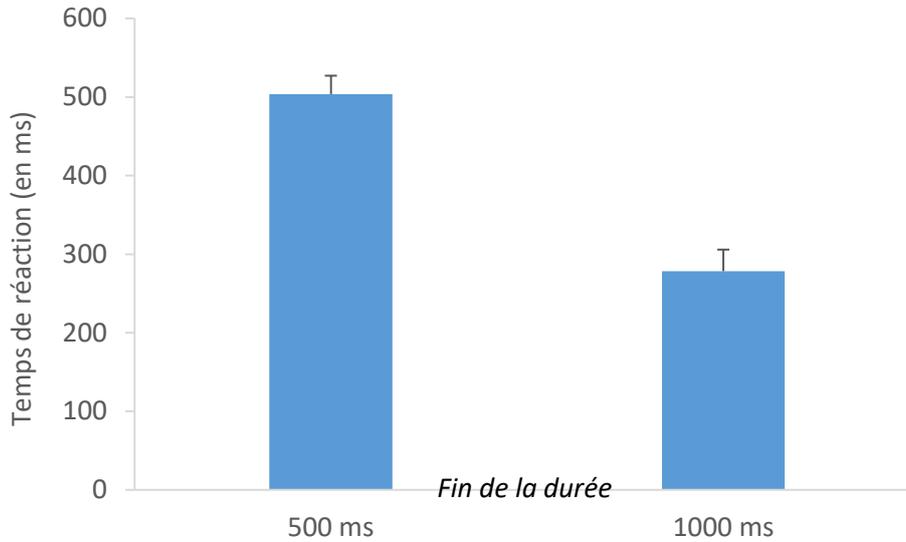


Figure 37: Temps de réaction en fonction du statut de la durée. Le point 0 de l'axe des abscisses représente la fin de la durée et non l'onset du stimulus.

2.2.2. Potentiels évoqués

Ce protocole d'oddball permet de contraster les potentiels évoqués par une même durée, cible dans une condition, standard dans l'autre (Figure 38). De manière similaire à la première étude, les signaux évoqués par la durée 500 ms mettent en évidence la succession de trois composantes : la PSW sur la région frontopolaire, puis le complexe P300 composé de la P3a frontocentrale, présente uniquement en réponse à 500 ms cible, et la P3b centropariétale, présente quel que soit le statut. La durée 1000 ms évoque un pattern différent : la PSW suivie de la LPCT sont observables sur la région frontopolaire, suivies de la P3b centropariétale, sans que la P3a ne soit observable sur la région frontocentrale.

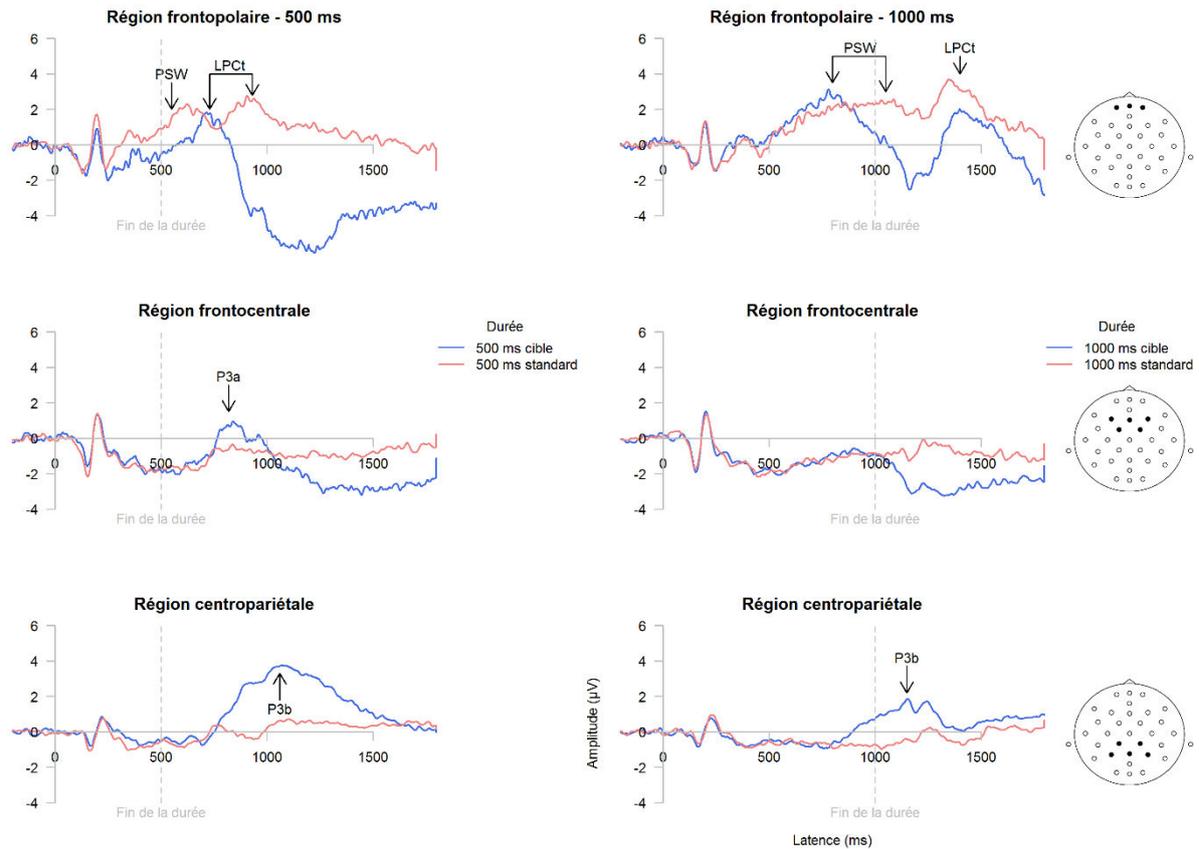


Figure 38: Signaux évoqués par les durées 500 ms (gauche) et 1000 ms (droite) sur les régions frontopolaires (haut), frontocentrales (milieu) et centropariétales (bas).

2.2.2.1. LPCt

L'analyse statistique menée avec les variables Durée et Statut n'a pas révélé d'effets ou d'interaction significatifs entre ces facteurs sur l'amplitude de la LPCt (Figure 39). Cependant, l'analyse descriptive indique que la LPCt est plus ample en réponse à la cible qu'au standard lorsque la durée est 500 ms ($d = 0,36$), tandis que concernant la durée 1000 ms, l'effet est négligeable ($d = 0,03$). De plus, la LPCt est descriptivement plus ample lorsque la durée cible est 1000 ms plutôt que 500 ms, bien que l'effet soit petit ($d = 0,23$). Lorsque la durée est standard, l'effet est négligeable ($d = 0,14$).

De même, l'analyse de la latence n'a pas mis en évidence d'effets de la Durée ou du Statut, ni d'interaction entre les deux facteurs. Mais l'analyse descriptive indique que 500 ms évoque une LPCt plus tardive que 1000 ms lorsque les durées ont le statut de standard ($d = 0,45$), tandis que cet effet est inversé lorsqu'elles ont le statut de cible ($d = 0,56$). De plus, la cible se traduit par une LPCt plus précoce suite à la présentation de la cible plutôt que du

standard lorsque la durée est 500 ms ($d = 0.6$), tandis que cet effet est inversé lorsque la durée est 1000 ms ($d = 0.43$).

Amplitude				
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
Durée	1,15	1,1	0,31	0,07
Statut	1,15	0,16	0,69	0,01
Durée:Statut	1,15	0,22	0,64	0,01
Latence				
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
Durée	1,15	0,16	0,69	0,002
Statut	1,15	0,07	0,8	< 0,001
Durée:Statut	1,15	3,45	0,83	0,06

Figure 39: Tables d'ANOVA des effets de la Durée et du Statut sur l'amplitude et la latence de la LPct.

2.2.2.2. P300

L'ANOVA à mesures répétées menée sur l'amplitude de la P300 (Figure 40) a révélé une interaction entre le Statut et la Durée [$F(1,15) = 8,82$; $p < 0,001$; $\eta^2 = 0,37$], mais pas d'effet principal du facteur Durée [$F(1,15) = 15,83$; $p = 0,001$; $\eta^2 = 0,51$] ou du facteur Statut [$F(1,15) = 27,23$; $p < 0,001$; $\eta^2 = 0,64$]. D'après l'analyse post-hoc, la P300 était significativement plus ample lorsque 500 ms ($d = 2,28$; $p < 0,001$) et 1000 ms ($d = 1,24$; $p = 0.014$) était la durée cible plutôt que la durée standard. De plus, la P300 était plus prononcée lorsque la durée cible était 500 ms plutôt que 1000 ms ($d = 1.18$; $p < 0,001$). Enfin, l'effet de la durée était petit et non significatif lorsque celle-ci avait le statut standard ($d = 0,26$; $p = 0.47$).

Concernant la latence (Figure 40), une interaction significative entre le Statut et la Durée était également présente [$F(1,15) = 8,82$; $p = 0,009$; $\eta^2 = 0,37$], tandis que les effets principaux des facteurs Durée [$F(1,15) = 1,65$; $p = 0,22$; $\eta^2 = 0,01$] et Statut [$F(1,15) = 2,17$; $p < 0,16$; $\eta^2 = 0,13$] n'étaient pas significatifs. L'analyse post-hoc n'a toutefois pas permis de mettre en exergue de contraste significatif, bien que des effets descriptifs soient présents. Ainsi, la P300 évoquée par 1000 ms est plus tardive quand elle a le statut de standard (565 ms) plutôt que celui de cible (348 ms) ($d = 0.86$; $p = 0.1$). De plus, la P300 était également plus tardive en réponse à 1000 ms cible plutôt qu'à 500 ms cible ($d = 1$; $p = 0.06$).

Enfin, la P300 était aussi descriptivement plus tardive en réponse à 1000 ms standard qu'à 500 ms standard, cet effet étant de taille moyenne ($d = 0.32$; $p = 0.98$).

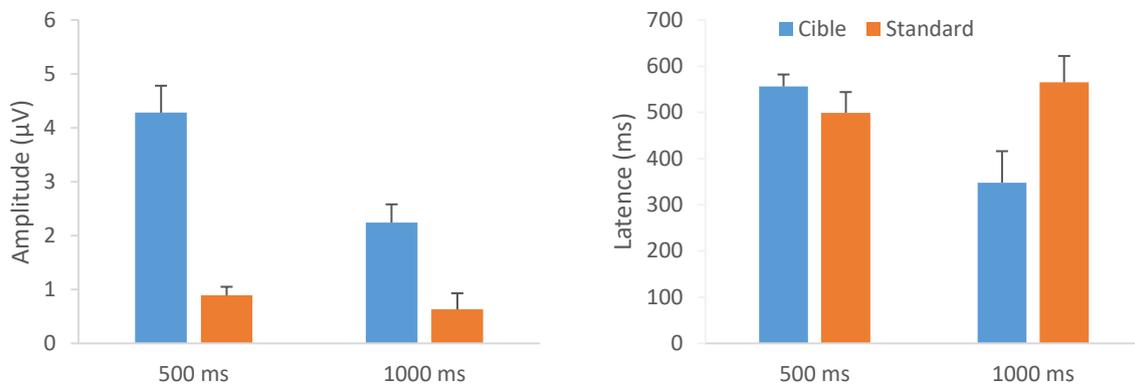


Figure 40: Amplitude (à gauche) et latence (à droite) de la P300 en fonction de la durée et du statut.

2.2.2.3. PSW

L'amplitude de la PSW était significativement sensible à la durée présentée [$F(1,15) = 7,38$; $p = 0,016$; $\eta^2 = 0,33$]. La composante était plus ample en réponse à 1000 ms qu'à 500 ms. Par contre, l'analyse statistique n'a pas permis d'indiquer un effet significatif du Statut [$F(1,15) = 0,23$; $p = 0,64$; $\eta^2 = 0,01$] ou d'interaction entre le Statut et la Durée [$F(1,15) = 2,77$; $p = 0,12$; $\eta^2 = 0,16$]. Toutefois, l'analyse descriptive de l'interaction entre les deux facteurs révèle la présence d'un effet de la durée de grande taille lorsque celle-ci est la cible ($d = 0.92$), tandis qu'il est de taille moyenne lorsqu'elle correspond au standard ($d = 0.39$). Dans les deux cas, la PSW est plus ample en réponse à 1000 ms qu'à 500 ms, comme le révélait l'effet principal de la durée. De plus, la PSW est descriptivement plus prononcée en réponse au standard qu'à la cible lorsque la durée est 500 ms ($d = 0.62$) tandis que le même effet est négligeable lorsque la durée est 1000 ms ($d = 0.16$).

L'analyse de la latence de la PSW calculée à partir de la fin de la durée a mis en exergue une interaction entre les facteurs Durée et Statut [$F(1,15) = 3,45$; $p = 0,004$; $\eta^2 = 0,43$] (Figure 41), ainsi que des effets principaux de la Durée [$F(1,15) = 54,23$; $p < 0,001$; $\eta^2 = 0,78$] et du Statut [$F(1,15) = 0,07$; $p = 0,054$; $\eta^2 = 0,23$]. La PSW était plus précoce lorsque la durée 1000 ms était la cible plutôt que le standard ($d = 1,11$; $p = 0,047$). De plus, la PSW était aussi plus précoce lorsque la durée cible était 1000 ms plutôt que 500 ms ($d = 2,41$; $p < 0,001$). D'un point de vue uniquement descriptif, il est également à noter que la durée

standard provoquait une PSW plus tardive lorsqu'elle était 500 ms plutôt que 1000 ms ($d = 0,73$; $p = 0,16$).

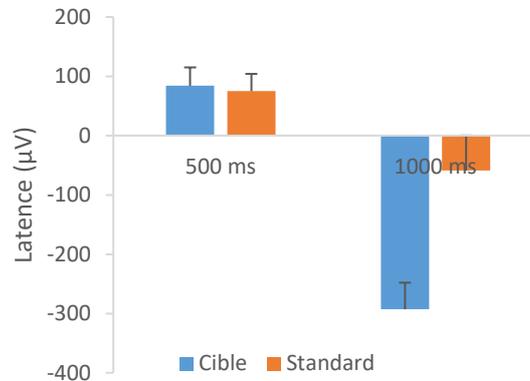


Figure 41: Latence de la PSW en fonction de la durée et du statut.

2.3. Synthèse des résultats

Cette expérience a permis de montrer les effets suivants :

- **Effet de la durée** : les participants répondaient mieux à la durée 500 ms qu'à la durée 1000 ms. Sur le plan électrophysiologique, cela s'accompagnait d'une PSW plus ample en réponse à la durée longue.
- **Effet de la durée cible** : les sujets étaient plus rapides à répondre lorsque la durée cible était 1000 ms plutôt que 500 ms. D'un point de vue électrophysiologique, cet effet comportemental concordait avec une P3 plus ample en réponse à 500 ms cible qu'à 1000 ms cible. Autrement dit, la P3 était plus ample lorsque la cible était plus courte que le standard.
- **Effet du statut** : les participants répondaient plus précisément lorsque la durée était standard plutôt que cible. Les potentiels évoqués révèlent une différence d'effet du statut en fonction de la durée. Lorsque celle-ci était 500 ms cible, la P3 était plus ample que lors de la présentation de 500 ms standard. Par contre, en réponse à 1000 ms cible, la P3 était plus précoce que suite à 1000 ms standard.

3. Expérience 2B

3.1. Méthode

3.1.1. Participants

Dans cette expérience, dix-neuf participants (6 hommes), âgés de 18 ans à 39 ans (moyenne d'âge : 22,63 ans \pm 4,33) ont été recrutés. Dans chaque condition qui sera décrite dans la section « Procédure expérimentale », quatre participants (1 homme et 3 femmes) ont été retirés de l'analyse du signal électrophysiologique du fait d'un nombre trop faible de signaux. Tous les sujets étaient droitiers selon les critères du Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971) présentaient tous une vue normale ou corrigée. Un formulaire de consentement éclairé était signé avant l'expérimentation et les participants étaient informés qu'ils pouvaient interrompre l'expérience à tout moment. Cette recherche a suivi les recommandations des préconisations concernant les protocoles de recherche de la déclaration d'Helsinki relatives au traitement éthique des participants humains.

3.1.2. Stimuli

Comme dans l'expérience précédente, tous les stimuli se présentaient sous la forme d'un spot lumineux blanc, d'un diamètre de 0,5° d'angle visuel présenté au centre de l'écran, sur un fond noir. La durée de présentation était de 250, 500, 1000 ou 2000 ms. Les sujets étaient placés à 57 cm de l'écran dans le but de contrôler la taille du spot dans le champ visuel. L'écran LCD utilisé présentait une diagonale mesurant 15 pouces, avec une résolution de 1280 par 1080 pixels et à un taux de rafraîchissement de 60 Hz.

3.1.3. Procédure expérimentale

La procédure expérimentale est la même que celle utilisée dans l'expérience 2A. La seule variation qui a été apportée ici est un changement de durée standard. Ainsi, les participants étaient confrontés à un paradigme oddball à deux conditions présentées dans un ordre aléatoire. Dans la première condition, la durée cible durait 500 ms et la durée standard 250 ms. Dans la seconde, la cible était 1000 ms et le standard 2000 ms. La consigne donnée aux participants était d'appuyer sur un bouton lorsqu'ils détectaient une durée différente ne correspondant pas à la durée standard. Pour avoir plus de détails sur le

protocole, le lecteur peut se référer à la section « Procédure expérimentale » de l'expérience 2A.

3.1.4. Recueil des données

Les données obtenues dans cette expérience ont été croisées avec celles récoltées dans l'expérience 2A, dans le but de contraster, pour chaque durée cible (500 ms et 1000 ms), une condition où celle-ci est plus courte et une autre où elle est plus longue que la durée standard (Figure 42).

Conditions expérimentales				
Durée cible	500 ms		1000 ms	
Durée standard	250 ms	1000 ms	500 ms	2000 ms
Expérience	2B	2A	2A	2B

Figure 42: Description des quatre conditions expérimentales

Pour chaque durée, l'analyse consiste à comparer les performances et les indices des composantes évoquées lorsque la durée cible est plus courte et lorsqu'elle est plus longue que la durée standard.

Les données comportementales ont été analysées à partir de la précision de la réponse (appui sur le bouton ENTRÉE si c'était la durée cible et absence de réponse si c'était la durée standard) et du temps de réaction lorsque la durée cible était présentée. Comme dans l'étude précédente, le temps de réaction était mesuré à partir de l'offset du stimulus. Une analyse statistique a été réalisée sur le taux de bonnes réponses et sur le temps de réaction (test de Student) pour tester l'effet du facteur « Statut de la durée cible » (plus courte vs plus longue que la durée standard). Par conséquent, chaque durée cible a fait l'objet d'une analyse statistique séparée.

Les données électrophysiologiques ont été abordées de manière similaire à l'étude précédente. Les signaux ont été analysés sur les mêmes régions d'intérêt que dans l'expérience 2A, sur lesquelles ont été explorées la PSW, la LPCt frontopolaire ainsi que le complexe P300, incluant la P3a frontocentrale et la P3b centropariétale. L'amplitude moyenne et la latence de pic de chaque composante étaient quantifiées pour étudier l'effet du facteur « Statut de la durée cible ». Pour la LPCt et la P300, l'amplitude était définie à

partir de la moyenne d'amplitude 100 ms autour du pic identifié dans la fenêtre d'analyse. Pour la PSW, des fenêtres successives de 100 ms ont été définies entre 300 et 1000 ms pour la durée cible 1000 ms. La fenêtre présentant le signal le plus ample permettait de définir l'amplitude moyenne, tandis que la latence était la durée médiane de cette fenêtre. En se basant sur l'inspection visuelle des grands moyennages, l'établissement des fenêtres d'analyse de la LPCt et de la P300 a été établi à partir de l'offset du stimulus : 0-800 ms post-offset. Puisque le pic de ces composantes survient après la fin de la durée présentée, un effet de la durée physique contamine la mesure et ne permet pas de montrer un effet chronométrique d'origine psychologique. Pour cette raison, la durée du stimulus était retranchée à la latence calculée pour la LPCt et la P300.

3.2. Résultats

3.2.1. Comportement

L'analyse du taux de bonnes réponses (Figure 43) révèle une diminution significative des performances lorsque la durée 500 ms cible est plus longue que le standard plutôt que lorsqu'elle est plus courte [$t(31,99) = 4,36$; $p < 0,001$; $d = 1,41$], alors que cet effet n'est pas significatif lorsque la durée présentée est 1000 ms [$t(34,73) = 0,3$; $p = 0,77$; $d = 0,10$].

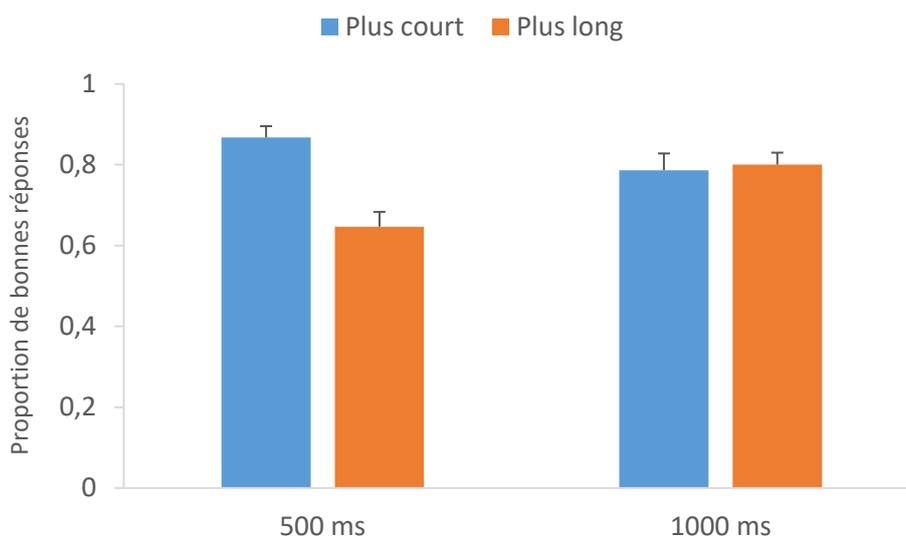


Figure 43: Proportion de bonnes réponses selon que la durée cible est plus courte ou plus longue que la durée standard.

Concernant les temps de réaction (Figure 44), les participants étaient significativement plus rapides à répondre lorsque la durée cible était plus longue plutôt que plus courte que la durée standard, et ce pour les durées 500 ms [$t(35,93) = 11,5$; $p < 0,001$; $d = 3,73$] et 1000 ms [$t(31,1) = 5,75$; $p < 0,001$; $d = 1,86$].

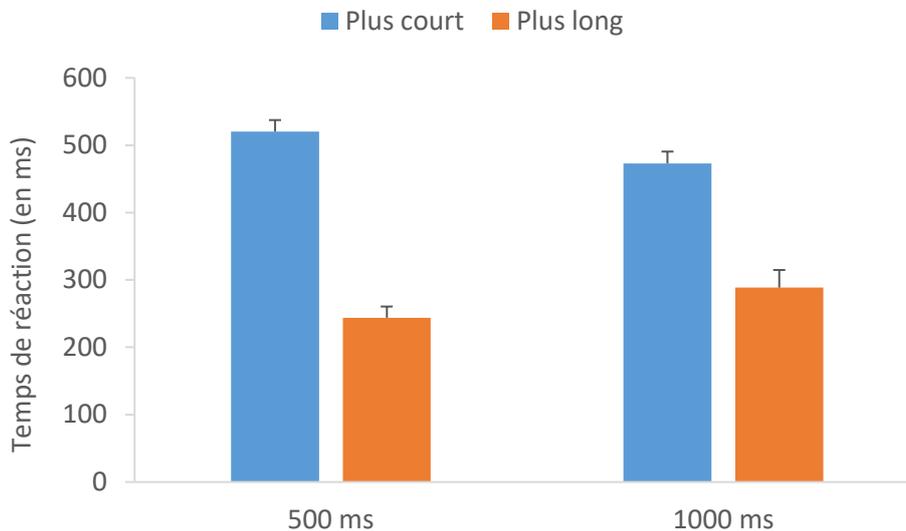


Figure 44: Temps de réaction selon que la durée cible est plus courte ou plus longue que la durée standard.

3.2.2. Potentiels évoqués

L'inspection visuelle des signaux évoqués par 500 ms révèle un pattern très différent selon que la durée est plus courte et lorsqu'elle est plus longue que la durée standard (Figure 45). Ainsi, lorsqu'elle est plus courte, la LPCT frontopolaire précède la P3a frontocentrale et la P3b centropariétale. Par contre, lorsque la durée est plus longue que la durée standard, seule la P3b centropariétale est observable.

Les signaux évoqués par 1000 ms révèlent aussi une sensibilité au statut de la durée. Lorsque l'intervalle est plus court que la durée standard, la PSW frontopolaire est suivie de la P3b centropariétale, puis de la LPCT frontopolaire. Lorsque l'intervalle est plus long que la durée standard, la PSW et la LPCT frontopolaires sont suivies de la P3b centropariétale.

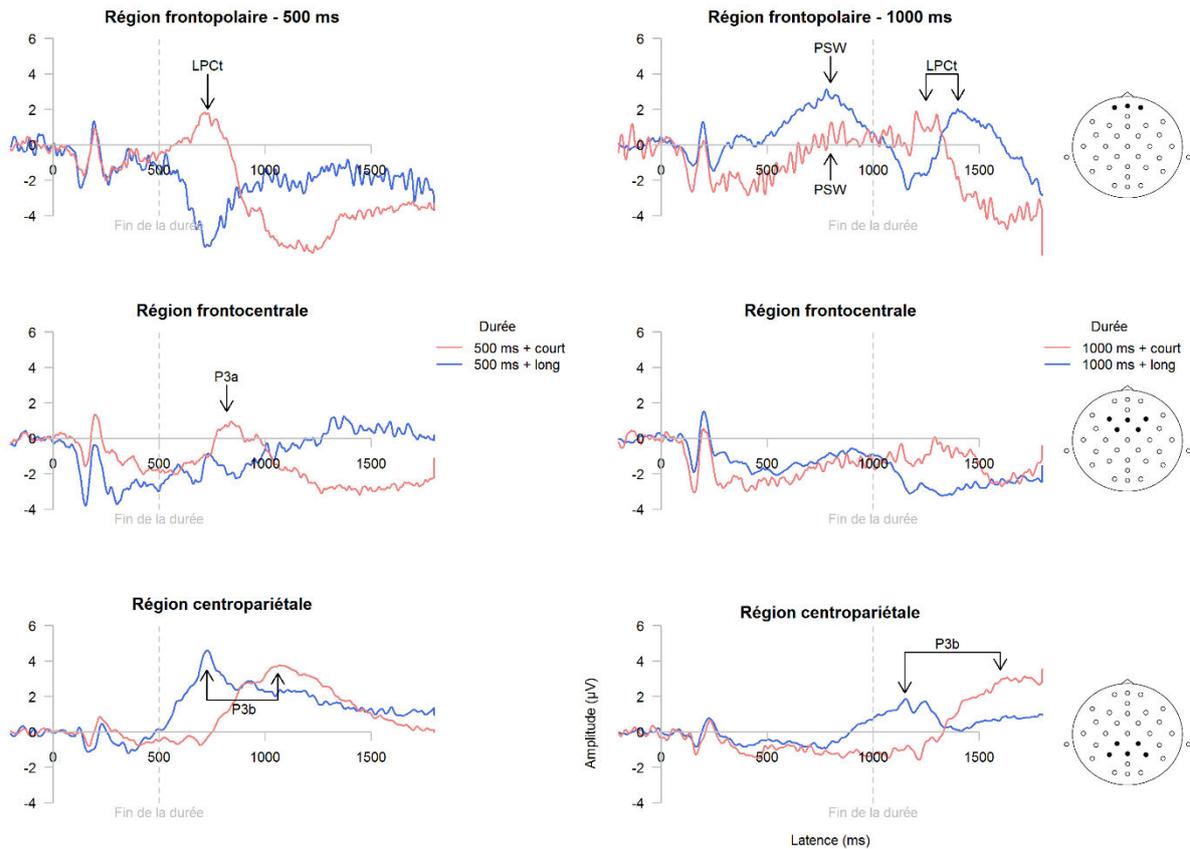


Figure 45: Signaux évoqués par les durées 500 ms (à gauche) et 1000 ms (à droite) selon que la durée soit plus courte (rouge) ou plus longue (bleu) que la durée standard. En haut : la région frontopolaire, au milieu : la région frontocentrale et en bas : la région centropariétale

3.2.2.1. LPCt

Étant donné que la durée 500 ms n'a évoqué une LPCt que dans le cas où le stimulus était plus court que la durée de référence le contraste entre durée cible plus courte et plus longue n'a pu être effectué que pour la durée 1000 ms. En effectuant le contraste entre la condition où 1000 ms était plus courte et lorsqu'elle était plus longue, aucun effet significatif n'a pu être mis en évidence sur l'amplitude [$t(27,27) = 0,66$; $p = 0,51$; $d = 0,23$] et la latence [$t(28,99) = 1,39$; $p = 0,17$; $d = 0,50$] de la composante.

3.2.2.2. P300

L'inspection visuelle des signaux n'a pas permis de montrer la présence d'une P3a sur la région frontocentrale. Par conséquent, l'analyse de la P300 a été restreinte à celle de la P3b, sur la région centropariétale. Dans ce contexte, nous n'avons pas pu mettre en exergue

d'effet significatif du statut de la durée cible par rapport à la durée standard sur l'amplitude de la P300 pour 500 ms [$t(20,32) = 0,08$; $p = 0,93$; $d = 0,03$] et pour 1000 ms [$t(19,83) = 1,51$; $p = 0,15$; $d = 0,55$]. Par contre, l'analyse de la latence de la P300 a révélé un effet significatif du statut. Ainsi, la P300 était significativement plus précoce lorsque la durée cible était plus longue que la durée standard, et ce, pour la durée 500 ms [$t(27,03) = 5,15$; $p < 0,001$; $d = 1,86$] comme pour la durée 1000 ms [$t(25,36) = 3,61$; $p = 0,001$; $d = 1,28$].

3.2.2.3. PSW

La PSW n'était évoquée qu'en réponse à la durée 1000 ms. L'analyse statistique restreinte à cette durée n'a pas indiqué d'effet significatif du statut sur l'amplitude [$t(28,94) = 1,62$; $p = 0,11$; $d = 0,58$]. Cependant, la PSW était significativement plus précoce lorsque la durée cible 1000 ms était plus longue que la durée standard [$t(28,86) = 4,37$; $p < 0,001$; $d = 1,57$].

3.3. Synthèse des résultats

Cette expérience a permis de montrer des effets à travers deux contrastes principaux :

Contraste cible plus longue vs cible plus courte : le temps de réaction était moins élevé et la P300 centropariétale était plus précoce lorsque la durée cible était plus longue plutôt que plus courte que la durée standard. De plus, la diminution du temps de réaction observé lorsque 1000 ms cible était plus longue s'accompagnait également d'un pic de la PSW plus précoce.

Contraste 500 ms cible plus courte vs 500 ms cible plus longue : les sujets détectaient mieux 500 ms lorsque cette durée était plus courte plutôt que plus longue que la durée standard. Cet effet comportemental s'accompagne d'une différence qualitative de patterns électrophysiologiques. Ainsi, lorsque cette durée cible est plus courte que la durée standard, la PSW, la LPCt et la P3a ne sont pas observables, tandis que la P3b est bien présente. Par contre, lorsque cette durée cible est plus longue que le standard, la LPCt, la P3a et la P3b étaient évoquées.

4. Discussion

L'objectif de cette étude à deux expériences était de dissocier d'une part l'effet de la durée de celui de son statut et d'autre part, de déterminer les différences de traitement temporel selon que la durée présentée est plus courte ou plus longue que la durée standard. Pour répondre à ces questionnements, les participants ont d'abord été exposés à un protocole contenant deux conditions d'oddball temporel permettant de contraster les données comportementales et électrophysiologiques évoquées par 500 ms et 1000 ms, tantôt en étant standard, tantôt en étant cible. Dans une deuxième expérience, deux conditions oddball ont été administrées à un autre groupe de participants, permettant de comparer la première et la seconde expérience, en contrastant une situation où 500 ms et 1000 ms sont plus courtes ou plus longues que la durée standard. Ces deux expériences permettent de dégager plusieurs résultats principaux. Ainsi, la première expérience a permis de montrer des effets spécifiques de la durée et du statut, lesquels sont compatibles avec les résultats de la première étude. Mais dans les deux expériences, le traitement temporel était également modulé par le lien entretenu entre la durée présentée et la durée standard. Enfin, la deuxième expérience a permis de montrer un effet de contexte global sur la perception du temps, dans la mesure où le cerveau semble adapter le traitement temporel en fonction des durées présentées dans le cadre de la tâche expérimentale.

4.1. La sensibilité du traitement temporel à la durée présentée (expérience 2A)

Dans la première expérience, les participants répondaient plus précisément à la durée 500 ms qu'à la durée 1000 ms. Les données différenciant durées courtes et durées longues au niveau comportemental semblent rares dans la littérature. D'après les études disponibles sur les performances, il semble plutôt que ce soit les durées longues qui fassent l'objet d'une meilleure discrimination que les durées courtes (Hayashi et al., 2014). De plus, le coefficient de variation des performances dans des tâches de perception du temps diminue avec l'augmentation des durées présentées (Lewis & Miall, 2009), signe qu'à mesure que les durées s'allongent, meilleure est leur perception. Par conséquent, l'effet de la durée dans l'expérience 2A est contraire à ce qui serait attendu. Cependant, cette contradiction peut

être résolue en prenant en compte la durée standard plutôt que la durée cible. Lorsque la durée cible est 500 ms, le standard est 1000 ms, c'est-à-dire une durée longue. A l'inverse lorsque la cible est 1000 ms, le standard est 500 ms, une durée courte. Ainsi, le taux de bonnes réponses à la cible est meilleur quand le standard est long plutôt que court. De cette manière, nos résultats concordent avec l'observation présente dans la littérature selon laquelle les durées longues sont mieux traitées que les durées courtes. Cependant, il semble à première vue illogique de prendre en compte la durée standard pour expliquer des modulations de traitement de la durée cible. L'importance de la durée standard sur le traitement de la cible est en réalité très probable pour deux raisons. Premièrement, de nombreuses données expérimentales et théoriques ont été rapportées dans la littérature à propos de l'influence du contexte, et donc du contenu de la mémoire, sur le traitement des durées (Bausenhardt et al., 2016; Gu, Lake, Jurkowski, Malapani, & Meck, 2015; Jazayeri & Shadlen, 2010). Deuxièmement, la condition expérimentale de l'oddball permet une représentation plus prégnante de la durée standard : celle-ci est répétée 80% des essais, alors même que seules deux durées sont présentées dans une session expérimentale. Par conséquent, le protocole oddball permet de pointer et de confirmer l'influence considérable que peut avoir la mémoire de référence sur le traitement d'une durée en cours.

Contrairement à la première étude, l'expérience 2A a révélé la présence d'une PSW en réponse à la durée 500 ms. Les deux expériences, bien qu'elles reposaient sur un paradigme oddball, présentaient des différences pouvant expliquer la présence ou l'absence de la PSW lors de la présentation d'une durée courte. Ainsi, dans l'expérience 2A, la PSW était clairement présente lorsque 500 ms était standard. Par contre, dans les deux expériences (1 et 2A), la PSW était à peine décelable, restant quasiment entièrement dans la polarité négative, pour la même durée, mais dont le statut était cible. Comme nous le verrons dans la dernière section de cette discussion, il s'agit là d'une première manifestation d'un effet de contexte global de la tâche sur la discrimination temporelle. Lorsque 500 ms est répétée, la PSW est bien présente, tandis que lorsqu'elle est rare, elle est plus difficile à observer. Il s'agit donc d'un effet de fréquence du stimulus sur la perception de sa durée. Cela fait écho aux travaux ayant étudié des illusions temporelles provoquées par l'apparition d'un stimulus cible physiquement différent d'un stimulus standard fréquent dans un paradigme d'oddball temporel (Eagleman & Pariyadath, 2009; Pariyadath & Eagleman, 2007, 2012). Dans ce cas, il

est habituellement observé un allongement subjectif de la durée cible par rapport à sa durée réelle. Pour expliquer ce phénomène, les auteurs pensent à une suppression neuronale liée à la répétition lorsque la durée standard est présentée plusieurs fois. La perception temporelle serait modulée par la quantité d'activité neuronale élicitée par l'apparition du stimulus. En conséquence, la durée standard se trouve subjectivement raccourcie, ce qui provoque l'effet d'allongement subjectif de la cible. Bien que cette interprétation concorde avec l'effet de contexte global observé dans cette étude en fonction de la fréquence de la durée, elle ne peut pas l'expliquer pour deux raisons. Premièrement, l'hypothèse de la suppression neuronale liée à la répétition repose en fait sur une influence du traitement sensoriel sur le traitement temporel. Autrement dit, elle suppose que la durée standard et la durée cible sont des stimuli visuels ou auditifs qui sont physiquement différents, par exemple une image d'une table et une image de chaussure. Or, dans notre étude, les durées standard et cibles étaient physiquement identiques, sous la forme de spots lumineux. Deuxièmement, la PSW était descriptivement plus ample lorsque 500 ms était standard plutôt que cible, ce qui est contraire à l'hypothèse d'une diminution de l'activité neuronale en réponse à une durée standard fréquente. Il est possible d'en déduire qu'il existe plusieurs effets possibles de la fréquence d'un stimulus sur la perception de sa durée et que la suppression neuronale permet d'expliquer le rallongement subjectif d'une cible rare physiquement différente du standard, mais pas la modulation d'étapes du traitement temporel comme peuvent l'indexer la PSW, dans un contexte où durée cible et durée standard sont sous-tendues par des stimulations sensorielles identiques.

L'analyse statistique a mis en exergue que la PSW était plus ample lors de la présentation de 1000 ms plutôt qu'en présence de 500 ms. Nous avons proposé dans l'étude précédente que cette onde refléterait un mécanisme comparatif temporel, sous-tendant une accumulation d'informations en faveur d'une réponse par rapport à une autre. Cependant, nous avons observé sur les durées 1000 ms et 2000 ms évoquaient une PSW d'amplitude maximale similaire, alors que nous montrons un effet de la durée sur l'amplitude de la composante dans l'expérience 2A. Si l'on se réfère à la littérature, les modèles considérant la décision temporelle comme un processus d'accumulation d'informations prévoient que le pic d'accumulation corresponde à un seuil de réponse (Balci & Simen, 2014). En ce sens, la première étude concorde avec cette proposition, tandis que

l'étude 2A propose un résultat en désaccord. En effet, l'arrêt de l'accumulation d'informations en faveur d'une réponse a lieu une fois que suffisamment d'informations ont été accumulées, et non pas une fois que suffisamment de temps s'est écoulé.

Si la PSW observée dans la première étude est concordante avec l'idée d'une comparaison temporelle basée sur une accumulation d'informations, la PSW mise en évidence dans la seconde étude semble plus correspondre à une accumulation d'impulsions temporelles, comme il a pu être observé pour la VCN (Macar et al., 1999). Selon cette interprétation, la PSW serait un indice d'un accumulateur neuronal du temps de manière similaire à la VCN. Toutefois, cette explication a deux limites. Premièrement, l'idée que l'amplitude de la VCN reflète l'accumulation d'impulsions temporelles a été critiquée et semble difficile à reproduire (Kononowicz & van Rijn, 2011, 2014; van Rijn et al., 2011). Ces travaux ont en outre précisé que les activités « neuronales grimpantes » telles que la VCN et la PSW pourraient davantage être des indices de processus reposant sur le temps plutôt que refléter directement le traitement temporel. Deuxièmement, la première étude n'a pas montré d'effet significatif de la durée sur l'amplitude de la PSW. Par conséquent, il est difficile de soutenir que la PSW soit un indice de l'accumulateur temporel.

Pour expliquer le manque de concordance des résultats sur la PSW entre les deux expériences, une différence importante à considérer concerne les durées prises en compte pour observer un effet. Pour rappel, dans la première étude, la PSW évoquée par 1000 ms et 2000 ms avait une amplitude similaire et une latence descriptivement plus élevée pour la durée longue. Dans la seconde étude, l'amplitude de la composante était plus prononcée pour 1000 ms que pour 500 ms. Il est envisageable que l'effet descriptif de latence et l'amplitude similaire de la PSW mis en lumière dans la première étude soient des phénomènes dus à la longueur des durées. Autrement dit, la PSW reflète un processus qui demande plusieurs centaines de millisecondes pour entrer pleinement en action. Lorsque les durées sont suffisamment longues, il serait possible d'observer la mise en place du processus comparatif sous-tendu par la PSW. Par contre, la durée 500 ms pourrait être trop courte pour que la comparaison indexée par l'onde frontopolaire manifeste l'atteinte d'un seuil de décision. La conséquence est alors une PSW d'amplitude moindre lorsque la durée est trop courte.

Dans l'expérience 2A, les participants répondaient mieux à 500 ms qu'à 1000 ms, tandis que la PSW était plus ample pendant la durée longue. Puisque la PSW reflète la comparaison, il aurait plutôt été attendu que la composante soit plus ample dans la situation où ce processus est le plus efficace, c'est-à-dire en réponse à la durée courte. Une explication possible est que le processus comparatif sous-tendu par la PSW est plus efficace pour les durées longues plutôt que pour les durées courtes. En effet, dans la première expérience, la composante n'apparaissait que pour 1000 ms et 2000 ms mais pas pour 500 ms. Toutefois, le fait que la comparaison indexée par la PSW soit plus efficace pour 500 ms plutôt que pour 1000 ms dans l'expérience 2A n'implique pas que la comparaison est mieux réalisée dans le cas de la seconde durée plutôt que dans celui de la première. En effet, des mécanismes neurophysiologiques ne pouvant être capturés avec les potentiels évoqués pourraient indexer la comparaison temporelle dans cette gamme de durée. Plusieurs travaux soutiennent cette hypothèse. Ainsi, ce type de durée courte recrute particulièrement les structures sous-corticales, alors que les durées longues nécessitent en plus des structures corticales, notamment frontales et pariétales. De plus, selon la théorie du battement de fréquence striatale (Matell & Meck, 2004), ce sont les neurones épineux moyens du striatum qui détecteraient l'activité corticale associée à une durée écoulée. Étant donné que les potentiels évoqués sont sensibles essentiellement aux activités corticales, cette technique n'est pas en mesure de capter de potentiels mécanismes sous-corticaux qui pourraient être en lien avec la décision temporelle. Ainsi, les durées courtes de l'ordre de 500 ms pourraient reposer davantage sur un traitement sous-cortical qu'une durée de l'ordre de 1000 ms. Ce traitement sous-cortical pourrait être plus efficace que le traitement cortical, rendant compte de la différence de performances observée entre les deux durées dans l'expérience 2A.

4.2. Le traitement temporel tardif portant sur une durée diffère selon qu'elle correspond ou non à la durée de référence (expérience 2A)

Dans l'expérience 2A, les participants répondaient plus précisément lorsque la durée était standard plutôt que cible. Ce résultat reproduit celui observé dans la première étude et confirme qu'une routine est probablement à l'œuvre lorsque la durée correspond à la durée

de référence (durée standard), selon laquelle il n'est pas nécessaire de donner une réponse motrice, au prix d'une chute des performances lorsque la durée diffère.

Ce résultat s'accompagnait de manifestations électrophysiologiques différentes selon la durée. Ainsi, la durée 500 ms évoquait une P300 plus ample lorsque son statut était cible plutôt que standard. Cette composante a été associée à la mise à jour du contexte en mémoire de travail dans le paradigme oddball (Donchin & Coles, 1988; Polich, 2007). De plus, son amplitude a été mise en lien avec des processus attentionnels (Isreal, Chesney, Wickens, & Donchin, 1980; Kok, 2001). Cependant, la P300 a été typiquement observée lors du traitement perceptif d'une stimulation. Dans le cadre de la perception du temps, elle a aussi été étudiée (Ng & Penney, 2014), mais il s'agissait plutôt de l'onde évoquée par le traitement perceptif du stimulus sous-tendant la durée. Ainsi, en complément de la première étude, l'effet oddball rapporté dans cette expérience est une confirmation que le traitement temporel implique des processus habituellement associés à des processus perceptifs non spécifiques de la perception du temps.

La latence de la P300 était plus précoce en réponse à 1000 ms cible qu'à 1000 ms standard dans l'expérience 2A. Dans les tâches de discrimination sensorielle, cet indice a été associé au temps nécessaire à l'évaluation du stimulus, tandis que sa sensibilité aux processus de sélection et d'exécution de la réponse serait plus faible (Kutas, McCarthy, & Donchin, 1977; Magliero, Bashore, Coles, & Donchin, 1984). De plus, cette composante a été mise en lien avec un mécanisme de facilitation de la réponse suite à la prise de décision perceptive (Nieuwenhuis et al., 2005). Par conséquent, il est possible d'en déduire que la durée 1000 ms est plus rapidement catégorisée lorsqu'elle est la cible plutôt que le standard. Cette conclusion est surprenante du fait qu'il est habituellement observé un rallongement de la latence de la P300 lorsque le stimulus est la cible (Comerchero & Polich, 1999; Donchin, 1981). Le contexte dans lequel étaient présentées les durées apporte une explication à cette incohérence avec la littérature. Lorsque 1000 ms était la cible, c'est la durée 500 ms qui était standard et qui était donc attendue. Les participants pouvaient donc commencer à prendre leur décision avant la fin de l'intervalle, une fois que l'équivalent de 500 ms s'était écoulé. À l'inverse, lorsque 1000 ms était le standard, celle-ci était répétée et ce n'était pas une autre durée qui était attendue. Ainsi, la catégorisation du stimulus ne pouvait survenir qu'une fois la durée entièrement écoulée. En conséquence, la sensibilité de

la latence de la P300 au statut de la durée est plutôt une sensibilité au rapport entretenu entre durée standard et durée cible, selon que la dernière soit plus courte ou plus longue que la première. Dans la section suivante, d'autres effets provoqués par ce lien standard/cible dans les expériences 2A et 2B vont être abordés.

4.3. Le traitement temporel tardif est sensible au rapport entretenu entre la durée présentée et la durée de référence (expérience 2A et 2B)

Dans les deux expériences menées dans cette étude, les participants étaient plus rapides à répondre à la fin de la stimulation sous-tendant la durée lorsque celle-ci était plus longue que la durée standard. Ce résultat concorde avec celui observé dans la première étude, dans laquelle le temps de réponse des participants suite à l'offset était d'autant plus court que la durée était longue. Le même mécanisme est à l'œuvre dans les deux cas : les participants cherchent à répondre le plus rapidement possible à la fin de la durée. Pour cela, ils se servent de l'information temporelle pour améliorer leur temps de réaction, en se basant sur une implémentation de la fonction de hasard (Nobre et al., 2007). Il s'agit de la probabilité qu'un évènement (tel que la fin de la durée) survienne sachant qu'il n'a pas encore eu lieu. Cette probabilité augmentant avec le temps, les durées longues permettent une préparation plus grande et donc un temps de réponse plus court à la fin de la durée.

L'effet du rapport entretenu entre durée cible et durée standard sur le temps de réaction s'accompagnait également de manifestations électrophysiologiques. Ainsi, lorsque la durée cible était plus longue que la durée standard, la P300 était moins ample (expérience 2A) et plus précoce (expérience 2B). De manière similaire, lorsque 1000 ms était plus longue que la durée standard, la pic de la PSW était plus précoce (expérience 2B). Nous allons à présent discuter ces résultats obtenus avec les potentiels évoqués.

L'amplitude de la P300 était moins élevée lorsque la durée cible était plus longue que la durée standard. Cet effet correspond à ce qui a été observé dans la première étude, dans la mesure où celle-ci présentait une P300 plus ample en réponse à 500 ms qu'à 2000 ms, durées étant respectivement plus courtes et plus longues que la durée standard (1000 ms). Ceci semble conforter l'interprétation selon laquelle l'amplitude de la P300 est sensible au type de déviation de l'attention (Coull et al., 2000) provoqué par l'apparition de la durée

cible est confortée. Ainsi, lorsque cet intervalle est plus court que la durée standard, la détection de changement est évoquée de manière exogène, par la fin prématurée du stimulus. La P300 est synchronisée sur l'offset. Par contre, lorsque la durée est plus longue que la durée standard, la détection de différence a lieu de manière endogène, à un moment variable d'un essai à l'autre entre la durée standard et la fin de la durée cible longue. Il n'y a donc pas d'évènement physique sur lequel la P300 est synchronisée, provoquant une chute d'amplitude de la composante.

Un effet a également été observé sur la latence de pic de la P300 et de la PSW, mesurée à partir du moment où une décision pouvait être prise. Le pic de deux composantes était plus précoce lorsque la durée cible était plus longue que la durée standard. La latence de la P300 a été associée au temps d'évaluation nécessaire pour catégoriser un stimulus (Kutas et al., 1977). Lorsque la discrimination entre cible et standard est plus difficile, la latence de la composante augmente (Polich, Howard, & Starr, 1985). Ainsi, la durée cible plus longue que le standard pouvait être plus facile à discriminer que lorsqu'elle était plus courte. Toutefois, l'analyse du taux de bonnes réponses a indiqué que les participants répondaient mieux lorsque la durée était plus courte. Une autre interprétation peut être proposée. Comme il a été dit dans le paragraphe précédent, le fait que les participants ne s'attendent pas à la fin du stimulus lorsque la durée cible est plus courte que le standard entraîne une déviation exogène de l'attention. Le manque de préparation amène la mobilisation soudaine des mécanismes de décision, d'attention et de mémoire de travail en réponse à la détection d'un changement dans l'environnement. Dans ce cas, un délai supplémentaire est nécessaire pour évaluer cognitivement la durée et donner une réponse. À l'inverse, lorsque la durée cible est plus longue, ce traitement n'est pas « précipité » et peut même avoir lieu avant la fin du stimulus.

4.4. Le traitement des durées est sensible au contexte temporel global (expérience 2B)

D'un point de vue qualitatif, il est frappant d'observer une différence de patterns électrophysiologiques en réponse à la durée cible 500 ms selon qu'elle soit plus courte ou plus longue que la durée standard (expérience 2B). Si, lorsque la durée cible était plus courte, il était observé une PSW, une LPCt, puis une P3a et une P3b, composantes déjà

discutées précédemment, peu d'activité était évoquée lorsque la même durée cible était plus longue que le standard. En effet, sur la région frontopolaire, seule une contrepartie de la P300 était observable, tandis que la PSW et la LPCt étaient complètement absentes. De plus, la P3a n'était également pas présente sur la région frontocentrale, mais la P3b était bien évoquée. La différence entre les deux conditions était la durée standard servant de durée de référence. Lorsque 500 ms était plus courte, le standard était 1000 ms, tandis que lorsqu'elle était plus longue, le standard était 250 ms. Cet effet concorde avec les études montrant que le cerveau s'adapte aux durées qui sont présentées dans le cadre d'une session expérimentale (Lejeune & Wearden, 2009; Murai & Yotsumoto, 2016) comme aux durées présentées aux essais précédents (Wiener et al., 2014). Ainsi, lorsque la durée standard était courte, 250 ms, le cerveau s'adaptait et mettait en place un système de traitement des durées qui ne reposait pas sur des processus sous-tendus par la PSW ou la LPCt. À l'inverse, quand la durée standard était plus longue, 1000 ms, un autre système de traitement temporel était mis en branle, plus adapté aux durées de l'ordre des centaines de millisecondes.

Dès lors, une question se pose : si le cerveau traite les durées de quelques centaines de millisecondes différemment des durées plus proches de la seconde, quelles sont les bases fonctionnelles de ce traitement des durées courtes ? En dehors de la P300 tardive, la présence des seules composantes liées à la perception du stimulus sous-tendant la durée permet de proposer deux possibilités. Premièrement, le traitement temporel, sur cette échelle de 200-300 ms, pourrait être embarqué dans le traitement perceptif. En effet, il a été proposé que la dynamique temporelle du traitement neuronal associé à une stimulation est suffisante pour fournir une information sur sa durée (Buonomano & Laje, 2011; Karmarkar & Buonomano, 2007). Deuxièmement, le traitement temporel de ces durées pourrait être sous-tendu par des activités sous-corticales et/ou des activités corticales ne reposant pas sur des réseaux neuronaux déchargeant de manière synchronisée. La technique des potentiels évoqués ne permet pas de détecter ces deux types d'activités. Il est possible que le traitement temporel puisse être pris en charge par des structures sous-corticales, dans la mesure où il est courant d'observer une activation des ganglions de la base dans des tâches d'estimation temporelle (Coull et al., 2011). Un modèle a même été proposé pour rendre compte du rôle de cette région sous-corticale dans le traitement temporel (Matell & Meck,

2000, 2004). Ainsi, pour rappel, les neurones épineux moyens du striatum détecteraient l'activité oscillatoire neuronale coïncidant avec une durée en particulier. Cette interprétation souffre cependant d'un problème majeur. Dans la littérature, il est supposé que ce mécanisme de détection d'activité coïncidente soit recruté plutôt sur des échelles de temps plus longues, puisque les ganglions de la base sont recrutés dans des tâches d'estimation temporelle impliquant des durées de moins et de plus d'une seconde (Coull et al., 2011). Par conséquent, il est plutôt à envisager la première explication, reposant sur un traitement temporel embarqué dans le traitement perceptif de la stimulation sous-tendant la durée. Il convient tout de même de rester prudent sur cette proposition, dans la mesure où il s'agit uniquement d'une possibilité pour expliquer l'absence d'activité dans une condition.

5. Conclusion

L'objectif de cette seconde étude consistait à dissocier l'effet de la durée et de son statut, ainsi que de déterminer l'effet du rapport entretenu entre durée présentée (cible dans l'oddball) et durée de référence (standard dans l'oddball) sur le traitement temporel. Les résultats confirment et étendent ce qui avait été montré dans la première étude. Ainsi, les activités fronto-pariétales associées au traitement des durées sont sensibles à la fois à la durée présentée, à la durée de référence, au lien entre ces deux durées et au contexte global de la tâche. En conséquence, ces deux premières études ont permis de mieux cerner la dynamique des processus associés au traitement temporel tardif. Cela a été rendu possible par l'utilisation du paradigme oddball, dont la simplicité expérimentale permettait de contraster uniquement un ou des stimuli cibles avec un stimulus standard. La question qui se pose désormais est de savoir si la dynamique tardive mise en évidence jusqu'ici, dans un contexte où seules deux durées sont présentées avec une probabilité d'apparition asymétrique, est modulée dans des paradigmes reposant sur plusieurs durées présentées, sans que l'une d'elles soit davantage présentée que les autres. De plus, étant donné la variété de protocoles temporels existant dans la littérature, une autre interrogation concerne la généralité des activités fronto-pariétales tardives révélées dans les paradigmes oddball. Est-ce qu'il s'agit d'indices de processus qui sont recrutés dans chaque tâche de discrimination temporelle ou ceux-ci sont-ils mobilisés en fonction de la tâche exécutée par le participant ? Pour répondre à ces questionnements, la troisième étude a été mise au point

pour contraster le traitement associé à des durées identiques entre un paradigme de généralisation et un protocole de bissection temporelle.

CHAPITRE 4 :

Étude des activités frontales et pariétales tardives dans un protocole de généralisation et de bissection temporelle

1. Problématique

Dans les deux premières études, des activités frontales et pariétales ont été mises en évidence lors de la comparaison de durées. Tandis que les activités frontopolaires indexaient la comparaison et la prise de décision perceptive, les activités frontocentrales et centropariétales sous-tendaient des processus d'orientation de l'attention et de mise à jour du contexte en mémoire de travail suite à la décision perceptive. Ces activités étaient modulées selon la durée présentée et selon le rapport entretenu avec la durée de référence dans une tâche « oddball ».

Bien que ces résultats obtenus dans le paradigme « oddball » permettent d'approfondir la connaissance de la chronométrie du traitement temporel, l'étude de la perception du temps a permis le développement de paradigmes nombreux et souvent plus complexes (Grondin, 2010), formant autant de types de décision. Ainsi, il est possible d'étudier la perception du temps avec des tâches motrices ou purement perceptives. Dans les tâches perceptives, les tâches peuvent être soit prospectives, soit rétrospectives (Block & Zakay, 1997). Rien que dans l'estimation temporelle prospective, qui fait l'objet de cette thèse, il est possible d'identifier de nombreux paradigmes tels que la généralisation (Wearden, 1992), la bissection temporelle (Wearden & Ferrara, 2007), la discrimination de paires de durées (Dyjas et al., 2012) ou encore des tâches mélangeant ces expériences

(Tarantino et al., 2010). Cette diversité montre que le système de comparaison de durées est très flexible, dans le sens où il s'adapte à chaque situation nécessitant un contrôle temporel. Wearden (2004) a bien capturé cette idée en synthétisant les règles de décision prévues dans le cadre de la théorie du temps scalaire. Ainsi, chaque paradigme expérimental est logiquement doté d'une règle décisionnelle qui lui est propre et prenant en compte les spécificités de chaque tâche. Par exemple, dans la tâche de généralisation temporelle, la durée est comparée à un seul standard, tandis que dans la bissection, elle est contrastée à deux.

Toutefois, les différences de dynamique du traitement temporel selon la manière dont le participant manipule les durées restent inconnues. On peut noter que les potentiels évoqués sont particulièrement adaptés à cette investigation et qu'une revue de littérature a été effectuée pour synthétiser les connaissances obtenues sur le traitement du temps avec cette méthode (Ng & Penney, 2014). Mais la synthèse est complexifiée par la nécessité de comparer des études pouvant non seulement comparer des signaux électrophysiologiques dans des tâches différentes, mais aussi des gammes de durées différentes, lesquelles pouvant être sous-tendues par des durées auditives ou visuelles, pleines (stimulation sensorielle continue) ou vides (durée délimitée par deux stimulations sensorielles brèves).

L'objectif de cette étude consiste à déterminer dans quelle mesure la dynamique du traitement temporel tardif diffère selon le type d'estimation temporelle effectuée, à durée et stimulus constants. Plusieurs questionnements guident cette recherche. Premièrement, est-ce que les activités fronto-pariétales mises en évidence dans les deux premières études, dans un paradigme oddball à deux durées et présentées de manière asymétrique, sont aussi mobilisées dans des tâches plus complexes, reposant sur plusieurs durées. Deuxièmement, si les mêmes activités (et les processus cognitifs qu'elles sous-tendent) sont retrouvées, est-ce que celles-ci sont modulées différemment dans des paradigmes à durées multiples, par opposition à la situation d'oddball sur laquelle nous nous sommes basés précédemment ? Troisièmement, est-ce que la dynamique du traitement temporel tardif est influencée par le type de décision à donner sur les durées dans des tâches de discrimination temporelle complexes ?

Pour mener cette investigation, nous avons contrasté les performances et les signaux évoqués dans deux tâches très populaires de la recherche sur la perception du temps : la généralisation et la bissection temporelle. Pour rappel, le paradigme de généralisation consiste à déterminer si la durée affichée est une durée standard préalablement apprise, tandis que la tâche de bissection nécessite d'indiquer si la durée présentée est plus proche d'une durée standard courte ou d'une durée standard longue, toutes deux préalablement apprises. Les mêmes durées, toutes sous-tendues par un même spot visuel permettent de comparer les deux paradigmes en s'assurant que les effets ne sont pas dus à d'autres facteurs explicatifs. Au regard des trois questionnements posés dans cette étude, trois hypothèses générales sont formulées. En premier lieu, les activités fronto-pariétales, lesquelles indexent des mécanismes décisionnels, attentionnels et de mémoire de travail, sont recrutées dans les tâches de généralisation et de bissection, comme dans le paradigme oddball. En second lieu, puisque les deux protocoles auxquels nous avons recours reposent sur la présentation de multiples durées, nous nous attendons à observer une modulation des indices fronto-pariétaux. Plus précisément, puisque ces paradigmes sont perceptivement plus complexes, nous nous attendons à ce que les activités évoquées soient plus tardives par rapport à la tâche oddball. En troisième lieu, puisque la généralisation et la bissection débouchent sur des formes de décision différentes (jugement d'identité vs jugement de catégorisation), les activités fronto-pariétales devraient être influencées différemment entre ces deux paradigmes.

2. Méthode

2.1. Participants

Dix-huit participants (huit hommes) de l'université de Rouen ont participé à l'étude (âge moyen : 21,06 ans, écart-type : 0,94). Ils présentaient tous une vue normale ou corrigée lors de la passation de l'expérience. De plus, l'ensemble des sujets présentaient une dominance manuelle à droite selon les critères standard d'Oldfield (1971). Cette recherche a suivi les recommandations et les préconisations concernant les protocoles de recherche de la déclaration d'Helsinki relatives au traitement éthique des participants humains. Trois sujets ont été exclus de l'analyse électrophysiologique à cause d'un trop faible nombre de signaux évoqués par condition (seuil fixé à 20 signaux par condition).

2.2. Stimuli

Tous les stimuli se présentaient sous la forme d'un spot lumineux blanc, d'un diamètre de 0,5° d'angle visuel présenté au centre de l'écran, sur un fond noir. La durée de présentation était de 200, 400, 600, 800, 1000, 1200 ou 1400 ms. Les sujets étaient placés à 57 cm de l'écran dans le but de contrôler la taille du spot dans le champ visuel. L'écran LCD utilisé présentait une diagonale mesurant 15 pouces, avec une résolution de 1280 par 1080 pixels et à un taux de rafraîchissement de 60 Hz.

2.3. Procédure expérimentale

L'expérience était divisée en deux conditions, dont l'ordre était contrebalancé entre les sujets. Dans la première, les participants étaient confrontés à une tâche de généralisation temporelle, dans laquelle ils devaient indiquer si la durée du stimulus correspondait ou non à la durée « *standard* » préalablement apprise. La consigne donnée aux participants était d'appuyer aussi vite et aussi précisément que possible sur le bouton CONTROL ou sur le bouton ENTRÉE du clavier, selon qu'ils jugent que le stimulus avait la durée « *standard* » ou non. L'affectation de ces deux touches aux deux réponses possibles était contrebalancée entre les participants.

Chaque condition commençait par une phase d'apprentissage, dans laquelle les participants étaient confrontés cinq fois de suite à la durée « *standard* », fixée à 800 ms. Ils étaient informés qu'ils n'avaient pas à répondre et simplement à faire attention à la durée du stimulus et à la mémoriser. Une phase d'entraînement était administrée suite à l'apprentissage, consistant en un bloc d'essais identique aux blocs présentés dans la phase expérimentale qui suivait. Chaque bloc était composé de 3 rappels successifs de la durée « *standard* », puis de 21 stimulations dans lequel 7 durées (200, 400, 600, 800, 1000, 1200 ou 1400 ms) étaient présentées 3 fois de manière aléatoire. L'intervalle interessai était issu d'une distribution uniforme allant de 750 ms à 1250 ms (moyenne : 1000 ms). Après chaque présentation d'un stimulus, les participants avaient 1000 ms pour répondre avant que l'intervalle interessai ne commence. Dans chaque condition, 27 blocs expérimentaux étaient présentés aux participants, permettant d'inclure dans l'analyse 567 stimulations, dont 81 fois chaque durée, par sujet.

Dans la seconde condition, les sujets étaient exposés à une tâche de bissection temporelle, dans laquelle ils devaient dire si la durée présentée était plus proche d'une durée « *standard courte* » ou d'une durée « *standard longue* », préalablement apprises. La consigne donnée aux participants était d'appuyer aussi vite et aussi précisément que possible sur le bouton CONTROL ou sur le bouton ENTRÉE du clavier, selon qu'ils jugent que le stimulus était plus proche de la durée « *standard courte* » ou de la durée « *standard longue* ». L'affectation de ces deux touches aux deux réponses possibles était contrebalancée entre les participants.

La structure de la tâche de bissection était en tout point similaire à celle de la tâche de généralisation. Deux points les différenciaient : pendant la phase d'apprentissage, chaque durée « *standard* » était présentée 5 fois, d'abord la durée « *standard courte* », puis la durée « *standard longue* ». De plus, au début de chaque bloc, chaque durée « *standard* » était rappelée 3 fois.

2.4. Recueil des données

Les données comportementales ont été analysées d'une part à partir de la réponse donnée par le participant : proportion de réponses « oui » dans la tâche de généralisation et proportion de réponses « durée longue » dans la tâche de bissection. D'autre part, l'analyse a également concerné le temps de réaction en réponse à la durée présentée. Comme dans l'étude précédente, le temps de réaction était mesuré à partir de l'offset du stimulus, c'est-à-dire à la fin de la durée, puisque les participants répondaient après la fin de la durée. Puisque les deux tâches impliquent des réponses qualitativement différentes, l'analyse s'est concentrée sur les temps de réponse des participants, dans le but de tester l'effet des facteurs suivants à l'aide d'une ANOVA:

- **Durée (D)**: 200, 400, 600, 800, 1000, 1200 et 1400 ms
- **Paradigme (P)**: Généralisation, Bissection

La plan expérimental était par conséquent : $S_{18} \times D_7 \times P_2$.

Toutefois, le gradient de généralisation et la fonction psychométrique seront présentés dans les résultats pour contrôler si le maximum de réponses « *oui* » est bien

observé en réponse à la durée « *standard* » dans la généralisation et si le point d'égalité subjective (durée obtenue par régression à laquelle les participants répondent « *durée longue* » dans 50 % des essais) se situe bien autour de la moyenne géométrique ou de la moyenne arithmétique de la distribution des durées dans la bissection.

Les données électrophysiologiques ont été abordées de manière similaire aux études précédentes. Trois régions d'intérêts ont été constituées : la région frontopolaire, comprenant les électrodes FP1, Fpz et FP2, la région frontocentrale moyennant le signal des électrodes FC1, FC2, F3, F4 et Fz et la région centropariétale, constituée des électrodes CP1, CP2, P3, P4 et Pz.

Trois composantes ont été explorées : la PSW, la LPCt frontopolaires ainsi que le complexe P300, incluant la P3a frontocentrale et la P3b centropariétale. L'amplitude moyenne et la latence de pic de chaque composante étaient quantifiées pour étudier l'effet des facteurs expérimentaux. Pour la LPCt et la P300, l'amplitude était définie à partir de la moyenne d'amplitude 100 ms autour du pic identifié dans la fenêtre d'analyse sur des signaux synchronisés sur l'offset du stimulus [-200 à 1000 ms]. Pour la PSW, une méthodologie similaire à celle des études précédentes a été reprise, mais à partir de signaux synchronisés sur l'onset du stimulus [-200 à 1900 ms]. L'inspection visuelle des signaux nous a permis de définir une fenêtre optimale comprise entre -500 et 200 ms à partir de l'offset du stimulus, dans laquelle des fenêtres successives de 100 ms ont été définies. L'analyse a été restreinte aux durées 600, 800, 1000, 1200 et 1400 ms, qui étaient les seules à montrer clairement la présence d'une PSW. La fenêtre présentant le signal le plus ample permettait de définir l'amplitude moyenne, tandis que la latence était la durée médiane de cette fenêtre. En se basant sur l'inspection visuelle des grands moyennages, l'établissement des fenêtres d'analyse de la LPCt et de la P300 a été également établi à partir de l'offset du stimulus. Contrairement à la PSW, ces deux composantes ont fait l'objet d'une analyse basée sur des signaux synchronisés sur l'offset. La fenêtre d'analyse allait de 0 à 1000 ms post-offset pour les deux composantes.

L'analyse électrophysiologique était basée sur les facteurs suivants :

- **Durée (D)**: 200, 400, 600, 800, 1000, 1200 et 1400 ms
-

- **Paradigme (P)**: Généralisation, Bissection
- **Région d'intérêt ou ROI (R)**: frontopolaire, frontocentrale et centropariétale.

Le plan mis à jour était donc : $S_{15} \times D_7 \times P_2 \times R_3$.

3. Résultats

3.1. Comportement

3.1.1. Analyse des réponses

L'analyse des réponses données par les participants (Figure 46) dans la tâche de généralisation temporelle montre d'une part un pic de réponses « Standard » sur les durées 800 et 1000 ms. D'autre part, le gradient de généralisation est asymétrique. Ainsi, la proportion de réponses « Standard » est significativement plus élevée en réponse à 1000 ms qu'à 600 ms [$t(17) = 7.14$; $p < 0.001$, $d = 6.52$], suite à 1200 ms plutôt que 400 ms [$t(17) = 7.95$; $p < 0.001$; $d = 5.68$] et en réponse à 1400 ms qu'à 200 ms [$t(17) = 6.53$; $p < 0.001$; $d = 6.74$].

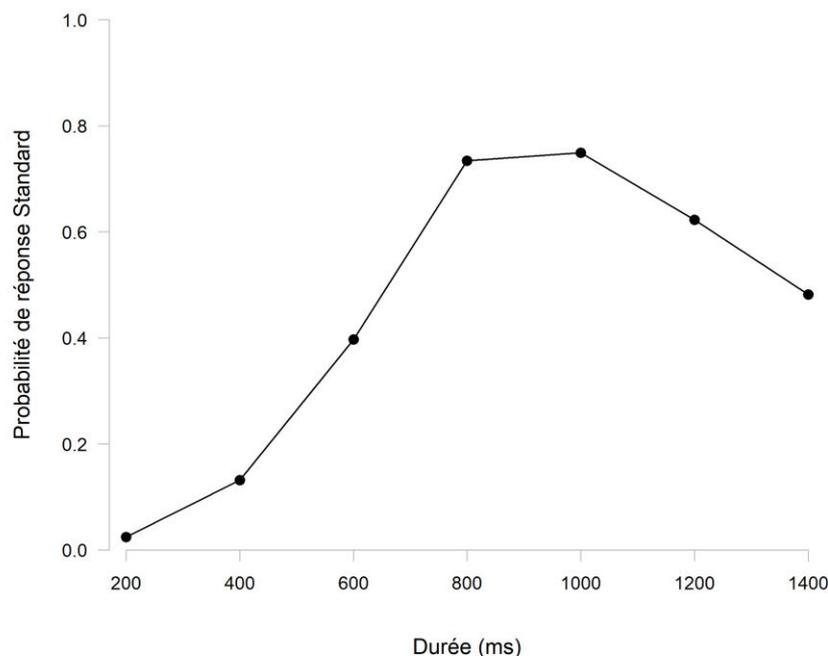


Figure 46: Gradient de généralisation représentant la proportion de réponses "Standard" en fonction de la durée.

Concernant la tâche de bissection (Figure 47), le point de bissection calculé par régression logistique était de 718 ms alors que la moyenne arithmétique de la distribution de durées était 800 ms et la moyenne géométrique 676 ms.

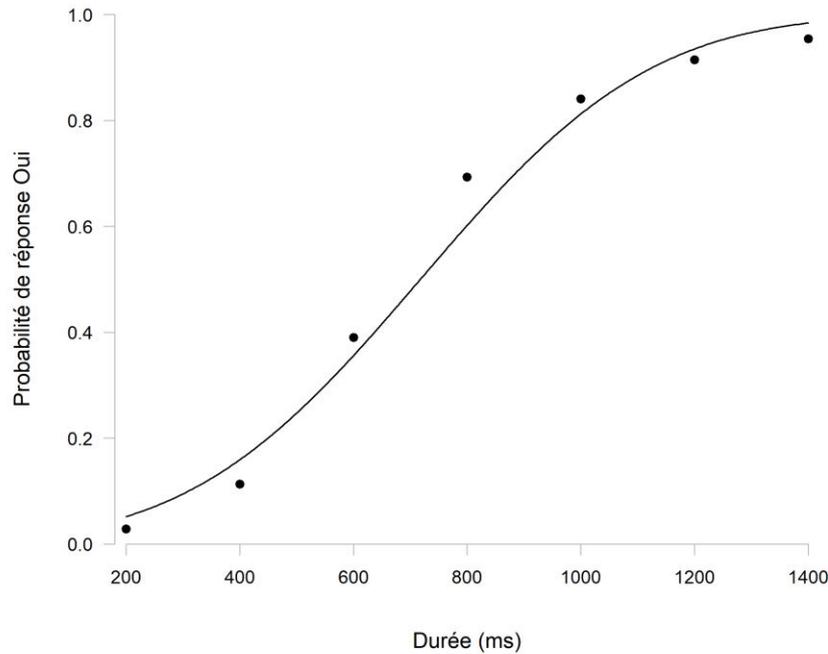


Figure 47: Probabilité de réponses "Standard long" en fonction de la durée. Les points indiquent la probabilité calculée durée à partir des données recueillies chez les participants. La ligne représente la fonction psychométrique correspondant aux données et calculée à partir d'une régression logistique.

3.1.2. Analyse des temps de réaction

L'analyse de variance menée pour explorer les temps de réaction des participants a révélé un effet significatif du facteur Durée [$F(6,102) = 33.65$; $p < 0.001$; $\eta^2 = 0.66$], mais pas du facteur Paradigme [$F(1,17) = 0.9$; $p = 0.35$; $\eta^2 = 0.05$] ou d'interaction significative entre les deux facteurs [$F(6,102) = 2.76$; $p = 0.057$; $\eta^2 = 0.14$]. L'analyse post-hoc permet de préciser que les participants répondaient de plus en plus rapidement après le stimulus à mesure que la durée était longue (Figure 48). Ainsi, les réponses étaient significativement plus rapides à la fin de la durée 1400 ms qu'aux autres durées (Figure 49) pour les valeurs de taille d'effet et de la statistique p). De même les participants répondaient plus vite à la fin de 1200 ms et 1000 ms que pour les durées plus courtes. Enfin, les participants répondaient aussi plus rapidement à la durée 800 ms qu'à la durée 600 ms. Il est également à noter que les participants répondaient significativement plus lentement à 600 ms qu'à 200 ms.

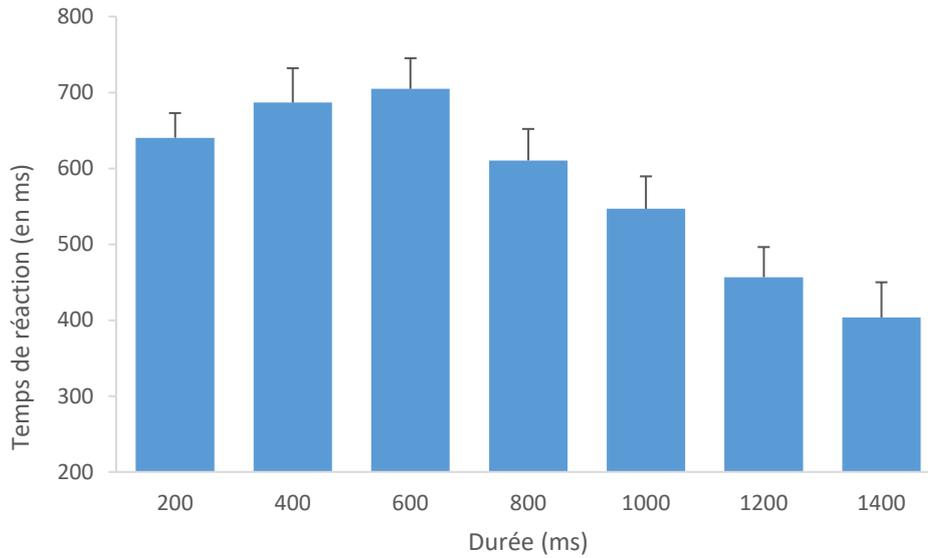


Figure 48: Temps de réaction en fonction de la durée présentée.

	200 ms	400 ms	600 ms	800 ms	1000 ms	1200 ms
400 ms	0,2					
600 ms	0,29*	0,07				
800 ms	0,13	0,29	0,38***			
1000 ms	0,41**	0,53**	0,63***	0,25***		
1200 ms	0,84***	0,9***	1,03***	0,63***	0,36***	
1400 ms	0,98***	1,03***	1,15***	0,78***	0,53***	0,21**

Figure 49: Matrices des tailles d'effet (*d* de Cohen) calculées dans le cadre de l'analyse post-hoc de l'effet de la Durée sur le temps de réaction. Les effets reportés en bleu, en jaune et en rouge sont respectivement petits, moyens et grands. Une significativité inférieure à 0.05, à 0.01 et à 0.001 est indiquée respectivement par 1, 2 et 3 étoiles.

Il est à noter que l'interaction entre les facteurs Durée et Paradigme, bien que non significative, présentait une tendance ($p = 0.057$). L'analyse de Holm-Bonferroni n'a pas permis de montrer un effet différent du paradigme selon la durée de présentation. Cependant, des effets descriptifs existent, comme le révèlent les mesures de *d* de Cohen, et indiquent que descriptivement, les participants répondent plus rapidement aux durées longues dans la tâche de bissection que dans la tâche de généralisation (Figure 50). Plus précisément, les sujets allaient plus vite à répondre dans la bissection que dans la généralisation pour les durées 1200 ms ($p = 0.07$; $d = 0.39$) et 1400 ms ($p = 0.07$; $d = 0.45$). Pour les durées 200 ($p = 0.57$; $d = 0.1$), 400 ($p = 0.87$; $d = 0.03$), 600 ($p = 0.59$; $d = 0.08$), 800 ($p = 0.9$; $d = 0.02$) et 1000 ms ($p = 0.49$; $d = 0.14$), cet effet était négligeable.

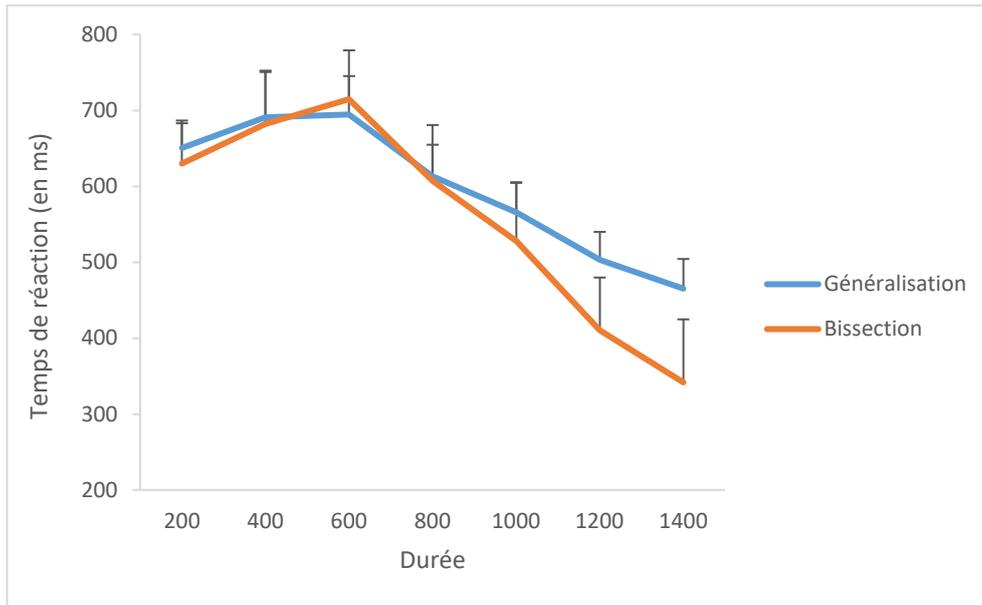


Figure 50: Temps de réaction en fonction de la durée et en fonction du paradigme expérimental.

3.2. Potentiels évoqués

3.2.1. PSW

L'analyse visuelle des signaux frontopolaire révèle la présence d'une PSW dans les deux tâches expérimentales, mais uniquement pour les durées supérieures à 800 ms (Figure 51). De plus, la fin de la PSW suivait la fin du stimulus, indiquant que la latence de pic de la composante était sensible à la durée physique du spot. Par conséquent, ces signaux frontopolaire synchronisés à partir du début du stimulus ont été resynchronisés sur son offset, uniquement pour les durées présentant la PSW (800 à 1400 ms) (Figure 52). De cette façon, l'effet de la durée subjective sur l'amplitude et la latence de la PSW pouvait être étudié indépendamment de l'effet de la durée physique.

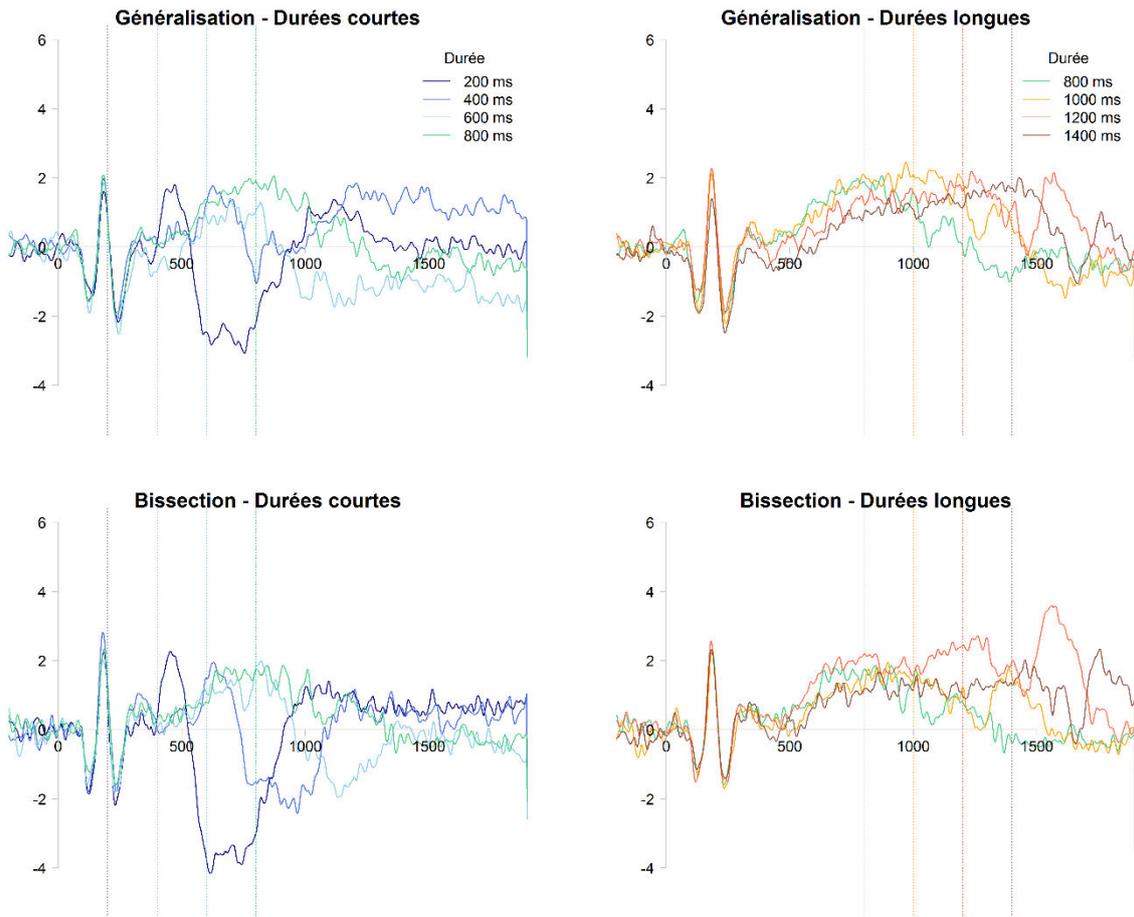


Figure 51: Signaux évoqués sur la région frontopolaire dans la généralisation (haut) et dans la bissection (bas) pour les durées courtes (gauche) et longues (droite) à partir de l'onset du stimulus.

L'analyse statistique restreinte aux durées allant de 800 ms à 1400 ms n'a pas permis de mettre en évidence d'effet significatif du facteur Durée [$F(4,68) = 0,92$; $p = 0,44$; $\eta^2 = 0,05$], Paradigme [$F(1,17) = 0,009$; $p = 0,92$; $\eta^2 < 0,001$] ou d'interaction significative entre ces deux facteurs [$F(4,68) = 0,54$; $p = 0,65$; $\eta^2 = 0,03$]. Concernant la latence de la composante, l'ANOVA à mesures répétées n'a pas non plus révélé d'effet significatif de la Durée [$F(4,68) = 0,68$; $p = 0,51$; $\eta^2 = 0,04$], du Paradigme [$F(1,17) = 0,92$; $p = 0,61$; $\eta^2 = 0,02$] et d'interaction [$F(4,68) = 0,44$; $p = 0,74$; $\eta^2 = 0,02$] entre ces deux facteurs.

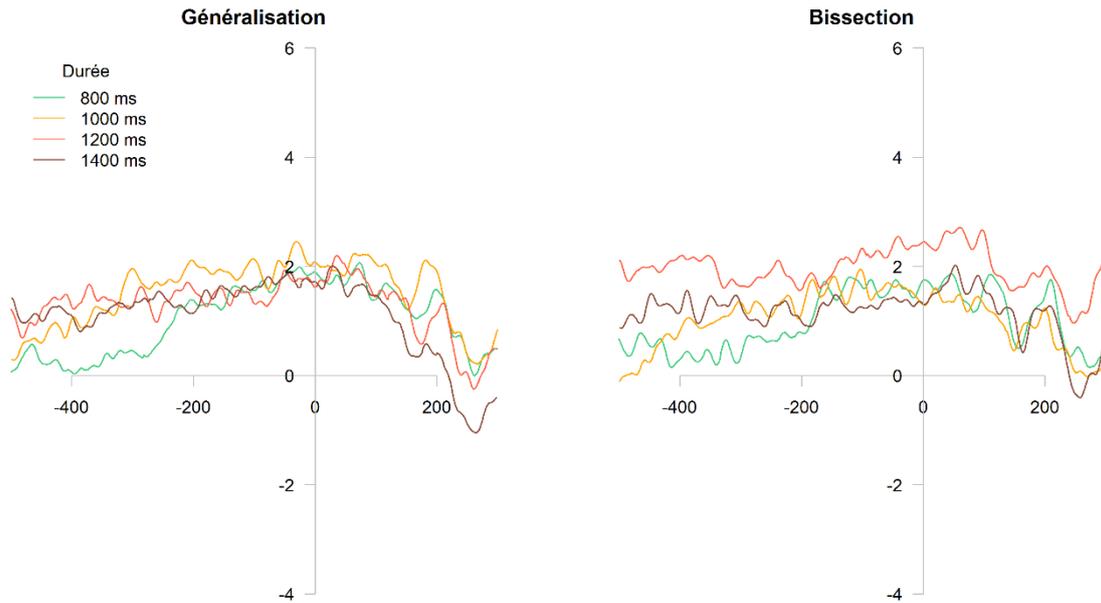


Figure 52: Signaux frontopolaire évoqués par l'onset du stimulus et resynchronisés sur son offset dans la tâche de généralisation (gauche) et de bissection (droite).

3.2.2. LPCT

L'inspection visuelle des signaux évoqués par l'offset du stimulus sous-tendant la durée révèle la présence d'une LPCT frontopolaire apparaissant après la fin de chaque durée, dans les deux tâches expérimentales (Figure 53).

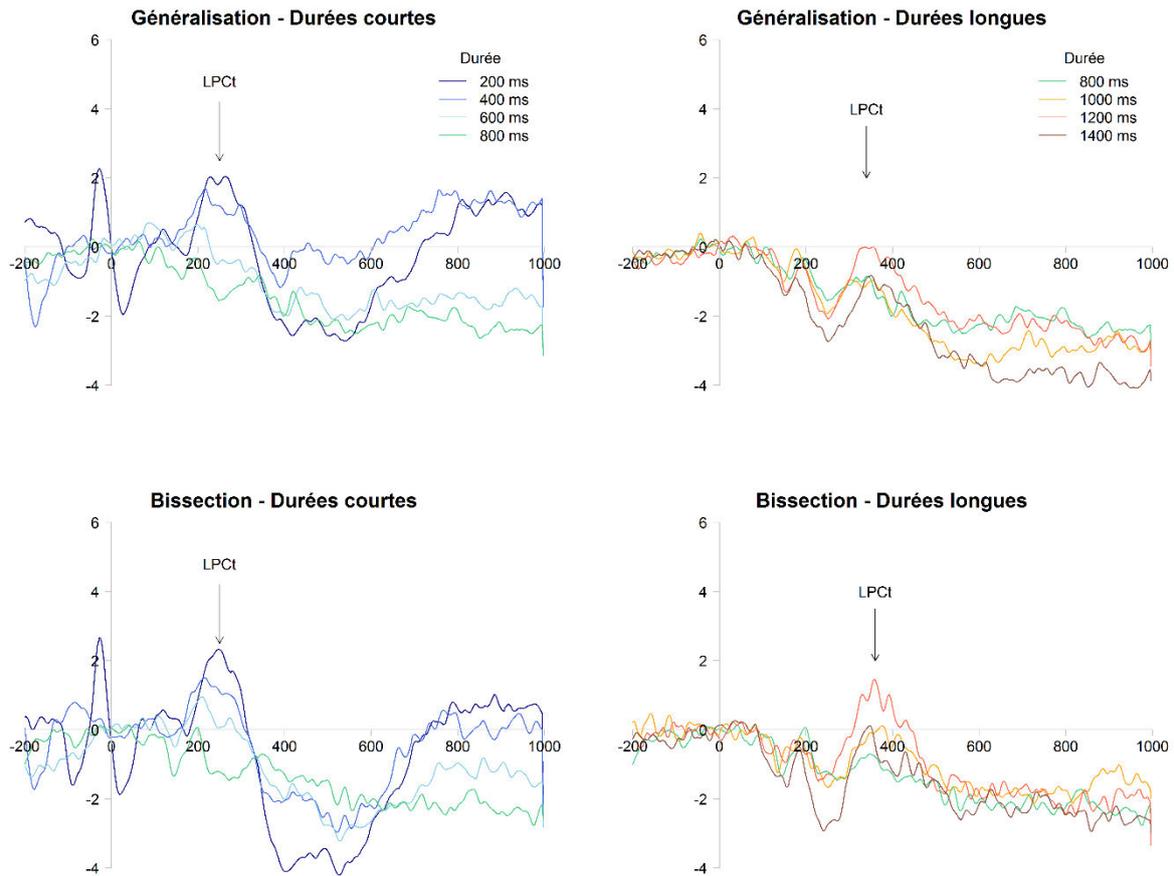


Figure 53: Signaux frontopolaires synchronisés à partir de l'offset du stimulus sous-tendant la durée dans la généralisation (haut), la bissection (bas) pour les durées courtes (gauche) et longues (droite).

L'analyse statistique menée sur l'amplitude de la composante a permis de mettre en évidence un effet significatif de la Durée [$F(6,102) = 6,26$; $p < 0,001$; $\eta^2 = 0,27$] (Figure 54), mais pas du Paradigme [$F(1,17) = 0,16$; $p = 0,7$; $\eta^2 = 0,009$] ou d'interaction entre les deux facteurs [$F(6,102) = 2,09$; $p = 0,1$; $\eta^2 = 0,11$]. L'analyse post-hoc (Figure 55) a permis de préciser que la durée 200 ms entraînait une LPCt significativement plus ample que les durées 800 ($d = 0,72$; $p = 0,003$), 1000 ($d = 0,75$; $p = 0,002$) et 1400 ms ($d = 0,67$; $p = 0,009$). De manière similaire, la durée 400 ms évoquait une LPCt plus prononcée que les durées 600 ($d = 0,4$; $p = 0,02$), 800 ($d = 0,68$; $p < 0,001$), 1000 ($d = 0,71$; $p < 0,001$) et 1400 ms ($d = 0,64$; $p = 0,001$). La LPCt évoquée par la durée 600 ms était aussi descriptivement plus ample que celle évoquée par 800 ($d = 0,26$; $p = 0,36$), 1000 ($d = 0,26$; $p = 0,66$) et 1400 ms ($d = 0,24$; $p = 0,93$).

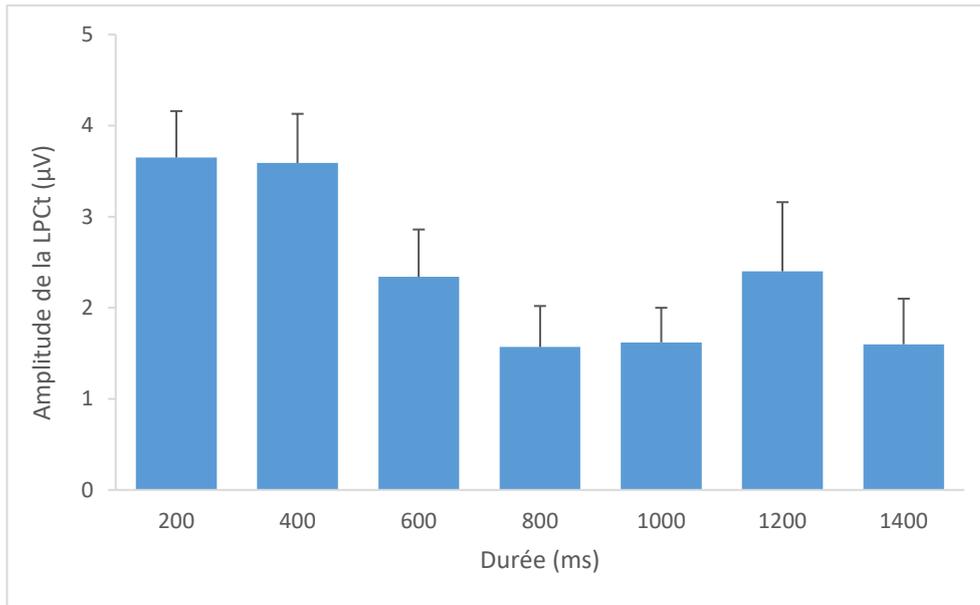


Figure 54: Amplitude de la LPct en fonction de la durée.

	200 ms	400 ms	600 ms	800 ms	1000 ms	1200 ms
400 ms	0,02					
600 ms	0,42	0,4*				
800 ms	0,72**	0,68***	0,26			
1000 ms	0,75***	0,71***	0,26	0,02		
1200 ms	0,34	0,32	0,02	0,24	0,24	
1400 ms	0,67**	0,64**	0,24	0,01	0,01	0,35

Figure 55: Matrices des tailles d'effet (*d* de Cohen) calculées dans le cadre de l'analyse post-hoc de l'effet de la Durée sur l'amplitude de la LPct. Les effets reportés en bleu sont petits et en jaunes sont de taille moyenne. Une significativité inférieure à 0.05, à 0.01 et à 0.001 est indiquée respectivement par 1, 2 et 3 étoiles.

Concernant la latence de la LPct mesurée à partir de l'offset, l'ANOVA à mesures répétées a aussi montré un effet significatif de la Durée [$F(6,102) = 3,13$; $p = 0,024$; $\eta^2 = 0,16$] (Figure 56), mais pas du Paradigme [$F(1,17) = 0,85$; $p = 0,37$; $\eta^2 = 0,05$] ou d'interaction significative entre les deux facteurs [$F(6,102) = 1,39$; $p = 0,25$; $\eta^2 = 0,07$]. L'analyse post-hoc (Figure 57) a révélé une LPct qui était descriptivement plus tardive pour 200 ms et 400 ms que pour les autres durées. Dans le détail, la LPct évoquée par 200 ms était descriptivement plus tardive que celle évoquée par 600 ($d = 0,41$; $p = 0,11$), 800 ($d = 0,36$; $p = 0,37$), 1000 ($d = 0,24$; $p = 1$), 1200 ($d = 0,46$; $p = 0,21$) et 1400 ms ($d = 0,39$; $p = 0,08$). La durée 400 ms est marquée par des effets similaires, bien que pouvant être significatifs selon le contraste considéré. Ainsi, lorsque la durée était 400 ms, la LPct était

plus tardive qu'en réponse à 600 ($d = 0,41$; $p = 0,016$), 800 ($d = 0,36$; $p = 0,07$), 1000 ($d = 0,23$; $p = 1$), 1200 ($d = 0,45$; $p = 0,22$) et 1400 ms ($d = 0,38$; $p = 0,001$).

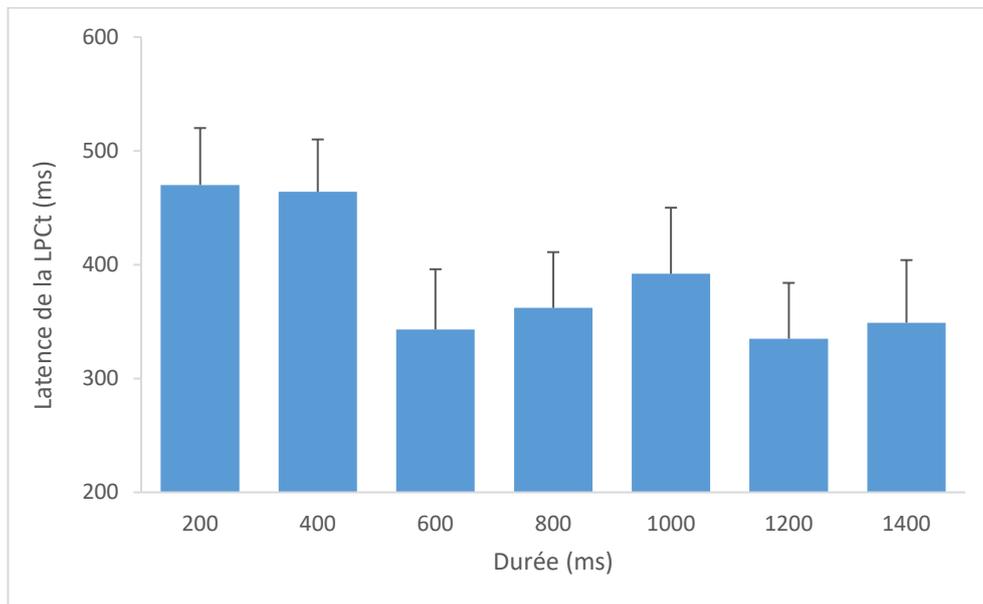


Figure 56: Latence de la LPCt mesurée à partir de l'offset en fonction de la durée.

	200 ms	400 ms	600 ms	800 ms	1000 ms	1200 ms
400 ms	0,02					
600 ms	0,41	0,41*				
800 ms	0,36	0,36	0,06			
1000 ms	0,24	0,23	0,15	0,09		
1200 ms	0,46	0,45	0,03	0,09	0,18	
1400 ms	0,39	0,38**	0,02	0,04	0,13	0,04

Figure 57 : Matrices des tailles d'effet (d de Cohen) calculées dans le cadre de l'analyse post-hoc de l'effet de la Durée sur la latence de la LPCt. Les effets reportés en bleu sont petits. Une significativité inférieure à 0.05, à 0.01 et à 0.001 est indiquée respectivement par 1, 2 et 3 étoiles.

3.2.3. P300

L'inspection visuelle des signaux évoqués par l'offset du stimulus sous-tendant la durée sur les régions frontocentrales et centropariétales a révélé la présence d'une P3a en réponse aux durées courtes dans les deux paradigmes expérimentaux (Figure 58), tandis qu'une P3b centropariétale était présente également lors des durées longues (Figure 61). Par conséquent, l'analyse de la P3a a été restreinte aux durées courtes, tandis que celle de la P3b a été réalisée indépendamment avec l'ensemble des durées.

3.2.3.1. P3a

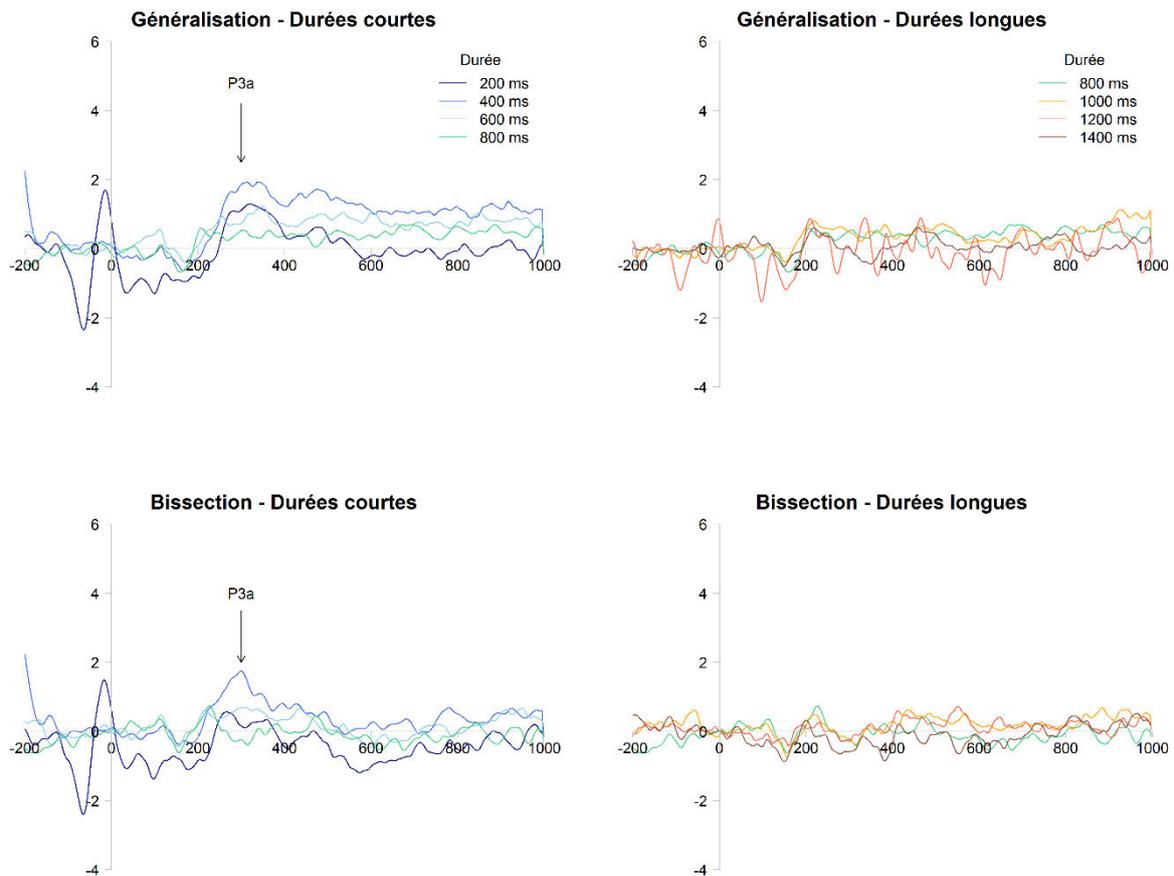


Figure 58 : Signaux évoqués sur la région frontocentrale par l'offset du stimulus dans la tâche de généralisation (haut) et de bissection (bas) par les durées courtes (gauche) et longues (droite).

L'analyse statistique a été menée sur l'amplitude et la latence de la P3a pour tester l'effet du facteur Paradigme (généralisation et bissection) et du facteur Durée (200, 400, 600, 800 ms). L'ANOVA a permis de mettre en exergue un effet significatif du facteur Durée [$F(3,51) = 4,54$; $p = 0,011$; $\eta^2 = 0,21$] (Figure 59), mais pas d'interaction significative entre la Durée et le Paradigme [$F(3,51) = 0,98$; $p = 0,39$; $\eta^2 = 0,05$]. L'analyse post-hoc de l'effet de la Durée (Figure 60) a mis en évidence que la P3a était significativement plus ample en réponse à 400 ms qu'à 600 ms ($d = 0,51$; $p = 0,009$) et 800 ms ($d = 0,74$; $p = 0,002$). D'un point de vue descriptif, la P3a était également plus ample en réponse à 400 ms qu'à 200 ms ($d = 0,3$; $p = 0,23$). De plus, l'amplitude de la P3a était descriptivement diminuée en réponse à 800 ms comparativement à 200 ($d = 0,43$; $p = 0,2$) et 600 ms ($d = 0,29$; $p = 0,29$). Enfin, l'ANOVA à mesures répétées a aussi révélé un effet significatif du facteur Paradigme sur

l'amplitude de la P3a [$F(1,17) = 4,44$; $p = 0,05$; $\eta^2 = 0,21$]. Ainsi, la P3a était significativement plus prononcée dans la tâche de généralisation (2,16 μV) que dans la tâche de bissection (1,63 μV).

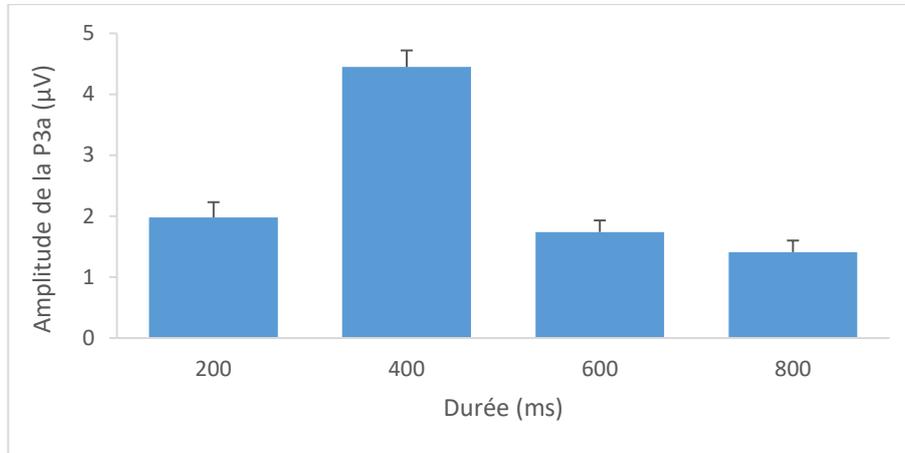


Figure 59: Effet de la Durée sur l'amplitude de la P3a.

	200 ms	400 ms	600 ms	800 ms
400 ms	0,3			
600 ms	0,18	0,51**		
800 ms	0,43	0,74**	0,29	

Figure 60 : Matrices des tailles d'effet (d de Cohen) calculées dans le cadre de l'analyse post-hoc de l'effet de la Durée sur l'amplitude de la P3a. Les effets reportés en bleu sont petits et en jaunes sont de taille moyenne. Une significativité inférieure à 0.05, à 0.01 et à 0.001 est indiquée respectivement par 1, 2 et 3 étoiles.

Concernant la latence de la P3a, l'analyse statistique n'a pas mis en évidence d'effet significatif du facteur Durée [$F(3,51) = 0,79$; $p = 0,49$; $\eta^2 = 0,04$], du facteur Paradigme [$F(1,17) = 1,62$; $p = 0,22$; $\eta^2 = 0,09$] ou d'interaction significative entre les deux facteurs [$F(3,51) = 0,42$; $p = 0,67$; $\eta^2 = 0,02$].

3.2.3.2. P3b

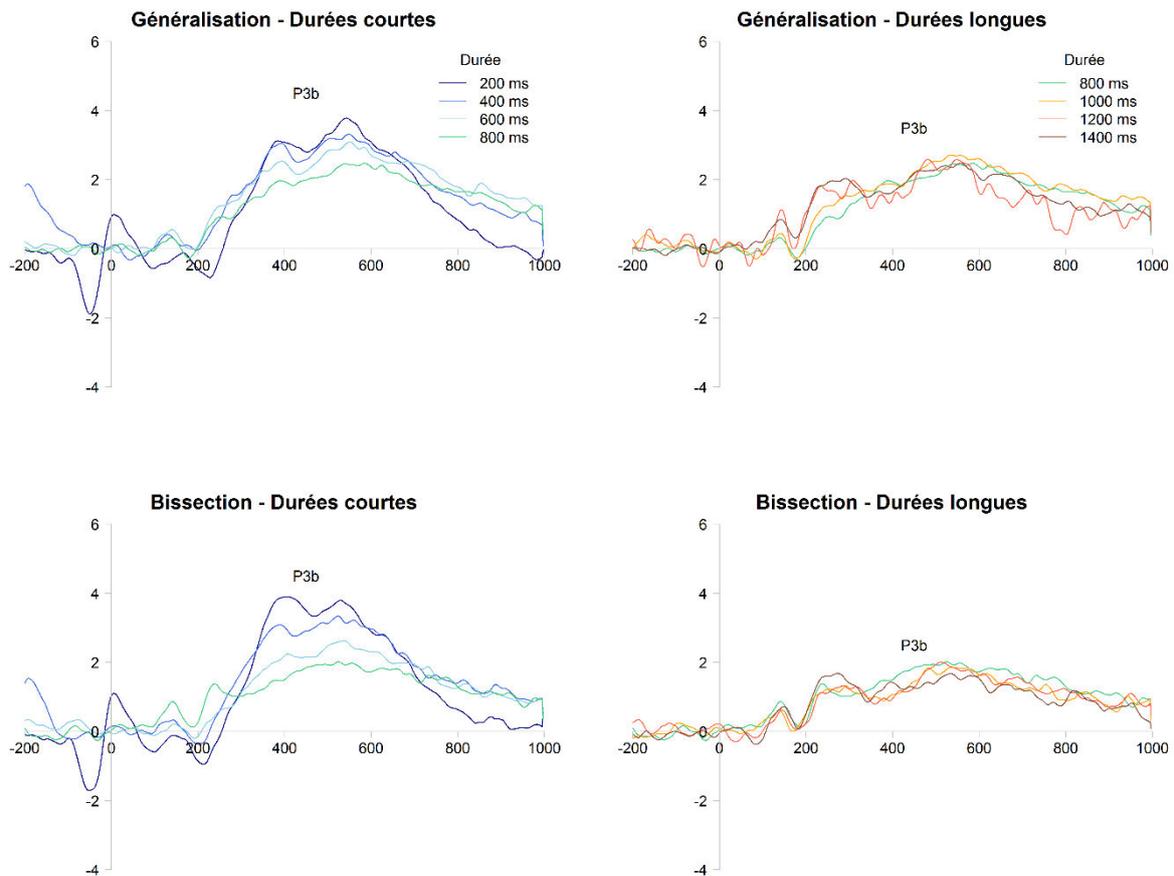


Figure 61 : Signaux évoqués sur la région centropariétale par l'offset du stimulus dans la tâche de généralisation (haut) et de bissection (bas) par les durées courtes (gauche) et longues (droite).

L'ANOVA à mesures répétées menée sur l'amplitude de la P3b a permis de mettre au jour un effet significatif du facteur Durée [$F(6,102) = 12,64$; $p < 0,001$; $\eta p^2 = 0,43$] (Figure 62), mais pas du facteur Paradigme [$F(1,17) = 1,79$; $p = 0,2$; $\eta p^2 = 0,09$] ni d'interaction significative entre ces deux facteurs [$F(6,102) = 1$; $p = 0,39$; $\eta p^2 = 0,06$]. L'analyse post-hoc de Holm-Bonferroni (Figure 63) a permis de préciser que la P3b était significativement plus ample en réponse à 200 ms qu'à 600 ($d = 0,52$; $p = 0,025$), 800 ($d = 0,82$; $p < 0,001$), 1000 ($d = 0,87$; $p < 0,001$), 1200 ($d = 0,79$; $p = 0,003$) et 1400 ms ($d = 0,91$; $p < 0,001$). De même, la composante était plus prononcée lorsqu'elle était évoquée par 400 ms plutôt que par 600 ($d = 0,29$; $p = 0,01$), 800 ($d = 0,58$; $p < 0,001$), 1000 ($d = 0,63$; $p < 0,001$), 1200 ($d = 0,56$; $p = 0,042$) et 1400 ms ($d = 0,66$; $p < 0,001$). D'un point de vue descriptif, la P3b était également

plus ample lorsqu'elle était évoquée par 600 ms que par 800 ($d = 0,28$; $p = 0,18$), 1000 ($d = 0,32$; $p = 0,18$), 1200 ($d = 0,26$; $p = 1$) et 1400 ms ($d = 0,34$; $p = 0,06$).

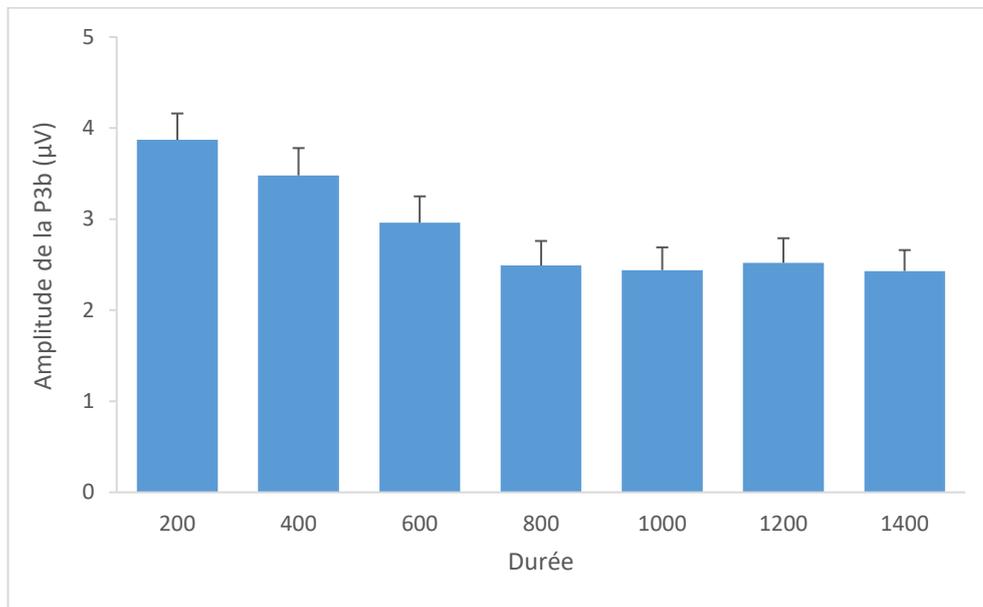


Figure 62: Effet de la durée sur l'amplitude de la P3b.

	200 ms	400 ms	600 ms	800 ms	1000 ms	1200 ms
400 ms	0,22					
600 ms	0,52*	0,29*				
800 ms	0,82***	0,58***	0,28			
1000 ms	0,87***	0,63***	0,32	0,03		
1200 ms	0,79**	0,56*	0,26	0,02	0,05	
1400 ms	0,91***	0,66***	0,34	0,04	0,01	0,06

Figure 63 : Matrices des tailles d'effet (d de Cohen) calculées dans le cadre de l'analyse post-hoc de l'effet de la Durée sur l'amplitude de la P3b. Les effets reportés en bleu, en jaune et en rouge sont respectivement petits, moyens et grands. Une significativité inférieure à 0.05, à 0.01 et à 0.001 est indiquée respectivement par 1, 2 et 3 étoiles.

L'analyse statistique n'a pas permis de montrer un effet significatif du facteur Durée [$F(6,102) = 2,42$; $p = 0,06$; $\eta p^2 = 0,12$], du facteur Paradigme [$F(1,17) = 0,14$; $p = 0,72$; $\eta p^2 = 0,007$] ni d'interaction significative entre ces deux facteurs [$F(6,102) = 0,92$; $p = 0,44$; $\eta p^2 = 0,05$] sur la latence de la P3b.

3.3. Dynamique des composantes

Comme dans la tâche d'oddball des deux premières études, la dynamique temporelle des activités fronto-pariétales se différençait selon que la durée soit plus courte ou plus

longue que la durée de référence (800 ms dans la généralisation, 676 ms dans la bissection). Ainsi, dans les deux tâches, lorsque la durée présentée était plus courte, seules des activités suivant l'offset ont pu être mises en évidence, à travers la succession de la LPCt frontopolaire, de la P3a frontocentrale et de la P3b centropariétale (Figure 64).

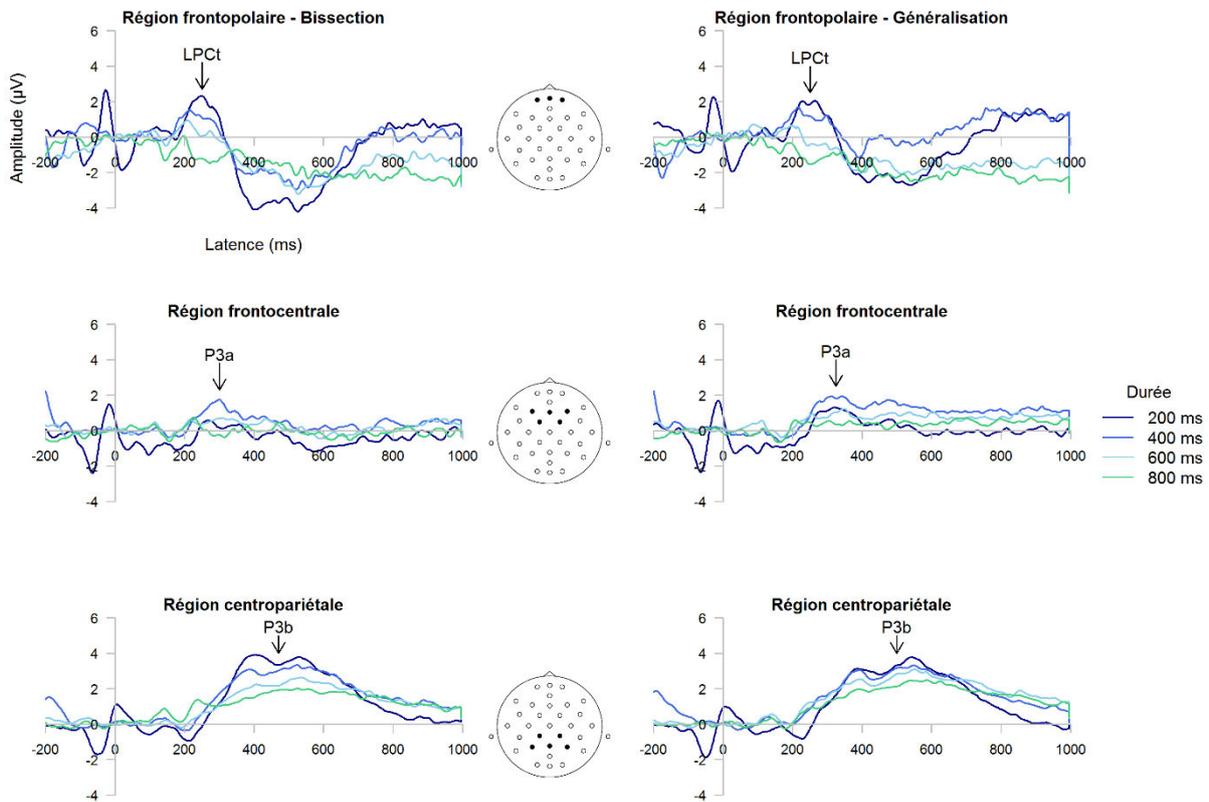


Figure 64: Signaux évoqués dans la tâche de bissection (à gauche) et dans la tâche de généralisation (à droite) par les durées courtes, sur les trois régions d'intérêt.

Lorsque la durée présentée était plus longue que la durée de référence, la PSW frontopolaire était mise en exergue pendant la durée. Une fois celle-ci terminée, la LPCt et la P3b centropariétale étaient évoquées avec un décours temporel très long (Figure 65).

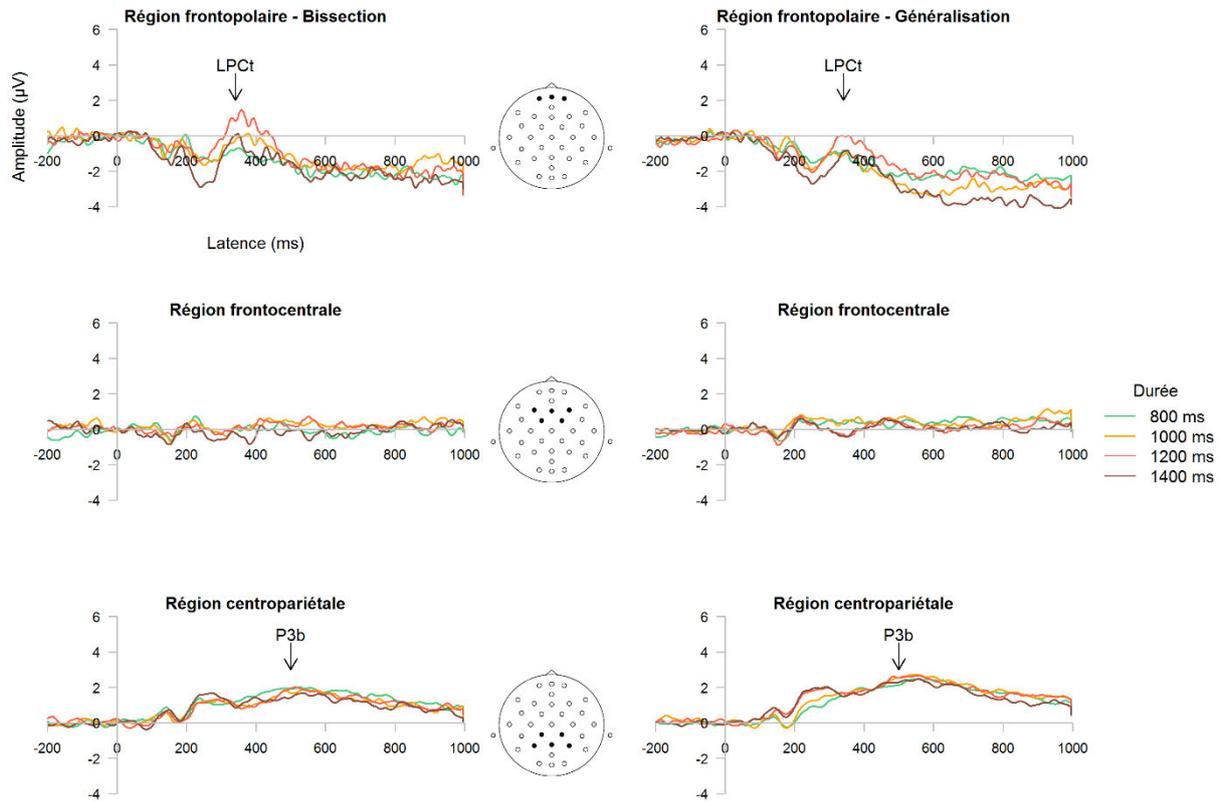


Figure 65: Signaux évoqués dans la tâche de bissection (à gauche) et dans la tâche de généralisation (à droite) par les durées courtes, sur les trois régions d'intérêt.

La comparaison de ces signaux révèle toutefois des différences entre le paradigme oddball des deux premières études et les tâches de généralisation/bissection auxquelles nous avons eu recours dans cette étude. Ainsi, dans les paradigmes de généralisation et de bissection, la PSW se terminait toujours après la fin de la durée et la P3b apparaissait toujours après l'offset du stimulus. Dans le protocole oddball, lorsque la durée était plus longue que la durée standard, la PSW pouvait se terminer avant la fin de la durée tandis que la P3b apparaissait avant l'extinction de ce même stimulus.

3.4. Synthèse des résultats

Dans le cadre de cette étude, voici les principaux effets qui ont pu être observés :

- **Effet du paradigme** : Lorsque les durées étaient courtes (de 200 à 800 ms), la P3a était plus ample dans la généralisation que dans la bissection temporelle. D'un point de vue

comportemental, les participants étaient aussi descriptivement plus rapides à répondre dans la tâche de bissection lorsque la durée était longue (1200 et 1400 ms).

- **Effet de la durée :**
 - Comportement : dans la tâche de bissection, le point d'égalité subjective était plus proche de la moyenne géométrique que de la moyenne arithmétique de la distribution des durées présentées. Dans la tâche de généralisation, le pic du gradient était atteint à la fois pour 800 et pour 1000 ms, tandis que cette courbe présentait une asymétrie : les durées longues évoquaient davantage de réponses « oui » que les durées courtes. Concernant les temps de réaction, à partir de 600 ms, les sujets répondaient d'autant plus rapidement à la fin de la durée que celle-ci était longue. De plus, le temps de réaction était descriptivement plus élevé pour 600 ms que pour 200 ms.
 - Potentiels évoqués : Les patterns étaient physiquement différents selon la durée. Ainsi, la PSW n'était observée qu'en réponse aux durées supérieures à 800 ms, tandis que la P3a n'était mise en évidence que suite aux durées inférieures à 800 ms. De plus, la LPCT et la P3b étaient plus amples après une durée de 200 ms et 400 ms. Enfin, la LPCT était également plus tardive en réponse à ces deux durées.
- **Comparaison des signaux avec ceux de l'oddball dans les deux premières études :**
 - Les trois paradigmes (oddball, généralisation, bissection) évoquent les mêmes activités. Quand la durée est plus courte que la référence, la LPCT, la P3a et la P3b sont observées. A l'inverse, quand la durée est plus longue, la PSW, la P3b et la LPCT sont évoquées.
 - La PSW se terminait systématiquement après la fin de la durée présentée dans la généralisation et dans la bissection, alors que la composante pouvait se terminer avant l'offset dans le paradigme oddball. De manière similaire, la P3b était toujours observée après la fin du stimulus dans les paradigmes de cette troisième étude, alors que l'onde pouvait commencer avant dans la tâche oddball, lorsque le stimulus était plus long que la durée standard.

4. Discussion

L'objectif de cette étude était de déterminer l'impact de consignes différentes sur la comparaison d'un même ensemble de durées. Pour cela, des participants ont été exposés à des tâches de généralisation et de bissection, la première impliquant un jugement d'égalité de durées et la seconde nécessitant de les catégoriser. Les résultats ont effectivement mis en évidence certains effets du paradigme sur le traitement temporel. La durée présentée a aussi fortement impacté les opérations cognitives associées à la perception du temps. Ainsi, d'un point de vue qualitatif, les réponses des participants en fonction de la durée sont conformes à ce qui est habituellement observé dans chaque tâche. L'analyse des temps de réaction et des potentiels évoqués a toutefois permis de dégager des effets additionnels n'étant pas connus, permettant ainsi de retrouver une dissociation de traitement des durées courtes et des durées longues. Enfin, la comparaison qualitative des signaux évoqués par le protocole oddball dans les deux premières études et ceux observés dans la généralisation et la bissection de cette expérience a permis d'observer deux choses. D'une part la dynamique du traitement temporel fait appel aux mêmes mécanismes cognitifs et aux mêmes activités fronto-pariétales que la tâche repose sur deux durées ou sur plusieurs. D'autre part, la fin ou l'apparition de certains de ces processus diffèrent selon le nombre de durées présentées. À présent, l'ensemble de ces résultats vont être interprétés et confrontés à la littérature, dans le but de mieux comprendre à la fois l'impact des tâches effectuées par le participant, mais aussi celui de la durée sur le traitement temporel tardif.

4.1. L'impact de la tâche réalisée sur l'implication des mécanismes comparatifs

En accord avec l'objectif initial de cette étude, le paradigme a provoqué une modulation comportementale et électrophysiologique associée à des différences de traitement temporel. Ainsi, les durées courtes, inférieures à 800 ms, évoquaient une P3a frontocentrale plus ample dans la tâche de généralisation que dans la bissection. La P3a a été associée à une capture automatique de l'attention dans le cadre de la détection d'une stimulation nouvelle, apparaissant lorsque la détection du stimulus nouveau était complexe (Kimura, Katayama, & Murohashi, 2008). Si l'on se réfère à cette interprétation fonctionnelle

de la P3a, cela veut dire que la tâche de généralisation entraînerait une capture automatique de l'attention plus importante que le paradigme de bissection et que cet effet est dû à une plus grande difficulté de la généralisation. Puisque les deux tâches produisent des réponses non comparables, cet effet de difficulté ne peut pas être directement évalué à l'aide du comportement. Cependant, les participants répondaient descriptivement plus rapidement à la fin des durées 1200 ms et 1400 ms. Cette diminution des vitesses de réponses dans la tâche de bissection, pour ces durées, indique que ce paradigme pose moins de difficultés. Par conséquent, l'analyse des temps de réaction fournit une preuve indirecte concordant avec les modulations observées sur la P3a : la tâche de généralisation semble plus difficile que la tâche de bissection.

Cette difficulté peut avoir plusieurs sources. D'après la théorie du temps scalaire (Gibbon, 1977; Gibbon, Church, & Meck, 1984), la comparaison dépend de trois paramètres : la durée présentée, la durée de référence, et le seuil décisionnel. Passons en revue l'implication possible de ces trois variables. Premièrement, les durées présentées étant strictement les mêmes dans les deux tâches, celles-ci ne peuvent pas provoquer de d'écart de difficulté entre les paradigmes. Deuxièmement, le seuil décisionnel est différent entre les deux tâches. Par conséquent, ce paramètre est plus susceptible de provoquer une disparité entre les paradigmes. Ainsi, la bissection fait appel à une règle de comparaison basée sur deux seuils, un permettant de déterminer que la durée est suffisamment courte, et un autre pour indiquer qu'elle est suffisamment longue. À l'inverse, la tâche de généralisation n'implique qu'un seuil de décision : lorsque la durée diffère de la durée standard au-delà de ce seuil, celles-ci sont jugées différentes. Toutefois, ces éléments de modélisation impliquent plutôt que la bissection soit plus difficile que la généralisation, contrairement à ce que nous avons observé. Troisièmement, la durée de référence est le dernier paramètre prévu par la théorie du temps scalaire comme source de difficulté divergente entre la généralisation et la bissection. Cependant, ce qui vaut pour le seuil décisionnel vaut également pour la durée de référence. En effet, il y a deux durées de référence dans la bissection contre une seule dans la généralisation, devant rendre la première logiquement plus difficile que la seconde. De plus, la règle de décision dans la bissection implique le stockage de la moyenne des durées présentées plutôt que celui des deux durées standard (Wearden, 2004). Ainsi, lorsqu'une durée est suffisamment plus courte que cette moyenne, la durée est classée courte, tandis

que le même raisonnement vaut lorsque la durée est longue. Cela veut dire que la charge en mémoire de référence pourrait être similaire dans les deux paradigmes, puisqu'une seule durée y serait stockée : la durée standard dans la généralisation, la moyenne des durées dans la bissection. Il n'est donc pas possible de considérer que la bissection pose plus de problèmes à réaliser, car elle implique deux durées standard tandis que la généralisation n'en implique qu'une seule. Par conséquent, aucun des trois paramètres impliqués dans la comparaison temporelle (durée présentée, durée de référence et seuil) ne semble rendre compte de l'écart de difficulté entre la généralisation et la bissection.

Il est tout de même possible d'avancer un élément d'explication. Dans la tâche de généralisation, les participants doivent dire si la durée présentée est la durée standard. Il s'agit donc d'une tâche d'identification de la durée standard (800 ms), laquelle se situe au milieu de la distribution de durées (allant de 200 ms à 1400 ms). Dans le paradigme de bissection, les sujets indiquent si la durée correspond plus à un standard court (200 ms) ou à un standard long (1400 ms), lesquelles se situent aux extrémités de la distribution des durées présentées. Ainsi, dans un cas, les participants recherchent une durée standard pouvant être difficile à identifier, car assimilable à des durées plus courtes et plus longues (généralisation), tandis que dans un second cas, les sujets recherchent des durées standard plus faciles à déterminer, pour la raison qu'elles sont les durées les plus courtes ou les plus longues de celles qui sont présentées (bissection). Ce phénomène de « situation » des durées standard dans la distribution de durées présentées permet donc d'expliquer pourquoi la généralisation semble plus compliquée à faire, entraînant une P3a plus ample en réponse aux durées courtes et un temps de réaction descriptivement plus élevé à la fin des durées longues.

4.2. L'impact de la durée sur l'implication des mécanismes comparatifs

De manière plus inattendue, la durée présentée a entraîné des effets qui étaient plus nombreux que ceux induits par le paradigme. Ceux-ci peuvent être résumés en deux points principaux : les réponses des participants dans chaque paradigme qui correspondent bien à ce qui est observé habituellement dans la littérature et une différence de traitement entre les durées inférieures et supérieures à 500 ms. Nous allons à présent discuter de chacun de ces points.

4.2.1. Un comportement temporel concordant avec les données théoriques

La tâche de généralisation a permis de reproduire deux résultats déjà bien documentés. Le maximum des réponses « oui, c'est le standard » était atteint environ lorsque la durée standard était réellement présentée, tandis que plus la durée en différait, plus la fréquence de cette réponse diminuait. Il est à noter que la durée 1000 ms, provoquait légèrement plus de réponses « oui » que la durée standard. Cet effet est à rapprocher de l'asymétrie du gradient de généralisation. Lorsque la distance temporelle était égale par rapport à la durée standard (600 vs 1000 ms, 400 vs 1200 ms, 200 vs 1400 ms, durées étant respectivement 200, 400 ou 600 ms plus courtes/longues que le standard), une durée longue était plus souvent confondue avec la durée standard qu'une durée courte. Cette asymétrie est une spécificité de l'être humain (Wearden, 1992) dont la source est une règle de décision différente de celle utilisée par l'animal dans la généralisation (Wearden, 2004). Plus précisément, l'humain effectue une comparaison temporelle en effectuant une soustraction entre la durée présentée et la durée standard en mémoire, opération dont le résultat est normalisé par la durée présentée, tandis qu'elle est normalisée par la durée standard chez l'animal. Concrètement, cette observation théorique peu intuitive indique que l'humain effectue la comparaison temporelle en exprimant la différence durée présentée – durée standard comme une fraction de la durée présentée. Par exemple, dans le cas de 1400 ms, le comparateur calcule l'écart avec la durée standard de la manière suivante :

$\frac{|800-1400|}{1400} = 0,43$. Cela veut dire que l'écart entre le standard et la durée présentée est égal à 0,43 fois la durée présentée. Dans le cas de 200 ms, située à la même distance temporelle du standard que 1400 ms, l'écart avec celle-ci est de : $\frac{|800-200|}{200} = 3$. L'écart entre standard et durée présentée est ici égal à 3 fois la durée présentée. Subjectivement, il apparaît grâce à cette règle de décision que l'écart standard-durée présentée est plus important lorsqu'une durée est plus courte plutôt que plus longue que le standard, provoquant davantage de confusions avec la durée standard lorsque la durée présentée était longue plutôt que courte.

Dans la tâche de bissection, le point d'égalité subjective, aussi appelé point de bissection, était de 673 ms. Il s'agit de la durée estimée à laquelle le participant indique que celle-ci est longue dans 50% des essais et fournit une mesure de la durée critère permettant

aux participants de classer les durées comme courtes ou longues : si la durée est plus courte que 673 ms, les participants auront plutôt tendance à la juger plus courte, l'inverse se produisant lorsque la durée est plus longue. A priori, le fait que le point de bissection soit de 718 ms ne concorde pas avec ce qui est proposé dans la littérature. En effet, deux points de vue se confrontent. Le premier point de vue affirme que le point de bissection se situe au niveau de la moyenne géométrique des durées présentées (Allan & Gibbon, 1991; Lindbergh & Kieffaber, 2013), 676 ms dans cette étude. Le second point de vue rapporte des expériences montrant que le point d'égalité subjective est égal à la moyenne arithmétique des durées (Droit-Volet & Wearden, 2001; Wearden & Ferrara, 1996), 800 ms dans cette étude. Le point de bissection calculé ici se situe donc entre la moyenne géométrique et la moyenne arithmétique de la distribution des durées présentées. Toutefois, en calculant l'écart entre ce point et ces deux indices, il apparaît que le point d'égalité subjective est plus proche de la moyenne géométrique (écart = 42 ms) que de la moyenne arithmétique (écart : 82 ms). Par conséquent, il apparaît que les données recueillies concordent davantage avec les observations selon lesquelles le point de référence pour classer les durées dans la bissection serait la moyenne géométrique des durées présentées.

Il est possible de rétorquer que le point de bissection estimé est différent de la moyenne géométrique et que cet indice n'est pas celui utilisé par les participants pour effectuer la catégorisation des durées. Cependant, deux arguments contredisent cette affirmation. Premièrement, des écarts similaires ont déjà été rapportés. Par exemple, Wearden et Ferrara (1996) ont exprimé l'écart entre le point de bissection et la moyenne géométrique/arithmétique, en calculant le rapport entre le premier et le second. Selon les conditions, ils ont ainsi rapporté un point de bissection plus proche de la moyenne arithmétique, avec un écart d'un facteur multiplicatif allant de 0,92 à 1,05 fois la moyenne arithmétique. Dans l'étude rapportée ici, ce facteur multiplicatif est de $\frac{718}{676} = 1,06$ fois la moyenne géométrique. Deuxièmement, il ne faut pas non plus oublier que le point de bissection a été estimé à partir d'une fonction de régression logistique, laquelle explique les données avec une certaine marge d'erreur et entraîne ainsi un degré d'incertitude sur la valeur exacte du point de bissection. En conclusion, il semble logique de conclure que le point d'égalité subjective de notre étude est assimilable à la moyenne géométrique de la distribution des durées présentées.

4.2.2. Les durées courtes se traduisent par un traitement comparatif différentiable des durées longues

En plus de l'analyse des réponses données par les participants, l'étude du temps de réaction révèle un effet de la durée particulièrement intéressant, laissant penser que les participants répondent différemment selon la longueur de la durée. De cet examen, le point le plus important à retenir est qu'à partir de 800 ms, le temps de réponse à la fin du stimulus diminue à mesure que la durée est longue. Cet effet concorde avec ce qui a été observé dans les premières études et avec la notion de fonction de hasard (Nobre et al., 2007). Pour rappel, ce concept désigne la faculté à coder la probabilité qu'un événement se produise sachant qu'il ne s'est pas encore produit. Plus le temps avance, plus l'évènement a de chances de survenir, ce qui permet d'augmenter l'anticipation et la préparation de la réponse manifestée par une réponse d'autant plus rapide à la fin du stimulus que celui-ci était long. Il est intéressant de souligner qu'un tel gain comportemental était déjà observable en réponse à la durée 800 ms. Pourtant, il s'agit de la durée moyenne de la distribution des durées présentées. Il aurait été logique que les temps de réaction commencent à diminuer pour les durées dépassant celle-ci, c'est-à-dire à partir de 1000 ms. Cependant, dans la tâche de bissection, il a été vu dans la section précédente que le point d'égalité subjective (718 ms), qui constitue le critère pour classer une durée comme courte ou longue, était plus proche de la moyenne géométrique des durées présentées, c'est-à-dire 676 ms. Dans ce paradigme, quand la durée 800 ms est présentée, la fin du stimulus sous-tendant cet intervalle intervient après que le point de bissection ait été passé. Par conséquent, l'encodage de la probabilité de fin du stimulus à l'aide d'une fonction de hasard a pu commencer avant son extinction, permettant une diminution du temps de réponse relativement à la condition où le stimulus dure 600 ms.

Si cette explication permet d'expliquer la baisse du temps de réaction dès 800 ms dans la tâche de bissection, elle n'explique pas pour autant le même effet observé dans la tâche de généralisation. Cette observation ne semble pas avoir d'interprétation évidente. Une explication potentielle peut être proposée en rapportant les temps de réaction aux réponses des participants : les temps de réaction commencent à diminuer lorsque la fréquence de réponses « oui, c'est le standard » augmente de manière conséquente (près de 40% pour

600 ms, près de 80% pour 800 ms, puis reste élevé pour les durées longues). Il est donc envisageable que les participants répondent plus rapidement « oui, c'est le standard » que lorsqu'ils disent que ce n'est pas le cas. Dans une analyse complémentaire (Annexe 3) comparant le temps de réaction entre la réponse « oui c'est le standard » et la réponse « non, ce n'est pas le standard », cette interprétation a pu être confortée en mettant en évidence un temps de réponse plus élevé dans le second cas pour chaque durée. Ce résultat indique que les participants n'accordent pas la même valeur à la réponse « oui c'est le standard » qu'à l'alternative. Autrement dit, les deux réponses possibles possèdent un seuil décisionnel différent : il est nécessaire d'avoir moins d'évidence temporelle accumulée pour répondre « oui » que pour répondre « non ». Cela n'est pas prévu dans les modèles récents de la dynamique décisionnelle, qui prévoient un seuil de décision équivalent pour les deux réponses à donner dans une tâche de bissection temporelle (Balci & Simen, 2014). Il est possible de conclure de cette observation que dans la généralisation temporelle, les participants semblent davantage se préparer à répondre que la durée est le standard plutôt qu'à dire que celle-ci est différente.

D'un point de vue descriptif, les temps de réaction à la fin du stimulus étaient plus élevés lorsque la durée était 600 ms que 200 ms. Cet effet pourrait être provoqué par la position de ces deux durées dans la distribution des durées possibles de l'expérience : 200 ms était la plus courte et pouvait à ce titre faire l'objet d'une discrimination plus rapide que 600 ms, située plus au milieu de la distribution et étant donc plus difficile à distinguer des autres durées. Nous ne développerons cependant pas ce point étant donné que l'effet n'était pas significatif.

L'inspection visuelle des potentiels évoqués dans les deux tâches et en fonction de la durée a révélé la présence d'une P3a uniquement après des durées courtes (de 200 ms à 800 ms), tandis que la PSW n'était présente qu'en réponse à des durées longues (de 800 ms à 1400 ms). L'évocation de la P3a restreinte aux durées courtes concorde avec les deux précédentes études rapportées dans cette thèse, lesquelles avaient révélées cette composante uniquement lorsque la durée cible était plus courte que la durée standard dans un paradigme d'oddball temporel. La restriction de la P3a à ces durées n'est pas surprenante dans la mesure où cette composante reflète une capture automatique de l'attention dans le cadre de la détection d'un stimulus nouveau (Kimura et al., 2008). Comme il avait été

reporté dans la discussion des études précédentes, lorsque la durée est plus courte que la durée de référence, c'est la fin prématurée du stimulus qui permet de dire que sa durée est plus courte. La capture de l'attention qui se fait de manière automatique est donc nécessairement induite de manière exogène, par l'extinction du stimulus. À l'inverse, lorsque la durée est plus longue que la durée critère (durée standard dans l'oddball et la généralisation, point d'égalité subjective dans la bissection), c'est un événement endogène qui provoque la détection d'une différence de durées : l'attention n'est alors pas capturée automatiquement, mais est cognitivement dirigée par un mécanisme interne de détection, ce qui explique l'absence de P3a lorsque les durées sont plus longues que la durée critère. La survenue de la PSW pour les durées supérieures à 600 ms uniquement est également concordante avec les deux premières études. Ce résultat conforte l'idée que la PSW reflète un mécanisme d'accumulation d'évidence sensorielle dans le cadre de la comparaison temporelle et qu'il n'est mis en place que lorsque les durées sont suffisamment longues.

Les potentiels évoqués par la fin de la durée que sont la LPCt, la P3a et la P3b, étaient modulés par la durée présentée. Globalement, il ressort que les durées 200 ms, 400 ms et dans une moindre mesure 600 ms, entraîneraient davantage d'activation cérébrale, sous la forme d'une augmentation d'amplitude de ces trois composantes, comparativement aux durées plus longues. La signification de cet effet global s'explique par un autre effet : à l'extinction du stimulus, la LPCt est plus tardive en réponse à 200 ms et 400 ms que pour les autres durées. Cette manifestation électrophysiologique est à mettre en lien avec la sensibilité de la perception du temps avec le contexte global (Bausenhardt & Dyjas, 2014) et local (Wiener & Thompson, 2015; Wiener et al., 2014) de la tâche, comme l'adaptation du traitement temporel aux durées qui sont présentées dans l'expérience. Dans un bloc d'essais, si les durées sont supérieures à la seconde, le traitement de durées proches d'une seconde mobilisera davantage les régions associées au traitement des durées longues, tandis que l'inverse est observé avec des durées inférieures à la seconde (Murai & Yotsumoto, 2016). Dans notre étude, les participants sont habitués à percevoir sept durées différentes, allant de 200 ms à 1400 ms. Cinq durées sur sept sont supérieures à 400 ms, ce qui représente environ 71% des essais. Le cerveau s'adapte probablement à ce contexte en générant une attente de durée suffisamment longue à chaque essai. Mais lorsque la durée est 200 ms ou 400 ms, un effet de surprise apparaît et l'extinction prématurée du stimulus

amène le cerveau à prendre une décision sans avoir anticipé la fin du stimulus, provoquant un retard dans la prise de décision indexée par la LPCt. Il est à noter que ce retard ne semble pas avoir de conséquences sur les temps de réaction, puisqu'ils sont plus courts pour 200 ms et 400 ms par rapport à 600 ms. Cela concorde avec l'idée que des processus sont bien présents entre la prise de décision et l'exécution de la réponse, et que la dynamique de ces processus intermédiaires peut compenser le retard de la prise de décision.

À la lumière du retard de la prise de décision observé sur la LPCt et de l'identification de sa source fonctionnelle, c'est-à-dire un effet de surprise, la compréhension de l'augmentation de l'amplitude de la LPCt, de la P3a et de la P3b pour les durées les plus courtes peut s'expliquer à l'aide du recrutement de ressources attentionnelles. En effet, il a été montré que la P3b, reflétant la mise à jour de la mémoire de travail, est d'autant plus ample dans un paradigme oddball que la cible est rare, c'est-à-dire qu'elle provoque un effet de surprise plus grand (Duncan-Johnson & Donchin, 1977). De plus, lorsque la tâche d'oddball est mise en concurrence avec une tâche interférente, l'amplitude de la P300 en réponse à la cible diminue (Polich, 2007), ce qui indique que cet indice est sensible à la quantité de ressources attentionnelles allouée à la tâche pour effectuer l'opération de mémoire de travail. Il est également à noter que dans une étude précédente, il a été mis en lumière une augmentation de l'amplitude de plusieurs composantes des potentiels évoqués lorsque la difficulté de la discrimination temporelle était plus importante, ce qui a déjà été mis en lien avec une augmentation de la quantité de ressources attentionnelles nécessaires pour effectuer la discrimination temporelle plus difficile (Paul et al., 2011). En prenant ensemble ces résultats, il peut en être déduit que l'amplitude renforcée de la LPCt, de la P3a et de la P3b observée en réponse aux durées les plus courtes de cette étude peut être provoquée par un surplus de ressources attentionnelles allouées au traitement tardif de ces durées. Ce phénomène pourrait permettre d'approfondir le traitement de la durée puisque contrairement aux durées plus longues, le jugement de la durée pourrait avoir été trop court pendant le stimulus qui la sous-tend. Par conséquent, la prise de décision et les opérations attentionnelles et de mémoire de travail, sous-tendues par la LPCt, la P3a et la P3b permettraient de compenser un traitement temporel qui n'a pas pu avoir lieu pendant des durées aussi courtes.

4.3. La complexité de la tâche

La comparaison des résultats observés dans les paradigmes oddball et les paradigmes plus complexes de généralisation et de bissection révèlent d'une part que les deux types de protocoles font appel aux mêmes structures cognitives de traitement, mais que d'autre part, certaines composantes sont différemment sensibles à la complexité de la tâche.

La confrontation des signaux évoqués dans les paradigmes oddball et dans la généralisation/bissection temporelle révèle une structure du traitement temporel qualitativement similaire. Ainsi, lorsque la durée est plus courte que la durée de référence, la LPCt, la P3a et la P3b apparaissent successivement. Par contre, lorsque la durée est plus longue, la P3a est absente, tandis que la P3b précède la LPCt. De plus, les durées suffisamment longues (au moins 800 ms) permettent l'apparition d'une PSW frontopolaire pendant la durée. La portée fonctionnelle de ces indices et de cette dynamique a déjà été discutée dans les deux premières études. L'intérêt ici est de discuter la similarité de la structure du traitement temporel tardif à travers des tâches aussi différentes que sont l'oddball, la généralisation et la bissection. Cette constatation interroge car dans les trois cas, le participant est amené à effectuer des opérations bien différentes sur l'information temporelle. Dans l'oddball, il doit surveiller un contexte répétitif pour détecter une durée différente. Dans la généralisation et dans la bissection, il ne doit plus détecter, mais effectuer une discrimination. A chaque essai, il doit soit dire si la durée était la durée standard, soit si elle était plus proche d'une durée standard courte ou d'une autre durée standard longue. Mais bien que ces tâches soient différentes, elles présentent un point en commun, capturée en partie par la théorie du temps scalaire. A chaque fois qu'une durée est présentée au participant, il remémore la durée de référence attendue en mémoire et la compare en temps réel avec la durée en cours. Si la durée est différente, des fonctions cognitives de haut niveau sont mobilisées pour approfondir le traitement, comme l'atteste la présence d'une P300. Cependant, la dynamique du traitement temporel tardif diffère sur deux points entre un paradigme simple (oddball) et un paradigme plus complexe (généralisation/bissection) que nous allons détailler.

Le principal effet de la complexité de la tâche se situe dans la latence de fin de la PSW, laquelle se terminait avant l'offset du stimulus lorsque la durée était plus longue que le

standard dans le protocole oddball, alors que les durées ayant le même statut dans la généralisation et la bissection (1000-1400 ms) évoquaient une PSW se terminant toujours après la fin du stimulus. Cela signifie que la comparaison temporelle se poursuit systématiquement jusqu'à la fin de la durée lorsque la tâche est complexe. Il semble logique que cela soit le cas, dans la mesure où cette situation entraîne une augmentation d'incertitude, et donc le besoin d'accumuler de l'évidence plus longtemps en vue de prendre une décision. Toutefois, les temps de réaction indiquent que dans les deux protocoles de la troisième étude, les participants répondaient d'autant plus vite à la fin du stimulus à mesure que sa durée était longue. Cet effet a été attribué dans les différentes discussions de cette thèse à l'anticipation de l'offset de la stimulation. Ainsi, lorsque le participant remarque que la durée est plus longue que la durée de référence, il attend la fin du stimulus pour répondre le plus vite possible. Plus la durée est longue, plus la préparation est donc grande. Mais cette interprétation suppose que les participants ont été capables de terminer la comparaison temporelle et de prendre une décision avant la fin de la durée, toujours lorsque celle-ci est plus longue que la référence. Cette interprétation est en contradiction avec l'observation de la fin de la PSW après l'offset du stimulus en réponse à ces durées. Il a été montré que la décision portant sur une stimulation visuelle s'accompagnait aussi d'une accumulation d'évidence, indexée par une composante pariétale positive (CPP), laquelle pouvait continuer une fois la réponse donnée (Murphy, Robertson, Harty, & O'Connell, 2015). En demandant aux participants d'émettre une autre réponse dès qu'ils pensaient avoir mal répondu, il a été observé que la pente de cette CPP était d'autant plus grande que le temps de réaction de la réponse rapportant une erreur était court. Les auteurs en ont déduit que la continuité de l'accumulation d'évidence après la réponse au stimulus est liée à une accumulation d'évidence en vue d'effectuer un jugement métacognitif permettant de rapporter une réponse liée à l'erreur. Par conséquent, dans la généralisation et dans la bissection, même si les participants pouvaient détecter avant la fin de la durée que celle-ci était plus longue que le standard, la comparaison temporelle n'était probablement pas arrêtée pour continuer à accumuler des informations permettant au participant d'augmenter sa confiance dans son jugement.

La P3b présentait un effet similaire à celui de la PSW, puisqu'elle apparaissait toujours après la fin du stimulus dans la généralisation et dans la bissection, alors qu'elle pouvait

commencer avant l'offset dans le paradigme oddball, lorsque la durée était plus longue que le standard. D'un point de vue fonctionnel, cela signifie que la mise à jour du contexte en mémoire de travail indexée par la composante n'est effectuée qu'une fois la comparaison temporelle, reflétée par la PSW, terminée. Mais ce processus ne semble pas se mettre en place dès que la décision peut être prise, étant donné que dans les protocoles de la troisième étude, les participants étaient capables de décider que la durée était longue et qu'ils augmentaient leur préparation motrice à la fin de ces stimuli.

5. Conclusion

Cette étude a été conçue pour interroger les activités cognitives sous-tendues par des indices fronto-pariétaux dans des protocoles perceptivement plus complexes que le paradigme oddball des deux premières expériences. En outre, les différences de dynamique du traitement tardif de l'information temporelle selon la tâche complétée par le participant ont été questionnées, dans l'optique d'explorer les dissimilarités pouvant exister entre plusieurs formes de décisions temporelles. Pour ce faire, ils ont été exposés à une tâche de généralisation, où ils devaient indiquer si la durée présentée était la durée standard préalablement apprise, et à une tâche de bissection, où ils devaient classer une durée présentée comme étant plus proche d'une durée standard courte ou d'une durée standard longue apprises en début d'expérience. D'un point de vue qualitatif, il est apparu que l'ensemble des paradigmes utilisés dans cette contribution expérimentale évoquaient une structure de traitement temporel similaire, dans laquelle une durée plus courte ou une durée plus longue évoquaient les mêmes ondes cérébrales, peu importe la complexité perceptive de la tâche. Par contre, l'accumulation d'évidences sensorielles s'est poursuivie jusqu'à la fin du stimulus dans les tâches de généralisation et de bissection, tandis que la mise à jour du contexte en mémoire de travail avait lieu systématiquement après l'offset. Une tâche perceptivement plus complexe a donc bien un impact sur la mobilisation du traitement temporel tardif, lequel est « retardé » lorsque le participant est confronté à de multiples durées. La comparaison entre la généralisation et la bissection a également fourni des résultats éclairant le fonctionnement du traitement temporel tardif. Ainsi, la tâche de généralisation a entraîné un degré d'incertitude temporelle plus élevé, se manifestant par davantage de ressources attentionnelles allouées au traitement temporel tardif. La LPCT, la P3a et la P3b étaient également sensibles à la durée présentée, montrant une sensibilité de

multiples régions cérébrales à ce facteur. Plus précisément, l'amplitude était maximale pour les durées les plus courtes, un résultat qui a été interprété comme reflétant la mobilisation de ressources cognitives permettant de terminer le traitement de l'information temporelle, ne pouvant avoir complètement terminé à la fin de ces durées particulièrement courtes. Ayant désormais exposé les résultats obtenus dans différents protocoles, nous allons à présent discuter de l'ensemble des résultats recueillis sur les trois études exposées dans cette thèse.

CHAPITRE 5 :

Discussion générale

Lors de l'exposé du cadre théorique, nous avons souligné la multiplicité des processus intervenant dans le traitement temporel. La perception du temps fait appel à un mécanisme d'encodage, à la mémoire, à la décision, à l'attention, à la mémoire de travail ainsi qu'aux fonctions exécutives. La recherche s'est focalisée sur l'encodage des durées, dans l'optique de comprendre comment le temps peut être représenté. Bien qu'ils aient fait l'objet de moins d'attention, les autres processus ont tout de même fait l'objet d'investigations. À cette fin, les neurosciences cognitives, et plus particulièrement les potentiels évoqués, apportent un éclairage distinctif sur la perception des durées. En effet, le traitement de ce type de stimulation a la caractéristique d'être réparti dans le temps, dans la mesure où son encodage ne peut se faire qu'au fil du temps qui passe. Dans ce sens, les potentiels évoqués conviennent parfaitement à cet objet d'étude puisque leur résolution temporelle est élevée et permet de s'intéresser à des moments différents du traitement.

Dans cette thèse, nous nous sommes focalisés sur les aspects tardifs du traitement temporel, au moment où une décision doit être prise sur la durée en cours. Notre point de départ était la discordance entre les modèles computationnels et les données électrophysiologiques. Les premières ne prévoient à cette étape qu'un mécanisme de comparaison (théorie du temps scalaire) ou de dérive-diffusion (TOPDDM) jusqu'à l'atteinte d'un seuil. Par contre, les secondes notent la présence d'activités cérébrales multiples après la fin d'une durée, attestant un traitement temporel riche une fois qu'elle est terminée. De plus, ces activités ont été le plus souvent étudiées de manière isolée, pour investiguer la modulation d'une partie précise du traitement temporel. Partant de ce constat, l'objectif de cette thèse était de mettre en exergue la dynamique des activités cognitives dans le traitement temporel tardif, en se basant sur la dynamique des activités cérébrales associées à chacune de ces opérations. De plus, nous avons également voulu analyser comment les

processus de cette dynamique cognitive étaient modulés selon la stimulation temporelle présentée. Concrètement, nous nous sommes intéressés à plusieurs composantes : la LPCt, la P300, ainsi qu'une onde qui n'était pas attendue, la PSW.

À partir de ces bases électrophysiologiques, plusieurs questions étaient posées. Quelle est la dynamique cognitive associée au traitement temporel tardif dans des situations de discrimination simple ? Comment sont modulés cette dynamique et les processus qui la constituent par la durée et son statut ? Quel est l'impact du contexte de présentation des durées ? Enfin, est-ce que les processus du traitement temporel tardif sont modulés par le recours à des tâches de discrimination perceptivement complexes ? Dans cette discussion générale, nous allons répondre successivement à chacune de ces interrogations en détaillant les apports de notre contribution et en les mettant en lien avec la littérature.

1. La dynamique du traitement temporel tardif

Le principal résultat de cette contribution expérimentale est la présence d'une dynamique cognitive associée au traitement temporel tardif, mise en évidence par la succession d'ondes frontales et pariétales. Plus précisément, lorsque la durée était plus courte que la durée standard en mémoire, la LPCt frontopolaire précédait la P3a frontocentrale et la P3b centropariétale. À l'inverse, lorsque la durée était plus longue que la durée standard, seules la P3b puis la LPCt étaient présentes. Lorsque la durée était suffisamment longue, à partir de 800 ms d'après les tâches de généralisation et de bissection de la troisième étude, une autre onde frontopolaire, la PSW était observée pendant la durée.

Historiquement, les études portant sur la perception du temps en se basant sur les potentiels évoqués se sont centrées sur l'étude d'une seule composante, le plus souvent la VCN (Pouthas & Macar, 2005). Ce n'est que depuis le début des années 2010 que sont apparues les investigations portant sur plusieurs indices. Ainsi, si la VCN apparaît toujours pendant les durées, des activités diverses sont évoquées après la fin de la durée, comme la P300 (Giovannelli et al., 2014) ou encore la N1P2 (Kononowicz & van Rijn, 2014). Ces manifestations électrophysiologiques témoignent d'une pluralité de processus cognitifs dans le traitement temporel tardif, mais ont été mises en exergue que dans des études différentes, avec des stimulations variées. Ainsi, la N1P2 est observable lorsque les durées

sont des intervalles délimités par des stimulations auditives brèves. À l'inverse, la P300 apparaît en réponse à une durée sous-tendue par un stimulus visuel continu. Cependant, des opérations cognitives différentes ont été attribuées à ces activités, alors même que l'ensemble de ces tâches fait appel à la même finalité : prendre une décision sur la durée présentée. Par conséquent, les processus semblent bien être multiples dans le traitement temporel tardif, d'après les données de la littérature.

Nos données vont dans ce sens, et révèlent, pour une même durée, l'existence de cette dynamique. Puisque les composantes que nous avons observées apparaissent en réponse à des stimuli identiques, il est possible de préciser la portée fonctionnelle des activités retrouvées dans la littérature. Il est ainsi possible de dissocier la LPCt des activités fronto-pariétales observées dans d'autres études, telles que la P300 (Giovannelli et al., 2014; Macar & Vidal, 2003). De cette manière, une revue de littérature a assimilé la LPCt à une forme de P300 (Ng & Penney, 2014), car les deux composantes ont été mises en lien avec la décision et sont sensibles à la quantité de ressources attentionnelles. À la lumière de nos études, il est possible de les dissocier, car ces deux composantes sont présentes en réponse à un même stimulus, avec un décalage temporel de plusieurs centaines de millisecondes. Il est à noter que la LPCt précède la P300 lorsque le stimulus est plus court que la durée attendue. Dans cette configuration, ce pattern correspond bien à l'idée que la P300 correspond à un boost noradrénergique (Nieuwenhuis, Aston-Jones, & Cohen, 2005) facilitant l'émission de la réponse suite à la prise de décision indexée par la LPCt. Par contre, lorsque la durée est plus longue que la durée standard, la P3b (seule cette composante de la P300 est présente dans ce cas de figure) précède la LPCt. Ici, la décision peut être prise avant la fin de la durée et un autre signal cérébral pourrait sous-tendre la prise de décision, entraînant l'apparition de la P300. La présence de la LPCt pourrait s'expliquer par une forme de « décision métacognitive », où le participant accumule de l'information temporelle jusqu'à la fin de la durée, même si la décision a été prise. Cette accumulation permettrait ensuite de prendre une deuxième décision, donnant la possibilité d'évaluer le premier choix et fournissant un indice métacognitif du niveau de confiance des participants dans leur réponse.

La P300 mise en évidence dans les différents paradigmes de cette thèse concorde parfaitement avec l'identification d'activités frontales et pariétales après la fin d'une durée

(Giovannelli et al., 2014; Lindbergh & Kieffaber, 2013). Les auteurs ont associé ces ondes avec des mécanismes attentionnels et de mémoire de travail. Dans chaque étude, les activités ont cependant été nommées différemment. Toutefois, la similarité topographique et fonctionnelle de ces ondes amène à penser qu'il s'agit raisonnablement d'une même activité évoquée. Si l'on reprend chacune de ces études, il semble en effet que les auteurs mettent en évidence une P300. Dans le cas de Giovannelli et al. (2014), les auteurs ont noté une activité centropariétale après la fin d'une durée dont l'amplitude diminuait à mesure que la durée était longue, et qu'ils ont rapprochée de la P300. Concernant Lindbergh et Kieffaber (2013), les auteurs ont montré que l'activité centropariétale était plus grande lorsqu'un stimulus visuel continu est jugé court plutôt que long, après la fin d'une durée dans un paradigme de bissection. Selon les auteurs, il s'agit d'une manifestation de fonctions attentionnelles et de mémoire de travail, car lorsque la durée est jugée courte, le traitement temporel est toujours en cours une fois le stimulus terminé, faisant appel à ces fonctions. L'activité observée par ces auteurs correspond parfaitement à une P300, tant par la morphologie, en forme d'onde, sa localisation ou encore son lien fonctionnel avec des fonctions cognitives de haut niveau. Par conséquent, la P300 est bien une composante qui est évoquée par des durées lors du traitement temporel tardif, avec des contextes expérimentaux variés.

Pour conclure cette partie, notre contribution expérimentale a mis en évidence une dynamique cognitive dans le traitement temporel tardif. Celle-ci est composée de processus décisionnels, attentionnels et de mémoire de travail, indexés respectivement par la PSW, la LPCt et la P300. La mise en exergue de la P300 dans un contexte d'estimation temporelle est intéressante, car qu'il s'agit d'une onde habituellement observée dans la perception non temporelle. Si la perception du temps repose sur des processus dédiés, notamment sur une forme d'horloge interne, elle recrute également des processus non spécifiques au temps. Ainsi, lorsqu'un changement de représentation est à effectuer en mémoire de travail, le processus de mise à jour du contexte est similaire que le stimulus soit temporel ou non. Maintenant que l'on a déterminé l'existence d'une dynamique du traitement temporel tardif, nous allons aborder dans la section suivante la question de la modulation de ces activités en fonction du contexte.

2. L'influence du contexte de présentation des durées

2.1. Le statut de la durée module-t-il le traitement temporel tardif ?

Dans les deux premières études rapportées dans cette thèse, nous avons utilisé le protocole oddball qui permettait notamment, en ne présentant que deux durées, de contraster une condition où le stimulus est égal à celui appris en début d'expérience (durée standard) et une autre où il est différent (durée cible). Le fait qu'une durée soit ou non égale à la durée de référence présente en mémoire est ce que nous avons appelé le « statut » de ce stimulus. Cette nature de la stimulation est fondamentale dans la perception du temps. En effet, tous les paradigmes font appel à une comparaison entre une durée « en cours » et une durée « mémorisée ». Par conséquent, seules deux situations sont possibles : soit les deux durées sont égales, soit elles sont différentes. Pourtant, à notre connaissance, les différences de traitement entre ces deux situations n'ont jamais été explorées.

Si l'on se réfère aux tâches d'oddball des études 1 et 2, l'effet du statut est clairement apparent. Lorsque la durée est cible, la P300 était présente, tandis qu'elle ne l'est pas lorsque la durée est standard. Cette différence de traitement selon le statut de la durée a été attribuée à un phénomène de suppression neuronale liée à la répétition. Étant donné que le standard est répété, celui-ci est attendu et il n'est donc pas nécessaire de mettre à jour le contexte en mémoire de travail lorsqu'il est présenté. À l'inverse, quand la cible apparaît, le stimulus est nouveau et nécessite une réponse différente. Cela nécessite un traitement approfondi qui repose sur le recours à des fonctions cognitives de haut niveau, telles que l'attention et la mémoire de travail, comme l'atteste la présence de la P300. Cependant, cette interprétation ne rend pas réellement compte d'un effet du statut, c'est-à-dire selon que la durée soit égale ou non de la durée de référence. Cette explication met plutôt en exergue un effet de la saillance perceptive de la cible par rapport à la durée standard. En effet, puisque la durée standard est fréquente, son traitement est efficient et il est donc facile de détecter une durée cible différente. Puisque le standard est très bien encodé, l'incertitude temporelle est assez faible, permettant la suppression neuronale une fois que le stimulus est identifié comme standard. À l'inverse, puisque le participant a une représentation précise du standard, il est aussi certain que la durée est différente lorsque la

cible survient. Cette situation déclenche l'apparition d'activités cérébrales amples et sous-tendant les opérations attentionnelles et de mémoire de travail (P300).

Si la saillance perceptive de la cible par rapport au standard peut masquer l'effet du statut, comment montrer cet effet sans que la saillance n'entre en jeu ? Les paradigmes de généralisation et de bissection de la troisième étude répondent à cette interrogation. Pour simplifier, nous allons nous concentrer sur la généralisation. Dans ce protocole, les participants devaient déterminer si une durée comprise entre 200 ms et 1400 ms était ou non la durée standard (800 ms) apprise en début d'expérience. Ici, deux manipulations permettaient de diminuer la saillance perceptive. Premièrement, chacune des sept durées administrées avaient une probabilité d'apparition égale. Deuxièmement, le fait d'avoir recours à des durées multiples renforçait l'impression d'une distribution continue de durées. Cela contrastait de l'oddball où étaient présentées deux durées très différentes et donc clairement identifiables. Cette tâche permet donc de faciliter la mise en évidence d'un effet du statut, en diminuant la saillance perceptive de la stimulation par rapport à la durée standard. Si les durées plus courtes que la durée standard évoquaient effectivement davantage d'activité cérébrale, les durées plus longues démontraient une activité diminuée, similaire à celle induite par le standard. Nous reviendrons plus longuement sur cet effet dans la dernière section de la discussion générale. Dans le propos qui nous concerne ici, la diminution de l'activité cérébrale en réponse à la durée standard et aux durées plus longues invalide l'idée que le traitement temporel diffère selon le statut de la durée.

Cette conclusion mérite toutefois d'être modulée. En effet, les potentiels évoqués ne rendent compte que de l'activité électrique synchronisée et globale du cerveau, enregistrée à la surface de la tête. Ce qui veut dire qu'une même durée, soit égale, soit différente de la référence, pourrait être traitée par des réseaux neuronaux restreints, et dont l'activité n'est pas nécessairement synchronisée avec l'apparition de la stimulation. Pour approfondir l'effet du statut sur le traitement temporel tardif, il conviendrait donc d'utiliser d'autres techniques électrophysiologiques, comme les enregistrements électrocorticographiques, qui enregistrent une activité électrique moins diffuse. Cette technique est plus précise dans la mesure où elle enregistre l'activité cérébrale directement sur le cerveau, sans que le signal soit distordu par la boîte crânienne. L'analyse des activités désynchronisées pourrait aussi

permettre d'en savoir plus sur les différences de traitement temporel lorsque la durée est ou n'est pas la durée de référence.

2.2. L'impact de la durée présente en mémoire sur le traitement temporel tardif

Depuis les années 2010, un courant de recherche portant les effets de contexte dans la perception du temps s'est développé (Gu et al., 2015; Jazayeri & Shadlen, 2010; Shi et al., 2013). Autrement dit, ces investigations cherchent à expliquer les conséquences du contenu de la mémoire sur la discrimination temporelle. Ces apports théoriques permettent d'expliquer par exemple un résultat connu depuis longtemps : l'effet de migration. Cet effet désigne le fait que des participants surestiment une durée courte et sous-estiment une durée longue lorsqu'on leur demande de les reproduire au sein d'une même session expérimentale. L'interprétation de ce résultat est que les participants créent une durée de référence commune aux deux durées, sous la forme d'un moyennage. Ainsi, lorsque les participants reproduisent la durée courte ou la durée longue, la durée effective de la reproduction a tendance à migrer vers la durée de référence ainsi formée. Des modèles récents utilisent le cadre Bayésien pour rendre compte de ce type d'effet du contenu de la mémoire. L'enseignement principal de ces cadres théoriques est de conclure que ces distorsions mnésiques, bien qu'elles impactent les performances, permettent globalement d'optimiser la perception du temps. Ainsi, le contenu de la mémoire serait très sensible à des distorsions, mais uniquement dans une optique d'amélioration globale des performances.

Étant donné cette littérature qui commence à être bien étayée, nous avons cherché à déterminer quel était l'impact du contexte de présentation des durées sur les processus du traitement temporel tardif. Notre questionnement initial portait plutôt sur les conséquences du lien entre durée de référence et durée présentée. Toutefois, il s'est avéré que la durée standard, dans le paradigme oddball, a particulièrement modulé le traitement de la durée en cours. Nous allons à présent détailler ces deux volets de l'impact du contexte de présentation des durées.

Un résultat inattendu de la seconde étude était que la durée cible courte était mieux discriminée que la durée cible longue. Nous avons remarqué que ce résultat allait contre les

données de la littérature indiquant de meilleures performances pour les durées longues. Pour résoudre cette apparente contradiction, nous avons souligné que celle-ci était levée lorsque l'on considérait la durée standard plutôt que la durée cible pour expliquer les performances. Plus précisément, quand la durée cible était courte (500 ms), les performances étaient meilleures car la durée standard était longue (1000 ms), que lorsque c'était l'inverse. Par conséquent, puisque la durée standard est répétée de nombreuses fois, sa représentation en mémoire est meilleure et permet une meilleure discrimination entre le standard et la cible. Étant donné que les durées longues sont mieux traitées, nous en avons conclu que dans le protocole oddball, lorsque la durée en mémoire est longue, sa représentation est plus consistante que lorsque la durée est courte. Cette déduction éclaire sous un jour nouveau le rôle de la mémoire, et donc du contexte, dans le traitement temporel. Comme nous l'avons dit plus haut, il est établi que lors de leur stockage, les durées pouvaient subir une distorsion, dans l'optique d'une amélioration globale des performances. Notre observation n'indique pas une distorsion mnésique, mais plutôt que la perception du temps peut être très dépendante du contexte. Autrement dit, la discrimination temporelle n'est pas uniquement déterminée par la qualité de l'encodage de la durée présentée, mais est aussi influencée par le stockage en mémoire d'une durée de référence. Dans l'expérience 2B, un autre résultat illustre parfaitement le rôle prépondérant du contexte sur la perception du temps. Une même durée cible (500 ms) n'évoquait aucune activité frontopolaire lorsque la durée standard était 250 ms, mais présentait une PSW et une LPCt lorsque le standard était 1000 ms. Par conséquent, il est possible d'en conclure que la compréhension du traitement temporel ne passe pas uniquement par une étude approfondie de l'encodage des durées, mais nécessite aussi de prendre en compte le contenu de la mémoire et le contexte de présentation des durées.

Globalement, nous avons aussi montré un autre effet que l'on peut assimiler au contexte de présentation : une durée n'est pas traitée de la même manière selon qu'elle est plus courte ou plus longue que la durée de référence. Nous associons cet effet au contexte dans la mesure où il s'agit d'une interaction présente entre la durée présentée et la durée stockée en mémoire, et donc de la condition expérimentale dans laquelle est plongé le participant. Pour résumer, lorsque la durée était plus longue que la référence, la P3b était diminuée, la P3a était absente et la LPCt succédait à cette activité centropariétale. À

l'inverse, quand la durée était plus courte, la LPCt précédait la P300, dont les deux sous-composantes (P3a et P3b) étaient évoquées. Nous avons expliqué ce résultat par la mobilisation de deux formes de déviations attentionnelles lorsque la durée est détectée différente de la durée standard : déviation exogène lorsque la durée est plus courte, déviation endogène lorsqu'elle est plus longue.

De l'ensemble de notre contribution expérimentale, nous avons pu spécifier deux effets de la mémoire et du contexte de présentation: celui de la durée servant de référence et l'interaction entre la durée standard et la durée en cours. En conclusion, il apparaît donc que la structure du traitement temporel dépend de plusieurs facteurs, comprenant à la fois le contenu de la mémoire de référence et son interaction avec la durée en cours.

3. La complexité de la tâche temporelle module-t-elle le traitement des durées ?

L'étude de la perception du temps a été réalisée à l'aide d'un certain nombre de protocoles se distinguant selon que l'estimation temporelle soit explicite ou implicite (Coull & Nobre, 2008) ou qu'elle soit motrice ou perceptive (Merchant, Harrington, et al., 2013). Devant cette multiplicité des paradigmes, un autre facteur différenciant peut-être identifié : la complexité, ou difficulté, de la tâche. Celle-ci est notamment déterminée par la distribution et le nombre de durées présentées aux participants. Ainsi, une tâche présentant des durées de 300 ms à 975 ms est plus difficile qu'une autre exposant des durées allant de 150 ms à 1050 ms (Ferrara et al., 1997). De plus, la discrimination est plus difficile quand la condition expérimentale comprend 7 durées (comme dans la généralisation et la bissection) plutôt que 2 (comme dans l'oddball temporel).

Les travaux présents dans la littérature ont mis en exergue une augmentation du seuil de décision lorsque la discrimination temporelle était plus difficile (Ferrara et al., 1997). Autrement dit, dans de telles conditions, les sujets présentent des réponses plus conservatrices et sont moins enclins à dire qu'une durée physiquement différente d'un standard est effectivement différente. Plus récemment (Paul et al., 2011), il a aussi été montré que ce rehaussement du seuil décisionnel s'accompagnait d'une augmentation de la quantité de ressources attentionnelles allouées à l'ensemble du traitement temporel. En effet, à l'aide des potentiels évoqués, cette étude a montré que dès 100 ms après l'onset

d'une durée, une condition de discrimination plus difficile entraînait une augmentation de l'activité cérébrale, comparativement à une situation perceptive plus simple. Par conséquent, la complexité perceptive entraîne les participants à faire plus attention pour mieux percevoir les durées.

Dans les études que nous avons présentées dans cette thèse, la difficulté du paradigme temporel pouvait influencer la dynamique du traitement des durées. Dans une situation facile, celle de l'oddball, qui ne repose que sur deux durées, la PSW frontopolaire se terminait avant la fin de la durée dans le cas où celle-ci était plus longue que la durée de référence. Par contre, dans des conditions plus difficiles, la généralisation et la bissection, reposant sur sept durées, la PSW se terminait toujours après la fin de la durée. Par conséquent, la complexité perceptive rend les décisions plus conservatrices, incite les participants à faire davantage attention au temps, mais les entraîne aussi à comparer la durée en cours avec la durée de référence jusqu'à l'offset.

Par contre, il est à noter qu'en présentant exactement les mêmes durées, les activités cérébrales sont quasiment identiques si l'on fait varier la consigne donnée aux participants. Cela a été le cas en contrastant la généralisation et la bissection dans la troisième étude. Pourtant, ces deux paradigmes reposent sur des consignes, et donc des règles de décision, radicalement différentes. La première nécessite simplement d'identifier si une durée est un standard préalablement appris, tandis que la seconde requiert une catégorisation de la durée en cours, de dire si elle est courte ou longue. Par conséquent, la bissection nécessite un traitement plus approfondi que la généralisation. Il est difficile de conclure sur une absence d'effet. Toutefois, étant donné que l'effet de la durée ainsi que la dynamique des activités cérébrales sont très similaires dans les deux tâches, cela amène à penser que le degré de complexité ne fait pas systématiquement varier le traitement temporel.

Comment peut-on expliquer que la complexité de la tâche impacte la perception du temps selon le nombre de durées traitées, mais pas selon la consigne utilisée ? Premièrement, s'il n'y a pas de différence descriptive et significative entre la bissection et la généralisation, l'oddball présente des différences que nous avons décrites plus haut. Par conséquent, le protocole utilisé peut avoir un effet sur le traitement temporel. La différence entre les deux premières études, où la comparaison pouvait se terminer avant la fin de la

durée, et la troisième, où la comparaison allait jusqu'à la fin du stimulus, réside dans la saillance perceptive, que nous avons déjà pointée dans la section précédente. L'oddball des études 1 et 2 reposait sur uniquement deux durées très différentes, variant de 250, 500 ou 1000 ms, selon la condition expérimentale. De plus, la durée standard était très fréquente, rendant sa représentation en mémoire très fiable et impliquant une cible plus saillante. À l'inverse, la généralisation et la bissection impliquaient sept durées, distribuées de 200 ms à 1400 ms, avec un pas de 200 ms (200, 400, 600, 800, 1000, 1200 et 1400 ms). Dans cette condition, les durées sont perceptivement plus « resserrées » et donc moins différenciables. Si l'on compare la généralisation et la bissection, la distribution des durées est la même. Par conséquent, la saillance perceptive des durées ne change pas, ce qui explique pourquoi il n'y a pas (ou peu) de différences de traitement temporel entre les deux paradigmes.

En conclusion, la complexité perceptive a un effet sur la perception du temps, lequel a été documenté et qui a été aussi mis en exergue dans cette contribution expérimentale. Ainsi, une discrimination temporelle plus difficile augmente le seuil de décision ainsi que la quantité de ressources attentionnelles allouées au traitement des durées, tout en incitant les participants à comparer la durée avec la référence jusqu'à l'offset du stimulus. Toutefois, il semble que ce dernier effet soit plutôt à mettre au crédit de la saillance perceptive : une durée physiquement plus différenciable d'une autre entraîne une comparaison plus courte. À saillance perceptive identique, nous n'avons pas pu montrer d'effet significatif de la complexité de la tâche.

CHAPITRE 6 :

Conclusion générale et perspectives de recherche

Tout au long de cette contribution expérimentale, nous avons cherché d'une part à déterminer la dynamique cognitive associée au traitement temporel tardif. D'autre part, nous avons examiné le fonctionnement de cette dynamique, en nous basant sur les activités fronto-pariétales qui la sous-tendait.

Nos données électrophysiologiques ont effectivement mis en exergue une dynamique de traitement lorsque la comparaison et la décision portant sur des durées sont effectuées. Plusieurs composantes, frontopolaires, frontocentrales et centropariétales ont été observées, lesquelles indexaient la comparaison, la prise de décision, l'orientation de l'attention ainsi que la mise à jour du contexte en mémoire de travail. Ces deux derniers processus étant observés dans des tâches de discrimination non temporelle, nous en avons conclu que le traitement temporel tardif peut faire appel à des processus non spécifiques de la perception du temps. Par conséquent, l'apport principal de ce travail est de montrer que le traitement temporel tardif, supposé refléter l'activité d'un simple comparateur cognitif entre durée encodée et durée attendue, mobilise en réalité un ensemble de processus différents et révèle une dynamique cognitive riche.

Les indices cérébraux des processus de cette dynamique sont particulièrement sensibles au contexte temporel de la tâche. Particulièrement, la saillance perceptive d'une durée module le traitement des durées. Cette saillance peut être accentuée en augmentant l'écart entre durée cible et durée standard, en limitant le nombre de durées présentées et en répétant un grand nombre de fois la durée standard, de sorte que sa représentation en mémoire soit plus solide. Dans ce contexte, nous avons démontré que l'augmentation de la saillance perceptive d'une durée permettait au processus comparatif d'être terminé avant la fin de la durée si celle-ci est plus longue que le standard. Autrement dit, une durée perceptivement plus saillante permet un traitement temporel plus court.

Dans la continuité des effets contextuels, un effet intéressant que nous avons mis en évidence est la dépendance de la perception du temps à la durée stockée en mémoire. Il est apparu que le fait de répéter très souvent la durée standard, permettant ainsi de renforcer sa représentation en mémoire, déterminait la manière dont est perçue une durée qui diffère. Alors que les durées courtes (inférieures à la seconde) sont supposées être moins bien perçues que les durées longues (supérieures à la seconde), le fait que le standard soit long quand une durée courte est présentée et que ce soit l'inverse avec une durée longue fait que la durée courte est mieux discriminée. En outre, pour une même durée, la dynamique du traitement temporel était nettement plus réduite lorsque le standard était très court (250 ms) plutôt que long (1000 ms).

Cette contribution expérimentale apporte des perspectives de recherche pouvant être distinguées sur deux volets. Le premier volet est celui de l'approfondissement de la compréhension du traitement temporel tardif. Si nous avons testé l'effet de plusieurs facteurs sur la dynamique cérébrale associée à la perception des durées, celle-ci est fortement modulée par d'autres variables d'intérêt. Par exemple, les effets de la modalité sensorielle dans laquelle sont présentées les durées pourraient fournir des informations nouvelles sur la manière dont elles sont discriminées. En effet, il est connu que les sons sont jugés plus longs que les stimuli visuels. Étant donné que cela a été interprété comme le signe d'une horloge interne allant plus vite dans le cas de stimulations auditives, la question se pose de savoir si ce type d'effet ayant pour source l'encodage, a des conséquences sur les étapes mnésiques et décisionnelles du traitement temporel.

L'exploration des aspects métacognitifs de la perception du temps est une autre perspective de recherche s'inscrivant dans l'explicitation du traitement des durées. Il a été montré récemment que les participants humains disposaient d'une capacité à juger ses propres décisions temporelles. Une telle capacité recrute nécessairement des processus, notamment corticaux, pouvant être capturés avec les potentiels évoqués. Dans cette optique, l'exploration métacognitive permettrait d'apporter un regard complémentaire à celui que nous avons apporté ici, lequel se concentrait sur les étapes associées à la prise de décision. Plus précisément, puisque les potentiels évoqués disposent d'une résolution temporelle très élevée et que le traitement des durées a lieu sur une longue échelle de

temps, ce type d'investigation pourrait permettre de dissocier des processus liés à la décision de ceux associés à la métacognition.

Le second volet des perspectives de recherches ouvertes par ce travail de recherche est plus appliqué. En effet, de nombreux travaux ont porté sur la perception du temps auprès de patients présentant des troubles psychologiques et cérébraux. Ainsi, la schizophrénie, la maladie de Parkinson ou encore la dépression provoquent des altérations de la perception du temps (Allman & Meck, 2012). À cette fin, nous avons lancé un programme de recherche avec le centre hospitalier du Rouvray dont le but est de déterminer les particularités des mécanismes de la perception du temps chez les patients dépressifs. En effet, il a été noté un ralentissement de l'horloge interne chez ce type de participants (Gil & Droit-Volet, 2009). Puisque nous avons noté dans ce travail la richesse des fonctions cognitives impliquées dans la perception du temps, la détermination d'indices électrophysiologiques de ces fonctions ouvre la possibilité d'une meilleure compréhension des particularités du traitement temporel chez les dépressifs, en dehors du mécanisme d'horloge.

BIBLIOGRAPHIE

- Allan, L. G., & Gibbon, J. (1991). Human bisection at the geometric mean. *Learning and Motivation, 22*, 39–58.
- Allman, M. J., & Meck, W. H. (2012, March 1). Pathophysiological distortions in time perception and timed performance. *Brain*.
- Allman, M. J., Teki, S., Griffiths, T. D., & Meck, W. H. (2014). Properties of the Internal Clock: First- and Second-Order Principles of Subjective Time. *Annual Review of Psychology, 65*, 743–771.
- Artieda, J., Pastor, M. a, Lacruz, F., & Obeso, J. a. (1992). Temporal discrimination is abnormal in Parkinson's disease. *Brain : A Journal of Neurology, 115 Pt 1*, 199–210.
- Baddeley, A., & Hitch, G. (1974). Working Memory. *Psychology of Learning and Motivation, 8*, 47–89.
- Balci, F., & Simen, P. (2014). Decision processes in temporal discrimination. *Acta Psychologica, 149*, 157–68.
- Balci, F., & Simen, P. (2016). A decision model of timing. *Current Opinion in Behavioral Sciences, 8*, 94–101.
- Bausenhardt, K. M., Bratzke, D., & Ulrich, R. (2016). Formation and representation of temporal reference information. *Current Opinion in Behavioral Sciences, 8*, 46–52.
- Bausenhardt, K. M., & Dyjas, O. (2014). Temporal reproductions are influenced by an internal reference: Explaining the Vierordt effect. *Acta Psychologica, 147*, 60–67.
- Behrmann, M., Geng, J. J., & Shomstein, S. (2004). Parietal cortex and attention. *Current Opinion in Neurobiology, 14*, 212–217.
- Bendixen, A., Grimm, S., & Schröger, E. (2005). Human auditory event-related potentials

- predict duration judgments. *Neuroscience Letters*, 383, 284–288.
- Berger, H. (1929). Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. *Archiv Für Psychiatrie Und Nervenkrankheiten*, 87, 527–570.
- Birbaumer, N., Elbert, T., Canavan, a G., & Rockstroh, B. (1990). Slow potentials of the cerebral cortex and behavior. *Physiological Reviews*, 70, 1–41.
- Block, R. a., & Reed, M. a. (1978). Remembered duration: Evidence for a contextual-change hypothesis. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning & Memory*, 4, 656–665.
- Block, R. a., & Zakay, D. (1997). Prospective and retrospective duration judgments: A meta-analytic review. *Psychonomic Bulletin & Review*, 4, 184–197.
- Bobko, D. J., Schiffman, H. R., Castino, R. J., & Chiappetta, W. (1977). Contextual Effects in Duration Experience. *The American Journal of Psychology*, 90, 577.
- Braunlich, K., & Seger, C. (2013). The basal ganglia. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 4, 135–148.
- Brown, S. W. (1997). Attentional resources in timing: interference effects in concurrent temporal and nontemporal working memory tasks. *Perception & Psychophysics*, 59, 1118–1140.
- Brown, S. W. (2006). Timing and executive function: bidirectional interference between concurrent temporal production and randomization tasks. *Memory & Cognition*, 34, 1464–1471.
- Brunia, C. H. M. (2004). Slow Potentials in Anticipatory Behavior. *Journal of Psychophysiology*, 18, 59–60.
- Buonomano, D. V., & Laje, R. (2011). Population Clocks: Motor Timing with Neural Dynamics. *Space, Time and Number in the Brain*, 14, 71–85.
- Campbell, K., Herzig, A., & Jashmidi, P. (2009). The extent of active processing of a long-duration stimulus modulates the scalp-recorded sustained potential. *Brain and Cognition*, 69, 170–5.

- Casini, L., & Macar, F. (1997). Effects of attention manipulation on judgments of duration and of intensity in the visual modality. *Memory & Cognition, 25*, 812–818.
- Church, R. M., & Deluty, M. Z. (1977). Bisection of temporal intervals. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes, 3*, 216–228.
- Church, R. M., & Gibbon, J. (1982). Temporal generalization. *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes, 8*, 165–186.
- Comerchero, M. D., & Polich, J. (1999). P3a and P3b from typical auditory and visual stimuli. *Clinical Neurophysiology, 110*, 24–30.
- Coull, J. T. (2004). Functional Anatomy of the Attentional Modulation of Time Estimation. *Science, 303*, 1506–1508.
- Coull, J. T., Cheng, R. K., & Meck, W. H. (2011). Neuroanatomical and Neurochemical Substrates of Timing. *Neuropsychopharmacology, 36*, 3–25.
- Coull, J. T., Cotti, J., & Vidal, F. (2016). Differential roles for parietal and frontal cortices in fixed versus evolving temporal expectations: Dissociating prior from posterior temporal probabilities with fMRI. *NeuroImage, 141*, 40–51.
- Coull, J. T., Frith, C., Büchel, C., & Nobre, A. C. (2000). Orienting attention in time: Behavioural and neuroanatomical distinction between exogenous and endogenous shifts. *Neuropsychologia, 38*, 808–819.
- Coull, J. T., Nazarian, B., & Vidal, F. (2008). Timing, storage, and comparison of stimulus duration engage discrete anatomical components of a perceptual timing network. *Journal of Cognitive Neuroscience, 20*, 2185–2197.
- Coull, J. T., & Nobre, A. C. (2008). Dissociating explicit timing from temporal expectation with fMRI. *Current Opinion in Neurobiology, 18*, 137–144.
- Culham, J. C., & Valyear, K. F. (2006). Human parietal cortex in action. *Current Opinion in Neurobiology, 16*, 205–212.
- de Lafuente, V., Jazayeri, M., & Shadlen, M. N. (2015). Representation of accumulating evidence for a decision in two parietal areas. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience, 35*, 4306–18.

- Dehaene, S., Piazza, M., Pinel, P., & Cohen, L. (2003). Three parietal circuits for number processing. *Cognitive Neuropsychology*, *20*, 487–506.
- Desmedt, J., Debecker, J., & Manil, J. (1965). Mise en évidence d'un signe électrique cérébral associé à la détection par le sujet d'un stimulus sensoriel tactile. *Bulletin de l'Académie Royale de Médecine de Belgique*, *5*, 887–936.
- Donchin, E. (1981). Presidential address, 1980. Surprise!...Surprise? *Psychophysiology*, *18*, 493–513.
- Donchin, E., & Coles, M. G. H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral and Brain Sciences*, *11*, 357.
- Droit-Volet, S., & Wearden, J. H. (2001). Temporal bisection in children. *Journal of Experimental Child Psychology*, *80*, 142–159.
- Duncan-Johnson, C. C., & Donchin, E. (1977). On Quantifying Surprise: The Variation of Event-Related Potentials With Subjective Probability. *Psychophysiology*, *14*, 456–467.
- Durstewitz, D. (2004). Neural representation of interval time. *Neuroreport*, *15*, 745–9.
- Dyjas, O., Bausenhardt, K. M., & Ulrich, R. (2012). Trial-by-trial updating of an internal reference in discrimination tasks: Evidence from effects of stimulus order and trial sequence. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *74*, 1819–1841.
- Eagleman, D. M., & Pariyadath, V. (2009). Is subjective duration a signature of coding efficiency? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *364*, 1841–1851.
- Ferrara, A., Lejeune, H., & Wearden, J. H. (1997). Changing sensitivity to duration in human scalar timing: An experiment, a review, and some possible explanations. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology: Section B*, *50*, 217–237.
- Filippopoulos, P. C., Hallworth, P., Lee, S., & Wearden, J. H. (2013). Interference between auditory and visual duration judgements suggests a common code for time. *Psychological Research*, *77*, 708–715.
- Fisk, J. E., & Sharp, C. a. (2004). Age-related impairment in executive functioning: updating, inhibition, shifting, and access. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*,
-

26, 874–890.

- François, M. (1927). VI. Contribution à l'étude du sens du Temps. La température interne comme facteur de variation de l'appréciation subjective des durées. *L'année psychologique*, 28, 186–204.
- Friston, K. (2005). A theory of cortical responses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 360, 815–836.
- Fuster, J. M. (2001). The prefrontal cortex - An update: Time is of the essence. *Neuron*, 30, 319–333.
- Fuster, J. M. (2002). Prefrontal Cortex in Temporal Organization of Action. *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*, 905–910.
- Genovesio, A., & Tsujimoto, S. (2014). From duration and distance comparisons to goal encoding in prefrontal cortex. In *Advances in Experimental Medicine and Biology* (Vol. 829, pp. 167–186).
- Genovesio, A., Tsujimoto, S., & Wise, S. P. (2009). Feature- and Order-Based Timing Representations in the Frontal Cortex. *Neuron*, 63, 254–266.
- Gibbon, J. (1977). Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, 84, 279–325.
- Gibbon, J., Church, R. M., & Meck, W. H. (1984). Scalar timing in memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 423, 52–77.
- Gibbons, H., & Rammsayer, T. H. (2005). Electrophysiological correlates of temporal generalization: Evidence for a two-process model of time perception. *Cognitive Brain Research*, 25, 195–209.
- Gibbons, H., & Stahl, J. (2008). ERP predictors of individual performance on a prospective temporal reproduction task. *Psychological Research*, 72, 311–20.
- Gil, S., & Droit-Volet, S. (2009). Time perception, depression and sadness. *Behavioural Processes*, 80, 169–176.
- Giovannelli, F., Ragazzoni, a., Battista, D., Tarantino, V., Del Sordo, E., Marzi, T., ... Cincotta,

- M. (2014). "...the times they aren't a-changin'..." rTMS does not affect basic mechanisms of temporal discrimination: A pilot study with ERPs. *Neuroscience*, *278*, 302–312.
- Gontier, E., Le Dantec, C., Leleu, A., Paul, I., Charvin, H., Bernard, C., ... Rebaï, M. (2007). Frontal and parietal ERPs associated with duration discriminations with or without task interference. *Brain Research*, *1170*, 79–89.
- Gontier, E., Le Dantec, C., Paul, I., Bernard, C., Lalonde, R., & Rebaï, M. (2008). A prefrontal ERP involved in decision making during visual duration and size discrimination tasks. *The International Journal of Neuroscience*, *118*, 149–162.
- Gontier, E., Paul, I., Le Dantec, C., Pouthas, V., Jean-Marie, G., Bernard, C., ... Rebaï, M. (2009). ERPs in anterior and posterior regions associated with duration and size discriminations. *Neuropsychology*, *23*, 668–678.
- Grondin, S. (2010). Timing and time perception: a review of recent behavioral and neuroscience findings and theoretical directions. *Attention, Perception & Psychophysics*, *72*, 561–582.
- Grondin, S. (2012). Violation of the scalar property for time perception between 1 and 2 seconds: Evidence from interval discrimination, reproduction, and categorization. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *38*, 880–890.
- Gu, B.-M., Lake, J. I., Jurkowski, A. J., Malapani, C., & Meck, W. H. (2015). Bayesian Models of Interval Timing and Distortions in Temporal Memory as a Function of Parkinson's Disease and Dopamine-Related Error Processing. In *Time Distortions in Mind* (pp. 281–327). Brill.
- Harrington, D. L., Boyd, L. a., Mayer, A. R., Sheltraw, D. M., Lee, R. R., Huang, M., & Rao, S. M. (2004). Neural representation of interval encoding and decision making. *Cognitive Brain Research*, *21*, 193–205.
- Harrington, D. L., Haaland, K. Y., & Knight, R. T. (1998). Cortical networks underlying mechanisms of time perception. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *18*, 1085–1095.

- Harrington, D. L., & Jahanshahi, M. (2016). Reconfiguration of striatal connectivity for timing and action. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *8*, 78–84.
- Harrington, D. L., Zimbelman, J. L., Hinton, S. C., & Rao, S. M. (2010). Neural modulation of temporal encoding, maintenance, and decision processes. *Cerebral Cortex*, *20*, 1274–1285.
- Hayashi, M. J., Kantele, M., Walsh, V., Carlson, S., & Kanai, R. (2014). Dissociable Neuroanatomical Correlates of Subsecond and Suprasecond Time Perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *26*, 1685–1693.
- Hitch, G. J. (1978). The role of short-term working memory in mental arithmetic. *Cognitive Psychology*, *10*, 302–323.
- Hoagland, H. (1933). The Physiological Control of Judgments of Duration: Evidence for a Chemical Clock. *The Journal of General Psychology*, *9*, 267–287.
- Houdé, O., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2002). *Cerveau et psychologie*. Presses Universitaires de France.
- Hove, M. J., Mendlowitz, H. B., & Repp, B. H. (2013). Does Rapid Auditory Stimulation Accelerate an Internal Pacemaker? Don't Bet on It. *Timing & Time Perception*, *1*, 65–76.
- Husain, M., & Nachev, P. (2007). Space and the parietal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*, 30–36.
- Isreal, J. B., Chesney, G. L., Wickens, C. D., & Donchin, E. (1980). P300 and Tracking Difficulty: Evidence For Multiple Resources in Dual-Task Performance. *Psychophysiology*, *17*, 259–273.
- Jahanshahi, M., Jones, C., Dirnberger, G., & Frith, C. D. (2006). The substantia nigra pars compacta and temporal processing. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *26*, 12266–12273.
- Jasper, H. H. (1958). The ten twenty electrode system of the international federation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *10*, 371–375.
- Jazayeri, M., & Shadlen, M. N. (2010). Temporal context calibrates interval timing. *Nature Neuroscience*, *13*, 1020–1026.

- Jones, C., & Jahanshahi, M. (2014). Motor and Perceptual Timing in Parkinson's Disease (pp. 265–290).
- Jones, L., & Wearden, J. H. (2003). More is not necessarily better: Examining the nature of the temporal reference memory component in timing. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. B, Comparative and Physiological Psychology*, *56*, 321–43.
- Kahneman, D. (1973). Attention and Effort. Retrieved from <http://www.citeulike.org/group/7631/article/4299238>
- Karmarkar, U. R., & Buonomano, D. V. (2007). Timing in the Absence of Clocks: Encoding Time in Neural Network States. *Neuron*, *53*, 427–438.
- Katayama, J., & Polich, J. (1998). Stimulus context determines P3a and P3b. *Psychophysiology*, *35*, 23–33.
- Kimura, M., Katayama, J., & Murohashi, H. (2008). Underlying mechanisms of the P3a task-difficulty effect. *Psychophysiology*, *45*, 731–741.
- Kok, A. (2001). On the utility of P3 amplitude as a measure of processing capacity. *Psychophysiology*, *38*, 557–577.
- Kononowicz, T. W., Sander, T., & van Rijn, H. (2015). Neuroelectromagnetic signatures of the reproduction of supra-second durations. *Neuropsychologia*, *75*, 201–213.
- Kononowicz, T. W., & van Rijn, H. (2011). Slow Potentials in Time Estimation: The Role of Temporal Accumulation and Habituation. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *5*, 48.
- Kononowicz, T. W., & van Rijn, H. (2014). Decoupling interval timing and climbing neural activity: a dissociation between CNV and N1P2 amplitudes. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *34*, 2931–9.
- Kulashekhar, S., Pekkola, J., Palva, J. M., & Palva, S. (2016). The role of cortical beta oscillations in time estimation. *Human Brain Mapping*, *37*, 3262–3281.
- Kutas, M., McCarthy, G., & Donchin, E. (1977). Augmenting mental chronometry: the P300 as a measure of stimulus evaluation time. *Science*, *197*, 792–795.
- Lange, K., Tucha, O., Steup, a, Gsell, W., & Naumann, M. (1995). Subjective time estimation

- in Parkinson's disease. *Journal of Neural Transmission. Supplementum*, *46*, 433–438.
- Lapid, E., Ulrich, R., & Rammsayer, T. H. (2008). On estimating the difference limen in duration discrimination tasks: a comparison of the 2AFC and the reminder task. *Perception & Psychophysics*, *70*, 291–305.
- Le Dantec, C., Gontier, E., Paul, I., Charvin, H., Bernard, C., Lalonde, R., & Rebaï, M. (2007). ERPs associated with visual duration discriminations in prefrontal and parietal cortex. *Acta Psychologica*, *125*, 85–98.
- Lejeune, H., & Wearden, J. H. (2009). Vierordt's The Experimental Study of the Time Sense (1868) and its legacy. *European Journal of Cognitive Psychology*, *21*, 941–960.
- Leon, M. I., & Shadlen, M. N. (2003). Representation of time by neurons in the posterior parietal cortex of the Macaque. *Neuron*, *38*, 317–327.
- Lewis, P., & Miall, R. C. (2003a). Brain activation patterns during measurement of sub- and supra-second intervals. *Neuropsychologia*, *41*, 1583–1592.
- Lewis, P., & Miall, R. C. (2003b). Distinct systems for automatic and cognitively controlled time measurement: Evidence from neuroimaging. *Current Opinion in Neurobiology*, *13*, 250–255.
- Lewis, P., & Miall, R. C. (2006). A right hemispheric prefrontal system for cognitive time measurement. *Behavioural Processes*, *71*, 226–234.
- Lewis, P., & Miall, R. C. (2009). The precision of temporal judgement: milliseconds, many minutes, and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *364*, 1897–1905.
- Lindbergh, C. a., & Kieffaber, P. D. (2013). The neural correlates of temporal judgments in the duration bisection task. *Neuropsychologia*, *51*, 191–196.
- Livesey, A. C., Wall, M. B., & Smith, A. T. (2007). Time perception: Manipulation of task difficulty dissociates clock functions from other cognitive demands. *Neuropsychologia*, *45*, 321–331.
- Logie, R. H., & Baddeley, A. (1987). Cognitive processes in counting. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *13*, 310–326.
-

- Los, S. a. (2010). Foreperiod and the Sequential Effect: Theory and Data. In A. C. Nobre & J. T. Coull (Eds.), *A. C. Nobre & J. T. Coull (Eds.), Attention and time. Oxford* (pp. 289–302). Oxford University Press, Oxford.
- Luck, S. (2014). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*. MIT Press.
- Macar, F., & Besson, M. (1985). Contingent negative variation in processes of expectancy, motor preparation and time estimation. *Biological Psychology, 21*, 293–307.
- Macar, F., Grondin, S., & Casini, L. (1994). Controlled attention sharing influences time estimation. *Memory & Cognition, 22*, 673–686.
- Macar, F., & Vidal, F. (2002). Time processing reflected by EEG surface Laplacians. *Experimental Brain Research, 145*, 403–406.
- Macar, F., & Vidal, F. (2003). The CNV peak: An index of decision making and temporal memory. *Psychophysiology, 40*, 950–954.
- Macar, F., Vidal, F., & Casini, L. (1999). The supplementary motor area in motor and sensory timing: Evidence from slow brain potential changes. *Experimental Brain Research, 125*, 271–280.
- Macar, F., & Vitton, N. (1982). An early resolution of contingent negative variation (CNV) in time discrimination. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 54*, 426–435.
- MacDonald, C. J., & Meck, W. H. (2004). Systems-level integration of interval timing and reaction time. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 28*, 747–69.
- MacMillan, N. A. (2002). Signal Detection Theory. In *Stevens' Handbook of Experimental Psychology*. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc. doi:10.1002/0471214426.pas0402
- Magliero, A., Bashore, T. R., Coles, M. G. H., & Donchin, E. (1984). On the Dependence of P300 Latency on Stimulus Evaluation Processes. *Psychophysiology, 21*, 171–186.
- Malapani, C., Rakitin, B. C., Levy, R., Meck, W. H., Deweer, B., Dubois, B., & Gibbon, J. (1998). Coupled temporal memories in Parkinson's disease: a dopamine-related dysfunction. *Journal of Cognitive Neuroscience, 10*, 316–331.

- Mangels, J. a., Ivry, R. B., & Shimizu, N. (1998). Dissociable contributions of the prefrontal and neocerebellar cortex to time perception. *Cognitive Brain Research*, *7*, 15–39.
- Maricq, A. V., & Church, R. M. (1983). The differential effects of haloperidol and methamphetamine on time estimation in the rat. *Psychopharmacology*, *79*, 10–15.
- Masaki, H., Sommer, W., Takasawa, N., & Yamazaki, K. (2012). Neural mechanisms of timing control in a coincident timing task. *Experimental Brain Research*, *218*, 215–26.
- Matell, M. S., & Meck, W. H. (2000). Neuropsychological mechanisms of interval timing behavior. *BioEssays*, *22*, 94–103.
- Matell, M. S., & Meck, W. H. (2004). Cortico-striatal circuits and interval timing: Coincidence detection of oscillatory processes. *Cognitive Brain Research*, *21*, 139–170.
- Matthews, W. J., & Gheorghiu, A. I. (2016). Repetition, expectation, and the perception of time. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *8*, 110–116.
- Matthews, W. J., Terhune, D. B., Van Rijn, H., Eagleman, D. M., Sommer, M. A., & Meck, W. H. (2014). Subjective duration as a signature of coding efficiency: emerging links among stimulus repetition, predictive coding, and cortical GABA levels. *Timing & Time Perception Reviews*, *5*.
- Mayo, J. P., & Sommer, M. A. (2013). Neuronal correlates of visual time perception at brief timescales. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*, 1506–1511.
- McCarthy, G., & Donchin, E. (1981). A metric for thought: a comparison of P300 latency and reaction time. *Science*, *211*, 77–80.
- Meck, W. H. (1996). Neuropharmacology of timing and time perception. *Cognitive Brain Research*, *3*, 227–242.
- Meck, W. H., & N'Diaye, K. (2005). Un modèle neurobiologique de la perception et de l'estimation du temps. *Psychologie Francaise*, *50*, 47–63.
- Merchant, H., Harrington, D. L., & Meck, W. H. (2013). Neural basis of the perception and estimation of time. *Annual Review of Neuroscience*, *36*, 313–36.
- Merchant, H., Pérez, O., Zarco, W., & Gámez, J. (2013). Interval tuning in the primate medial

- premotor cortex as a general timing mechanism. *The Journal of Neuroscience*, *33*, 9082–96.
- Merchant, H., & Yarrow, K. (2016). How the motor system both encodes and influences our sense of time. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *8*, 22–27.
- Merchant, H., Zarco, W., Pérez, O., Prado, L., & Bartolo, R. (2011). Measuring time with different neural chronometers during a synchronization-continuation task. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*, 19784–9.
- Miyake, a, Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, a H., Howerter, a, & Wager, T. D. (2000). The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex “Frontal Lobe” tasks: a latent variable analysis. *Cognitive Psychology*, *41*, 49–100.
- Mochizuki, Y., Takeuchi, S., Masaki, H., Takasawa, N., & Yamazaki, K. (2005). An ERP study of the effect of time interval memory trace on temporal processing. *International Congress Series*, *1278*, 373–376.
- Murai, Y., & Yotsumoto, Y. (2016). Context-Dependent Neural Modulations in the Perception of Duration. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *10*, 12.
- Murphy, P. R., Robertson, I. H., Harty, S., & O’Connell, R. G. (2015). Neural evidence accumulation persists after choice to inform metacognitive judgments. *eLife*, *4*. doi:10.7554/eLife.11946
- Ng, K. K., & Penney, T. B. (2014). Probing interval timing with scalp-recorded electroencephalography (EEG). *Advances in Experimental Medicine and Biology*, *829*, 187–207.
- Ng, K. K., Tobin, S., & Penney, T. B. (2011). Temporal Accumulation and Decision Processes in the Duration Bisection Task Revealed by Contingent Negative Variation. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *5*, 77.
- Nieuwenhuis, S., Aston-Jones, G., & Cohen, J. D. (2005). Decision making, the P3, and the locus coeruleus--norepinephrine system. *Psychological Bulletin*, *131*, 510–532.
- Nobre, A. C., Correa, Á., & Coull, J. T. (2007). The hazards of time. *Current Opinion in Neurobiology*, *17*, 465–470.

- Nolan, H., Butler, J. S., Whelan, R., Foxe, J. J., Bühlhoff, H. H., & Reilly, R. B. (2012). Neural correlates of oddball detection in self-motion heading: A high-density event-related potential study of vestibular integration. *Experimental Brain Research*, *219*, 1–11.
- Ogden, R. S., Salominaite, E., Jones, L., Fisk, J. E., & Montgomery, C. (2011). The role of executive functions in human prospective interval timing. *Acta Psychologica*, *137*, 352–358.
- Ogden, R. S., Wearden, J. H., & Jones, L. (2008). The remembrance of times past: Interference in temporal reference memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *34*, 1524–1544.
- Ogden, R. S., Wearden, J. H., & Montgomery, C. (2014). The differential contribution of executive functions to temporal generalisation, reproduction and verbal estimation. *Acta Psychologica*, *152*, 84–94.
- Oldfield, R. C. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, *9*, 97–113.
- Pariyadath, V., & Eagleman, D. M. (2007). The effect of predictability on subjective duration. *PLoS ONE*, *2*, e1264.
- Pariyadath, V., & Eagleman, D. M. (2012). Subjective Duration Distortions Mirror Neural Repetition Suppression. *PLoS ONE*, *7*, e49362.
- Paul, I., Le Dantec, C., Bernard, C., Lalonde, R., & Rebaï, M. (2003). Event-related potentials in the frontal lobe during performance of a visual duration discrimination task. *Journal of Clinical Neurophysiology*, *20*, 351–360.
- Paul, I., Wearden, J. H., Bannier, D., Gontier, E., Le Dantec, C., & Rebaï, M. (2011). Making decisions about time: Event-related potentials and judgements about the equality of durations. *Biological Psychology*, *88*, 94–103.
- Penton-Voak, I. S., Edwards, H., Percival, a, & Wearden, J. H. (1996). Speeding up an internal clock in humans? Effects of click trains on subjective duration. *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes*, *22*, 307–320.
- Pfeuty, M., Ragot, R., & Pouthas, V. (2003). When time is up: CNV time course differentiates

- the roles of the hemispheres in the discrimination of short tone durations. *Experimental Brain Research*, 151, 372–379.
- Pfeuty, M., Ragot, R., & Pouthas, V. (2005). Relationship between CNV and timing of an upcoming event. *Neuroscience Letters*, 382, 106–111.
- Polich, J. (2007). Updating P300: An integrative theory of P3a and P3b. *Clinical Neurophysiology*, 118, 2128–2148.
- Polich, J., & Criado, J. R. (2006). Neuropsychology and neuropharmacology of P3a and P3b. *International Journal of Psychophysiology*, 60, 172–185.
- Polich, J., Howard, L., & Starr, A. (1985). Stimulus frequency and masking as determinants of P300 latency in event-related potentials from auditory stimuli. *Biological Psychology*, 21, 309–318.
- Pouthas, V., & Macar, F. (2005). Les bases neurales de la perception du temps et de la régulation temporelle de l'action. *Psychologie Française*, 50, 27–45.
- Radua, J., Pozo, N. O. del, Gómez, J., Guillen-Grima, F., & Ortuño, F. (2014). Meta-analysis of functional neuroimaging studies indicates that an increase of cognitive difficulty during executive tasks engages brain regions associated with time perception. *Neuropsychologia*, 58, 14–22.
- Rammsayer, T. H., & Troche, S. J. (2014a). Elucidating the Internal Structure of Psychophysical Timing Performance in the Sub-second and Second Range by Utilizing Confirmatory Factor Analysis (pp. 33–47).
- Rammsayer, T. H., & Troche, S. J. (2014b). In search of the internal structure of the processes underlying interval timing in the sub-second and the second range: A confirmatory factor analysis approach. *Acta Psychologica*, 147, 68–74.
- Rao, S. M., Mayer, a R., & Harrington, D. L. (2001). The evolution of brain activation during temporal processing. *Nature Neuroscience*, 4, 317–323.
- Rohrbaugh, J. W., Syndulko, K., & Lindsley, D. B. (1976). Brain wave components of the contingent negative variation in humans. *Science (New York, N.Y.)*, 191, 1055–7.
- Ruchkin, D. S., McCalley, M. G., & Glaser, E. M. (1977). Event Related Potentials and Time
-

- Estimation. *Psychophysiology*, *14*, 451–455.
- Schmidt-Kassow, M., Schubotz, R. I., & Kotz, S. A. (2009). Attention and entrainment: P3b varies as a function of temporal predictability. *Neuroreport*, *20*, 31–6.
- Schwartz, M., Rothermich, K., & Kotz, S. A. (2012). Functional dissociation of pre-SMA and SMA-proper in temporal processing. *NeuroImage*, *60*, 290–298.
- Shi, Z., Church, R. M., & Meck, W. H. (2013). Bayesian optimization of time perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *17*, 556–564.
- Shih, L. Y. L., Kuo, W.-J., Yeh, T.-C., Tzeng, O. J. L., & Hsieh, J.-C. (2009). Common neural mechanisms for explicit timing in the sub-second range. *Neuroreport*, *20*, 897–901.
- Simen, P., Balci, F., de Souza, L., Cohen, J. D., & Holmes, P. (2011). A model of interval timing by neural integration. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *31*, 9238–9253.
- Staddon, J. E. R. (2005). Interval timing: Memory, not a clock. *Trends in Cognitive Sciences*, *9*, 312–314.
- Staddon, J. E. R., & Higa, J. J. (1999). Time and memory: towards a pacemaker-free theory of interval timing. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *71*, 215–251.
- Summerfield, C., & Koehlin, E. (2009). Decision Making and Prefrontal Executive Function. In *Recherche* (pp. 1–13). MIT Press.
- Sutton, S., Braren, M., Zubin, J., & John, E. R. (1965). Evoked-Potential Correlates of Stimulus Uncertainty. *Science*, *150*, 1187–1188.
- Tarantino, V., Ehlis, A. C., Baehne, C., Boreatti-Huemmer, A., Jacob, C., Bisiacchi, P. S., & Fallgatter, A. J. (2010). The time course of temporal discrimination: An ERP study. *Clinical Neurophysiology*, *121*, 43–52.
- Teki, S. (2016). A Citation-Based Analysis and Review of Significant Papers on Timing and Time Perception. *Frontiers in Neuroscience*, *10*, 330.
- Thomas, E. A., & Weaver, W. B. (1975). Cognitive processing and time perception. *Perception & Psychophysics*, *17*, 363–367.

- Timsit-Berthier, M., & Gérono, A. (1998). *Manuel d'interprétation des potentiels évoqués endogènes (VCN et P300)*. Mardaga: Sprimont.
- Tipples, J., Brattan, V., & Johnston, P. (2013). Neural bases for individual differences in the subjective experience of short durations (less than 2 seconds). *PloS One*, *8*, e54669.
- Treisman, M., Faulkner, A., Naish, P. L. N., & Brogan, D. (1990). The internal clock: evidence for a temporal oscillator underlying time perception with some estimates of its characteristic frequency. *Perception*, *19*, 705–743.
- Ulrich, R., & Vorberg, D. (2009). Estimating the difference limen in 2AFC tasks: Pitfalls and improved estimators. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *71*, 1219–1227.
- Vallesi, A., McIntosh, A. R., Shallice, T., & Stuss, D. T. (2009). When time shapes behavior: fMRI evidence of brain correlates of temporal monitoring. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*, 1116–1126.
- van Boxtel, G. J. M., & Böcker, K. B. E. (2004). Cortical Measures of Anticipation. *Journal of Psychophysiology*, *18*, 61–76.
- van Boxtel, G. J. M., & Brunia, C. H. M. (1994). Motor and non-motor aspects of slow brain potentials. *Biological Psychology*, *38*, 37–51.
- van Rijn, H., Kononowicz, T. W., Meck, W. H., Ng, K. K., & Penney, T. B. (2011). Contingent negative variation and its relation to time estimation: a theoretical evaluation. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *5*, 91.
- Walter, W. G., Cooper, R., Aldridge, V. J., Mccallum, W. C., & Winter, a L. (1964). Contingent Negative Variation: an Electric Sign of Sensorimotor Association and Expectancy in the Human Brain. *Nature*, *203*, 380–384.
- Wark, B., Lundstrom, B. N., & Fairhall, A. (2007). Sensory adaptation. *Current Opinion in Neurobiology*, *17*, 423–429.
- Wearden, J. H. (1992). Temporal generalization in humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *18*, 134–144.
- Wearden, J. H. (2004). Decision processes in models of timing. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, *64*, 303–317.
-

- Wearden, J. H. (2005). Origines et développement des théories d'horloge interne du temps psychologique. *Psychologie Française*, *50*, 7–25.
- Wearden, J. H. (2013). The cognitive neuroscience of time perception: How psychological studies might help to dissect the timing system. *Neuropsychologia*, *51*, 187–190.
- Wearden, J. H. (2016). *The Psychology of Time Perception*. London: Palgrave Macmillan UK. doi:10.1057/978-1-137-40883-9
- Wearden, J. H., & Bray, S. (2001). Scalar timing without reference memory? Episodic temporal generalization and bisection in humans. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. B, Comparative and Physiological Psychology*, *54*, 289–309.
- Wearden, J. H., & Ferrara, A. (1993). Subjective shortening in humans' memory for stimulus duration. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. B, Comparative and Physiological Psychology*, *46*, 163–186.
- Wearden, J. H., & Ferrara, A. (1996). Stimulus range effects in temporal bisection by humans. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. B, Comparative and Physiological Psychology*, *49*, 24–44.
- Wearden, J. H., & Ferrara, A. (2007). Stimulus Spacing Effects in Temporal Bisection by Humans. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*.
- Wearden, J. H., & Grindrod, R. (2003). Manipulating decision processes in the human scalar timing system. *Behavioural Processes*, *61*, 47–56.
- Wearden, J. H., & Jones, L. (2007). Is the growth of subjective time in humans a linear or nonlinear function of real time? *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *60*, 1289–1302.
- Wearden, J. H., Parry, a, & Stamp, L. (2002). Is subjective shortening in human memory unique to time representations? *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. B, Comparative and Physiological Psychology*, *55*, 1–25.
- Wearden, J. H., & Penton-Voak, I. S. (1995). Feeling the heat: body temperature and the rate of subjective time, revisited. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. B, Comparative and Physiological Psychology*, *48*, 129–141.

- Wearden, J. H., Philpott, K., & Win, T. (1999). Speeding up and (...relatively...) slowing down an internal clock in humans. *Behavioural Processes*, *46*, 63–73.
- Wencil, E. B., Coslett, H. B., Aguirre, G. K., & Chatterjee, A. (2010). Carving the clock at its component joints: neural bases for interval timing. *Journal of Neurophysiology*, *104*, 160–8.
- Wiener, M., & Coslett, H. B. (2013). Carryover effects in temporal bisection. *Journal of Vision*, *13*, 314–314.
- Wiener, M., & Thompson, J. C. (2015). Repetition enhancement and memory effects for duration. *NeuroImage*, *113*, 268–278.
- Wiener, M., Thompson, J. C., & Coslett, H. B. (2014). Continuous carryover of temporal context dissociates response bias from perceptual influence for duration. *PLoS ONE*, *9*, e100803.
- Wiener, M., Turkeltaub, P., & Coslett, H. B. (2010). The image of time: A voxel-wise meta-analysis. *NeuroImage*, *49*, 1728–1740.
- Zakay, D. (1989). *Chapter 10 Subjective Time and Attentional Resource Allocation: An Integrated Model of Time Estimation**. *Advances in Psychology* (Vol. 59). Elsevier. doi:10.1016/S0166-4115(08)61047-X
- Zakay, D. (1993). Time estimation methods--do they influence prospective duration estimates? *Perception*, *22*, 91–101.
- Zakay, D. (2005). Attention et jugement temporel. *Psychologie Française*, *50*, 65–79.
- Zakay, D., & Block, R. a. (1995). An Attentional-Gate Model of Prospective Time. *Time and the Dynamic Control of Behavior: IPA Symposium; Liège, November 7-8 1994*, 167–177.
- Zakay, D., & Block, R. a. (1996). *The role of attention in time estimation processes*. *Advances in Psychology* (Vol. 115). Elsevier. doi:10.1016/S0166-4115(96)80057-4
- Zakay, D., & Block, R. a. (2004). Prospective and retrospective duration judgments: An executive-control perspective. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, *64*, 319–328.
- Zelaznik, H. N., Spencer, R. M. C., & Ivry, R. B. (2002). Dissociation of explicit and implicit

timing in repetitive tapping and drawing movements. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 28, 575–588.

Annexe 1 : Edinburg handedness inventory version révisée (Oldfield, 1971)

CONSIGNE

Indiquez vos préférences dans l'utilisation des mains pour les activités suivantes en inscrivant un X dans la colonne appropriée. Pour une activité donnée, la préférence manuelle peut être exclusive (inscrire XX), préférentielle (inscrire X) ou partagée entre les deux mains (dans ce cas, inscrire un X dans les deux colonnes).

Essayez de répondre à toutes les questions posées et ne laissez un blanc que si vous n'avez aucune expérience de l'objet ou de l'activité en question.

	Gauche	Droite
Avec quelle main écrivez-vous ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Avec quelle main dessinez-vous ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Avec quelle main lancez-vous une balle ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Avec quelle main utilisez-vous une paire de ciseaux ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Avec quelle main manipulez-vous un couteau (seul) ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Quand vous vous servez d'une cuillère, quelle main utilisez-vous ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Quelle main utilisez-vous lorsque vous balayez (la main du haut) ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
De quelle main frottez-vous une allumette ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Quand vous ouvrez un pot, quelle est la main qui tient le couvercle ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Avec quel pied préférez-vous tirer ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Quel œil utilisez-vous lorsque vous n'en utilisez qu'un seul ?	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Total	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

Annexe 2 : Formulaire de consentement éclairé



Formulaire de consentement libre, éclairé et exprès

Expériences comportementales et électrophysiologiques en psychologie cognitive

Laboratoire ICONES
Université de Rouen
76821 Mont Saint Aignan Cedex

Je certifie avoir donné mon accord pour participer à une étude comportementale et électrophysiologique de psychologie cognitive. J'accepte volontairement de participer à cette étude et je comprends que ma participation n'est pas obligatoire et que je peux stopper ma participation à tout moment sans avoir à me justifier ni encourir aucune responsabilité. Mon consentement ne décharge pas les organisateurs de la recherche de leurs responsabilités et je conserve tous mes droits garantis par la loi.

Au cours de cette expérience, j'accepte que soient recueillies des données chronométriques sur mes réponses ainsi que des données électrophysiologiques à partir d'un dispositif d'enregistrement électroencéphalographique (électrodes disposées sur le scalp permettant l'enregistrement de l'activité cérébrale). Je comprends que les informations recueillies sont strictement confidentielles et à usage exclusif des investigateurs concernés.

J'ai été informé que mon identité n'apparaîtra dans aucun rapport ou publication et que toute information me concernant sera traitée de façon confidentielle. J'accepte que les données enregistrées à l'occasion de cette étude puissent être conservées dans une base de données et faire l'objet d'un traitement informatisé non nominatif et d'une publication par le laboratoire ICONES. J'ai bien noté que le droit d'accès prévu par la loi « informatique et libertés » s'exerce à tout moment auprès du laboratoire ICONES.

Date :

Nom du volontaire :

Signature du volontaire (précédée de la mention « lu et approuvé »):

Nom de l'expérimentateur :

Signature de l'expérimentateur :

Annexe 3 : Analyse complémentaire des performances de la tâche de généralisation temporelle de la troisième étude

	Standard	Non Standard	t	ddl	p	d
800 ms	580,67	778,82	3,38	14	0,004	0,87
1000 ms	528,57	786,64	1,74	13	0,07	0,62
1200 ms	502,37	685,39	1,36	13	0,2	0,47
1400 ms	425,02	520,33	2,6	12	0,02	0,58

Ce tableau compare les temps de réaction des réponses « oui, c'est le standard » et « non, ce n'est pas le standard » pour les durées longues, sur lesquelles ont été observées une diminution du temps de réaction en même temps que la durée présentée était plus longue. La valeur du t de Student, le nombre de degrés de libertés, la valeur de p et le d de Cohen sont aussi rapportés.

Il apparaît que pour 800, 1000 et 1400 ms, les participants répondent significativement plus rapidement que la durée est le standard. Pour 1200 ms, un effet similaire est noté, bien qu'il soit uniquement descriptif.