

Université de Lille

Laboratoire SCALab UMR CNRS 9193

Ecole Doctorale Sciences de l'Homme et de la Société

Les latences saccadiques dépendent de relations fonctionnelles avec
l'environnement

Cécile VULLINGS

Résumé de thèse

Soutenance le 20 décembre 2018

En vue de l'obtention du diplôme
de doctorat en Psychologie

Sous la direction de
Pr. Laurent MADELAIN

Composition du Jury :

Pr. Thérèse COLLINS, Université Paris-Descartes (Examineur)

Dr. Casimir LUDWIG, University of Bristol (Examineur)

Dr. Armando MACHADO, Universidade do Minho (Rapporteur)

Pr. Laurent MADELAIN, Université de Lille (Directeur)

Dr. Anna MONTAGNINI, Institut de Neurosciences de la Timone (Rapporteur)

RÉSUMÉ

Les modèles de décision conventionnels, basés sur l'utilisation du système saccadique comme un modèle sensorimoteur, considèrent typiquement les temps de réaction comme un dérivé des processus décisionnels, reflétant le temps nécessaire pour prendre une décision. Cependant, des recherches ont montré que les latences saccadiques sont deux fois plus longues que le temps de décision, ainsi que l'organisation de l'environnement affecte les latences saccadiques. Cette thèse propose une interprétation alternative des temps de réaction saccadiques (SRTs) en montrant que les distributions de latences saccadiques peuvent être altérées par leurs propres conséquences. Nous défendons l'hypothèse que les latences saccadiques dépendent de relations fonctionnelles avec leur environnement.

Cette thèse a réalisé une analyse fonctionnelle des latences saccadiques. La première étude a évalué s'il était possible de choisir ses propres latences en fonction des contingences en renforcement en cours, dans le but d'explorer l'étendue du contrôle temporel des saccades. L'allocation des latences courtes et longues correspondait au renforcement relativement obtenu, démontrant un contrôle fin des SRTs. La seconde étude a évalué de manière plus approfondie l'effet de conséquences bénéfiques sur les SRTs, en utilisant le phénomène taille-latence. La procédure de renforcement a été efficace pour manipuler le bénéfice de SRTs plus courts et pour réduire le phénomène taille-latence. La troisième étude a démontré comment les stimuli antécédents en viennent à contrôler des temps de réaction spécifiques à l'aide d'un apprentissage opérant. Les contingences de renforcement ont induit un contrôle discriminatif des latences entre des stimuli différents. Enfin, la dernière expérience a exploré l'implication des processus d'apprentissage classique dans le contrôle par le stimulus des latences saccadiques. Cette étude pilote met en évidence l'influence de l'environnement et de l'historique d'apprentissage dans le contrôle temporel des saccades.

Nos résultats soulignent l'incroyable plasticité du système saccadique, et l'étend au contrôle temporel des saccades. Cette thèse montre qu'un processus général d'apprentissage, basé sur les conséquences fonctionnelles des saccades, peut expliquer de manière parcimonieuse les changements dans les latences saccadiques. Démontrant que la latence est une dimension opérante des saccades, l'organisation de l'environnement contrôle l'organisation temporelle des saccades.

Mots-clés : latence, saccade, contrôle temporel, décision, apprentissage opérant, conditionnement classique

SOMMAIRE

I. Introduction	4
II. Choix des latences saccadiques	8
III. Les latences saccadiques dépendent de conséquences bénéfiques	10
IV. Le contrôle du stimulus des latences saccadiques	12
V. Apprentissage associatif des latences saccadiques	14
VI. Conclusion	17

I. Introduction

Comment l'environnement contrôle-t-il l'organisation temporelle des comportements ? Telle est la plus large question que cette thèse tente de traiter. Parce que le monde dans lequel nous vivons est dynamique et en mutation constante, la plupart des organismes doivent apprendre à réguler leur comportement dans le temps, qu'il s'agisse de trouver de la nourriture, de la lumière, ou d'éviter des prédateurs. Il est important de noter que ces exigences s'appliquent également aux stimuli signalant la disponibilité des ressources : les informations sont également localisées. Ceci est particulièrement vrai pour les informations visuelles et la nécessité de s'orienter vers les stimuli crée de fortes pressions évolutives qui ont façonné les systèmes de mouvements oculaires des animaux en fonction des structures neuronales visuelles et des besoins comportementaux de chaque espèce (Land, 2011 ; Krauzlis, 2008). Chez les primates, une exigence supplémentaire découle de la présence d'une région de la rétine restreinte de photorécepteurs à haute densité, la fovéa, et d'une meilleure acuité fonctionnelle : nous utilisons des saccades pour déplacer le regard et des fixations afin de collecter des informations lors de l'exploration de notre environnement. Une caractéristique essentielle de notre environnement est qu'il est dynamique et en constante évolution : les informations visuelles sont donc également localisées dans le temps et, comme la fraction de notre environnement visuel perçue à un moment donné est limitée, nous devons décider quand regarder – autant que où ; un fait qui a été plutôt négligé jusqu'à maintenant. Le fait que les activités de recherche d'informations visuelles dépendent à la fois de la structure spatiale et temporelle de notre environnement est en effet frappant. Pour emprunter une image de Hoppe et Rothkopf (2016), considérons une personne explorant l'environnement visuel avant de traverser une rue animée : le comportement de l'observateur sera dicté par les régularités environnementales pour sélectionner les éléments spatiaux

informatifs tels que la rue elle-même, et en ignorer d'autres tels que le ciel ou les bâtiments. Etant donné que les piétons, les vélos et les voitures sont des obstacles ayant des propriétés temporelles différentes, l'observateur peut également utiliser ces régularités pour allouer séquentiellement ses ressources visuelles limitées au fil du temps. On peut donc postuler que nous apprenons et utilisons les propriétés temporelles de nos environnements pour déplacer le regard vers des lieux potentiellement informatifs au bon moment. En d'autres termes, l'organisation temporelle de notre environnement devrait limiter l'allocation temporelle des saccades.

Le présent travail, utilisant le système saccadique comme modèle sensorimoteur, démontre que nous apprenons et utilisons les propriétés temporelles de notre environnement pour interagir avec lui. La première partie de cette thèse présente comment les latences saccadiques sont généralement utilisées pour étudier quantitativement les processus décisionnels impliqués dans cette interaction (chapitre 1). Nous voyons que si les modèles de décision conventionnels considèrent les tempos de réaction saccadiques comme un dérivé résultant de l'accumulation d'informations visuelles, il n'en va pas de même selon la théorie de l'analyse du comportement. Notre hypothèse principale est que les latences saccadiques dépendent de leur relation fonctionnelle avec l'environnement. La deuxième partie de cette thèse passe donc en revue les données théoriques et empiriques appuyant une évaluation fonctionnelle du contrôle oculomoteur et des latences saccadiques (chapitre 2).

Bien que les temps de réaction saccadiques soient généralement considérés comme résultants d'une relation mécanique avec les processus décisionnels, les distributions de latence saccadique peuvent être manipulées en laboratoire, par exemple à l'aide d'un biofeedback (Bibi & Edelman, 2009), de contraintes temporelles de l'environnement

(Montagnini & Chelazzi, 2005 ; Trottier & Platt, 2005) ou de programmes de renforcement (Madelain et al., 2007), montrant comment l'organisation de l'environnement affecte les latences des saccades. L'étude de Madelain et al. (2007) est jusqu'à présent la seule expérience à étudier l'effet direct des contingences de renforcement sur les latences saccadiques. Ils ont démontré qu'il était possible de manipuler indépendamment la latence médiane et l'étendue de la distribution, ce qui remet en cause l'approche conventionnelle des temps de réaction saccadiques. De manière très intéressante, cette recherche a également montré que les latences saccadiques pouvaient être aussi plastiques que l'amplitude des saccades. En effet, l'amplitude saccadique a été largement manipulée à l'aide de contingences de renforcement (e.g. Madelain, Paeye, & Wallman, 2011 ; Paeye & Madelain, 2011, 2014 ; Rahmouni et al., 2016, 2017) et semble être une dimension opérante des saccades (Madelain, Paeye & Darcheville, 2011). Cette thèse a pour but de tester la plasticité du système saccadique et d'étudier l'étendue du contrôle temporel des saccades. Plus précisément, nous défendons l'hypothèse principale selon laquelle les latences saccadiques dépendent de relations fonctionnelles.

Notre interprétation concernant un contrôle fonctionnel des latences saccadiques est étayée par la contribution expérimentale de cette thèse. En utilisant des techniques classiques de renforcement, nous avons mené une analyse fonctionnelle des temps de réaction au moyen de quatre études expérimentales, soutenant l'altération et le contrôle des latences saccadiques par des contingences de renforcement.

La première étude explore la possibilité de choisir ses latences dans des conditions expérimentales favorisant des temps de réaction définis. Les temps de réaction saccadiques étaient bien contrôlés par le renforcement puisque l'allocation de latences courtes et longues correspondait au renforcement relatif obtenu (Herrnstein, 1961). Cette recherche, qui évalue

l'étendue du contrôle des latences, va à l'encontre de l'évaluation classique des temps de réaction postulant qu'il n'est pas possible de produire une distribution bimodale de latences courtes et longues dans une condition expérimentale donnée.

La deuxième étude vise à démontrer l'effet crucial des conséquences bénéfiques sur les temps de réaction saccadiques. Nous avons utilisé le phénomène de taille-latence connu pour induire des latences plus longues (De Vries et al., 2016 ; Harwood et al., 2008 ; Madelain et al., 2005) pour déterminer s'il est possible de le modifier en manipulant l'avantage de temps de réaction plus courts avec des procédures de renforcement. Les distributions de latences saccadiques se sont déplacées vers des valeurs plus courtes, défendant le fait que les temps de réaction saccadiques dépendent bien de leurs conséquences bénéfiques. Cette recherche a permis de modifier un effet puissant causé par un stimulus antécédent grâce à l'utilisation de contingences de renforcement.

La troisième étude examine comment les stimuli antécédents parviennent à contrôler les latences saccadiques via un conditionnement instrumental, en vérifiant s'il est possible d'établir un contrôle discriminatif sur les latences saccadiques, comme cela a déjà été démontré avec les amplitudes saccadiques (Rahmouni et al., 2016). A l'aide de renforcement, il a été possible d'induire un contrôle discriminatif des latences entre différents stimuli, supportant notre interprétation des temps de réaction en terme d'un mécanisme d'apprentissage général.

Enfin, certaines expériences semblent montrer la possibilité de contrôler les latences saccadiques par le biais d'un conditionnement classique (e.g. Daddaoua et al., 2016 ; Jóhannesson et al., 2018 ; Theeuwes et al., 1999). La quatrième recherche de cette thèse est une étude pilote visant à déterminer s'il est possible d'établir un contrôle du stimulus par apprentissage associatif. Le contrôle du stimulus sur des latences spécifiques a été observé par le fait de répondre de manière différentielle en fonction des stimuli. Cette recherche constitue

une première étape majeure dans l'étude de l'apprentissage associatif avec des latences saccadiques, ainsi que dans la compréhension de la manière dont l'environnement et l'apprentissage contrôlent les temps de réaction.

Etant donné que les manipulations des antécédents et des conséquences des mouvements oculaires ont efficacement modifié les propriétés temporelles des saccades, ces quatre études démontrent le rôle fonctionnel de ces conséquences dans l'apprentissage oculomoteur. Plus spécifiquement, les latences saccadiques semblent dépendre de leurs relations fonctionnelles. Ainsi, ces études suggèrent que cet apprentissage est basé sur les mêmes principes que ceux qui régissent les autres comportements opérants. Cette thèse montre que l'organisation de l'environnement contraint l'allocation temporelle, et non seulement spatiale, des comportements.

II. Choix des latences saccadiques

Lors de l'exploration de l'environnement visuel, nous utilisons des saccades pour déplacer le regard et la fixation pour recueillir des informations localisées dans l'espace et le temps. Nous proposons que la structure temporelle de notre environnement devrait contraindre l'allocation temporelle des saccades. Dans cette étude, nous avons étudié la possibilité d'apprendre à contrôler les latences saccadiques dans un paradigme de choix.

Six participants ont réalisé des saccades dans un délai de 80 à 300 ms en suivant une cible se déplaçant horizontalement entre deux emplacements fixes séparés de 10 degrés. Pour chaque participant, nous avons construit deux classes de latences, les « courtes » et les « longues », en utilisant les premier et dernier quartiles de la distribution individuelle en ligne de base (par exemple, [80 ; 152] ms et [185 ; 300] ms). Nous avons ensuite simultanément

renforcé chaque classe de latences dans trois conditions bloquées sur environ 60 sessions expérimentales par participant, en utilisant différentes probabilités de renforcement, de telle sorte que le rapport relatif des taux de renforcement des latences « courtes » versus « longues » était de 9/1, 1/9, ou 1/1.

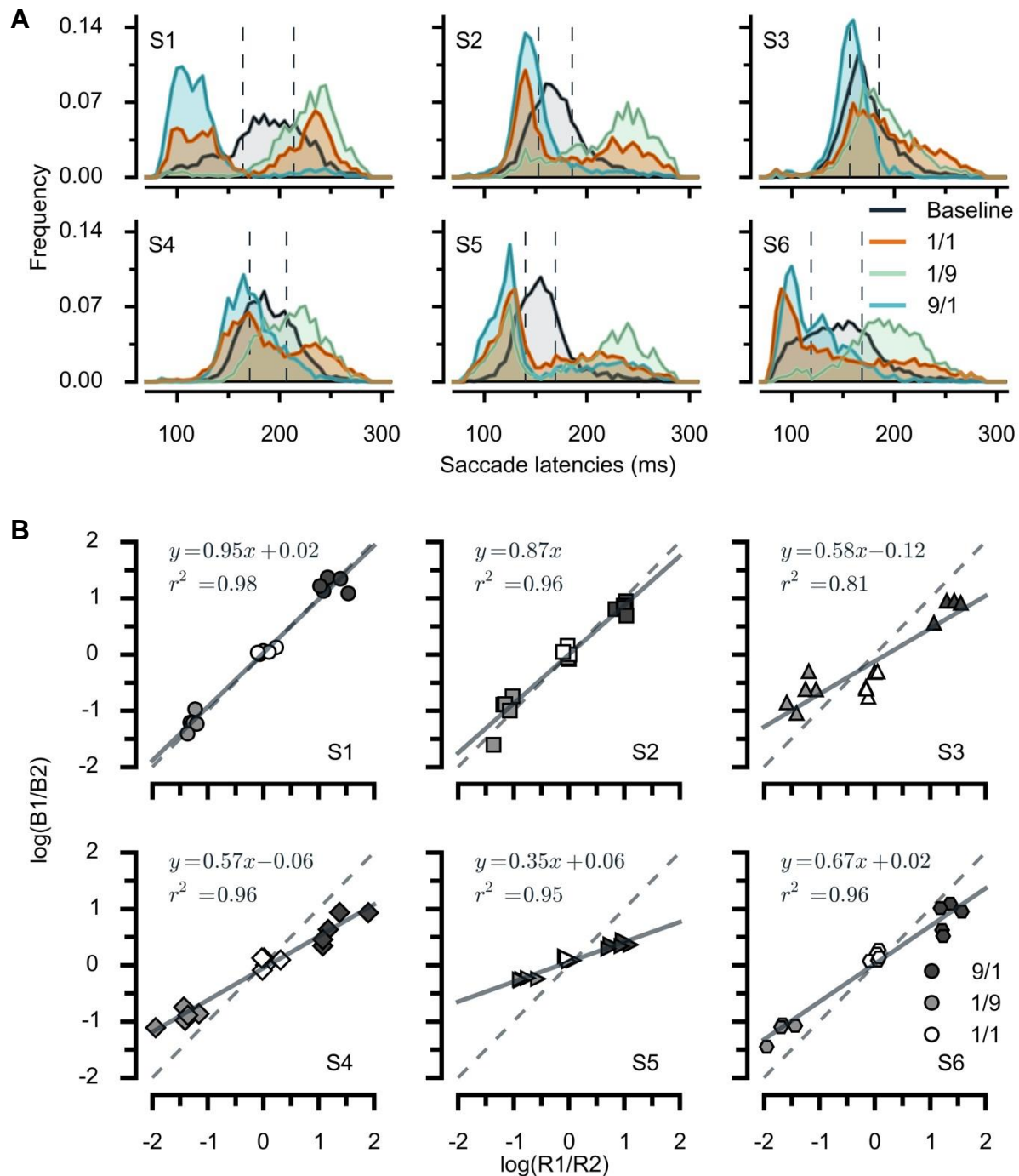


Figure 1 : A) Distribution des fréquences de latences saccadiques pour la ligne de base et les conditions expérimentales 9/1, 1/9 et 1/1 pour tous les participants dans les 5 dernières sessions de chaque condition. Les lignes verticales en pointillés représentent les premier et dernier quartiles individuels de la distribution en ligne de base, utilisés pour construire les deux classes individuelles de latences. B) Taux relatifs (unité log) des latences courtes (B1) et longues (B2) en fonction des taux relatifs (unité log) de renforçateurs obtenus pour les latences courtes (R1) et longues (R2) pour les 5 dernières sessions des 3 conditions de renforcement pour tous les participants. Les équations des régressions linéaires sont indiquées.

Les distributions des latences ont suivi les conditions de renforcement : les distributions se sont décalées vers les valeurs les plus courtes ou plus longues ou sont devenues fortement bimodales (voir Figure 1A). De plus, les taux relatifs de latences courtes respectivement aux latences longues correspondaient aux taux relatifs de renforçateurs obtenus pour les latences correspondantes (la pente allant jusqu'à 0,95), ce qui indique la capacité de choisir à quel moment produire une saccade (voir Figure 1B).

Nos résultats révèlent que les contingences apprises affectent considérablement l'allocation temporelle des saccades, et sont conformes aux études récentes sur l'ajustement temporel du comportement aux environnements dynamiques. Cette étude fournit des preuves solides d'un contrôle opérant fin des latences saccadiques, étayant l'hypothèse d'un contrôle basé sur le coût-bénéfice des latences saccadiques.

III. Les latences saccadiques dépendent de conséquences bénéfiques

Les latences saccadiques sont connues pour changer en fonction de l'excentricité et de la taille de la cible. Récemment, il a été démontré que les latences changent constamment en fonction de l'amplitude du saut proportionnellement à la taille de la cible (Madelain et al., 2005 ; Harwood et al., 2008 ; De Vries et al., 2016). Cet effet, appelé phénomène de taille-latence, pourrait être considéré comme une relation coût-bénéfice : des latences plus longues pourraient être expliquées par le plus faible bénéfice d'émettre une saccade alors que la cible reste principalement dans le champ attentionnel. Dans cette étude, nous avons examiné cette hypothèse en manipulant la relation coût-bénéfice à l'aide d'une procédure de renforcement.

Six participants ont suivi une cible de taille variable qui se déplaçait horizontalement avec différentes amplitudes, de telle sorte que le rapport saut-taille était égal à 0,3 ou à 1,5. Nous avons utilisé un critère de renforcement dynamique dans deux conditions bloquées.

Dans la condition de rapport 0,3, toute latence plus courte que le critère était renforcée. Dans la condition de rapport 1,5, toute latence plus longue que le critère était renforcée.

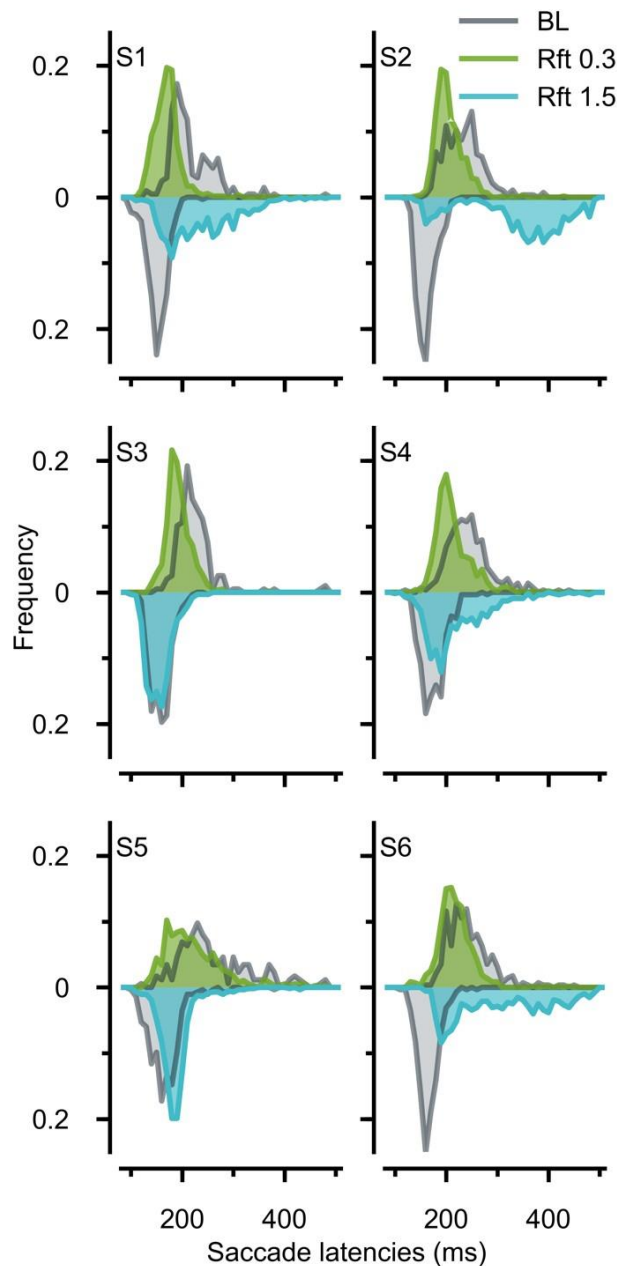


Figure 2 : Distributions des fréquences de latences saccadiques en ligne de base (en gris clair) et en renforcement pour les rapports 0,3 et 1,5 (en vert et en bleu, respectivement), pour tous les participants des deux dernières sessions de chaque condition. Les fréquences pour le rapport 0,3 sont représentées vers le haut par rapport à l'axe des ordonnées, tandis qu'elles sont représentées vers le bas pour le rapport 1,5.

Pendant la ligne de base, nous avons observé le phénomène de taille-latence avec de grandes différences dans les latences en fonction du rapport (par exemple, 152 ms et 204 ms pour les rapports 1,5 et 0,3, respectivement ; voir Figure 2). Après l'entraînement (4800 essais

de renforcement), les distributions se sont déplacées vers des valeurs plus courtes ou plus longues (par exemple, 223 ms et 169 ms, pour les rapports 1,5 et 0,3, respectivement ; voir Figure 2). En moyenne, les latences ont été réduites de 31 ms et augmentées de 75 ms, en fonction des contingences de renforcement en cours. Ces changements dans les latences saccadiques n'étaient pas expliqués par des changements dans les amplitudes saccadiques.

Le renforcement a réduit le phénomène de taille-latence, bien qu'il n'ait pas été entièrement supprimé. Nos résultats indiquent que les contingences de renforcement peuvent affecter considérablement les distributions de latences saccadiques et appuient l'idée d'une évaluation par le coût-bénéfice du déclenchement des saccades.

IV. Le contrôle du stimulus des latences saccadiques

Puisque les saccades sont utilisées pour acquérir des informations localisées dans notre environnement visuel, elles sont classiquement considérées comme étant uniquement concernées par la position spatiale des objets. Pourtant, des études récentes, dont la première de cette thèse, ont montré qu'elles étaient également influencées par les régularités temporelles dans les environnements dynamiques. Dans cette étude, nous avons recherché si le contrôle discriminatif des latences dans une tâche de recherche pouvait être établi à l'aide de l'apprentissage par renforcement.

Huit participants ont réalisé des saccades dans un délai de 80 à 750 ms en direction d'une cible affichée parmi des distracteurs. Pour chaque sujet, nous avons construit deux classes de latences, les « courtes » et les « longues », en utilisant les premier et dernier quartiles des distributions individuelles de ligne de base (par exemple, [80 ; 294] ms et [432 ; 750] ms). Nous avons ensuite utilisé un paradigme d'affichage contingent à la latence dans lequel le fait de trouver la cible était contingent à des latences saccadiques spécifiques. Pour

le premier groupe, la cible était affichée uniquement pour les latences « courtes » pour des saccades vers la gauche et pour les latences « longues » pour des saccades vers le droite.

L'inverse était vrai pour le second groupe.

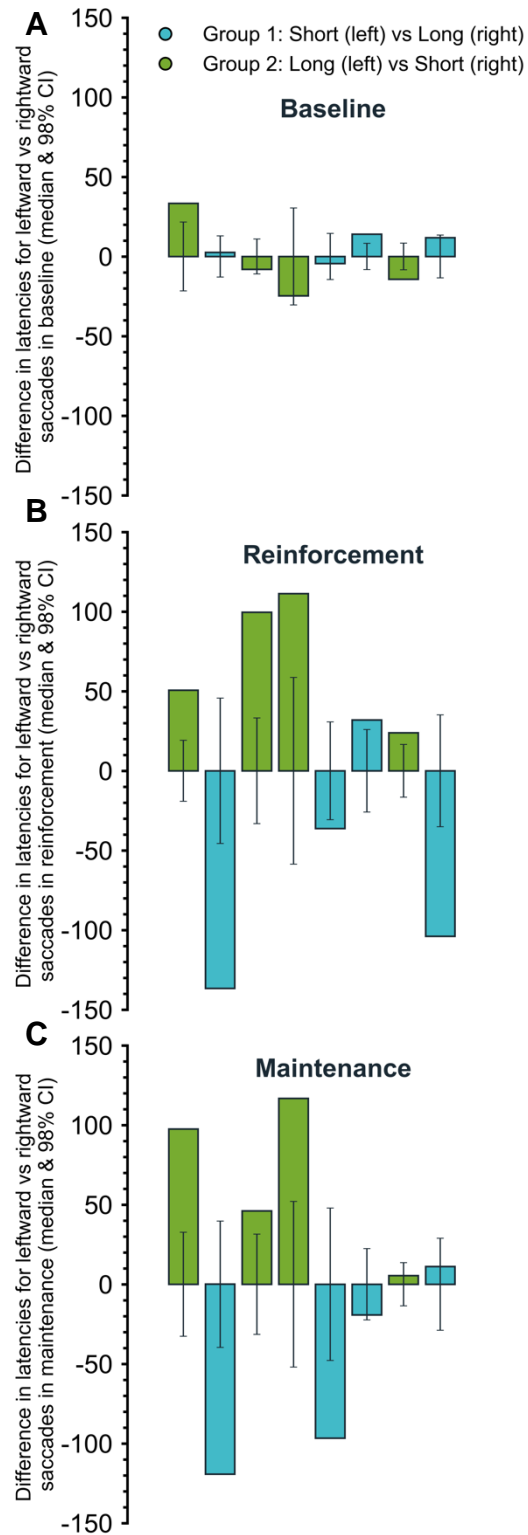


Figure 3 : Différences des médianes dans les latences pour les saccades vers la gauche versus la droite en ligne de base (A), renforcement (B) et maintenance (C). Les groupes 1 et 2 sont représentés en bleu et vert, respectivement.

Lorsque les saccades avec latences courtes et longues étaient renforcées (c'est-à-dire que la cible était affichée à l'endroit où le participant regardait) en fonction de la direction de la saccade (9600 essais de renforcement), les latences médianes différaient en moyenne de 74 ms (toutes en dehors des intervalles de confiance à 98% de l'hypothèse nulle ; voir Figure 3B). Après l'entraînement, en l'absence de renforcement, nous avons encore observé des différences considérables dans les distributions de latences, c'est-à-dire en moyenne 64 ms de différence pour les saccades vers la gauche versus vers la droite (voir Figure 3C).

Nos résultats démontrent le contrôle discriminatif des latences saccadiques, supportant ainsi l'étendue de l'apprentissage par renforcement pour les saccades. Cette étude révèle que le déclenchement des saccades est finement contrôlé par les propriétés temporelles et spatiales, apprises, de l'environnement.

V. Apprentissage associatif des latences saccadiques

Cette étude pilote visait à déterminer dans quelle mesure les contingences environnementales apprises affectent l'allocation temporelle des saccades et quelle est l'implication du conditionnement classique dans ce processus. Il est bien établi qu'une asynchronie dans l'apparition du stimulus (SOA) entre l'extinction de la cible de fixation et l'apparition de la cible de saccade affecte considérablement les latences saccadiques. Un écart entre les deux stimuli (la cible de fixation disparaît avant l'apparition de la cible de saccade) déclenche des saccades avec des latences courtes. Un chevauchement entre les deux stimuli (la cible de fixation disparaît après l'apparition de la cible de saccade) déclenche des saccades avec des latences longues. Dans cette étude, nous avons étudié la possibilité de contrôler les latences saccadiques à l'aide d'un conditionnement classique en associant systématiquement un écart avec une direction de saccade et un chevauchement avec l'autre. Dans le

conditionnement classique (Pavlov, 1927), les stimuli inconditionnels (SI ; par exemple, la nourriture) –provoquant des réponses inconditionnelles (RI ; par exemple, la salivation)– sont associés à des stimuli initialement neutres (SN ; par exemple, le son d’une cloche). Après appariement répété, les SN –appelés alors stimuli conditionnels (SC)– parviennent à éliciter des réponses conditionnelles (RC) comparables à celles de la RI.

Nous avons d’abord associé une direction de saccades (c’est-à-dire, vers la gauche ou vers la droite, SN1 ou SN2) à un écart de 100 ms (SI1) ou à un chevauchement de 150 ms (SI2). Nous avons ensuite introduit des essais test à gauche et à droite dans lesquels il n’y avait pas de SOA (SC1 et SC2 ; 20% des essais). Une fois l’état d’équilibre observé, nous avons effectué un retour à la ligne de base, puis inversé l’appariement de direction.

Pendant la ligne de base, nous n’avons observé aucune différence de latences entre les directions des saccades. Pendant l’entraînement (6200 essais d’appariement en moyenne), l’écart et le chevauchement (SI) ont entraîné des latences plus courtes et plus longues (RI), respectivement (les latences médianes différaient de 144 ms en moyenne ; toutes en dehors des intervalles de confiance à 98% de l’hypothèse nulle). Pour les essais test, nous avons observé des différences considérables dans les distributions des latences (RC ; c’est-à-dire, en moyenne 31 ms ; toutes les valeurs en dehors des intervalles de cofinance à 98% de l’hypothèse nulle) en fonction de l’appariement des directions (SC). Il est intéressant de noter que lors des sessions en retour en ligne de base (200 essais), la RC était légèrement maintenu pour trois des sept participants.

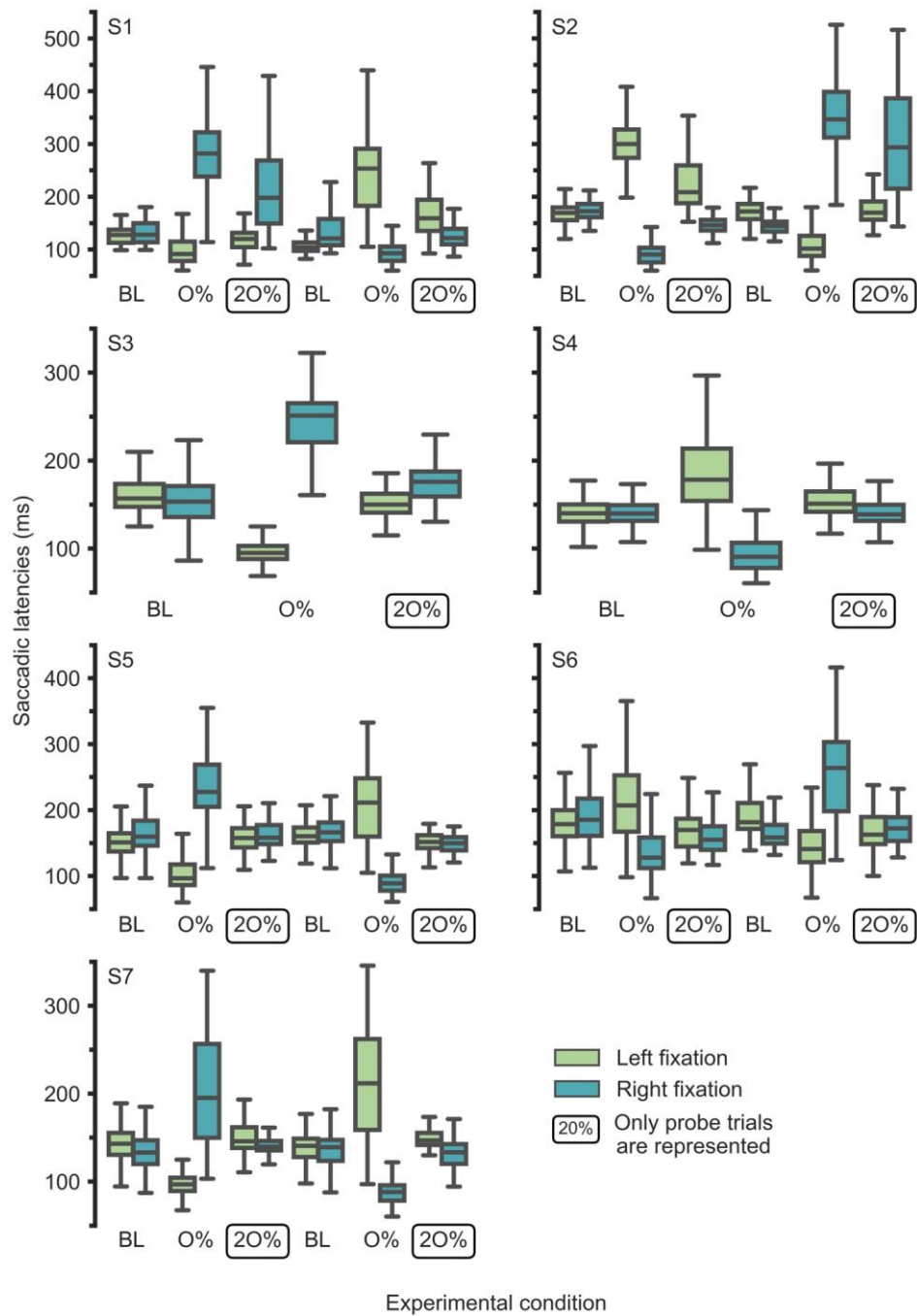


Figure 4 : Boîtes à moustaches de la distribution des latences saccadiques pour la fixation à gauche (en vert) et la fixation à droite (en bleu) en ligne de base (BL), pendant l'appariement (0%) et les essais test (20%). Notez que dans la session de test, seuls les essais test sont représentés, soit 20% des 500 essais.

Nos résultats démontrent le contrôle des latences saccadiques par la direction des saccades en utilisant un conditionnement classique. Cette étude pilote établit en outre que les contingences environnementales apprises influencent l'allocation temporelle des saccades (Vullings & Madelain, 2018).

VI. Conclusion

Environ trois fois par seconde, une décision est prise concernant le moment et le lieu où bouger les yeux, offrant ainsi de nombreuses occasions d'apprendre les régularités de l'environnement et les bénéfices d'ajuster sa politique de recherche d'information à ces propriétés. Les recherches présentées dans cette thèse démontrent que le déclenchement temporel des saccades dépend de l'état actuel de l'observateur et de l'organisation de l'environnement ; en d'autres termes, les temps de réaction saccadiques dépendent d'une relation fonctionnelle. En effet, les contingences de renforcement ont affecté considérablement les distributions des latences saccadiques : 1) le choix entre latences courtes et longues ont suivi le renforcement relatif, 2) les latences ont été expliquées par une relation coût-bénéfice, 3) les latences ont été soumises à un contrôle discriminatif et 4) des latences spécifiques ont pu être élicitées par des stimuli spécifiques grâce à un apprentissage associatif. Dans l'ensemble, cette thèse a montré que l'on peut contrôler ses latences par le biais d'une relation instrumentale.

Ce travail renforce l'impact du conditionnement instrumental et classique sur l'organisation temporelle du comportement. Nous avons montré qu'il est tout aussi possible d'allouer des saccades dans le temps comme il l'est dans l'espace, tant que ce contrôle temporelle des saccades s'appuie sur des conséquences fonctionnelles. Il est essentiel que les recherches sur le déclenchement des saccades et la décision prennent en compte l'historique d'apprentissage et les contingences environnementales. En conclusion, ce travail de thèse soutient la notion que le déclenchement des saccades et son contrôle temporel dépendent d'un mécanisme d'apprentissage général. En conséquence, nous défendons que les latences

saccadiques sont fonction des contingences environnementale et ne peuvent être limitées à un sous-produit de processus décisionnel dû à l'accumulation d'informations.