



**HAL**  
open science

# Mécanismes de prise de décision dans des environnements conflictuels: Approches comportementales, computationnelles et électrophysiologiques

Mathieu Servant

► **To cite this version:**

Mathieu Servant. Mécanismes de prise de décision dans des environnements conflictuels: Approches comportementales, computationnelles et électrophysiologiques. Neurosciences. Aix Marseille Université, 2015. Français. NNT: . tel-01446701

**HAL Id: tel-01446701**

**<https://amu.hal.science/tel-01446701>**

Submitted on 20 Feb 2017

**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.

# UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE

ECOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE

UFR SCIENCES

Laboratoire de Neurosciences Cognitives, UMR 7291, CNRS

Institut de Neurosciences de la Timone, UMR 7289, CNRS

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur

Spécialité : Neurosciences

**Mathieu SERVANT**

Mécanismes de prise de décision dans des  
environnements conflictuels:  
Approches comportementales, computationnelles et  
électrophysiologiques

Soutenue le 30/11/2015 devant le jury :

Docteur Thierry HASBROUCQ

Docteur Pascal MAMASSIAN

Professeur Laurent MADELAIN

Docteur Redmond O'CONNELL

Professeur Ronald HÜBNER

Docteur Anna MONTAGNINI

Docteur Borís BURLE

Président

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Co-Directrice de thèse

Co-Directeur de thèse

*A Paulette et Philomène*

## Résumé

La prise de décision perceptive est un processus délibératif consistant à choisir une proposition catégorielle ou un plan d'action parmi plusieurs alternatives sur la base d'information sensorielle. Elle a été modélisée à partir de la fin des années 60 par des mécanismes d'échantillonnage séquentiel (e.g., modèle de diffusion, accumulateur balistique, etc.). Selon ces modèles, l'information sensorielle est accumulée au cours du temps jusqu'à un seuil décisionnel, à partir duquel une réponse motrice est exécutée. La découverte récente de corrélats neuronaux de ces modèles fonctionnels chez le primate non humain a considérablement renforcé leur validité.

Les mécanismes neurophysiologiques d'accumulation d'information sensorielle ont été peu étudiés chez l'homme. De plus, le champ de recherche sur la prise de décision perceptive s'est largement focalisé sur des contextes expérimentaux simples et peu écologiques. Cette tendance s'est récemment inversée avec l'apparition de nouveaux modèles à échantillonnage séquentiel capturant la performance comportementale dans des tâches représentatives d'expériences de vie quotidienne, nécessitant un filtrage de l'information non pertinente. Ce travail de thèse propose un test empirique de cette nouvelle génération de modèles à partir d'études comportementales (expérience 1) et électrophysiologiques (expériences 2 et 3) chez l'homme.

La première expérience visait à déterminer si les lois chronométriques traditionnellement observées dans des tâches de choix simples restent valides dans des contextes expérimentaux plus écologiques, et si les nouveaux modèles de prise de décision peuvent expliquer ces lois. La deuxième expérience testait la dynamique d'accumulation d'information prédite par les modèles grâce à l'analyse d'activations électromyographiques infraliminaires (i.e., trop faibles pour générer une réponse mécanique). La dernière expérience étendait cette méthodologie par une analyse en densité de courant de signaux électroencéphalographiques en regard des cortex moteurs. Si ces trois études valident les hypothèses générales des nouveaux modèles de décision, elles démontrent certains problèmes architecturaux, notamment sur les liens entre accumulation d'évidence et contrôle sensori-moteur. Nous proposons une série d'extensions théoriques et computationnelles permettant d'expliquer nos observations empiriques. Ces travaux participent ainsi à la réconciliation de deux disciplines ayant longtemps évolué en parallèle: les neurosciences cognitives et la psychologie mathématique.



# Summary

A perceptual decision is a deliberative process that aims to choose a categorical proposition or course of action from a set of alternatives on the basis of available sensory information. Since the late '60s, perceptual decision-making has been modeled by sequential sampling mechanisms (e.g., drift diffusion model, ballistic accumulator, etc.). According to these models, sensory information is accumulated to some threshold level, from where the decision terminates in a choice and the response is executed. The recent discovery of neural correlates of these functional models in the non-human primate brain has reinforced their validity.

Neurophysiological studies of sensory evidence accumulation in humans are relatively scarce. Moreover, perceptual decision-making research has focused on simple and feebly ecological tasks contexts. Such tendency has recently been reversed by the release of new sequential sampling models able to capture behavioral performance in tasks representative of everyday life experiences, requiring filtering of irrelevant information. The present work tests this new generation of models through behavioral (experiment 1) and electrophysiological studies (experiments 2 and 3) in humans.

The first experiment aimed to determine whether chronometric laws traditionally observed in simple choice tasks remain valid in more ecological experimental contexts, and whether new formal decision-making models predict these laws. The second experiment used covert electromyographic response activation to test latent assumptions of the models at the single trial level. The last experiment extended this methodology with a current source density analysis of electroencephalographic signals over the motor cortices. The three studies validate general assumptions of new formal decision-making models. However, they demonstrate some architectural problems, particularly on the links between evidence accumulation and sensorimotor control. We propose some theoretical and computational extensions able to explain our empirical findings. This work thus contributes to a nascent field, model-based cognitive neuroscience, defined by a reciprocal relationship between cognitive neuroscience and behavioral mathematical modeling.

# Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes directeurs de thèse, Anna Montagnini et Borís Burle, pour leur encadrement de qualité, l'autonomie qu'ils m'ont laissée, et leurs immenses qualités humaines. En espérant avoir appris à dompter "les montagnes russes".

Je remercie chaleureusement les membres du jury qui ont accepté d'évaluer mon travail.

Ce travail de thèse a été réalisé au sein du Laboratoire de Neurosciences Cognitives, dans un cadre scientifique et humain remarquable. Je remercie Bruno Poucet, directeur de ce laboratoire, pour sa bienveillance.

Un grand merci à tous les membres de l'équipe ACDC, et en particulier à son directeur Thierry Hasbroucq. Ce travail n'aurait pas été aussi abouti sans nos discussions théoriques. C'est avec une certaine émotion que j'ai rédigé une nouvelle taxonomie des effets d'interférence, 25 ans après la tienne.

Je remercie Corey Nathan White, grâce à qui la modélisation est devenue un plaisir, et non plus une souffrance.

Tout mon amour pour Nadia, ma sœur Chloé ainsi que mes parents, pour l'affection et le soutien apportés au cours de cette thèse.

Je remercie tous les chercheurs ayant contribué de près ou de loin à ce travail: Roger Ratcliff, Ronald Hübner, Corey White, Eric-Jan Wagenmakers, Birte Fortsmann, Scott Brown, Bram Zandbelt, Michael Shadlen, Carlos Brody, Xiao-Jing Wang, Braden Purcell, Jeffrey Schall, et Gordon Logan.

J'exprime ma gratitude envers les ITAs, Didier Louber et Simon Moré, pour avoir participé à l'élaboration des expériences; notre secrétaire Luciana, pour avoir rattrapé mes nombreuses bourdes administratives. Merci aux étudiants et amis du laboratoire; Laure et Christina en particulier, pour m'avoir supporté.

J'ai une enfin une pensée pour mes professeurs de violon: "la souris", Raphaël Chenot, Francis Duroy, Kazimierz Olechowski, Boris Garlitsky, Annick Roussin, et Jean-Luc Borsarello, qui m'ont enseigné la rigueur.

# Table des matières

<i>1 Introduction générale</i> .....	<i>1</i>
1.1 <i>De la perception à la décision</i> .....	<i>3</i>
1.1.1 <i>Perception du mouvement et enregistrements unitaires chez le singe</i> .....	<i>3</i>
1.1.2 <i>Evidence sensorielle et théorie de la détection du signal</i> .....	<i>6</i>
1.2 <i>Mécanismes d'accumulation d'évidence</i> .....	<i>9</i>
1.2.1 <i>Principes statistiques de l'analyse séquentielle</i> .....	<i>9</i>
1.2.2 <i>Modèle de diffusion</i> .....	<i>11</i>
1.2.3 <i>Accumulateurs neuronaux dans la tâche RDK</i> .....	<i>24</i>
1.2.4 <i>Accumulateurs neuronaux et logarithme du ratio de vraisemblance</i> .....	<i>29</i>
1.2.5 <i>Accumulateurs neuronaux et confiance en la décision</i> .....	<i>33</i>
1.2.6 <i>Accumulation d'évidence et encodage sensoriel</i> .....	<i>36</i>
1.2.7 <i>Accumulation d'évidence et système moteur</i> .....	<i>38</i>
1.3 <i>Généralisation au delà du RDK</i> .....	<i>45</i>
1.3.1 <i>Discrimination vibrotactile</i> .....	<i>45</i>
1.3.2 <i>Recherche visuelle</i> .....	<i>47</i>
1.3.3 <i>E pluribus unum</i> .....	<i>50</i>
1.3.4 <i>Mécanismes neuronaux d'accumulation d'évidence chez l'homme</i> .....	<i>52</i>
1.4 <i>Décisions perceptives et contrôle cognitif</i> .....	<i>57</i>
1.4.1 <i>Paradigme du conflit et modèles de double route</i> .....	<i>58</i>
1.4.2 <i>Faiblesses et extensions du modèle de diffusion</i> .....	<i>61</i>
1.4.3 <i>Questions scientifiques</i> .....	<i>68</i>
<i>2 Conflict tasks and the diffusion framework: Insight in model constraints based on psychological laws</i> .....	<i>72</i>
<i>3 Using covert response activation to test latent assumptions of formal decision-making models in humans</i> .....	<i>108</i>
<i>4 Exploring decision-making dynamics in conflict tasks: a model-based cognitive neuroscience study in humans</i> .....	<i>129</i>
<i>5 Discussion générale</i> .....	<i>191</i>
5.1 <i>Vers une nouvelle taxonomie des tâches de conflit inspirée par le couplage entre modèles computationnels et neurophysiologie</i> .....	<i>191</i>
5.1.1 <i>Tâche de Simon</i> .....	<i>191</i>
5.1.2 <i>Tâche d'Eriksen flanker</i> .....	<i>196</i>
5.1.3 <i>Autres tâches de conflit</i> .....	<i>198</i>

5.2	<i>Prise de décision et exécution motrice: une histoire de confiance?</i>	199
5.2.1	<i>Transformation continue, transmission hybride</i>	199
5.2.2	<i>Mécanisme(s) régulant la transmission hybride</i>	199
5.3	<i>Mimétisme entre modèles computationnels: le rôle de la neurophysiologie</i>	206
5.4	<i>Mécanismes neuronaux d'accumulation d'évidence: un artefact de moyennage?</i>	208
5.5	<i>Perspectives, travaux futurs et applications</i>	211
5.5.1	<i>N-40 et CPP: autres marqueurs électrophysiologiques du processus décisionnel?</i>	211
5.5.2	<i>Application des nouvelles extensions du DDM au développement</i>	217
5.5.3	<i>Application des nouvelles extensions du DDM à la clinique</i>	219

## Publications

Burle, B., Spieser, L., Servant, M., & Hasbroucq, T. (2014). Distributional reaction time properties in the Eriksen task: marked differences or hidden similarities with the Simon task? *Psychon Bull Rev*, 21(4), 1003-1010. doi: 10.3758/s13423-013-0561-6

Servant, M., Montagnini, A., & Burle, B. (2014). Conflict tasks and the diffusion framework: Insight in model constraints based on psychological laws. *Cogn Psychol*, 72, 162-195. doi: 10.1016/j.cogpsych.2014.03.002

Servant, M., White, C. N., Montagnini, A., & Burle, B. (2015). Using covert response activation to test latent assumptions of formal decision-making models in humans. *J Neurosci*, 35(28), 10371-10385. doi:10.1523/jneurosci.0078-15.2015

Servant, M., White, C. N., Montagnini, A., & Burle, B. (submitted). Exploring decision-making dynamics in the Simon task: a model-based cognitive neuroscience study in humans.

Servant, M., Montagnini, A., Hasbroucq, T., & Burle, B. (submitted). A psychophysiological test of the activation-suppression model for conflict tasks.

Spieser, L., Servant, M., Hasbroucq, T., & Burle, B. (submitted). Beyond decision! Motor contribution to speed-accuracy trade-off in decision making.

## Awards

2015 **Early career publication award**, European Society for Cognitive Psychology. Best paper accepted for publication in 2014 " Conflict tasks and the diffusion framework: Insight in model constraints based on psychological laws".

# 1 Introduction générale

*"A common engine for decision making could be one that drives the system from a state of ambiguity toward a discrete state that defines the outcome"*

(Freedman & Assad, 2011, p. 143)

Une décision est un processus délibératif qui résulte en un choix. Ce choix peut être une proposition catégorielle, un plan d'action, ou encore un engagement dans une nouvelle décision. La prise de décision est centrale à toute activité humaine et requiert des traitements sur une échelle de temps beaucoup plus longue et flexible que celle imposée par les événements neurocellulaires. Alors que ces événements ont une durée relativement fixe de l'ordre de la milliseconde ou moins (e.g., ouverture d'un canal ionique), le processus décisionnel peut durer plusieurs secondes, jours, voire même plusieurs années. Sa caractéristique principale, comme la plupart des fonctions dites "cognitives" (e.g., mémoire de travail, planification, raisonnement etc.) est une liberté par rapport à l'immédiat<sup>1</sup> (*freedom from immediacy*; Shadlen & Gold, 2004). En ce sens, la prise de décision diffère des fluctuations transitoires des traitements sensoriels et des demandes en temps réel requises par le contrôle moteur.

Les mécanismes neuronaux supportant l'activité décisionnelle doivent être capables de prendre en compte différentes sources d'information (e.g., sensorielles, mnésiques, sociales), pondérer ces informations en fonction des attentes et des coûts/bénéfices associés à chaque choix possible, appliquer des stratégies en accord avec les buts (e.g., régulation de l'échange vitesse/précision), évaluer le temps qui passe et les coûts associés pour imposer des délais décisionnels, etc. Ce travail de thèse a pour but de mieux comprendre les mécanismes cognitifs et neuronaux supportant une forme de décision humaine d'apparence très simple, celle qui applique un jugement sur de l'information sensorielle pour aboutir à un plan d'action; par exemple, déterminer la couleur d'un feu tricolore et associer la réponse appropriée (e.g., appuyer sur la pédale de frein si le feu est rouge). Ces décisions sont dites "perceptives", bien qu'une ambiguïté existe. Logiquement, les traitements conduisant à appuyer sur la pédale de frein devraient impliquer une décision perceptive dans un premier temps (déterminer la couleur du feu) puis une décision motrice (sachant la couleur du feu, quel plan d'action dois-je accomplir?). L'existence d'une dissociation entre décisions perceptives et motrices a été

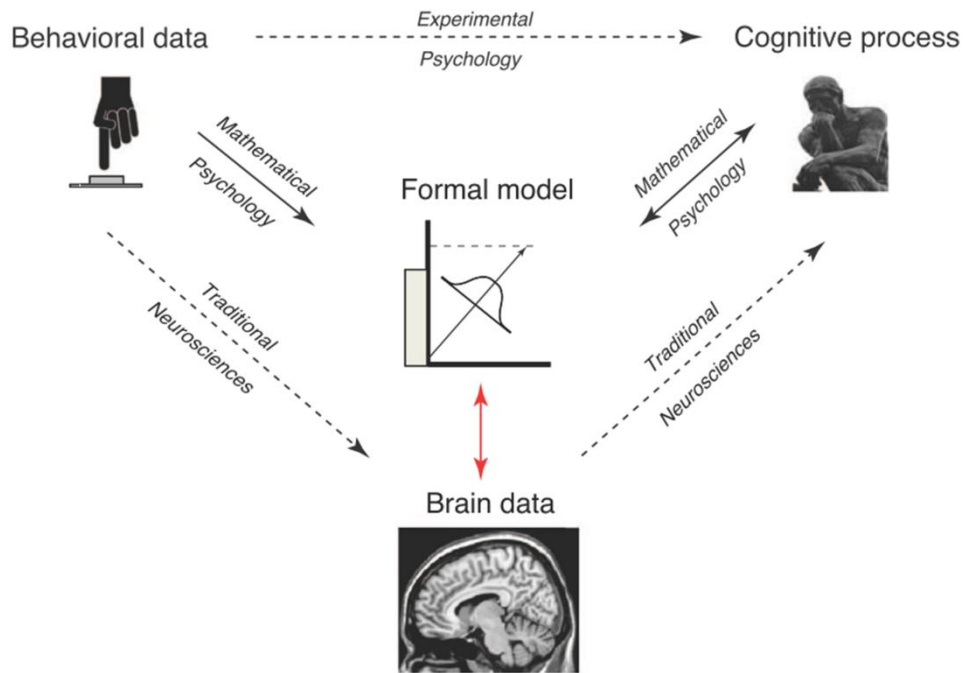
---

<sup>1</sup> Par exemple, la mémoire injecte du passé et la planification du futur.

continuellement débattue (e.g., Bennur & Gold, 2011; Donders, 1868; Filimon, Philiastides, Nelson, Kloosterman, & Heekeren, 2013; McClelland, 1979; Schall, 2013; Selen, Shadlen, & Wolpert, 2012; Shadlen, Kiani, Hanks, & Churchland, 2008; Sanders, 1990; Sternberg, 1969; Townsend, 1976, 1990) et sera l'une des questions centrales de cette thèse.

Dans la mesure où notre travail focalise sur des décisions basées uniquement sur des informations sensorielles, sa portée scientifique paraît relativement réduite. Pourtant, comme de nombreux chercheurs du domaine, nous pensons que les mécanismes cognitifs et neuronaux supportant les décisions perceptives sont généraux à toute forme d'activité décisionnelle. Plus généralement, ces mécanismes pourraient former les pierres angulaires d'autres fonctions cognitives qui n'ont, en apparence, aucune connexion avec la prise de décision (Gold & Shadlen, 2007; Shadlen & Gold, 2004), et fournir des éléments critiques pour la compréhension et le remaniement de certains troubles neurologiques ou psychiatriques (Shadlen & Kiani, 2013).

Une force majeure du champ de recherche sur la prise de décision provient de la symbiose entre les trois disciplines qui étudient la cognition: la psychologie expérimentale, la psychologie mathématique et les neurosciences cognitives (e.g., Forstmann, Wagenmakers, Eichele, Brown, & Serences, 2011; Gold & Shadlen, 2007; Purcell et al., 2010; Purcell, Schall, Logan, & Palmeri, 2012; White, Mumford, & Poldrack, 2012; Zandbelt, Purcell, Palmeri, Logan, & Schall, 2014). Ces disciplines partagent un même objectif (la compréhension des processus cognitifs) mais avec des méthodes d'investigation différentes: les psychologues expérimentaux utilisent des données comportementales, les psychologues mathématiciens élaborent des modèles formels et les neuroscientifiques utilisent des mesures de l'activité cérébrale. Corrado et Doya (2007; voir aussi Forstmann et al., 2011) ont argumenté que les modèles formels permettent d'unifier les trois disciplines en créant un lien entre données comportementales/cérébrales et estimations hypothétiques de processus cognitifs (*model-in-the-middle paradigm*; Figure 1). Ces processus cognitifs sont fondamentalement latents et ne peuvent qu'être inférés. Nos recherches reposeront sur ce paradigme du modèle-au-milieu. L'utilisation de ce paradigme a toutefois un coût: elle demande des compétences techniques dans les trois disciplines, et une démarche épistémologique résolument intégrative. Cette démarche reflète mon parcours universitaire de la psychologie expérimentale et mathématique aux neurosciences, et ma volonté d'intégrer différents niveaux d'analyse.



**Figure 1.** Paradigme du modèle-au-milieu (d'après Forstmann et al., 2011). Les modèles formels de la cognition unissent la psychologie expérimentale et mathématique avec les neurosciences cognitives. La flèche rouge bidirectionnelle représente un lien particulier entre les données cérébrales et les modèles mathématiques de la cognition. Ce lien qui fait débat (e.g., O'Reilly & Mars, 2011) est à l'origine d'une sous-discipline nouvelle appelée neurosciences cognitives basées sur les modèles (*model-based cognitive neuroscience*; Forstmann et al., 2011).

Cette introduction générale vise à exposer l'état des recherches scientifiques sur la prise de décision perceptive, desquelles émergeront plusieurs questions centrales à nos travaux. Dans la mesure où ce champ de recherche est dominé par des neuroscientifiques (Newsome, Shadlen, Kiani, Gold, Schall, Romo, etc.), nous l'introduisons par la porte des neurosciences. Toutefois, les interactions entre les découvertes neuroscientifiques et celles provenant de la psychologie expérimentale et mathématique seront illustrées aussi souvent que possible. La porte s'ouvre: nous sommes dans le laboratoire de William Newsome aux Etats-Unis, à la fin des années 1980.

## 1.1 De la perception à la décision

### 1.1.1 Perception du mouvement et enregistrements unitaires chez le singe

Newsome, Britten, et Movshon (1989) ont enregistré simultanément l'activité de neurones sensoriels du cortex visuel et les jugements psychophysiques de singes réalisant une

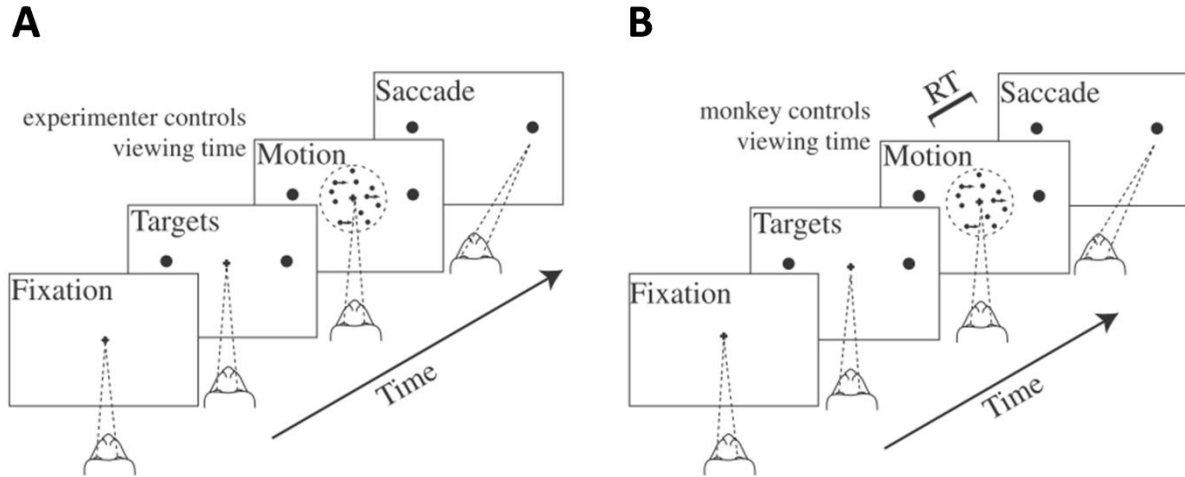


tâche de discrimination de mouvement à deux alternatives. Cette tâche, connue sous le nom du stimulus qu'elle utilise (kinématogramme aléatoire de points, *random dot kinematogram* RDK; Figure 2A), consiste en une présentation d'un champ de points en mouvement pendant une durée limitée (deux secondes dans cette étude). Pour chaque essai, un pourcentage de points contrôlé par l'expérimentateur se dirige dans la direction  $d_1$  ou la direction  $d_2$ , le reste des points étant en mouvement aléatoire. Considérons  $d_1$  = droite et  $d_2$  = gauche. Le singe doit déterminer si les points se dirigent vers la droite ou vers la gauche, et communique sa décision à la fin de la présentation du stimulus par une saccade vers une cible lumineuse située à droite (si le choix est "mouvement des points vers la droite") ou à gauche (si le choix est "mouvement des points vers la gauche") du stimulus. Il ne connaît pas à l'avance la direction et le pourcentage de points se déplaçant de manière cohérente vers  $d_1$  ou  $d_2$ . Ce pourcentage de cohérence détermine la difficulté de la décision perceptive. Chaque point en mouvement apparaît pendant une durée très brève. Ainsi, la décision dépend de l'évaluation du mouvement global à travers tous les points et à travers le temps. Newsome et al. (1989) ont enregistré l'activité de neurones situés dans MT/V5, une zone du cortex visuel extrastrié dont la plupart des neurones répondent à des stimulations en mouvement. Les courbes d'accord<sup>2</sup> de ces neurones montrent une sélectivité à une direction et vitesse de mouvement données (Dubner & Zeki, 1971). Newsome et collègues ont montré que la sensibilité de ces neurones (i.e., leur ratio signal/bruit en fonction du pourcentage de cohérence) était similaire à celle des jugements psychophysiques du singe. Dans une tâche similaire, Britten et al. (1992) ont établi que les réponses des neurones dans MT pouvaient expliquer à la fois la forme de la fonction psychométrique (reliant la précision des réponses du singe au pourcentage de cohérence) et le seuil différentiel de perception du mouvement. Dans une ré-analyse des deux jeux de données précédents, Britten, Newsome, Shadlen, Celebrini et Movshon (1996) ont mis en évidence une relation entre réponses des neurones de MT et jugements psychophysiques qui ne dépend pas seulement des effets de stimulations visuelles: pour un même niveau de cohérence, la variabilité des réponses neuronales à travers les essais était significativement corrélée avec le choix des primates. En d'autres termes, plus le taux de décharge d'un neurone sélectif pour une direction de mouvement était important, plus la probabilité d'un choix en faveur de cette direction était importante. Ces trois études sont toutefois de nature corrélationnelle et ne démontrent pas un lien causal entre taux de décharge des neurones de MT et processus décisionnel. Pour démontrer cette causalité, Salzman,

---

<sup>2</sup> Une courbe d'accord d'un neurone représente la variation de son taux de décharge en fonction de la qualité de la stimulation sensorielle.

Murasugi, Britten et Newsome (1992) ont microstimulé des neurones MT sélectifs pour une direction de mouvement. La microstimulation biaisait les jugements des singes en faveur de cette direction.



**Figure 2.** Tâche de perception du mouvement utilisée pour étudier les processus décisionnels chez le singe (d'après Shadlen & Gold, 2004). Le singe doit décider si les points se dirigent globalement dans la direction  $d_1$  ou la direction  $d_2$  (ici  $d_1$  = droite et  $d_2$  = gauche). La difficulté de la tâche est manipulée en variant le pourcentage de points se déplaçant de manière cohérente vers la gauche ou vers la droite (le reste des points étant en mouvement aléatoire). Le singe doit maintenir son regard sur une croix de fixation centrale jusqu'à sa réponse. Il est récompensé (attribution d'un jus de fruit) lorsque sa décision est correcte. **A)** Version interrogative: la durée du kinématogramme de points est contrôlée par l'expérimentateur. Le singe communique sa décision par une saccade vers une des deux cibles à la fin de la présentation du stimulus. **B)** Version à réponse libre: la durée du kinématogramme de points est contrôlée par le singe, qui produit une saccade dès que sa décision est prise. Cette version de la tâche autorise l'enregistrement du temps de réaction.

Plus récemment, Ditterich, Mazurek et Shadlen (2003) ont répliqué ce résultat dans une version à réponse libre de la tâche RDK (Figure 2B). Dans cette version, les singes doivent produire une saccade vers la cible appropriée dès que leur décision est prise. Le stimulus disparaît lorsque la saccade est produite, et une récompense est attribuée pour chaque choix correct. Au delà de la précision des réponses, cette tâche permet l'enregistrement du temps de réaction (TR), défini comme la latence entre l'apparition du stimulus et le début de la saccade. Ditterich et al. (2003) ont montré que la microstimulation de neurones de MT sélectifs pour une direction biaisait et accélérail le choix du singe en faveur de cette direction. De manière intéressante, dans les essais où les singes choisissaient la direction opposée à celle préférée par les neurones microstimulés, le TR était plus lent par rapport aux essais contrôles (sans microstimulation). Ce dernier résultat indique que les neurones sélectifs à une direction de

mouvement participent au processus décisionnel même lorsque la décision aboutit à un choix de direction opposé. En d'autres termes, une évidence sensorielle en faveur d'une réponse semble représenter une évidence *contre* la réponse alternative. Ces résultats valident une hypothèse formulée par Newsome et al. (1989): la *différence* entre les décharges de neurones de MT présentant des préférences directionnelles opposées est à la base d'une variable de décision dans la tâche RDK. Cette comparaison n'est probablement pas calculée dans MT mais plutôt dans des structures en aval. Ditterich et al. (2003) ont argumenté que les interactions inhibitrices entre neurones de MT sont beaucoup trop faibles pour expliquer l'effet relativement symétrique de la microstimulation sur les décisions des singes en faveur ou opposées à la direction préférée par les neurones stimulés.

### 1.1.2 *Evidence sensorielle et théorie de la détection du signal*

La relation entre le taux de décharges des neurones de MT et les données psychophysiques dans la tâche RDK a été initialement interprétée dans le cadre de la théorie de la détection du signal (*signal detection theory* SDT; Green & Swets, 1966). L'application de la SDT à la perception spécifie comment une observation bruitée conduit à un choix binaire de type oui/non, catégorie A/B, etc. Selon la SDT, un décideur obtient une observation appelée évidence  $e$  dérivée à partir d'une stimulation sensorielle  $h_1$  (e.g., mouvement de points vers la droite) ou  $h_2$  (e.g., mouvement de points vers la gauche).  $e$  peut être conçue comme la quantité de potentiels d'action émise par un neurone ou un groupe de neurones en réponse à la stimulation, ou bien une quantité dérivée. Dans la mesure où les stimulations physiques et décharges neuronales sont bruitées,  $e$  est une variable aléatoire suivant une distribution dont les paramètres (e.g., moyenne, variance) sont contraints par  $h_1$  ou  $h_2$ . Ces distributions représentent les probabilités conditionnelles  $P(e|h_1)$  et  $P(e|h_2)$  appelées vraisemblances (*likelihoods*). Contrairement à la plupart des méthodes statistiques (e.g., Fisher, 1925), le but de la SDT n'est pas de déterminer si les paramètres de ces distributions sont différents mais plutôt de décider quelle stimulation sensorielle  $h_1$  ou  $h_2$  a généré l'évidence  $e$  (Figure 3). Cette décision peut donc être accomplie en calculant le ratio des vraisemblances (*likelihood ratio* LR), qui décrit la probabilité d'obtenir  $e$  si  $h_1$  était vraie relativement à la probabilité d'obtenir  $e$  si  $h_2$  était vraie:

$$LR(e) = \frac{P(e|h_1)}{P(e|h_2)} \quad (1)$$

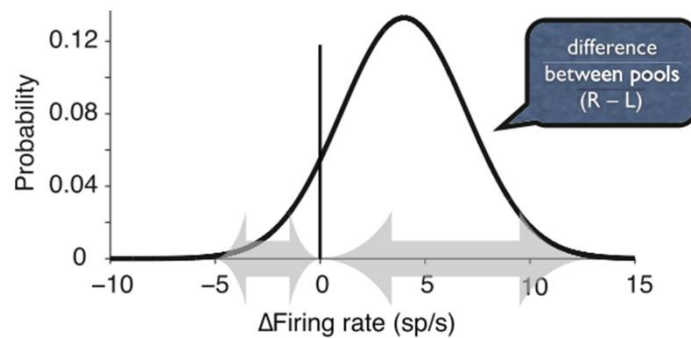
Une règle de décision est appliquée à ce ratio pour produire un choix, par exemple choisir la stimulation sensorielle  $h_1$  si  $LR(e) \geq a$  où le critère  $a$  est une constante. Différents buts peuvent être atteints en utilisant différentes valeurs de  $a$  (Green & Swets, 1966). Par exemple, si les deux alternatives sont *a priori* équiprobables, et que le but de l'observateur est de maximiser la probabilité d'obtenir une réponse correcte, alors  $a$  doit être fixé à 1. Si les deux alternatives ne sont pas équiprobables, alors la règle de décision optimale est de choisir  $h_1$  si

$$LR(e) > \frac{P(h_2)}{P(h_1)} \quad (2)$$

où  $P(h_1)$  et  $P(h_2)$  représentent les probabilités à priori (*priors*) des deux stimulations sensorielles possibles. La SDT offre donc un cadre théorique suffisamment flexible pour former des décisions qui incorporent les connaissances a priori, l'évidence ainsi que les buts. Toutefois, l'équation (1) pose un challenge pour le neuroscientifique. Pour réaliser une décision, le cerveau doit connaître l'information représentée par les distributions  $P(e|h_1)$  et  $P(e|h_2)$ . En d'autres termes, le cerveau doit connaître la distribution des taux de décharge d'un neurone (ou groupe de neurones) sous les deux hypothèses  $h_1$  et  $h_2$ . De plus, il doit prendre en compte une grande variété de conditions pouvant affecter ces taux de décharge, comme des variations de stimulus (e.g., modulation de la vitesse de mouvement des points) ou d'excitabilité corticale, ce qui paraît irréaliste. Cependant, n'importe quelle expression monotoniquement reliée au LR peut servir de variable de décision (Green & Swets, 1966). Gold et Shadlen (2001) ont montré qu'une simple différence entre des réponses neuronales favorisant les alternatives opposées était proportionnelle au logarithme du ratio des vraisemblances. Supposons que les réponses neuronales sous  $h_1$  et  $h_2$  suivent une distribution normale de moyenne  $\mu_1 > \mu_2$  et écart-type  $\sigma_1 = \sigma_2$ . Replaçons-nous dans le contexte des études de Newsome et collaborateurs précédemment exposées et considérons deux neurones de MT dont l'activité est enregistrée. Le premier neurone répond sélectivement à un mouvement vers la droite, le second est sélectif pour un mouvement vers la gauche. A la suite de la présentation d'un kinématogramme de points dans un essai donné, la réponse neuronale du premier neurone est donnée par  $x$  (en potentiels d'action/seconde), celle du second neurone est donnée par  $y$ . Il en suit l'égalité:

$$\log(LR(e)) = \frac{\mu_1 - \mu_2}{\sigma^2} (x - y) \quad (3)$$

Pour décider si l'évidence sensorielle a été générée par  $h_1$  (mouvement de points vers la droite) ou  $h_2$  (mouvement de points vers la gauche), le cerveau doit uniquement connaître le signe de la différence  $x-y$ . Une différence positive implique que  $h_1$  est plus probable, une différence négative implique que  $h_2$  est plus probable (Figure 3). Bien que l'égalité (3) contienne les termes  $\mu_1$ ,  $\mu_2$ , et  $\sigma$ , ces termes affectent uniquement un facteur d'échelle, et ne peuvent pas influencer la décision. Gold et Shadlen (2001) ont démontré que l'égalité (3) est valide sous un grand nombre de conditions. Par exemple, l'égalité est vérifiée si les taux de décharge des neurones sous  $h_1$  et  $h_2$  suivent une loi de Poisson ou une loi exponentielle. Ce résultat offre une convergence entre la SDT et les observations de Ditterich et al. (2003) exposées dans la section précédente.



**Figure 3.** Application de la théorie de la détection du signal à la tâche RDK (d'après Shadlen & Kiani, 2013). Un kinématogramme de points génère des décharges neuronales dans MT favorisant la direction droite ou la direction gauche. La différence entre ces décharges forme une variable de décision proportionnelle au ratio des vraisemblances. En considérant que l'activité neuronale favorisant la réponse gauche est retranchée à celle favorisant la réponse droite, la règle de décision est de choisir la direction droite si le signe de la différence est positif et la direction gauche si le signe est négatif.

Le processus de décision perceptive requièrerait ainsi au moins deux étapes de traitement neuronal: (i) une représentation sensorielle des caractéristiques du stimulus et (ii) la formation d'une variable de décision à partir d'une comparaison des réponses neuronales issues de (i). Les neurones de MT semblent supporter la première étape de traitement. Toutefois, la réponse des neurones de MT est typiquement momentanée et suit les fluctuations des stimulations visuelles (Britten et al., 1996; Britten et al., 1992; Newsome et al., 1989). Ainsi, ces réponses ne peuvent supporter la principale caractéristique d'une décision, la liberté par rapport à l'immédiat. Formulé différemment, ces réponses ne semblent pas pouvoir implémenter un modèle efficace de *la durée* d'une décision. Le même problème s'applique à la SDT. Alors

que cette théorie explique le choix d'un observateur, elle ne peut expliquer la durée de la décision (e.g., Link, 1992; Vickers & Smith, 1985). Il s'agit d'un écueil important qui a motivé une extension théorique fondamentale de la SDT, l'analyse séquentielle (Laming, 1968; Ratcliff, 1978; Stone, 1960; Wald, 1947).

## 1.2 Mécanismes d'accumulation d'évidence

### 1.2.1 Principes statistiques de l'analyse séquentielle

L'analyse séquentielle est une extension naturelle de la SDT qui prend en compte l'observation de multiples échantillons d'évidence sensorielle  $e_1, e_2, \dots, e_n$  à travers le temps. Dans ce contexte, le ratio des vraisemblances doit être mis à jour à chaque nouvelle observation. Sous l'hypothèse (simplificatrice) que tous les échantillons d'évidence  $e_1, e_2, \dots, e_n$  sont indépendants, le ratio des vraisemblances devient:

$$LR(e) = \frac{P(e_1, e_2, \dots, e_n | h_1)}{P(e_1, e_2, \dots, e_n | h_2)} = \prod_{i=1}^n \frac{P(e_i | h_1)}{P(e_i | h_2)} \quad (4)$$

Dans le contexte de la version interrogative (Figure 1A) de la tâche RDK où l'observateur dispose d'un nombre fixe d'échantillons d'évidence contrôlé par l'expérimentateur (ce type de tâche de décision est communément appelé *paradigme d'interrogation*; e.g., Bogacz, Brown, Moehlis, Holmes, & Cohen, 2006), le critère de décision "choisir  $h_1$  si  $LR \geq a = 1$ " maximise la probabilité d'obtenir une réponse correcte (sans contrainte sur le pourcentage de réponses correctes; Neyman & Pearson, 1933). Dans la version à réponse libre de la tâche RDK, l'observateur doit lui-même déterminer le nombre d'échantillons d'évidence nécessaire pour réaliser sa décision. La stratégie optimale dans ce type de tâche (*paradigme à réponse libre ou paradigme de TR de choix*) est donc celle qui permet de minimiser le TR pour un niveau de précision donnée. Cette stratégie est donnée par le test du ratio de probabilité séquentiel (*sequential probability ratio test* SPRT; Wald, 1947; Wald & Wolfowitz, 1948). Ici, la variable de décision est celle donnée par l'équation (4), mais la règle de décision implique deux critères  $a_1$  et  $a_2$  ( $a_1 > a_2$ ) représentant chacune des deux alternatives. Ces critères sont communément appelés "seuils" (*thresholds*) ou "barrières" (*bounds*). La prise en compte de nouveaux échantillons d'évidence continue jusqu'au franchissement d'un des deux seuils:

$$a_2 < LR(e) = \prod_{i=1}^n \frac{P(e_i | h_1)}{P(e_i | h_2)} < a_1 \quad (5)$$

En prenant le logarithme de l'équation (5), le processus de décision peut être reformulé comme une simple addition:

$$\log(a_2) < \log(LR(e)) = \sum_{i=1}^n \log\left(\frac{P(e_i | h_1)}{P(e_i | h_2)}\right) < \log(a_1) \quad (6)$$

Le processus de décision devient alors une accumulation d'évidence sensorielle où l'évidence accumulée à chaque pas de temps est le logarithme du ratio des vraisemblances, quantité monotoniquement reliée à une simple différence entre des réponses neuronales favorisant les alternatives opposées (Gold & Shadlen, 2001). L'évolution temporelle du logarithme du ratio des vraisemblances peut alors être décrite comme une variable de décision discrète  $X(t)$  commençant à  $X(0) = 0$  et mise à jour à chaque pas de temps/évidence sensorielle selon

$$X^i = X^{i-1} + \log\left(\frac{P(e_i | h_1)}{P(e_i | h_2)}\right) \quad (7)$$

Ainsi, une évidence en faveur de  $h_1$  ajoute une valeur positive à  $X$  alors qu'une évidence en faveur de  $h_2$  ajoute une valeur négative. Rappelons que chaque échantillon d'évidence sensorielle  $e_i$  est fondamentalement bruité; la trajectoire de  $X(t)$  est donc similaire à une marche aléatoire (*random walk*) unidimensionnelle délimitée par un seuil négatif ( $a_2$ ) et un seuil positif ( $a_1$ ). L'hypothèse  $h_1$  est choisie si  $X(t)$  franchit le seuil  $a_1$ , l'hypothèse  $h_2$  est choisie si  $X(t)$  franchit  $a_2$ . Dans la limite de pas de temps infiniment petits (i.e., échantillonnage continu d'évidence), le SPRT converge vers un modèle de diffusion (*drift diffusion model* DDM; Ratcliff, 1978)<sup>3</sup>.

---

<sup>3</sup> Les méthodes communes de simulation du DDM imposent une discrétisation des pas de temps et donc une approximation du modèle (e.g., Ratcliff & Turlinckx, 2002; voir Annexe 1).

## 1.2.2 Modèle de diffusion

### 1.2.2.1 Définition

La limite continue sur le SPRT définit la forme la plus élémentaire du DDM (Bogacz et al., 2006; Laming, 1968; Ratcliff, 1978; Stone, 1960). Si les deux alternatives sont *a priori* équiprobables, la variable de décision continue  $x(t)$  accumule la différence d'évidence en faveur de chaque alternative selon

$$dx = vdt + sdW, \quad x(0) = 0 \quad (8)$$

où  $dx$  représente l'évolution de  $x$  sur un intervalle de temps  $dt$  infiniment petit. Cette évolution s'opère suivant une composante déterministe ( $vdt$ ) et une composante stochastique ( $sdW$ ). La composante déterministe ( $vdt$ ) représente l'incrément moyen d'évidence supportant le choix correct par intervalle de temps  $dt$ . Le paramètre  $v$  est ainsi appelé taux de dérive (*drift rate*). La composante stochastique ( $sdW$ ) représente du bruit blanc issu d'une distribution Gaussienne de moyenne 0 et variance  $s^2dt$  ( $dW$  est proportionnel à  $N(0, 1) \cdot \sqrt{dt}$ ). Le paramètre  $s$  représente le coefficient de diffusion, c'est à dire l'amplitude du bruit<sup>4</sup>. Ce paramètre sert de paramètre d'échelle (*scaling parameter*), et a traditionnellement été fixé à  $s = 0.1$  (e.g., Ratcliff & McKoon, 2008; Ratcliff & Smith, 2004). Si  $s$  est multiplié par  $y$ , il est possible d'obtenir des prédictions du modèle similaires si les autres paramètres sont multipliés par  $y$ . Le choix du coefficient de diffusion comme paramètre d'échelle est purement arbitraire. Même s'il a été critiqué (Donkin, Brown, & Heathcote, 2009), ce choix est largement adopté par la communauté scientifique.

En négligeant les effets des seuils, les solutions de l'équation différentielle (8) sont distribuées de manière Gaussienne avec une densité de probabilité  $p(x(t)) = N(vt, s\sqrt{dt})$  (Gardiner, 1985). Lorsque les seuils  $a_1$  et  $a_2$  sont imposés sur l'équation (8), une non-linéarité est induite. Les temps de décision (TD) prédits ont une distribution dont le coefficient d'asymétrie est positif (Figure 4B), similaire à la forme des distributions de TR typiquement

---

<sup>4</sup> La propagation de la densité de probabilité de la variable de décision  $x$  en fonction du temps  $t$  est décrite par l'équation de Fokker Planck:

$$\frac{\partial p(x,t)}{\partial t} = \left[ -\frac{\partial}{\partial x} v(x,t) + \frac{\partial^2}{\partial x^2} s(x,t) \right] p(x,t) \quad (9)$$

où  $v(x,t)$  et  $s(x,t)$  représentent respectivement le taux de dérive et le coefficient de diffusion à chaque pas de temps.



observée (e.g., Luce, 1986; Ratcliff, 2013; Ratcliff & Smith, 2004). Définissons  $a_1$  comme le seuil décisionnel associé à la réponse correcte et  $a_2$  celui associé à la réponse incorrecte. Si les deux alternatives sont équiprobables,  $a_1$  et  $a_2$  sont symétriques autour de 0<sup>5</sup> (Figure 4A), et les TD prédits sont similaires pour les choix  $h_1$  et  $h_2$  (Feller, 1968; Figure 4B). Le TD moyen et taux d'erreur (TE) prédits par le DDM peuvent alors être exprimés en fonction des paramètres  $a$  (seuil décisionnel),  $v$  (taux de dérive), et  $s$  (coefficient de diffusion), il s'agit des solutions du problème de premier franchissement (*first passage problem*; Feller, 1968; Ratcliff, 1978):

$$\overline{TD} = \frac{a}{v} \tanh\left(\frac{va}{s^2}\right) \quad (10)$$

$$TE = \frac{1}{1 + e^{2va/s^2}} \quad (11)$$

Les latences des processus non-décisionnels sont regroupées au sein d'un unique paramètre  $Ter$ . Ainsi le TR moyen prédit par le DDM est:

$$\overline{TR} = \frac{a}{v} \tanh\left(\frac{va}{s^2}\right) + Ter \quad (12)$$

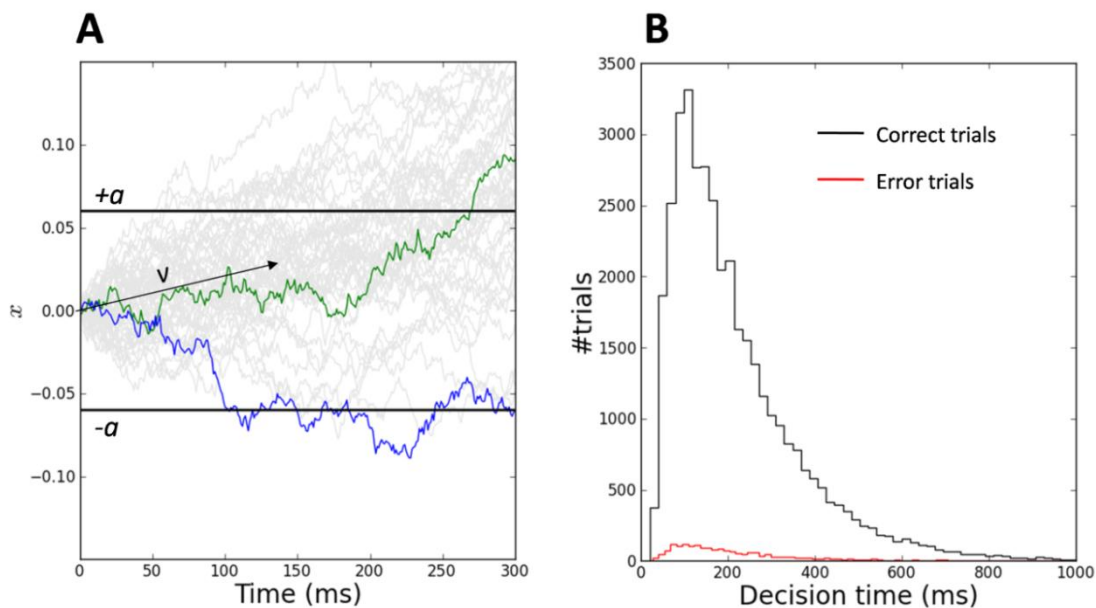
#### 1.2.2.2 Paramètres du DDM et processus cognitifs

Le DDM contient quatre paramètres principaux, chacun étant relié à une composante de traitement (pour une validation empirique de l'interprétation de ces quatre paramètres, voir Voss, Rothermund, & Voss, 2004). Comme expliqué précédemment, le taux de dérive ( $v$ ) représente l'incrément moyen d'évidence supportant le choix correct. Il est donc déterminé par les propriétés physiques du stimulus: un stimulus fortement bruité (par exemple un feu rouge dans une condition de brouillard intense ou un faible pourcentage de cohérence dans la tâche RDK) provoquera un taux de dérive beaucoup plus faible par rapport à un stimulus peu bruité (un feu rouge dans une condition de beau temps ou un pourcentage de cohérence élevé dans la tâche RDK; e.g., Ratcliff & McKoon, 2008). Dans des extensions récentes du DDM que nous

---

<sup>5</sup> Pour des raisons computationnelles, le seuil  $a_2$  est souvent fixé à 0 (Ratcliff & McKoon, 2008). Le paramètre  $a$  représente alors la distance entre les deux seuils (*boundary separation*), et le point de départ du processus d'accumulation est défini par le paramètre  $z$ . Lorsque les deux alternatives sont équiprobables,  $z = a/2$ .

développerons plus tard, le taux de dérive est aussi régulé par des paramètres attentionnels (Hübner, Steinhauser, & Lehle, 2010; White, Ratcliff, & Starns, 2011). Les seuils  $\pm a$  régulent l'échange vitesse/précision (e.g., Ratcliff & Smith, 2004). Pour un taux de dérive donné, plus la valeur du paramètre  $a$  est élevée, plus les réponses sont lentes et précises. Inversement, plus  $a$  diminue, plus les réponses sont rapides et la probabilité d'erreur augmente. Le point de départ du processus d'accumulation  $z$  permet de modéliser un biais potentiel en faveur d'une des deux réponses. Enfin, les latences non-décisionnelles  $T_{er}$  sont supposées comprendre un temps d'encodage sensoriel  $T_e$  et un temps d'exécution motrice  $T_r$  (Ratcliff & McKoon, 2008). Dans la mesure où le DDM peut séparer et quantifier toutes ces composantes de traitement, il peut être utilisé pour analyser et expliquer les effets de manipulations expérimentales. Il peut aussi être utilisé dans une variété de domaines de recherche, par exemple pour étudier les effets de l'âge (e.g., Ratcliff, Thapar, Gomez, & McKoon, 2004; Ratcliff, Thapar, & McKoon, 2001, 2003) ou de psychopathologies (e.g., White, Ratcliff, Vasey, & McKoon, 2010b) sur les processus décisionnels.



**Figure 4.** Architecture élémentaire du modèle de diffusion. **A)** Trajectoire  $x(t)$  de 50 processus décisionnels simulés. Dans la mesure où le taux d'accumulation  $v$  est positif, la plupart des trajectoires aboutissent à une décision correcte (seuil  $+a$ ; une de ces trajectoires correctes est représentée en vert). A cause de la composante stochastique de l'équation différentielle (8), certaines trajectoires génèrent une erreur (seuil  $-a$ ; une de ces trajectoires incorrectes est représentée en bleu). **B)** Histogramme des temps de décision prédits par le DDM pour les essais corrects et incorrects. Le modèle a été simulé 40000 fois avec les paramètres  $v = .25$ ,  $a = .06$ ,  $s = .01$ ,  $dt = 0.001s$ . Le coefficient d'asymétrie des distributions prédites est positif (i.e., les distributions sont décalées à gauche de leur médiane et leur queue est étalée vers la droite). Les temps de décision sont similaires pour les réponses correctes et les erreurs.

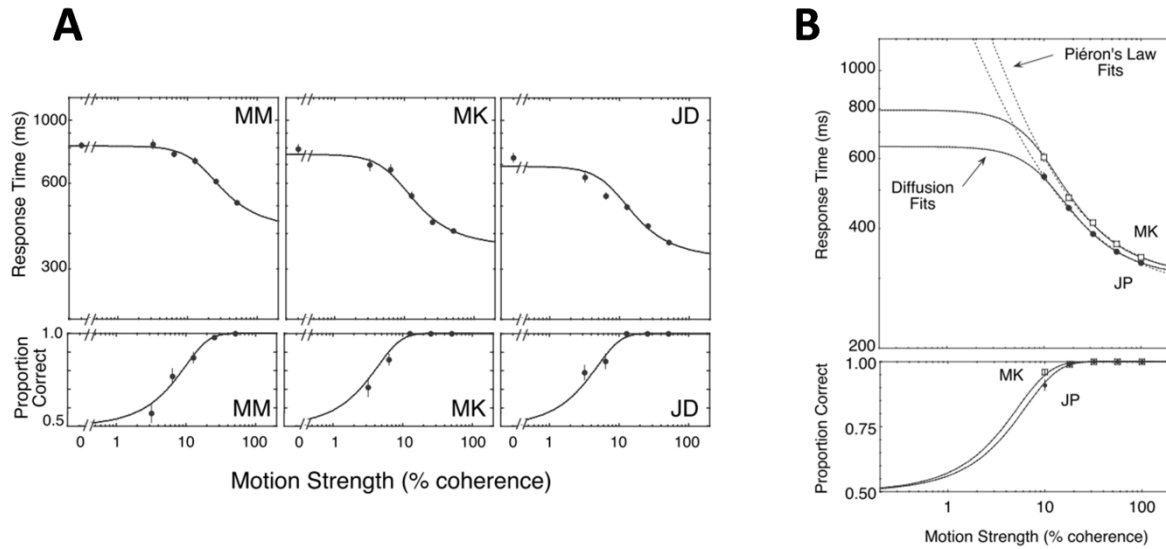
Si les réponses sont équiprobables, les paramètres du DDM peuvent être obtenus en ajustant les équations (11) et (12) à un jeu de données comportementales. Par exemple, Palmer, Huk et Shadlen (2005) ont simultanément ajusté ces équations aux fonctions psychométriques et chronométriques obtenues dans la version à réponse libre de la tâche RDK chez l'homme (Figure 5A). La fonction psychométrique relie la précision des réponses au pourcentage de cohérence, la fonction chronométrique relie le TR moyen au pourcentage de cohérence. Dans cette tâche, le taux de dérive  $\nu$  est le seul paramètre plausiblement affecté par la variation du pourcentage de cohérence. Cette unique variation paramétrique explique les changements de TR moyen et TE à travers les conditions de cohérence (Palmer et al., 2005). Il est également possible d'ajuster la fonction chronométrique et utiliser les paramètres de meilleur ajustement pour prédire la fonction psychométrique (e.g., Kiani, Corthell, & Shadlen, 2014).

### 1.2.2.3 DDM et lois psychophysiques

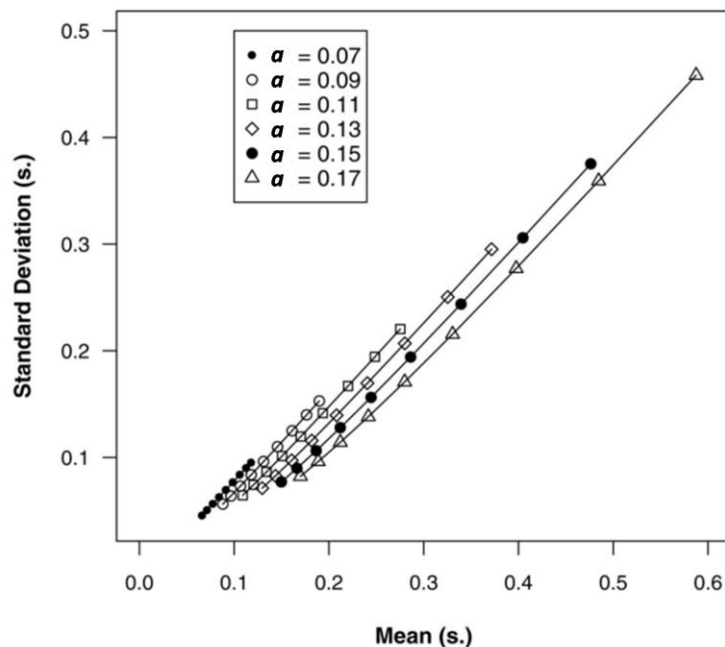
Pour des valeurs d'intensité du stimulus supérieures au seuil de perception, la fonction chronométrique prédite par le DDM (équation 12) est indissociable de la loi de Piéron (Palmer et al., 2005; voir Figure 5B). La loi de Piéron stipule que les TR moyens varient en une fonction de puissance de l'intensité des stimuli (Piéron, 1913; Pins & Bonnet, 1996):

$$\overline{TR} = \alpha I^{-\beta} + \gamma \quad (13)$$

où  $I$  représente l'intensité du stimulus,  $\alpha$  est une constante multiplicative,  $\gamma$  est le TR asymptotique et  $\beta$  détermine le taux de déclin de la courbe. Bien qu'initialement formulée dans le contexte de tâches de TR simple (i.e., tâches dans lesquelles une seule réponse motrice peut être produite; tâches de détection d'un stimulus par exemple), cette loi a aussi été vérifiée dans les tâches de TR de choix (Palmer et al., 2005; Servant, Montagnini, & Burle, 2014; Stafford, Ingram, & Gurney, 2011; Van Maanen, Grasman, Forstmann, & Wagenmakers, 2012). Alors que la loi de Piéron est une simple description de la fonction chronométrique, le DDM fournit une explication intégrée des fonctions chronométriques et psychométriques. De plus, le DDM capture l'asymptote des TR moyens pour des valeurs d'intensité de stimuli qui tendent vers 0 alors que la fonction de puissance de la loi de Piéron prédit des TR qui croissent vers l'infini.



**Figure 5.** TR moyen et proportion de réponses correctes en fonction du pourcentage de cohérence dans la version à réponse libre de la tâche RDK (d'après Palmer et al., 2005). **A)** Ajustement des fonctions psychométriques et chronométriques prédites par le DDM (courbes) à celles obtenues chez trois observateurs humains (points). **B)** Comparaison des ajustements du DDM et de la loi de Piéron pour des pourcentages de cohérence en dessus du seuil de perception de la direction du mouvement.



**Figure 6.** Le DDM prédit une relation linéaire entre moyenne et écart-type (en secondes) des distributions de TD lorsque le taux de dérive est modulé (adapté de Wagenmakers et al., 2005). Pour chaque valeur de distance entre les seuils (paramètre  $a$ ) considéré, le taux de dérive est modulé de 0.1 à 0.5 par pas de 0.05.

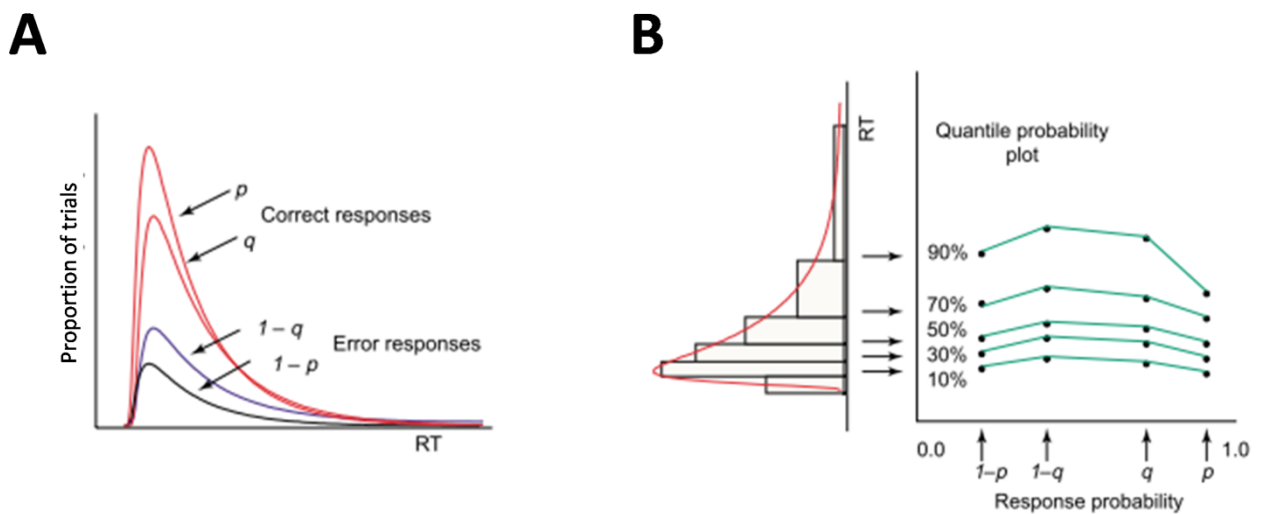
Une autre loi compatible avec le DDM est celle de Wagenmakers-Brown (Luce, 1986; Wagenmakers & Brown, 2007). Lorsque la difficulté de la tâche augmente, la loi de Wagenmakers-Brown stipule que la relation entre la moyenne et l'écart-type des distributions de TR est approximativement linéaire. Cette relation particulière est vérifiée pour un grand nombre de paradigmes, et génère des corrélations élevées à un niveau individuel ( $r$  de Pearson  $> .85$ ; Luce, 1986; Wagenmakers & Brown, 2007). Wagenmakers, Grasman, et Molenaar (2005) ont montré que le DDM prédit une linéarité approximative entre moyenne et écart-type des distributions de TD lorsque le taux de dérive est modulé (Figure 6). La relation entre ces lois et le DDM sera approfondie ultérieurement (chapitre 2).

#### 1.2.2.4 DDM et distributions de TR

Au delà des TR et TE, le DDM prédit la forme des distributions de TR pour les essais corrects et les erreurs (Ratcliff, 1978; Ratcliff & McKoon, 2008). Pour faciliter la visualisation et mieux apprécier la qualité d'ajustement du DDM à toutes ces variables comportementales, celles-ci sont typiquement représentées sous la forme d'une fonction quantile-probabilité (*quantile probability function* QPF; Ratcliff, 2001). Afin d'illustrer ce type de représentation des données, considérons la performance comportementale d'un sujet dans deux conditions expérimentales d'une tâche de TR de choix, une condition facile (associée à une proportion de réponses correctes  $p$  et réponses incorrectes  $1-p$ ) et une condition difficile (associée à une proportion de réponses correctes  $q$  et réponses incorrectes  $1-q$ ). Ces conditions sont associées aux distributions de TR représentées dans la Figure 7A. Toutes les variables dépendantes sont résumées dans les QPFs représentées dans la Figure 7B (points noirs). La forme de chaque distribution de TR est résumée par cinq quantiles délimitant respectivement 10%, 30%, 50%, 70% et 90% des TR de la distribution (axe y). Ces quantiles sont alignés sur la proportion de réponses associées (axe x). En superposant les QPFs prédites par le DDM (traits verts) sur celles issues des données observées, il est possible d'apprécier la qualité d'ajustement des différentes conditions expérimentales par le modèle.

Le défi pour le DDM est d'expliquer comment toutes les variables dépendantes résumées dans les QPFs varient conjointement en fonction des manipulations expérimentales. Les deux principaux types de manipulation expérimentale sont les manipulations inter- et intra-sujets. Les manipulations intra-sujets sont beaucoup plus contraignantes pour le DDM dans la mesure où elles n'autorisent pas d'ajustements stratégiques des seuils décisionnels (le sujet ne connaît pas la nature de l'essai a priori). Les manipulations intra-sujets de discrimination

perceptive, en particulier, apparaissent comme un vrai défi: le modèle doit capturer les modulations conjointes des TE et des distributions de TR avec un seuil paramètre (le taux de dérive) pouvant varier en fonction de la difficulté perceptive. Lorsque celle-ci augmente, l'augmentation des moyennes des TR corrects provient essentiellement de l'augmentation de la queue droite des distributions (i.e., les réponses les plus lentes), la queue gauche étant beaucoup moins affectée. Les TR des erreurs sont généralement plus lents que les essais corrects. C'est le cas par exemple dans la version à réponse libre de la tâche RDK, à la fois chez le singe (Shadlen & Kiani, 2013) et l'homme (Figure 8A; Ratcliff & McKoon, 2008). Cette différence dans les distributions de TR entre essais corrects et erreurs réfute la forme élémentaire du DDM développée jusqu'ici. Rappelons que le modèle prédit des TR identiques pour les deux types de réponse (Figure 4B et Figure 8B). Cet échec a conduit à un rejet du DDM pendant de nombreuses années, et peu de pénétration du modèle dans les neurosciences (Shadlen & Kiani, 2013). Des solutions ont pourtant été proposées très tôt dans le développement du modèle (Laming, 1968; Ratcliff, 1978), solutions qui ont abouti à la version dite "complète" du DDM (*full DDM*; Ratcliff & Rouder, 1998).



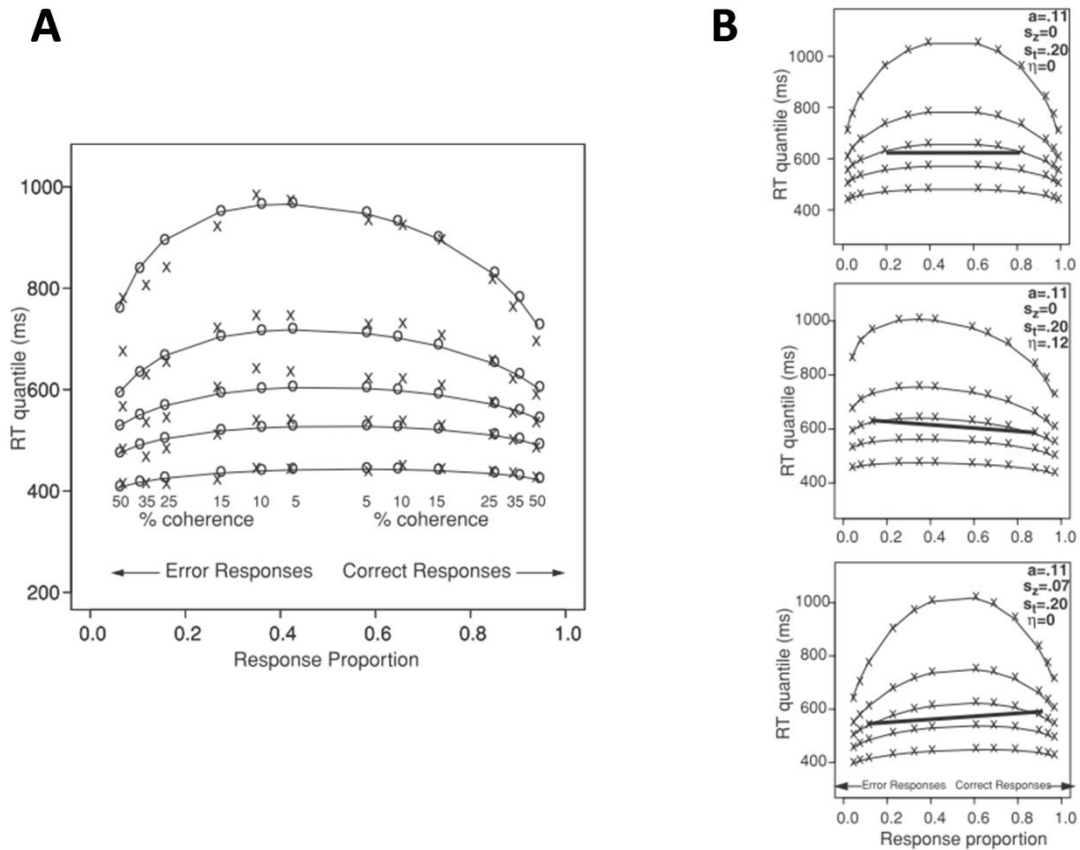
**Figure 7.** Résumé des temps de réaction (TR) et précision des réponses issues de tâches de TR de choix (d'après Smith & Ratcliff, 2004). **A)** Distributions de TR pour les réponses correctes et incorrectes observées dans deux conditions d'une tâche de choix. **B)** Fonctions quantile-probabilité observées (points noirs) et prédites par le DDM (lignes vertes).

#### 1.2.2.5 Full DDM

Le DDM complet suppose une variabilité inter-essais dans le point de départ de l'accumulation d'évidence (uniforme sur l'intervalle  $[z - s_z/2 ; z + s_z/2]$ ), le taux de dérive (normalement distribué avec moyenne  $v$  et écart-type  $\eta$ ), et les latences non-décisionnelles (uniformes sur l'intervalle  $[Ter - s_t/2 ; Ter + s_t/2]$ ). Les effets des paramètres de variabilité  $s_z$  et  $\eta$  sur les distributions de TR sont illustrés dans la Figure 8B. L'incorporation de variabilité inter-essais dans le taux de dérive conduit à des erreurs plus lentes que les essais corrects (Ratcliff, 1978). Pour comprendre cet effet, imaginons deux valeurs de taux de dérive  $v_1$  et  $v_2$  au sein de la forme la plus élémentaire du DDM, avec  $v_1 > v_2$ .  $v_1$  génère donc des TR corrects et incorrects plus rapides par rapport à  $v_2$ . Dans la mesure où la probabilité d'erreur est plus importante pour  $v_2$ , la mixture des deux valeurs de  $v$  produira des erreurs plus lentes que les essais corrects. Imaginons maintenant deux valeurs de point de départ de l'accumulation  $z_1$  et  $z_2$  pour une même valeur de taux de dérive, avec  $z_1$  proche du seuil de décision correct et  $z_2$  proche du seuil de décision incorrect. Les processus décisionnels partant de  $z_2$  vont générer plus d'erreurs que ceux partant de  $z_1$ . Les erreurs associées à  $z_2$  étant aussi beaucoup plus rapides, la mixture des processus décisionnels issus des deux valeurs de  $z$  conduira à des erreurs plus rapides que les réponses correctes (Laming, 1968). Ainsi,  $s_z$  et  $\eta$  conduisent à des effets opposés quant à la relation chronométrique entre réponses correctes et erreurs, et permettent au modèle de capturer la performance comportementale dans un grand nombre de situations expérimentales<sup>6</sup>. En particulier,  $\eta$  permet de capturer la performance dans la version à réponse libre de la tâche RDK (Figure 8A). Plus intéressant encore, la combinaison de  $s_z$  et  $\eta$  peut générer des erreurs plus lentes que les réponses correctes lorsque les TE sont élevés et des erreurs plus rapides que les réponses correctes lorsque les TE sont faibles (Ratcliff & Rouder, 1998). Cette interaction a été observée dans certaines situations expérimentales (e.g., Ratcliff & Rouder, 2000; Ratcliff, Van Zandt, & McKoon, 1999; Smith & Vickers, 1988). Dans la mesure où le DDM complet n'est pas traitable mathématiquement, il doit être simulé (Ratcliff & McKoon, 2008; Ratcliff & Rouder, 1998). Deux méthodes de simulation du DDM sont présentées dans l'Annexe 1.

---

<sup>6</sup> L'incorporation de variabilité inter-essais dans les latences non-décisionnelles permet un meilleur ajustement de la distance entre les quantiles .1 et .3. des distributions de TR (Ratcliff & Tuerlinckx, 2002). Ce paramètre a toutefois un impact faible sur les prédictions du modèle.

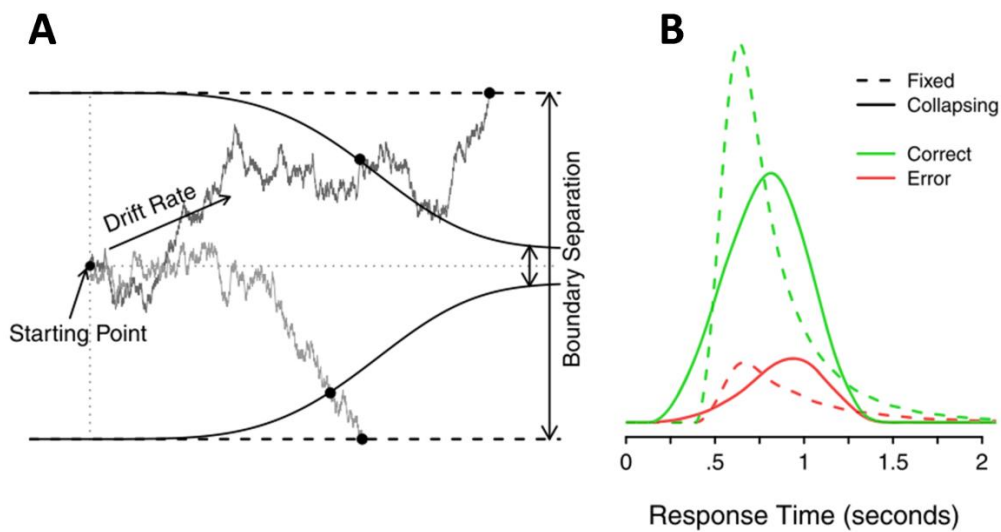


**Figure 8.** Performance comportementale dans la version à réponse libre de la tâche RDK et prédictions du DDM complet (adapté de Ratcliff & McKoon, 2008). **A)** Fonctions probabilité-quantile (QPFs) observées (croix) et prédites (cercles) par le DDM complet, moyennées à travers quinze participants humains. Le modèle ajuste correctement les données avec une variation du taux de dérive à travers les différents pourcentages de cohérence. Tous les autres paramètres sont fixes. L'incorporation de variabilité inter-essais dans le taux de dérive permet au DDM de capturer les distributions d'erreurs. **B)** Effet des paramètres de variabilité du taux de dérive  $\eta$  et du point de départ de l'accumulation  $s_z$  sur les prédictions du DDM. Toutes les QPFs ont été obtenues par simulation du modèle en utilisant les valeurs moyennes de meilleur ajustement du taux de dérive pour chaque condition de cohérence. Le trait noir épais relie les médianes des TR des réponses correctes et incorrectes dans la condition 15% de cohérence pour apprécier leur vitesse relative. Panneau supérieur: DDM sans variabilité dans le point de départ de l'accumulation et le taux de dérive. Le modèle prédit des TR similaires pour les essais corrects et les erreurs. Panneau médian: Incorporation de variabilité dans le taux de dérive. Le modèle prédit des erreurs plus lentes que les réponses correctes. Panneau inférieur: Incorporation de variabilité dans le point de départ de l'accumulation. Le modèle prédit des erreurs plus rapides que les réponses correctes.  $a$ : distance entre les seuils.  $s_i$ : variabilité des latences non-décisionnelles.

D'autres alternatives ont toutefois été proposées, en particulier pour expliquer les erreurs plus lentes que les réponses correctes. Lorsque la fiabilité de la source d'évidence sensorielle n'est pas connue au début de l'essai (c'est par exemple le cas dans la tâche RDK) ou lorsque le temps de délibération a un coût, l'hypothèse d'une diminution progressive de la distance



entre les deux seuils (ou de manière équivalente, un gain dans le signal d'accumulation) a été formulée (e.g., Churchland, Kiani, & Shadlen, 2008; Ditterich, 2006; Drugowitsch, Moreno-Bote, Churchland, Shadlen, & Pouget, 2012; Hanks, Kiani, & Shadlen, 2014; Thura, Beauregard-Racine, Fradet, & Cisek, 2012). Ce mécanisme (Figure 9A), souvent interprété comme un signal d'urgence à répondre (*urgency signal*), est devenu très populaire dans le champ des neurosciences ces dernières années. Il conduit naturellement à des erreurs plus lentes que les réponses correctes dans la mesure où la probabilité d'erreur augmente lorsque la distance entre les seuils diminue (Figure 9B).



**Figure 9.** Architecture (A) et distributions de TR prédites pour les essais corrects et incorrects (B) par la forme élémentaire du DDM (sans variabilité inter-essais et avec des seuils de décision stationnaires) et par le même modèle incorporant une diminution progressive des seuils au cours du temps. Les seuils non-stationnaires génèrent des distributions de TR moins asymétriques et des erreurs naturellement plus lentes que les réponses correctes. D'après Hawkins et al. (2015).

Dans une étude récente de grande envergure, Hawkins, Fortsmann, Wagenmakers, Ratcliff, et Brown (2015) ont comparé la performance du DDM complet avec celle de différentes variantes du modèle incorporant des seuils non-stationnaires. Cette comparaison a été effectuée sur des données comportementales de neuf expériences issues de paradigmes différents et réalisées dans des laboratoires différents. Ces expériences ont été effectuées par 8 singes et 85 humains. L'analyse a révélé une supériorité quasi-systématique du modèle traditionnel à seuils stationnaires chez les humains. Toutefois, une supériorité du modèle à seuils non-stationnaires a été trouvée chez 6 des 8 singes. Selon les auteurs, il est possible que le surentraînement inhérent aux expériences chez le singe ait influencé la stratégie

décisionnelle de telle sorte qu'un effondrement des seuils modélise adéquatement les données comportementales. Pourtant, d'autres jeux de données chez le singe non comparés par Hawkins et al. (2015) ont été parfaitement ajustés par le modèle à seuils stationnaires (e.g., Ding & Gold, 2012; Purcell et al., 2010; Purcell et al., 2012). Ces questions importantes nécessitent un approfondissement.

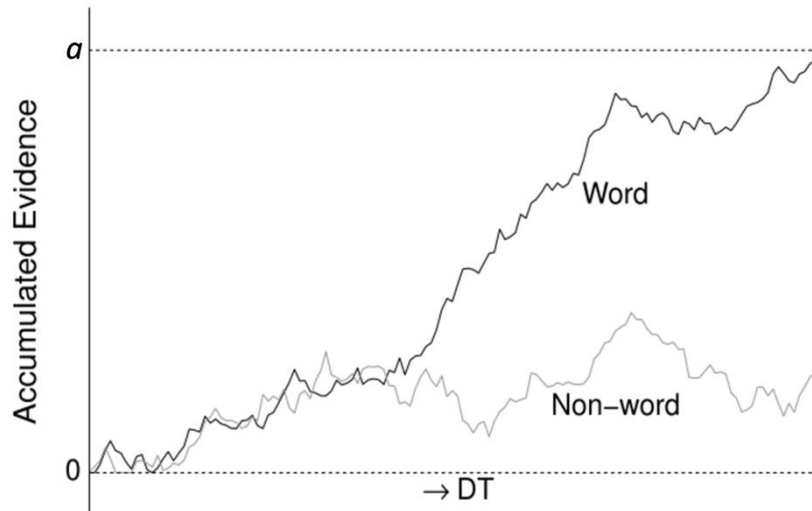
#### 1.2.2.6 Modèles alternatifs

Une autre hypothèse pour expliquer les erreurs plus lentes que les réponses correctes consiste à considérer deux processus d'intégration d'évidence  $x_1(t)$  et  $x_2(t)$  favorisant respectivement le choix correct et incorrect, ces deux processus étant soumis à une inhibition mutuelle  $w$  (*mutual inhibition*) et une fuite dans l'accumulation  $k$  (*leakage*). Le premier processus à franchir le seuil décisionnel  $a$  déclenche le choix associé. Ce modèle, connu sous le nom de *leaky competing accumulator* (LCA, Figure 10; Usher & McClelland, 2001), est largement inspiré par la tradition connexionniste et les réseaux de neurones (McClelland, 1993; Rumelhart & McClelland, 1986). Il est défini par les deux équations différentielles suivantes:

$$\begin{cases} dx_1 = (-kx_1 - wx_2 + I_1)dt + sdW_1, & x_1(0) = 0 \\ dx_2 = (-kx_2 - wx_1 + I_2)dt + sdW_2, & x_2(0) = 0 \end{cases} \quad (14)$$

où  $I_i$  représente l'incrément d'évidence moyen en faveur de chaque alternative  $i$ ,  $-kx_i$  une fuite dans l'intégration d'évidence et  $-wx_i$  une inhibition mutuelle. La quantité d'inhibition mutuelle exercée par un accumulateur sur l'autre croît linéairement avec sa propre activation. De même, la fuite d'un accumulateur croît linéairement avec sa propre activation. Dans la mesure où un parallèle direct est établi entre les taux de décharge des neurones et l'activation des accumulateurs, une fonction d'activation seuillée  $f(x_i)$  est appliquée sur la solution de l'équation (14) de telle sorte que  $f(x_i) = x_i$  pour  $x_i \geq 0$  et  $f(x_i) = 0$  pour  $x_i < 0$  (les taux de décharge neuronaux ne sont jamais négatifs)<sup>7</sup>. Les simulations du LCA montrent que le modèle prédit naturellement des erreurs plus lentes que les réponses correctes (Ratcliff & Smith, 2004; Usher & McClelland, 2001). Pour produire des erreurs plus rapides que les réponses correctes, il est nécessaire d'incorporer une variabilité dans le point de départ des deux accumulateurs (Usher & McClelland, 2001), comme pour le DDM (Laming, 1968).

<sup>7</sup>  $f(x_i)$  empêche aussi le paramètre de fuite  $k$  de devenir auto-excitateur si  $x_i(t)$  devenait négatif.



**Figure 10.** Dynamique d'accumulation du LCA appliqué à une tâche de décision lexicale (adapté de van Ravenzwaaij, van der Maas, & Wagenmakers, 2012). Les accumulations en faveur de chaque alternative sont gouvernées par les taux de dérive  $I_1$  et  $I_2$  et sont sujettes à des variations aléatoires. Ces accumulations sont liées par une inhibition mutuelle  $w$  et subissent une fuite  $k$ .

Le LCA présente des propriétés intéressantes. (i) Le paramètre de fuite  $k$  empêche une intégration significative du bruit pouvant aboutir au franchissement d'un seuil décisionnel en l'absence de stimulation sensorielle. Ce paramètre permet donc une régulation de l'activité décisionnelle (Larsen & Bogacz, 2010), alors que les modèles à accumulation parfaite comme le DDM nécessitent des hypothèses supplémentaires pour déterminer l'initiation du processus d'intégration (Purcell et al., 2010; voir section 1.3.2). (ii) Lorsque l'inhibition mutuelle  $w$  est nulle, le modèle devient un modèle de course<sup>8</sup> (i.e., les processus d'intégration sont indépendants; e.g., LaBerge, 1962; Logan, 2002; Vickers, 1970). A l'inverse, plus l'inhibition mutuelle  $w$  augmente, plus le LCA présente des dynamiques proches du DDM dans la mesure où une évidence pour une alternative devient une évidence contre l'autre alternative (Ratcliff & Smith, 2004). Toutefois, LCA et modèles de course ne peuvent se réduire mathématiquement à un DDM (van Ravenzwaaij et al., 2012)<sup>9</sup> qui, rappelons-le, est le processus décisionnel optimal pour les tâches de TR de choix à deux alternatives (i.e.,

<sup>8</sup> Les implémentations de modèle de course les plus connues sont basées sur le *linear approach to threshold with ergodic rate* (LATER; Carpenter & Williams, 1995) et le *linear ballistic accumulator* (LBA; Brown & Heathcote, 2008). En plus d'une absence d'inhibition entre les accumulateurs, LATER et LBA assument aussi une accumulation parfaite ( $k = 0$ ) et balistique ( $sdW_i = 0$ ) d'évidence sensorielle. La variabilité dans les TD provient uniquement de la variabilité inter-essais dans le taux de dérive et le point de départ de l'accumulation.

<sup>9</sup> Bogacz et al. (2006) ont argumenté que le LCA se réduit à un DDM lorsque  $w$  est large et  $w = k$  (équilibre entre fuite et inhibition mutuelle). Toutefois, van Ravenzwaaij et al. (2012) ont récemment démontré que cette équivalence ne vaut que lorsque  $f(x_i)$  n'est pas appliquée sur (13). Cette modification autorisant des activations négatives est contraire à l'essence du modèle d'Usher et McClelland (2001).

l'algorithme décisionnel le plus rapide pour un niveau de précision des réponses donné, ou inversement, l'algorithme le plus précis pour un temps de décision donné; Bogacz et al., 2006; Wald & Wolfowitz, 1948). (iii) Un avantage du LCA et des modèles de courses par rapport au DDM concerne leur application aisée à des décisions impliquant de multiples alternatives. En effet, il est facile d'étendre le système d'équations (14) à  $n$  processus d'accumulation  $x_1(t)$ ,  $x_2(t)$ , ...,  $x_n(t)$ . Cette extension paraît plus difficile à réaliser avec le DDM. Ratcliff et Starns (2013) ont examiné différents algorithmes de décision dans une tâche à choix multiples ( $n > 2$ ). Ces algorithmes étaient implémentés dans des accumulateurs séparés favorisant chacun une alternative. L'algorithme capturant le mieux les données était un processus de diffusion dans lequel une évidence en faveur d'une alternative représentait une évidence contre toutes les autres alternatives, de telle manière que la somme totale d'évidence dans le système était toujours constante. Ce modèle apparaît comme une extension naturelle du DDM à des décisions impliquant des alternatives multiples.

#### 1.2.2.7 *Mimétisme entre les différents modèles*

Des laboratoires indépendants ont montré que le DDM capturait les données comportementales de nombreux paradigmes de TR de choix impliquant des décisions perceptives, lexicales, tâches de mémoire de reconnaissance, jugements de numérosité, décisions sur des biens de consommation, témoignages oculaires, etc. (e.g., Brunton, Botvinick, & Brody, 2013; DasGupta, Ferreira, & Miesenbock, 2014; Ding & Gold, 2012; Donkin, Brown, Heathcote, & Wagenmakers, 2011; Hawkins et al., 2015; Krajbich, Armel, & Rangel, 2010; Krajbich & Rangel, 2011; Milosavljevic, Malmaud, Huth, Koch, & Rangel, 2010; Rae, Heathcote, Donkin, Averell, & Brown, 2014; Ratcliff, 1978; Ratcliff & McKoon, 2008; Ratcliff & Rouder, 1998, 2000; Ratcliff & Smith, 2004; Smith & Ratcliff, 2009; Vandekerckhove & Tuerlinckx, 2007; Voss et al., 2004; Wagenmakers, Ratcliff, Gomez, & McKoon, 2008). Un problème important concerne toutefois la similarité des prédictions comportementales (*model mimicry*) entre DDM, modèles de course et LCA dans certains jeux de données (e.g., Donkin et al., 2011; Purcell et al., 2010; Rae et al., 2014; Ratcliff & Smith, 2004). Le mathématicien von Neumann disait "*with four parameters I can fit an elephant, and with five I can make him wiggle his trunk*"<sup>10</sup>. Notons que le DDM complet contient sept paramètres, le LCA en incorpore deux de plus (fuite de l'accumulation et inhibition mutuelle), ce qui rend ces modèles extrêmement flexibles (Jones & Dzhafarov, 2014). Néanmoins, selon Wagenmakers (2009), la complexité d'un modèle dépend de la quantité de données à

---

<sup>10</sup> [http://en.wikiquote.org/wiki/John\\_von\\_Neumann](http://en.wikiquote.org/wiki/John_von_Neumann)

expliquer. En d'autres termes, le nombre de paramètres d'un modèle n'est pas une indication absolue de sa complexité. Des techniques statistiques de sélection de modèle peuvent être utilisées pour évaluer l'équilibre entre parcimonie et qualité d'ajustement, de telle sorte que "the claim that the model has too many parameters can be put to a statistical test" (Wagenmakers, 2009; p. 649). De plus, nous verrons que ces modèles ne peuvent expliquer les décisions perceptives basées sur plusieurs sources conflictuelles d'évidence sensorielle.

Au delà des techniques de sélection de modèle, les données cérébrales apparaissent essentielles pour contraindre les modèles et tester leurs dynamiques d'accumulation (Figure 1, flèche rouge).

### 1.2.3 Accumulateurs neuronaux dans la tâche RDK

Le choix du site d'enregistrement de neurones susceptibles d'accumuler de l'évidence sensorielle dans la tâche RDK est soumis à deux contraintes importantes (Shadlen & Newsome, 1996). (i) Les neurones de ce site doivent montrer une activation persistante dans le temps qui n'est ni purement sensorielle, ni purement motrice. (ii) Ces neurones doivent recevoir des inputs de l'aire MT, et envoyer des projections sur les structures cérébrales qui contrôlent les mouvements oculaires (champs oculomoteurs frontaux, *frontal eye fields* FEF; colliculi supérieurs, *superior colliculi* SC). L'aire intrapariétale latérale (*lateral intraparietal area* LIP) semble remplir ces conditions. LIP montre des réponses neuronales persistantes lorsqu'un animal doit mémoriser la localisation d'une cible vers laquelle il devra émettre une saccade ultérieurement (tâche de saccades guidées par la mémoire; e.g., Gnadt & Andersen, 1988). De plus, LIP reçoit des inputs de MT et envoie des projections vers FEF et SC (e.g., Blatt, Andersen, & Stoner, 1990; Fries, 1984; Lewis & Van Essen, 2000). Roitman et Shadlen (2002) ont enregistré l'activité de neurones dans LIP alors que les singes effectuaient les deux versions de la tâche RDK. Un essai commençait avec l'apparition d'un point de fixation central. Après un délai variable sélectionné à partir d'une distribution exponentielle de moyenne  $M = 700$  ms, le kinématogramme de points apparaissait. Six niveaux de cohérence étaient introduits (0%, 3.2%, 6.4%, 12.8%, 25.6%, 51.2%). Dans la version à réponse libre, les singes devaient produire une saccade vers la cible appropriée dès que leur décision était prise. Dans la version interrogative, le stimulus était présenté pendant 1 s. Les singes devaient communiquer leur décision lors de l'extinction du point de fixation central, après un délai

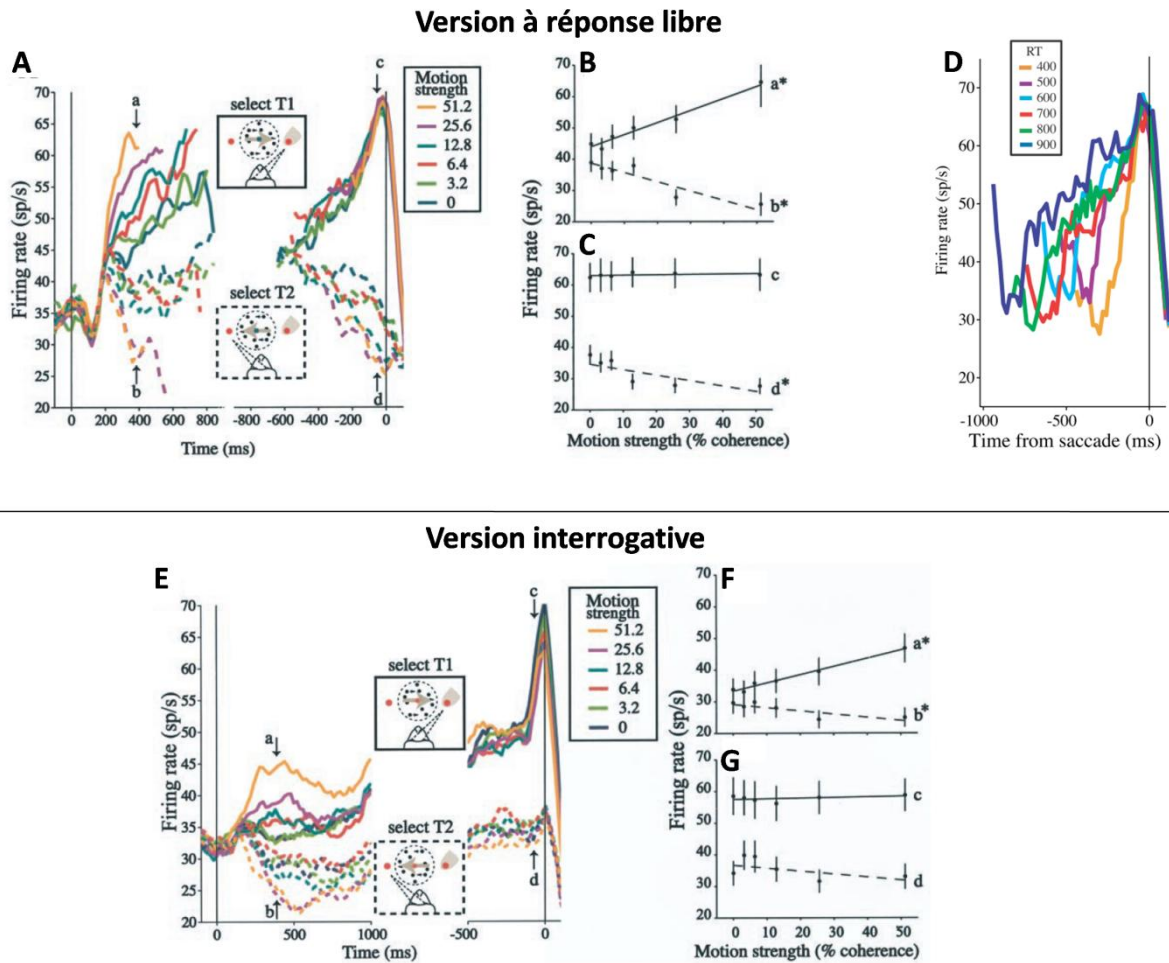
variable de 500 ms ou 1500 ms suivant l'extinction du stimulus. Ils étaient récompensés pour les choix corrects<sup>11</sup>.

La Figure 11A montre les réponses moyennées de 54 neurones LIP dans la version à réponse libre pour des choix corrects. L'emplacement des deux cibles a été choisi de telle sorte qu'une cible était dans le champ de réponse (*response field*)<sup>12</sup> des neurones étudiés, l'autre cible se situant dans l'hémichamp opposé, symétriquement au point de fixation central. Alignées sur l'apparition du stimulus, les réponses neuronales montrent initialement une brève diminution suivie par une augmentation, ce pattern étant indépendant du pourcentage de cohérence. A partir d'environ 220 ms, elles divergent en fonction de la cohérence et de la position de la cible. Lorsque la cible choisie se situe dans le champ de réponse des neurones (traits pleins), les taux de décharge moyens augmentent graduellement et proportionnellement avec le niveau de cohérence, formant des rampes. Lorsque la cible choisie se situe en dehors du champ de réponse des neurones (traits pointillés), les taux de décharge moyens tendent à diminuer, et cette diminution est d'autant plus importante que le pourcentage de cohérence augmente. Alignés sur l'initiation de la saccade, les traits pleins témoignent d'une activité neuronale stéréotypée, avec l'atteinte d'un même seuil (~68 potentiels d'action/seconde) quelque soit le niveau de cohérence ~50 ms avant l'initiation de la saccade. Ces données sont en accord avec les principes de base des modèles de décision, à savoir une accumulation vers un seuil associé à un choix, le taux de dérive de cette accumulation étant déterminé par la qualité de l'évidence sensorielle. Une inspection plus profonde de ces données permet de contraindre les différents modèles introduits dans la section précédente. La Figure 11B représente la moyenne des taux de décharge pour chaque condition de cohérence et position de la cible choisie dans une fenêtre de 40 ms se terminant à la médiane des TR pour la condition de plus forte cohérence (51.2%). Lorsque la cible choisie se situe dans le champ de réponse des neurones (traits pleins), le taux de décharge moyen augmente approximativement linéairement d'environ 38 potentiels d'action/seconde pour 100% de cohérence. Lorsque la cible choisie se situe en dehors du champ de réponse des neurones (traits pointillés), il diminue approximativement linéairement d'environ -30 potentiels d'action/seconde pour 100% de cohérence. Si, comme l'argumentent Roitman et Shadlen (2002), traits pleins et traits pointillés de la Figure 11A représentent bien des accumulations d'évidence en faveur

---

<sup>11</sup> Les singes recevaient une récompense sur la moitié des essais contenant 0% de cohérence.

<sup>12</sup> Le terme champ de réponse est un hybride entre le concept de champ récepteur (qui implique le traitement visuel d'une cible) et celui de champ moteur (qui implique le traitement de la métrique d'un mouvement oculaire). Le champ de réponse d'un neurone LIP est typiquement déterminé par une tâche de saccades guidées par la mémoire (Gnadt & Andersen, 1988).



**Figure 11.** Enregistrements unitaires chez le singe dans l'aire intrapariétale latérale LIP au cours de la version à réponse libre (**A, B, C, D**) et de la version interrogative (**E, F, G**) de la tâche RDK (adapté de Roitman et Shadlen, 2002). **A**) A gauche: réponses moyennées et alignées sur l'apparition du stimulus de 54 neurones en fonction de la cohérence du mouvement dans les essais corrects. Les traits pleins représentent les réponses neuronales lorsque la cible choisie est dans le champ de réponse des neurones, les traits pointillés représentent les réponses lorsque la cible choisie se situe dans l'hémichamp visuel opposé. Les flèches a et b indiquent un intervalle de 40 ms se terminant à la médiane des TR pour la condition de plus forte cohérence (51.2%). A droite: ces mêmes réponses sont alignées sur le début de la saccade. Les flèches c et d indiquent un intervalle de 40 ms se terminant 30 ms avant l'initiation de la saccade. **B et C**) Moyenne des taux de décharge en fonction de la cohérence du mouvement et de la position de la cible choisie dans les fenêtres temporelles a, b, c et d. **D**) Réponses neuronales alignées sur le début de la saccade dans les essais corrects à travers toutes les conditions de cohérence classées en fonction du TR. **E**) A gauche: réponses moyennées et alignées sur l'apparition du stimulus de 54 neurones en fonction de la cohérence du mouvement dans les essais corrects de la version interrogative. A droite: ces mêmes réponses sont alignées sur le début de la saccade. **F et G**) Moyenne des taux de décharge en fonction de la cohérence du mouvement et de la position de la cible choisie dans les fenêtres temporelles a, b, c et d indiquées en (E). Ces fenêtres sont déterminées de la même manière que pour la version à réponse libre de la tâche.

d'alternatives opposées, alors l'anticorrélation observée réfute les modèles de course<sup>13</sup> et tend à favoriser le DDM (ou un LCA avec une forte inhibition mutuelle) pour la tâche RDK. D'autres moyennes des taux de décharges sont représentées dans la Figure 11C pour une fenêtre de 40 ms se terminant 30 ms avant l'initiation de la saccade. En accord avec les observations de la Figure 11A, lorsque les cibles sont dans le champ de réponse des neurones, les taux de décharge moyens atteignent un même seuil avant l'initiation d'une saccade, quelque soit le niveau de cohérence. Ce seuil stéréotypé est aussi apparent lorsque toutes les réponses correctes à travers tous les niveaux de cohérence sont groupées par classes de TR (Figure 11D). Quelle que soit la longueur du TR, un même seuil de décharge est atteint avant l'initiation d'une saccade. Ce résultat réfute l'hypothèse d'une non-stationarité des seuils décisionnels.

La Figure 11E montre les réponses moyennées de 54 neurones LIP dans la version interrogative pour des choix corrects en fonction de la cohérence. Alignées sur l'apparition du stimulus, ces réponses révèlent un pattern similaire à celui observé dans la version à réponse libre. De manière intéressante, elles montrent une activité persistante pendant le délai entre l'extinction du stimulus et l'extinction de la croix de fixation signalant la permission de répondre, avec un taux de décharge approximativement constant reflétant le choix subséquent. Il semble donc que le singe ait pris sa décision pendant la présentation du stimulus et maintienne en mémoire de travail son choix jusqu'au signal de réponse. Ces résultats renforcent l'idée que LIP accumule l'évidence sensorielle, et démontrent que prise de décision et mémoire de travail peuvent être sous-tendues par les mêmes circuits cérébraux (pour un développement de cette hypothèse, voir Wang, 2008).

Les résultats de l'étude de Roitman et Shadlen (2002) concernent toutefois des réponses neuronales moyennées. Rien ne prouve que les décharges suivent une rampe quasilinéaire pour un essai donné (Miller & Katz, 2012; Okamoto, Isomura, Takada, & Fukai, 2007; Wang, 2008). De plus, ces résultats sont de nature corrélationnelle et ne démontrent pas un rôle causal de LIP dans le processus décisionnel. Hanks, Ditterich, et Shadlen (2006) ont réutilisé le protocole de microstimulation développé par Ditterich et al. (2003) dans la version à réponse libre de la tâche RDK (voir section 1.1.1). Cette fois-ci, les microstimulations portaient sur un cluster de neurones dans LIP montrant des propriétés similaires à ceux mis en

---

<sup>13</sup> L'hypothèse d'une accumulation ballistique de certains modèles de course (LATER et LBA) semble difficile à concilier avec les décharges neuronales typiquement bruitées. Pour réconcilier ces modèles avec la neurobiologie, il est nécessaire de faire l'hypothèse que l'ensemble neuronal d'accumulation d'évidence dont les unités partagent une faible variabilité commune (e.g., Zohary, Shadlen, & Newsome, 1994) est dépourvu de bruit. A notre connaissance, cette hypothèse n'a jamais été testée.



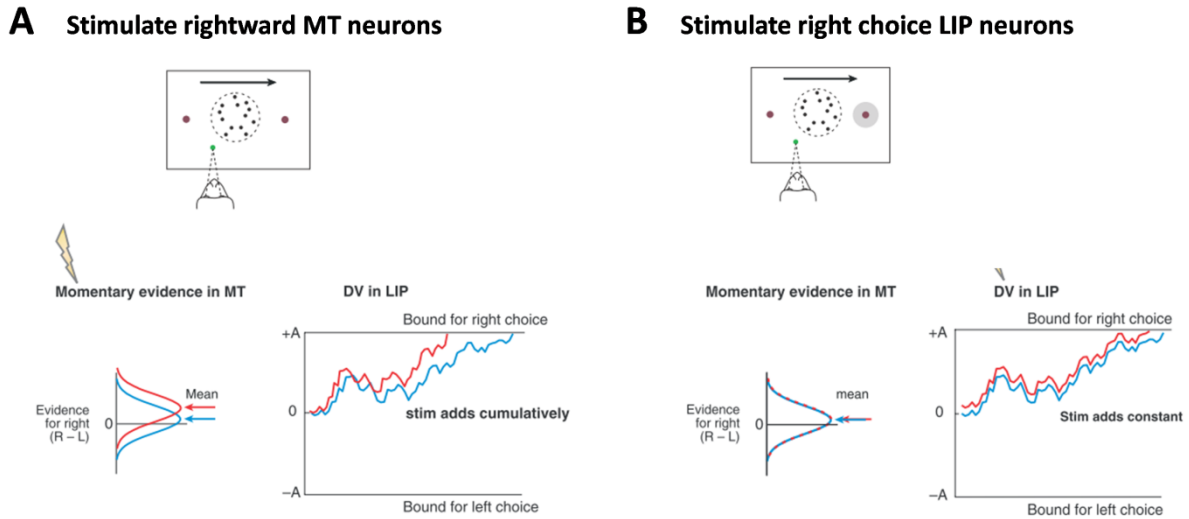
en évidence par Roitman et Shadlen (2002), et dont les champs de réponse se chevauchaient. Les microstimulations ne provoquaient jamais de saccades. Elles augmentaient la proportion de choix en faveur du champ de réponse des neurones stimulés. Ces choix étaient aussi plus rapides, alors que les choix dans la direction opposée étaient ralentis. Ces effets étaient toutefois moins prononcés que ceux observés lors de la microstimulation de neurones de MT. En ajustant le DDM à la performance comportementale obtenue dans les essais avec versus sans microstimulation des deux jeux de données, Hanks et al. (2006) ont démontré que le modèle explique les effets de la microstimulation dans LIP par un offset additif de la variable de décision en faveur du choix associé au champ de réponse des neurones stimulés (cet offset est mathématiquement similaire à une variation du point de départ de l'accumulation), le taux de dérive n'étant pas affecté (Figure 12B). Par opposition, la microstimulation dans MT génère un offset additif de l'évidence sensorielle et donc une modulation du taux de dérive (Figure 12A). Ces données affinent le modèle à deux étapes esquissé dans la section 1.1.2. Dans la tâche RDK, MT représente l'évidence sensorielle. Les évidences en faveur des deux alternatives sont alors comparées dans LIP pour former une variable de décision accumulée au cours du temps jusqu'à un seuil décisionnel. Une analyse ultérieure des patterns de variance et d'autocorrélation des réponses des neurones LIP dans la tâche RDK montrera que ces réponses suivent bien un processus de diffusion (Churchland et al., 2011). L'ensemble de ces résultats réfute donc les modèles de course (sans inhibition) pour la tâche RDK et sont globalement en accord avec le DDM<sup>14</sup>.

---

<sup>14</sup> Deux déviations subtiles des données électrophysiologiques de Roitman et Shadlen (2002) dans la version à réponse libre de la tâche RDK par rapport aux prédictions du DDM doivent toutefois être soulignées. Premièrement, l'anticorrélation entre la fréquence de décharge des neurones des deux accumulateurs LIP n'est pas parfaite (Figure 11A et Figure 11B). Deuxièmement, l'examen des activités neuronales alignées sur le début de la saccade lorsque la cible n'est pas dans le champ de réponse révèle un phénomène intéressant. Les taux de décharge moyens ne convergent pas vers un seuil commun, mais diminuent lorsque la cohérence augmente (Figure 11C). Mazurek, Roitman, Ditterich et Shadlen (2003) ont montré qu'un modèle à inhibition proactive (*feed forward inhibition model* FFI) permet d'expliquer ces particularités. Le FFI est défini par les équations différentielles suivantes:

$$\begin{aligned} dx_1 &= I_1 dt + sdW_1 - u(I_2 dt + sdW_2), & x_1(0) &= \text{LIP baseline firing rate} \\ dx_2 &= I_2 dt + sdW_2 - u(I_1 dt + sdW_1), & x_2(0) &= \text{LIP baseline firing rate} \end{aligned} \quad (15)$$

où  $x_1$  et  $x_2$  représentent les processus d'intégration en faveur de la réponse droite versus gauche dans LIP,  $I_1$  et  $I_2$  les taux moyens de décharge des neurones de MT sélectifs pour les directions droite et gauche et  $u$  représente le paramètre d'inhibition proactive. Dans le cas où  $u = 1$ , le modèle se réduit à un DDM (Bogacz et al. 2006). Une légère réduction de  $u$  introduit une asymétrie entre les deux accumulateurs permettant d'expliquer les particularités des données LIP de Roitman et Shadlen (2002).

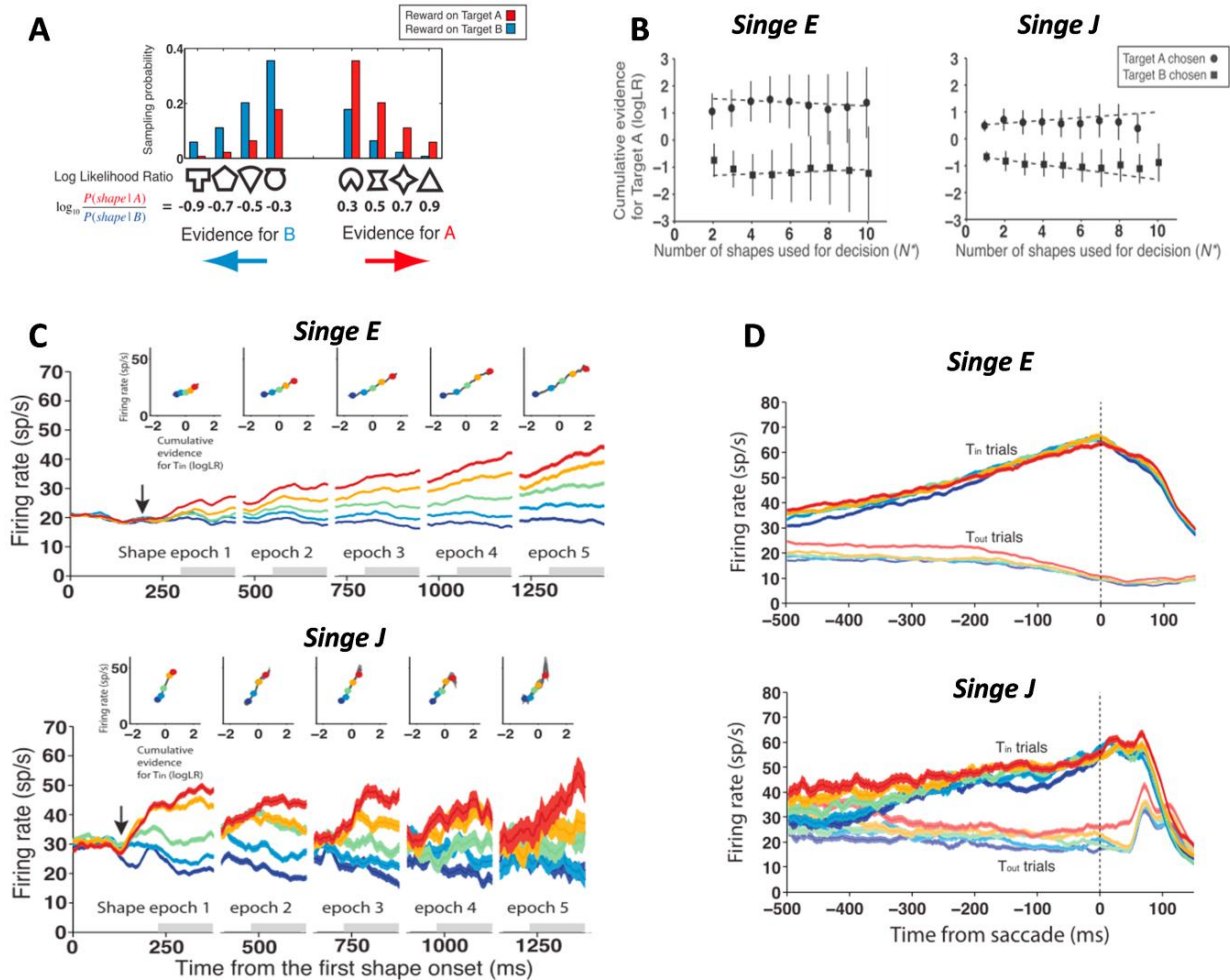


**Figure 12.** Analyse théorique des effets de la microstimulation de neurones dans MT versus LIP par un ajustement du DDM à la performance comportementale dans les essais avec et sans microstimulation (adapté de Gold & Shadlen, 2007). **A)** Le DDM explique l'effet de la microstimulation de neurones MT sélectifs pour un mouvement vers la droite par une augmentation d'évidence sensorielle en faveur de la réponse droite et donc une modulation du taux de dérive. **B)** Le DDM explique l'effet de la microstimulation de neurones LIP en faveur de la réponse droite par un offset additif de la variable de décision en faveur de la réponse droite.

#### 1.2.4 Accumulateurs neuronaux et logarithme du ratio de vraisemblance

Les données expérimentales et modélisations exposées dans les sections précédentes suggèrent qu'une quantité monotoniquement liée au logLR est accumulée au cours du temps vers un seuil. Rappelons que ce processus est optimal dans le sens où il requiert la plus petite quantité d'échantillons d'évidence en moyenne pour un niveau de précision donné (Wald & Wolfowitz, 1948). Un test direct de cette hypothèse chez le singe a été récemment effectué par Kira, Yang, et Shadlen (2015). Ces chercheurs ont élaboré une tâche dans laquelle des formes étaient présentées séquentiellement (toutes les 250 ms) à chaque essai. A chaque forme était associée une probabilité d'obtenir un jus de fruit pour un choix de la cible A ou de la cible B. Quatre formes favorisaient la cible A (i.e., ces formes avaient plus de chances d'apparaître lorsque la récompense était attribuée à la cible A). Quatre autres formes favorisaient la cible B. L'évidence fournie par chaque forme peut être quantifiée sous la forme d'un logLR: le signe du logLR détermine la cible favorisée et sa magnitude indique la fiabilité de l'évidence (Figure 13A). A chaque essai, le singe devait choisir une cible par une saccade pour tenter d'obtenir la récompense sur la base de l'évidence accumulée. Il pouvait communiquer sa décision à n'importe quel moment après la présentation de la première forme.

Au delà du TR et de la précision des réponses, l'activité électrique de neurones LIP dont le champ de réponse se situait au niveau d'une des deux cibles (l'autre cible étant disposée symétriquement par rapport au point de fixation) a été enregistrée.



**Figure 13.** Implémentation neuronale du SPRT (adapté de Kira et al. 2015). **A**) L'évidence associée à chaque forme peut être quantifiée sous la forme d'un logLR en faveur de la cible A et contre la cible B. **B**) Moyenne du logLR cumulé en fonction du nombre de formes utilisées pour la décision. **C**) Taux de décharge moyens des neurones dans LIP lorsque la cible choisie se situe dans le champ de réponse ( $T_{in}$ ). Les réponses neuronales sont alignées sur l'apparition de la première forme, et sont groupées par quantile de logLR cumulé. Ces quantiles sont redéfinis à chaque présentation d'une nouvelle forme. La modulation des taux de décharge par le logLR associé à la première forme apparaît après une latence sensorielle, indiquée par une flèche noire. Cette latence est ajoutée à chaque apparition d'une nouvelle forme pour définir les fenêtres d'analyse de l'accumulation d'évidence. Les insérés représentent les taux de décharge moyens à la fin de chacune de ces fenêtres en fonction de chaque quantile de logLR cumulé. **D**) Réponses neuronales alignées sur le début de la saccade. Les réponses sont groupées par quantile de logLR cumulé et position de la cible choisie (dans le champ de réponse [ $T_{in}$  trials] versus en dehors [ $T_{out}$  trials]).

La performance optimale dans cette tâche est donnée par le SPRT (Wald, 1947; Wald & Wolfowitz, 1948). Il est probable que le niveau de précision recherché par le singe soit celui permettant de maximiser la récompense. Aucun des deux singes testés n'a atteint 100% de récompense sur l'ensemble des essais expérimentaux. Leur performance était toutefois remarquable: 86% pour le singe E et 92% pour le singe J. Des régressions logistiques ont montré que toutes les formes affectaient le choix des singes, peu importe leur position dans la séquence, à une exception: les formes présentées dans un intervalle de 270 ms (singe E) et 180 ms (singe J) avant la saccade n'avaient pas d'impact sur le choix, suggérant que la décision a été prise avant la dernière forme pour la plupart des essais. Le pourcentage d'essais dans lesquels les singes ont choisi la cible favorisée par le logLR *cumulé* des formes affectant le choix était de 90% (singe E) et 97% (singe J). En moyenne, la valeur de ce logLR cumulé était remarquablement similaire à travers les choix des singes (Figure 13B). Ce résultat suggère que les décisions se terminent lorsque la représentation du logLR cumulé atteint un seuil. Les barres d'erreurs associées à la Figure 13B montrent que cette représentation est approximative. En accord avec cette observation, une régression logistique a révélé que les poids subjectifs attribués à chaque forme divergeaient des poids réels. Ces poids subjectifs avaient toutefois le signe approprié et étaient ordonnés correctement.

La Figure 13C représente les taux de décharge moyens des neurones LIP en fonction du temps pour tous les essais (corrects et incorrects). Les réponses neuronales sont alignées sur l'apparition de la première forme, et ont été groupées en fonction de cinq quantiles de logLR cumulé. Ces réponses varient clairement en fonction du logLR cumulé. La modulation apparaît après un délai sensoriel (indiqué par les flèches noires sur la Figure 13C), délai ajouté à chaque latence d'apparition d'une nouvelle forme pour déterminer les périodes d'analyse de l'accumulation d'évidence. Les insérés dans la Figure 13C représentent les taux de décharge à la fin de chacune de ces périodes en fonction de chaque quantile de logLR cumulé. Les taux de décharge varient approximativement linéairement avec le logLR cumulé. On notera que les taux de décharge sont relativement stables dans le temps et proches de la ligne de base pour un logLR cumulé de 0 chez le singe J (traces vertes). Toutefois, une dérive est apparente pour le singe E, suggérant la présence d'un signal additionnel dépendant uniquement du temps qui passe. Cette dérive pourrait représenter un signal d'urgence, mais il est difficile d'expliquer son absence chez le singe J<sup>15</sup>.

---

<sup>15</sup> Cette différence ne peut pas s'expliquer par le surentraînement, dans la mesure où le singe J a été entraîné à la tâche beaucoup plus intensivement (111000 vers 20000 essais) et a réalisé beaucoup plus d'essais expérimentaux (93000 versus 44000 essais). La variabilité plus importante des taux de décharge chez le singe J

La Figure 13D représente les réponses neuronales alignées sur le début de la saccade, groupées par quantile de logLR cumulé. Ces réponses convergent vers un même taux de décharge, la convergence étant beaucoup plus apparente pour le singe E. Ces données suggèrent donc une implémentation neuronale du SPRT. En accord avec cette hypothèse, une modélisation du processus décisionnel avec un DDM dont les paramètres sont très largement contraints par les données neuronales capture parfaitement les données comportementales, à condition qu'un signal d'urgence soit incorporé pour capturer la performance du singe E. Un effort supplémentaire de modélisation validera l'hypothèse d'une accumulation "parfaite" d'une représentation bruitée du logLR, sans fuite (*leakage*) ou source de bruit autre que celle associée aux échantillons d'évidence. Ce résultat est semblable à celui rapporté par Brunton, Botvinick, et Brody (2013). Ces chercheurs ont développé une tâche dans laquelle deux séquences d'impulsions sonores étaient respectivement présentées à gauche et à droite de l'axe sagittal médian de rats. A la fin de chaque essai, les rats devaient déterminer la séquence (gauche ou droite) contenant le plus d'impulsions, et communiquaient leur décision en pressant une cible gauche ou une cible droite avec le museau. La somme des deux fréquences d'impulsions était maintenue constante à travers les essais, et la difficulté de discrimination était manipulée en variant le ratio des deux fréquences. La durée des séquences sonores était également manipulée. Brunton et collègues ont alors utilisé le timing des impulsions pour contraindre essai par essai un DDM étendu dans le but de tester différentes hypothèses sur la dynamique d'accumulation d'évidence. En particulier, ce modèle permettait (i) la quantification d'une fuite dans l'accumulation et (ii) l'estimation de deux sources de bruit potentielles jamais dissociées auparavant: le bruit dans le maintien en mémoire de l'évidence accumulée (*accumulator memory noise*) et le bruit provenant de l'évidence sensorielle (*sensory evidence noise*). Bien que la tâche autorise l'enregistrement du TR, seule la précision des réponses a été prise en compte. Les ajustements du modèle aux données ont révélé une absence de fuite et de bruit dans la mémoire de l'accumulateur. Ces conclusions ont été répliquées chez les humains, puis validées par une série d'analyses indépendantes du modèle<sup>16</sup>. Par exemple, une corrélation psychophysique inversée (*psychophysical reverse correlation*; e.g., Kiani, Hanks, & Shadlen, 2008; Neri, Parker, & Blackmore, 1999) a révélé une contribution équivalente de tous les points temporels dans la décision, confirmant

---

est due à l'inclusion de la moitié des essais. Les cibles pour ce singe étaient de couleur verte versus rouge. Seuls les essais dans lesquels la cible rouge était dans le champ de réponse des neurones LIP ont été analysés, les autres essais montrant des anomalies potentiellement dues à une interférence avec une expérience précédente (Kira et al., 2015).

<sup>16</sup> Le modèle considéré par Brunton et al. (2013) incorpore des seuils stationnaires.

l'hypothèse d'une absence de fuite dans l'accumulation. Une comparaison de la précision des réponses en fonction de la durée de présentation des stimuli dans les essais contenant le même nombre d'impulsions sonores à droite et à gauche (contrôle de l'évidence sensorielle) a permis de valider l'hypothèse d'une absence de bruit dans le maintien en mémoire de l'évidence accumulée. Les résultats de Brunton et al. (2013) et Kira et al. (2015) renforcent ainsi l'hypothèse d'une accumulation parfaite d'une représentation bruitée du logLR, sans fuite ou source de bruit autre que celle associée aux échantillons d'évidence. Ces résultats réfutent un modèle de type LCA pour les tâches considérées.

### *1.2.5 Accumulateurs neuronaux et confiance en la décision*

En plus du TR et de la précision des réponses, la confiance représente une variable essentielle associée au comportement décisionnel (Vickers, 1979). Une estimation adéquate de la confiance en nos choix est essentielle pour apprendre de nos succès/erreurs, ou réaliser une série de décisions sans feedback immédiat (Dayan & Daw, 2008). Les récents travaux de Kiani et Shadlen (2009) et Fetsch, Kiani, Newsome, et Shadlen (2014) démontrent que les singes sont capables d'attribuer des jugements de confiance à leurs décisions. Ces chercheurs ont utilisé une variante post-décisionnelle de la version interrogative de la tâche RDK (Figure 14A). Dans cette tâche, la cohérence et la durée de présentation du kinématogramme étaient manipulées. Les singes devaient communiquer leur décision par une saccade vers une cible droite ou gauche lors de l'extinction du point de fixation central, après un délai variable suivant l'extinction du stimulus. Ils étaient récompensés pour les choix corrects. Dans 50% des essais choisis au hasard, une troisième cible de couleur et forme différente apparaissait. A cette cible "Ts" était associée une récompense systématique mais beaucoup moins importante que celle attribuée pour un choix directionnel correct. Dans ces essais, les singes devaient donc (i) décider si les points vont globalement vers la droite ou vers la gauche et (ii) décider si l'évidence sensorielle est suffisamment fiable pour rejeter la petite -mais sûre- récompense et risquer un choix directionnel pour une récompense plus importante (*postdecision wager*). Les résultats comportementaux montrent que les singes choisissaient Ts plus souvent pour les faibles pourcentages de cohérence. De manière importante, la proportion de réponses correctes augmentait pour le groupe d'essais contenant Ts par rapport aux essais standard. Cette amélioration de la précision des réponses était apparente pour un même niveau de cohérence et pour des répétitions identiques d'un même essai. Ce résultat suggère que la

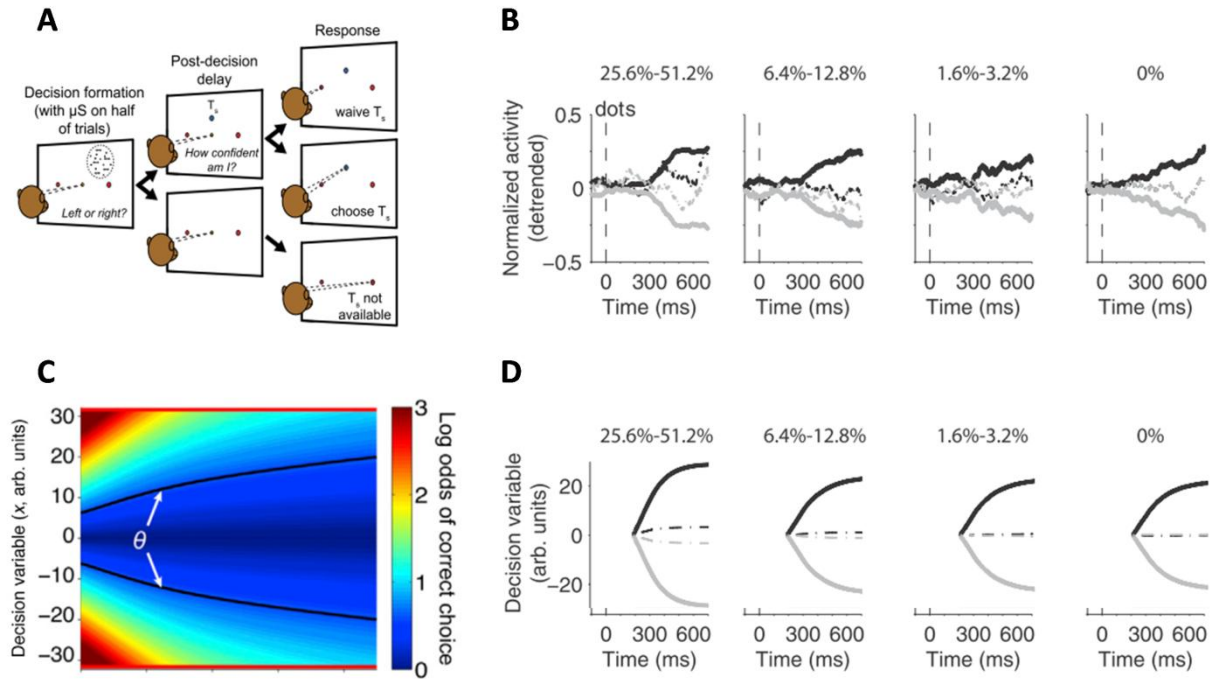
décision d'accepter  $T_s$  est basée sur une évaluation interne de la fiabilité de l'évidence sensorielle, et non sur une simple association avec la cohérence du kinématogramme.

Kiani et Shadlen (2009) ont enregistré l'activité des neurones accumulateurs d'évidence dans LIP au cours de cette tâche. Lorsque  $T_s$  était rejetée, les réponses neuronales alignées sur l'apparition du stimulus (Figure 14B) étaient similaires à celles observée par Roitman et Shadlen (2002; Figure 11E), avec une nette divergence (apparaissant environ 200 ms après l'apparition du stimulus) dans le taux de décharge des neurones reflétant les choix alternatifs. Lorsque  $T_s$  était acceptée, ces taux de décharge étaient difficilement différenciables en raison d'un très faible taux de dérive persistant jusqu'à l'apparition de  $T_s$ . Ces données suggèrent que l'activité des neurones accumulateurs d'évidence est informative sur l'adoption ou le rejet de  $T_s$ . Kiani et Shadlen ont alors utilisé un DDM pour mieux comprendre la nature de ce lien. Il existe dans ce modèle un mapping implicite entre la probabilité d'une réponse correcte et la valeur de la variable de décision  $x(t)$ . Dans le contexte de la tâche RDK, la confiance en une direction  $S_1$  versus  $S_2$  peut être formalisée comme le logarithme du ratio des probabilités postérieures en faveur de cette direction et contre la direction opposée (*log odds*; voir Figure 14C):

$$\text{Log} \frac{p(S_1/x(t))}{p(S_2/x(t))} = \text{Log} \frac{\sum_i p(x(t)/S_1, C_i) p(C_i/S_1)}{\sum_i p(x(t)/S_2, C_i) p(C_i/S_2)} + \log \frac{p(S_1)}{p(S_2)} \quad (16)$$

où  $C_i$  représente les différents niveaux de cohérence utilisés. Dans la mesure où les deux directions sont équiprobables et la cohérence varie indépendamment de la direction, l'équation (16) se réduit à:

$$\text{Log} \frac{p(S_1/x(t))}{p(S_2/x(t))} = \text{Log} \frac{\sum_i p(x(t)/S_1, C_i) p(C_i)}{\sum_i p(x(t)/S_2, C_i) p(C_i)} \quad (17)$$



**Figure 14.** Un corrélat neuronal commun pour l'accumulation d'évidence et la confiance en la décision (adapté de Kiani et Shadlen, 2009). **A**) Variante post-décisionnelle de la version interrogative de la tâche RDK. Dans 50% des essais choisis au hasard, une troisième cible ( $T_s$ ) de couleur et forme différente apparaissait dans le délai entre l'extinction du kinématogramme et le signal autorisant à répondre. A cette cible était associée une récompense systématique mais beaucoup moins importante que celle attribuée pour un choix directionnel correct. Le singe avait la possibilité d'accepter cette faible récompense ou risquer un choix directionnel pour une récompense plus conséquente. **B**) Taux de décharge moyens de 70 neurones LIP lorsque la cible correcte se trouve dans le champ de réponse des neurones (traces noires) versus en dehors (traces grises) pour chaque niveau de cohérence dans les essais où  $T_s$  a été proposée. Les réponses neuronales sont alignées sur l'apparition du kinématogramme, et ont été groupées selon que  $T_s$  a été choisie (traits pointillés) ou refusée (traits pleins). **C**) Log odds pour une décision correcte calculé à partir des valeurs de meilleur ajustement du DDM. Le modèle prescrit un choix de  $T_s$  lorsque le log odds est inférieur à une valeur seuil  $\theta$  (traces noires) lors de l'extinction du stimulus. **D**) Trajectoires décisionnelles  $x(t)$  moyennées prédites par le DDM pour  $T_s$  acceptée versus refusée (même conventions que pour B). Les trajectoires décisionnelles prédites sont décalées par un offset correspondant à la latence d'apparition de la variable de décision dans LIP ( $\sim 200$  ms).

Kiani et Shadlen (2009) ont fait l'hypothèse que  $T_s$  est choisie lorsque le log odds pour une réponse correcte est inférieur à une valeur seuil  $\theta$  lors de l'extinction du stimulus. Le modèle contient alors 3 paramètres: le taux de dérive  $v$ , le seuil décisionnel  $a$  et le seuil de confiance  $\theta$ . Les deux premiers paramètres ont été ajustés à la fonction psychométrique des essais dans lesquels  $T_s$  n'était pas présentée en utilisant l'équation (11).  $\theta$  a été ajusté dans un deuxième temps à la fréquence observée des choix de  $T_s$ . Les valeurs de meilleur ajustement de ces



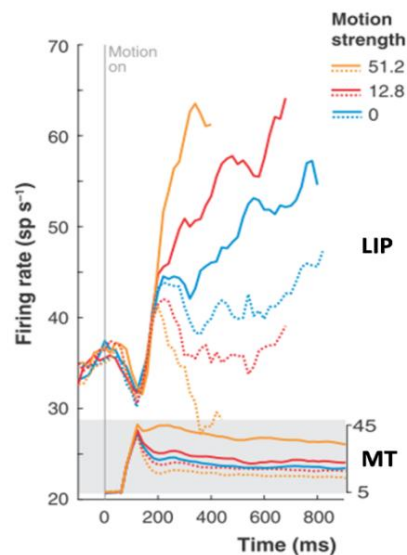
paramètres ont ensuite été utilisées pour prédire (i) la proportion de réponses correctes en fonction de la durée de présentation du stimulus et de la cohérence dans les essais où les singes ont refusé Ts et (ii) les trajectoires décisionnelles  $x(t)$  moyennées pour Ts acceptée versus refusée. Ces prédictions étaient très proches des données comportementales et neuronales observées (Figure 14D), soutenant l'hypothèse qu'un corrélat neuronal de la confiance est représenté par les mêmes neurones qui accumulent l'évidence sensorielle dans LIP.

Fetsch et al. (2014) ont testé une prédiction directe de cette hypothèse dans une tâche strictement identique: si accumulation d'évidence et confiance partagent un même substrat neuronal, alors une manipulation d'évidence sensorielle devrait affecter les jugements de confiance. Pendant la visualisation du kinématogramme par des singes, ces chercheurs ont microstimulé des neurones de MT sélectifs pour une direction. Les résultats comportementaux répliquent ceux rapportés par Salzman et al. (1992) et Hank et al. (2003): la microstimulation biaisait les choix des singes en faveur de la direction préférée par les neurones microstimulés. Lorsque la direction préférée des neurones stimulés était similaire à la direction du stimulus, les singes choisissaient moins souvent Ts. Inversement, les singes choisissaient plus souvent Ts lorsque la microstimulation portait sur des neurones sélectifs pour une direction opposée à celle du stimulus. Tous ces effets étaient prédits par un DDM similaire à celui utilisé par Kiani et Shadlen (2009) incorporant la microstimulation dans MT comme générant une modulation du taux de dérive. Ces résultats valident donc l'hypothèse initiale et soutiennent une théorie unifiée du choix et de la confiance.

### *1.2.6 Accumulation d'évidence et encodage sensoriel*

Nous avons jusqu'ici focalisé sur le processus décisionnel. Que se passe-t-il avant l'accumulation d'évidence? Le DDM (et plus généralement tous les modèles à échantillonnage séquentiel) suppose que l'accumulation d'évidence débute après un temps d'encodage  $T_e$ . Ces deux processus ont lieu en série. Une hypothèse alternative consiste à considérer un flux continu dans l'encodage de l'évidence sensorielle et l'accumulation. Cette hypothèse prédit une chute brutale du taux de dérive ( $v = 0$ ) si un masque est apposé sur le stimulus au cours de l'essai, et donc une augmentation du coefficient d'asymétrie des distributions de TR prédites (i.e., beaucoup de TR très lents pour les réponses correctes et les erreurs). De manière surprenante, les distributions de TR dans ce type de tâche sont similaires à celles observées pour des tâches traditionnelles dans lesquelles le stimulus disparaît au moment de la réponse,

et sont parfaitement modélisées par le DDM standard (Ratcliff & Rouder, 2000; Smith, Ratcliff, & Wolfgang, 2004). Ces données suggèrent que le taux de dérive dépend d'une représentation durable du stimulus stockée dans une mémoire à court terme (Smith & Ratcliff, 2009). Les données neuronales obtenues dans la tâche RDK permettent un éclairage supplémentaire sur les relations entre encodage sensoriel et accumulation. Les réponses neuronales dans MT montrent une sélectivité directionnelle à partir de ~100 ms (Figure 15; e.g., Newsome et al., 1989). Bien que des connexions directes entre MT et LIP existent (e.g., Blatt et al., 1990), la variable de décision apparaît autour de ~200-220 ms dans LIP. Que se passe-t-il pendant les ~100 ms de délai entre les deux événements? Le cerveau stocke-t-il l'évidence sensorielle provenant de MT dans une mémoire à court terme? Shadlen et Kiani (2013) ont récemment proposé que le cerveau met en place une opération de routage de l'information (*circuit configuration*) pendant ce délai, de telle sorte que le mouvement dans une partie du champ visuel ait un impact sur des choix potentiels de cibles se situant dans une autre partie du champ visuel. Cette opération, dont les substrats neuronaux sont inconnus, pourrait largement contribuer à notre grande flexibilité décisionnelle (Zylberberg, Slezak, Roelfsema, Dehaene & Sigman, 2010). Par exemple, nous sommes capables de modifier la configuration entre évidence sensorielle et choix possibles sur la base d'une simple amorce présentée en cours d'essai (e.g., Bennur & Gold, 2011; Filimon et al., 2013; Gold & Shadlen, 2003).



**Figure 15.** Décours temporel des réponses de neurones MT versus LIP alignées sur l'apparition du kinématogramme (adapté de Gold & Shadlen 2007) pour trois niveaux de cohérence (51.2%, 12.8%, et 0%).

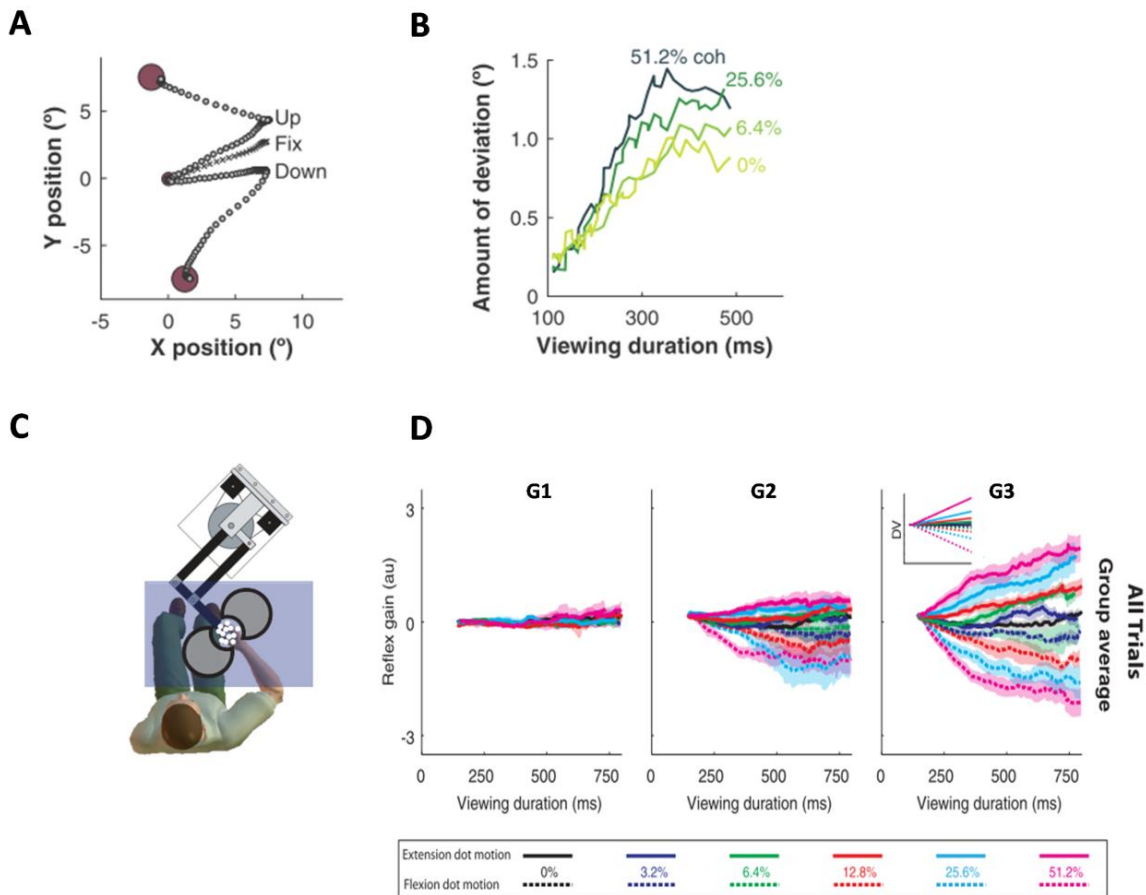
Dans la tâche RDK, la latence moyenne entre le seuil d'accumulation d'évidence dans LIP et le début de la saccade est estimée à ~70-80 ms (voir Figure 11A; Roitman & Shadlen, 2002). Les latences non-décisionnelles dans cette tâche sont ainsi estimées à ~300ms. Cette estimation est proche de celle obtenue à l'aide de l'ajustement du DDM aux données comportementales dans cette tâche ( $T_{er}$  ~330 ms; e.g., Gold & Shadlen, 2007), suggérant à nouveau une bonne convergence entre les données neuronales et le modèle. On notera toutefois ~30 ms d'écart entre  $T_{er}$  et les latences résiduelles observées, suggérant une autre étape de traitement résiduelle. Nous retrouverons un écart similaire entre  $T_{er}$  et nos propres données neurophysiologiques (chapitre 3).

### 1.2.7 Accumulation d'évidence et système moteur

Comme introduit en préambule de ce chapitre, il semble logique qu'une décision perceptive soit suivie d'une décision motrice. Lorsque ma voiture s'approche d'un feu tricolore, je dois (i) déterminer la couleur du feu puis (ii) déterminer l'action appropriée sachant la couleur du feu. Les modèles sériels de traitement de l'information reposent sur cette dissociation conceptuelle. Par exemple, Donders (1868) et Sternberg (1969, 2001, 2011) considèrent que décision perceptive et décision motrice sont deux étapes de traitement ayant lieu en série. Cette conception sérielle du processus décisionnel s'oppose au DDM dans lequel décision perceptive et sélection de l'action ne forment qu'un seul et même processus.

Un modèle sériel prédit un engagement du système moteur lorsque la variable de décision perceptive a atteint un seuil. En d'autres termes, le système moteur ne devrait pas refléter l'accumulation d'évidence sensorielle. Un moyen de tester cette hypothèse consiste à enregistrer ou microstimuler des zones pouvant initier une saccade oculaire pendant la réalisation de la tâche RDK. Rappelons que LIP ne permet pas d'initier une saccade (e.g., Hanks et al., 2006; Pare & Wurtz, 2001). D'autres zones comme FEF ou SC contiennent des "neurones mouvement" (*movement neurons*) remplissant cette fonction. Ces neurones se situent dans la couche V de FEF ainsi que dans les couches intermédiaires de SC; ils projettent directement sur les noyaux oculomoteurs du tronc cérébral qui contrôlent l'initiation d'une saccade (Pouget et al., 2009; Segraves, 1992). Alors que des singes réalisaient la version interrogative de la tâche RDK, Gold et Shadlen (2000) ont microstimulé des neurones mouvements de FEF dans certains essais au moment précis de l'extinction de la croix de fixation signalant la permission de répondre. Cette microstimulation provoquait une saccade perpendiculaire à l'axe contenant les deux cibles ~45 ms après l'extinction de la croix de

fixation, bien avant le début de la saccade volontaire (~170 ms) indiquant la décision. La trajectoire de cette saccade évoquée électriquement était influencée par la variable de décision, tendant à dévier dans la direction du choix subséquent (Figure 16A). L'amplitude de la déviation dépendait du pourcentage de cohérence et de la durée de présentation du kinématogramme (Figure 16B).



**Figure 16.** Représentation d'une variable de décision perceptive dans des structures de préparation motrice chez le singe (A, B; adapté de Gold & Shadlen, 2000) et l'homme (C, D; adapté de Selen et al., 2012). **A**) En l'absence de kinématogramme, la microstimulation de neurones de FEF chez le singe génère une saccade vers la droite, perpendiculaire (croix "Fix") à l'axe déterminé par les deux cibles (cercles beiges). Lors de la visualisation d'un kinématogramme de points dont le mouvement cohérent se dirige vers le haut ou vers le bas, cette même microstimulation génère une saccade déviée dans la direction de la saccade volontaire subséquente (vers le haut "Up" ou vers le bas "Down"). **B**) L'amplitude de cette déviation dépend du temps de visualisation du kinématogramme et du pourcentage de cohérence, trahissant la présence d'une variable de décision perceptive. **C**) Dispositif expérimental utilisé par Selen et al. (2012). Voir le texte pour les détails. **D**) Gain du réflexe myotatique moyenné à travers 4 sujets pour les essais corrects et incorrects en fonction du pourcentage de cohérence et de la durée de visualisation du kinématogramme dans les fenêtres temporelles G1 (20-45 ms après la perturbation), G2 (45-75 ms) et G3 (75-105 ms). Le réflexe myotatique à moyen (G2) et long terme (G3) montre une dépendance quasi linéaire à la variable de décision du DDM (inséré "DV").

Ces données démontrent une représentation de la décision perceptive dans les structures motrices qui préparent la réponse. D'autres données convergentes ont été rapportées pour le SC (e.g., Ratcliff, Cherian, & Segraves, 2003; Ratcliff, Hasegawa, Hasegawa, Smith, & Segraves, 2007). Ces recherches sont en accord avec le DDM et réfutent une conception sérielle du processus décisionnel<sup>17</sup>. Elles ont conduit à une conception intentionnelle (*intentional framework*) ou incarnée (*embodied decision-making*) de la décision perceptive (Cisek & Kalaska, 2010; Shadlen & Gold, 2004; Shadlen et al., 2008). En d'autres termes, les décisions perceptives seraient indissociables de la manière dont elles sont communiquées. Par exemple, une décision perceptive communiquée par une saccade est médiatisée par FEF, mais la même décision communiquée par une pression manuelle d'un bouton serait médiatisée par le cortex moteur primaire (M1). Filimon, Philiastides, Nelson, Kloosterman et Heekeren (2013) ont récemment ironisé sur cette conception incarnée de la décision: "*a radiologist's decision of whether a mammogram contains a tumor would rely on different brain circuits depending on which effector indicates it.*" (p. 2121). D'un point de vue computationnel, l'hypothèse intentionnelle paraît extrêmement économique puisqu'elle permet une réponse motrice rapide à une stimulation. L'hypothèse alternative "non-intentionnelle" (i.e., la décision perceptive est représentée indépendamment de la manière dont le sujet communique cette décision) présente aussi des avantages car elle permet une plus grande flexibilité en termes de réponse (Freedman & Assad, 2011; Sigman & Dehaene, 2005). Derrière ces deux hypothèses se dissimule un vieux débat, celui d'une architecture cognitive sérielle versus continue (McClelland, 1979; Sternberg, 1969; Townsend, 1976, 1990).

La validité des deux hypothèses pourraient dépendre du contexte (Freedman & Assad, 2011). Dans les études chez le singe, le surentraînement pendant des milliers d'essais à réaliser la tâche pourrait favoriser un flux continu d'information en renforçant l'association entre le stimulus et la réponse. Les singes traiteraient alors la décision perceptive comme un problème de sélection de l'action (Heekeren, Marrett, & Ungerleider, 2008). Selen, Shadlen et Wolpert (2012) ont récemment examiné cette hypothèse. Quatre sujets humains ont réalisé la version interrogative de la tâche RDK, avec une période d'entraînement à la tâche considérablement plus réduite que celle utilisée chez le singe. Durée de présentation et cohérence du kinématogramme étaient manipulées. Les sujets devaient communiquer leur décision lors de l'extinction du stimulus en déplaçant la poignée d'un manipulandum robotisé

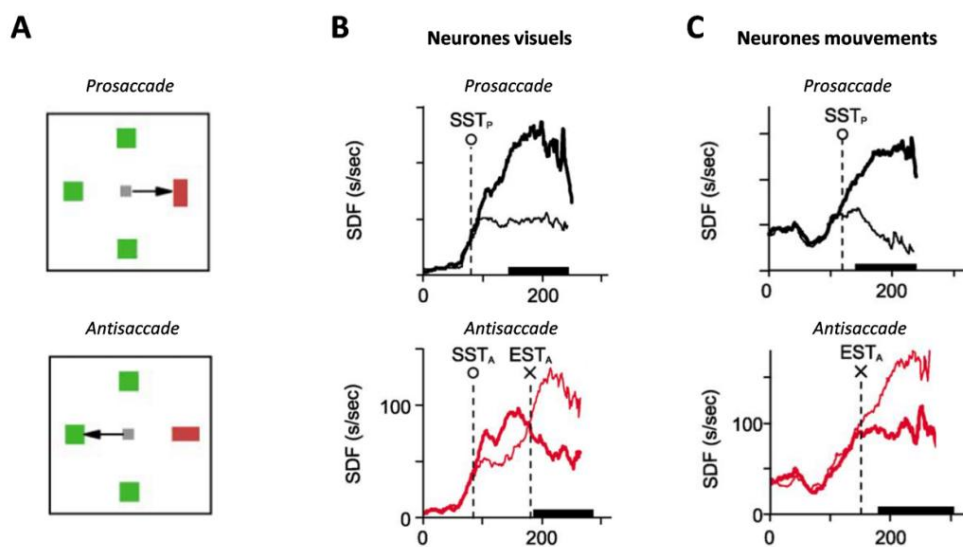
---

<sup>17</sup> Certaines théories psychologiques, bien que non formalisées, apparaissent également en accord avec ces données. La théorie du codage des événements (*theory of event coding*; Hommel, Musseler, Aschersleben, & Prinz, 2001) et le modèle de recouvrement dimensionnel (*dimensional overlap model*; Kornblum, Hasbroucq, & Osman, 1990) assument par exemple un recouvrement entre les représentations des stimuli et des réponses.

dans la direction du mouvement des points (flexion ou extension du coude; Figure 16C). Au moment de l'extinction du stimulus, une brève perturbation du bras était appliquée, provoquant un réflexe myotatique (*stretch reflex*). Le gain de ce réflexe, mesuré par électromyographie (EMG), était estimé pour chaque essai en intégrant la différence d'activité EMG entre le fléchisseur et l'extenseur dans trois fenêtres temporelles correspondant aux réflexes myotatiques à court (G1; 20-45 ms après la perturbation), moyen (G2; 45-75 ms) et long terme (G3; 75-105 ms). Le gain dans les fenêtres G2 et G3 en fonction de la cohérence et durée du stimulus reflétait une dépendance quasi-linéaire à la variable de décision du DDM (Figure 16D). De plus, la variance du gain dans la fenêtre G3 augmentait approximativement linéairement en fonction du temps. Cette relation linéaire est prédite par le DDM. Ces données démontrent une représentation de la variable de décision dans les structures motrices chez l'homme et réfutent un rôle majeur de l'apprentissage dans un modèle de traitement à flux continu.

Au delà des effets d'apprentissage, le choix de la tâche pourrait avoir un impact sur le flux de traitement de l'information. L'étude de Selen et al. (2012), comme la plupart des études exposées jusque là, repose sur la tâche RDK. Il existe dans cette tâche une "hypercompatibilité" entre le stimulus et la réponse (Kornblum et al., 1990). En d'autres termes, la décision perceptive (e.g., mouvement vers la droite versus vers la gauche) correspond à la sélection de l'action (mouvement de la poignée vers la droite versus vers la gauche). Ce contexte particulier pourrait favoriser un modèle à flux continu. Que se passe-t-il dans des tâches plus complexes où la compatibilité entre le stimulus et la réponse (S-R) est manipulée et le risque d'erreur plus important? Sato et Schall (2003) ont réalisé des enregistrements unitaires dans FEF alors que des singes effectuaient une tâche de compatibilité S-R combinée avec une recherche visuelle. Dans chaque essai de cette tâche, quatre formes étaient présentées autour d'un point de fixation central. Trois formes étaient des carrés de couleur verte, une forme cible était un rectangle de couleur rouge. Lorsque le rectangle rouge était vertical, les singes devaient émettre une saccade en direction de cette cible (prosaccade). Lorsque le rectangle rouge était horizontal, les singes devaient émettre une saccade vers le carré vert symétriquement opposé (antisaccade; Figure 17A). FEF contient trois principales catégories de neurones (e.g., Pouget et al., 2009; Purcell et al., 2010; Purcell et al., 2012; Segraves & Goldberg, 1987; pour une catégorisation neuronale similaire au niveau de M1, voir Riehle, 2005; Riehle & Requin, 1997; Zhang, Riehle, Requin, & Kornblum, 1997): les neurones mouvement (*movement neurons*) introduits au début de cette

section, les neurones visuels (*visual neurons*)<sup>18</sup> et les neurones hybrides (*visuomovement neurons*). Ces trois types de neurones peuvent être dissociés *in vivo* grâce à une tâche de saccades guidées par la mémoire (Gnadt & Andersen, 1988). Les neurones visuels présentent une augmentation d'activité peu après la présentation du stimulus visuel, mais aucune modulation avant l'initiation de la saccade. Les neurones mouvement ne montrent aucune modulation par la présentation du stimulus visuel mais un accroissement d'activité avant l'initiation de la saccade. Enfin, les neurones hybrides sont modulés par le stimulus et la réponse, avec une activité persistante entre les deux événements. Contrairement aux neurones mouvement, ils ne permettent pas d'initier une saccade (Ray, Pouget, & Schall, 2009)<sup>19</sup>.



**Figure 17.** Enregistrements unitaires réalisés dans FEF pendant l'exécution d'une tâche de compatibilité S-R combinée avec une recherche visuelle (d'après Sato et Schall, 2003). **A)** Exemple d'un essai avec antisaccade versus prosaccade; voir texte pour les détails. **B)** Réponses moyennées et alignées sur l'apparition du stimulus de 44 neurones visuels dans les essais avec prosaccade (traces noires, panneau supérieur) versus antisaccade (traces rouges, panneau inférieur). Les traits épais et fin représentent respectivement les réponses neuronales lorsque le rectangle rouge se situe dans le *champ récepteur* des neurones versus à l'opposé.  $SST_P/SST_A$  (*stimulus selection time prosaccade/antisaccade trials*): latence moyenne à partir de laquelle la sélection du rectangle rouge est effectuée (décision perceptive) dans les essais avec prosaccade versus avec antisaccade.  $EST_A$  (*endpoint selection time antisaccade trials*): latence moyenne à partir de laquelle la sélection de la cible symétriquement opposée au rectangle rouge est sélectionnée (décision motrice) dans les essais avec antisaccade. **C)** Réponses moyennées et alignées sur l'apparition du stimulus de 21 neurones mouvement. Les traits épais et fin représentent respectivement les réponses neuronales lorsque le rectangle rouge se situe dans le champ de réponse des neurones versus à l'opposé.  $SST_P$  et  $EST_A$ : même convention que dans B).

<sup>18</sup> Les neurones visuels sont situés dans les couches superficielles de FEF; ils reçoivent des inputs provenant des aires visuelles extrastriées (e.g., V4; Pouget et al., 2009).

<sup>19</sup> D'après Schall (communication personnelle), ce sont précisément ces neurones hybrides qu'ont enregistré Shadlen et collaborateur dans LIP.

Sato et Schall (2003) ont enregistré l'activité des neurones visuels et des neurones mouvement dans FEF. Les résultats démontrent clairement une dissociation entre décision perceptive et décision motrice. Les neurones visuels sélectionnaient la position de la cible rectangulaire rouge (décision perceptive) quel que soit le type d'essai (prosaccade versus antisaccade), bien que le pattern d'activité dans les essais avec antisaccade était modulé dans un second temps pour sélectionner la position de la cible opposée (décision motrice). La latence à laquelle la décision perceptive était effectuée n'était pas affectée par la compatibilité S-R. Par opposition, les neurones mouvement représentaient uniquement la décision motrice (Figure 17C). La latence à laquelle la décision motrice était effectuée expliquait la totalité de l'effet de compatibilité S-R (i.e., les TR sont plus lents dans les essais antisaccade par rapport aux essais prosaccade). Ces résultats démontrent que décision perceptive et décision motrice<sup>20</sup> peuvent reposer sur des bases neurales différentes (voir Mouret & Hasbroucq, 2000, pour des résultats similaires observés dans M1 au cours d'une tâche de compatibilité S-R impliquant des réponses manuelles). Cependant, ils ne renseignent pas sur la relation entre neurones visuels et neurones mouvement. Les neurones mouvement accumulent-ils l'information provenant des neurones visuels? Cette question sera traitée plus tard, dans la section 1.3.2.

Une autre situation expérimentale dans laquelle décisions perceptives et motrices ont été dissociées concerne les décisions perceptives non associées *a priori* à un plan moteur particulier. Par exemple, Filimon et al. (2013; voir aussi Bennur & Gold, 2011) ont construit un protocole expérimental dans lequel des sujets humains devaient décider si une image bruitée représentait un visage ou une maison (présentation de l'image pendant 300 ms). La difficulté de la discrimination perceptive était manipulée (discrimination facile versus difficile). Après un délai (pouvant aller jusqu'à 9 secondes) suivant la présentation du stimulus, un œil ou une main apparaissait autour de la croix de fixation centrale, signalant la modalité de réponse (saccade versus pression manuelle d'un bouton). Deux cibles, un carré et une étoile, étaient alors disposées symétriquement par rapport à la croix de fixation, soit sur un plan vertical, soit sur un plan horizontal. En fonction de la modalité de réponse, les sujets devaient communiquer leur décision par une saccade vers la cible appropriée (e.g., saccade vers l'étoile si l'image bruitée représente une maison), ou par une pression manuelle d'un bouton sur un pad représentant les quatre localisations possibles des cibles (gauche, droite, haut, bas). Des enregistrements d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) ont été réalisés pendant l'exécution de cette tâche. Les résultats ont révélé une représentation

---

<sup>20</sup> Décision perceptive et décision motrice sont respectivement appelées "décider que" (*decide that*) et "décider de" (*decide to*) par Schall (2001, 2013).



neurale de la décision perceptive dans la scissure frontale inférieure gauche (sous-région du cortex préfrontal dorsolatéral), dissociée des aires activées par la décision motrice (scissure intrapariétale pour les saccades oculaires, aire motrice pré-supplémentaire, lobule paracentral et cortex cingulaire antérieur pour les réponses manuelles).

Ces résultats suggèrent que les mécanismes décisionnels peuvent être largement modulés par le contexte. Pourtant, la majeure partie des études expérimentales sur la prise de décision perceptive repose sur la tâche RDK. Outre le problème de compatibilité S-R souligné précédemment, cette tâche présente d'autres singularités. (i) Le stimulus est distribué dans le temps, alors que beaucoup de stimuli de la vie réelle apparaissent de manière discrète (e.g., apparition soudaine d'un enfant sur le bord de la route alors que nous sommes au volant d'une voiture). La présentation continue d'une stimulation sensorielle pourrait favoriser un mécanisme d'accumulation d'évidence et un flux continu d'information. Bien que le DDM capture de manière équivalente les distributions de TR pour des stimuli discrets versus continus (Ratcliff & McKoon, 2008; Ratcliff & Smith, 2004; Smith & Ratcliff, 2009), rien ne prouve que le cerveau engage un mécanisme d'accumulation pour une présentation discrète. (ii) La tâche RDK repose sur un seul flux d'information (le mouvement des points). Nous sommes pourtant envahis de stimulations sensorielles diverses, parfois conflictuelles. Notre cerveau doit filtrer les sources d'information non pertinentes avant qu'elles ne puissent contaminer la variable de décision. (iii) Les réponses dans la tâche RDK sont toujours communiquées par le système oculomoteur. Les inférences et modélisations sont-elles généralisables à d'autres modalités de réponse (e.g., réponses manuelles)?

Ce travail de thèse a pour but de faire progresser notre compréhension des mécanismes décisionnels en focalisant sur un contexte décisionnel complémentaire à celui implémenté dans la tâche RDK: les tâches de conflit, dans lesquelles les stimuli sont présentés de manière discrète, les décisions fondées sur plusieurs sources conflictuelles d'information sensorielle et les réponses communiquées manuellement. Avant cela, il est nécessaire d'examiner les quelques études ayant utilisé des tâches différentes de la tâche RDK. Dans la mesure où nos travaux expérimentaux seront réalisés chez l'humain, il est aussi nécessaire de passer en revue les quelques études neurophysiologiques sur les mécanismes d'accumulation d'évidence chez l'homme.

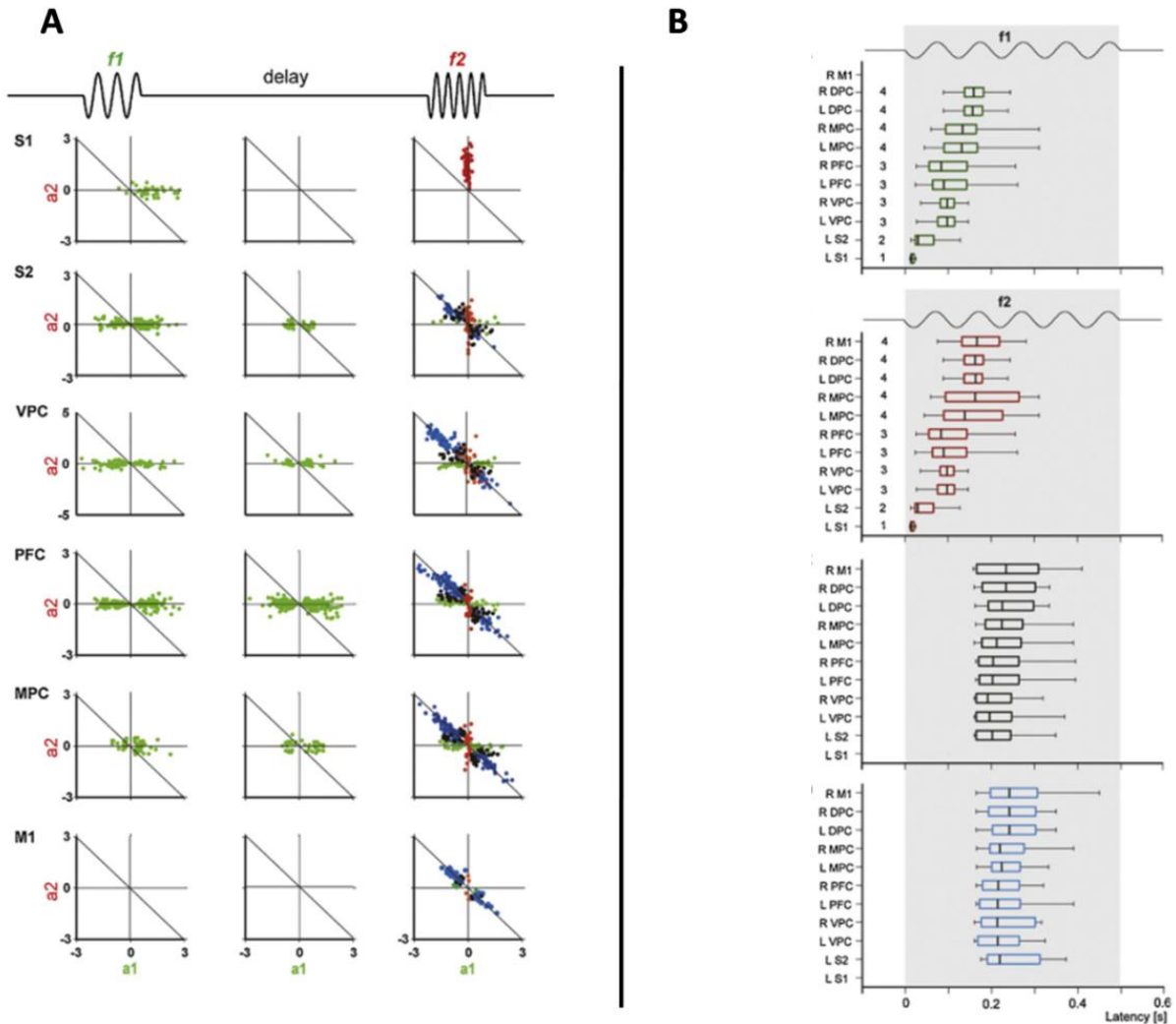
### 1.3 Généralisation au delà du RDK

#### 1.3.1 Discrimination vibrotactile

Romo et collaborateurs (e.g., Hernandez et al., 2010; Hernandez, Zainos, & Romo, 2002; Romo, Brody, Hernandez, & Lemus, 1999; Romo & de Lafuente, 2013; Romo, Hernandez, & Zainos, 2004; Romo, Hernandez, Zainos, Brody, & Lemus, 2000; Romo, Hernandez, Zainos, Lemus, & Brody, 2002; Romo, Hernandez, Zainos, & Salinas, 1998) ont exploré les mécanismes neuronaux décisionnels dans une tâche de discrimination vibrotactile. Des singes étaient entraînés à comparer la fréquence de vibration de deux stimulations tactiles,  $f_1$  et  $f_2$ , appliquées séquentiellement sur la même main pendant 500 ms et séparées par un intervalle temporel de 3 s. Ils devaient indiquer leur décision ( $f_1 > f_2$  ou  $f_2 > f_1$ ) en pressant l'un des deux boutons de réponse avec la main non stimulée. Cette tâche est intéressante car elle fait intervenir un système sensorimoteur différent de celui impliqué dans la tâche RDK. De plus, Romo et collaborateurs ont réalisé des enregistrements unitaires dans de nombreuses régions cérébrales, offrant un tableau détaillé de la chaîne de traitement de l'information (pour une revue, voir Romo & de Lafuente, 2013). Le taux de décharge des neurones dans l'aire somatosensorielle primaire (S1) semble encoder l'évidence sensorielle: il suit monotoniquement la fréquence vibratoire et ses variations à travers les essais prédisent les choix du singe. De plus, le remplacement de  $f_1$  ou  $f_2$  par une microstimulation des neurones de S1 produit des réponses similaires à celles observées avec la stimulation physique (Romo et al., 2000).

Suivant l'hypothèse de Gold et Shadlen (2001), la variable de décision dans cette tâche devrait être la différence (et plus précisément le signe de la différence) entre les réponses de deux neurones de S1 présentant des courbes d'accord opposées. Cette opération de soustraction devrait plausiblement s'effectuer entre la représentation sensorielle de  $f_2$  et la représentation de  $f_1$  maintenue en mémoire de travail. Plusieurs régions cérébrales comme l'aire somatosensorielle secondaire (S2), le cortex préfrontal (PFC), les cortex prémoteurs ventral (VPC) et dorsal (DPC), le cortex prémoteur médian (MPC) et le cortex moteur primaire (M1) la représentent (Figure 18). Bien que le taux de décharge dans ces régions est initialement fonction des fréquences  $f_1$  et  $f_2$  séparément (avec une représentation persistante de  $f_1$  pendant le délai entre les deux stimulations), ce taux évolue pour représenter le signe de la différence entre les deux fréquences dans les 200 ms avant la fin du second stimulus, certains neurones représentant  $f_1 > f_2$ , d'autres  $f_2 > f_1$ . Ces résultats montrent que le processus décisionnel est largement distribué à travers le cortex. Un challenge important consiste à

comprendre cette redondance de la variable de décision (Cisek, 2006; Wang, 2008). Quelle est le rôle de chaque structure? Cette question reste largement inexplorée (Hanks et al., 2015).



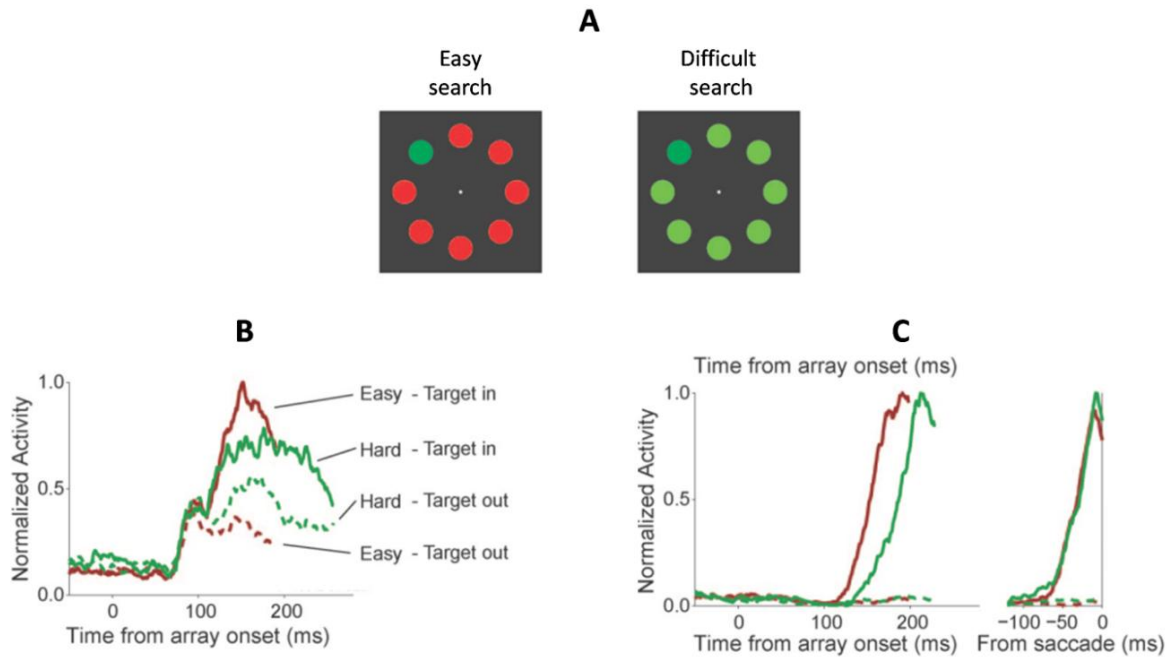
**Figure 18.** Flux de la variable de décision dans une tâche de discrimination vibrotactile (adapté de Romo & de Lafuente, 2013). **A)** La réponse de chaque neurone a été analysée par une régression linéaire multiple de type  $\text{taux de décharge} = a_1 * f_1 + a_2 * f_2 + \text{constante}$  pendant la présentation de  $f_1$ , le délai entre les deux stimulations et la présentation de  $f_2$ . Les points verts proches de la ligne  $a_2 = 0$  indiquent les réponses exclusivement fonction de  $f_1$ . Les points rouges proches de la ligne  $a_1 = 0$  indiquent les réponses exclusivement fonction de  $f_2$ . Les points noirs et bleus sur la diagonale  $a_1 = -a_2$  illustrent les réponses résultant de la différence entre  $f_1$  et  $f_2$ . Les points noirs et bleus dans le premier quadrant reflètent les neurones dont les taux de décharge sont plus élevés lorsque  $f_2 > f_1$ . Les points noirs et bleus dans le quatrième quadrant reflètent les neurones dont les taux de décharge sont plus élevés lorsque  $f_1 > f_2$ . Les points noirs sont associés à des coefficients  $a_1$  et  $a_2$  de signe et magnitude différents. Les points bleus sont associés à des coefficients  $a_1$  et  $a_2$  de signe opposé mais de même magnitude. **B)** Distribution des latences des réponses neuronales sélectives pour la fréquence  $f_1$ ,  $f_2$ , et la différence entre  $f_1$  et  $f_2$ . Les codes couleurs sont similaires à (A).

Comme pour la tâche RDK, les travaux de Romo et collaborateurs démontrent une représentation de la variable de décision dans les structures motrices qui préparent la réponse. Ils mettent aussi en évidence un rôle du cortex préfrontal dans le processus décisionnel, alors que les études utilisant la tâche RDK ont focalisé sur le cortex pariétal postérieur. Toutefois, ces travaux ne démontrent pas la mise en jeu d'un potentiel mécanisme d'accumulation dans la tâche de discrimination vibrotactile.

### *1.3.2 Recherche visuelle*

Un autre paradigme rendu populaire par Schall et collaborateurs (e.g., Cohen, Heitz, Woodman, & Schall, 2009; Purcell et al., 2010; Purcell et al., 2012; Sato, Murthy, Thompson, & Schall, 2001; Schall, Sato, Thompson, Vaughn, & Juan, 2004) pour étudier les mécanismes décisionnels est la recherche visuelle. L'observateur doit identifier une cible parmi des distracteurs (e.g., un cercle vert parmi des cercles rouges, une lettre L parmi des lettres T etc.) disposés autour d'un point de fixation central, et communique sa décision par une saccade vers la cible choisie. Les tâches de recherche visuelle offrent un contexte décisionnel plus écologique puisque la décision se fonde sur plusieurs sources d'évidence sensorielle. Elles autorisent également l'enregistrement du TR.

La Figure 19B montre les réponses de neurones visuels de FEF pendant la réalisation d'une recherche de couleur (Sato et al., 2001). Des singes devaient identifier une cible verte foncée parmi des distracteurs rouge (condition facile) ou vert clair (condition difficile; Figure 19A). Les neurones visuels montrent une réponse initiale similaire pour la cible et les distracteurs, puis évoluent pour signaler la localisation de la cible d'une manière analogue aux neurones LIP de Roitman et Shadlen (2002; i.e., augmentation versus diminution du taux de décharge lorsque la cible se situe à l'intérieur versus en dehors du champ récepteur). La divergence entre les activités neuronales s'opère plus tard, et évolue de manière plus lente pour une recherche difficile versus facile. La Figure 19C illustre les réponses moyennées de neurones mouvement de FEF dans cette même tâche. Lorsque la cible se situe dans le champ de réponse des neurones, les taux de décharge alignés sur l'apparition du stimulus augmentent brutalement sous la forme de rampes au moment où les neurones visuels commencent à signaler la localisation de la cible. Alignés sur l'initiation de la saccade, les taux de décharge convergent vers un même seuil. Lorsqu'un distracteur se trouve dans le champ récepteur des neurones mouvement, les taux de décharge apparaissent relativement invariants.



**Figure 19.** Dynamiques neuronales dans FEF lors de la réalisation d'une tâche de recherche visuelle par des singes. **A)** Paradigme expérimental ; voir le texte pour les détails. **B)** Réponses moyennées de neurones visuels alignées sur l'apparition du stimulus pour les conditions de recherche visuelle facile (traits rouges) versus difficile (traits verts), lorsque la cible se trouve dans le champ récepteur des neurones (traits pleins) versus en dehors (traits pointillés). **C)** Réponses moyennées de neurones mouvement alignées sur l'apparition du stimulus versus l'initiation de la saccade pour les conditions de recherche visuelle facile versus difficile, lorsque la cible se trouve dans le champ de réponse des neurones (traits pleins) versus en dehors (traits pointillés).

Il a été démontré que la latence à laquelle les taux de décharge des neurones mouvement commencent à augmenter ainsi que leur taux de dérive vers le seuil expliquait la variabilité du TR, ce qui a conduit à lier leur activité avec les dynamiques des modèles d'accumulation (Hanes & Schall, 1996; Ratcliff, Cherian, et al., 2003; Ratcliff et al., 2007; Woodman, Kang, Thompson, & Schall, 2008). Purcell et al. (2010) ont fait l'hypothèse que les réponses des neurones visuels dans FEF représentent la source d'évidence perceptive accumulée par les neurones mouvement. Pour tester cette hypothèse, ces chercheurs ont utilisé les taux de décharges des neurones visuels comme input de différents modèles d'accumulation. Si l'activité des neurones visuels représente bien l'évidence perceptive, alors le modèle devrait prédire les distributions de TR observées. Si l'activité des neurones mouvement reflète l'accumulation d'évidence, alors les dynamiques du modèle devraient être similaires à celles observées.

Chaque essai simulé commençait 300 ms avant la présentation du stimulus, lors de l'apparition de la croix de fixation centrale. Le modèle recevait alors comme input les décharges des neurones visuels jusqu'à l'initiation de la saccade. Plusieurs types de modèles d'accumulation ont été considérés. Ces modèles variaient selon que l'accumulation était (i) absente, (ii) parfaite, (iii) soumise à une fuite et (iv) enclenchée à partir d'un taux de décharge seuil des neurones visuels (*gated*<sup>21</sup> *accumulation*; par la suite dénommée "accumulation avec gating"). Les modèles variaient aussi selon que l'inhibition entre les deux populations de neurones mouvement en faveur de chaque alternative de réponse (cible versus distracteur) était (i) absente (modèle de course), (ii) proactive avec un coefficient d'inhibition  $u = 1$ , et (iii) mutuelle. Les résultats montrent qu'un modèle sans accumulation des inputs des neurones visuels par les neurones mouvement (la réponse étant déterminée par un seuil appliqué directement sur l'activité des neurones visuels) est incapable de prédire les distributions de TR. Une intégration parfaite de ces inputs ne permet pas non plus de capturer les distributions de TR, pour la simple raison qu'aucun mécanisme ne limite l'accumulation du bruit neuronal avant l'apparition du stimulus. Par contraste, une intégration avec fuite ainsi qu'une intégration avec gating capturaient parfaitement les données comportementales, quel que soit le mécanisme d'inhibition. Ces deux types d'architecture font toutefois des prédictions différentes par rapport à la dynamique des neurones mouvement. En particulier, les modèles comprenant une intégration avec fuite prédisent une corrélation négative entre la ligne de base du taux de décharge des neurones mouvements et le TR. Cette corrélation n'existe pas dans les données observées. Seuls les modèles avec un mécanisme de gating capturaient la dynamique des neurones mouvements, quelque soit la nature des interactions inhibitrices (absentes, proactives ou mutuelles). Les prédictions de ces trois types d'interaction entre les deux ensembles de neurones mouvement étaient quasiment indissociables car le mécanisme de gating provoque une accumulation pendant un temps relativement court. Bien que le principe de parcimonie invite à favoriser le modèle le plus simple (sans inhibition), la physiologie a mis en évidence des interactions inhibitrices au sein des neurones de FEF (e.g., Schall et al., 2004). En particulier, la microstimulation de FEF dans un hémisphère réduit les taux de décharge dans l'autre hémisphère (Schlag, Dassonville, & Schlag-Rey, 1998). Cette expérience n'ayant pas dissocié neurones visuels et neurones mouvement, il est impossible de conclure sur la nature (proactive versus mutuelle) de cette inhibition.

---

<sup>21</sup> En électrophysiologie, le terme "gating" réfère à l'ouverture ou fermeture des canaux ioniques sous l'influence d'autres molécules (e.g., Cesare, Moriondo, Velani, & McNaughton, 1999). Le terme est utilisé ici en référence à la dynamique qu'il représente.

Ces données démontrent la mise en jeu d'un mécanisme neuronal d'accumulation d'évidence même lorsque les stimuli sont présentés de manière discrète. La nécessité d'un gating (i.e., engagement de l'intégration à partir de l'atteinte d'un niveau seuil des inputs) favorise à première vue un modèle sériel de traitement de l'information. Toutefois, l'analyse unitaire empêche une conclusion définitive et conduit à deux possibilités. (i) Si tous les neurones visuels doivent dépasser le gate pour déclencher l'accumulation des neurones mouvement, alors le modèle est purement sériel. (ii) Alternativement, si un neurone mouvement donné peut commencer son intégration lorsque ses propres inputs dépassent le gate (quelque soit le statut des autres neurones visuels), alors le modèle est un hybride connu sous le nom de *discret asynchrone* (Miller, 1982): une étape de traitement peut commencer sans que la précédente soit achevée.

Un autre aspect important de ces données concerne le statut des neurones visuels dans FEF. Dans la mesure où les neurones visuels reçoivent des inputs provenant des aires visuelles extrastriées (Pouget et al., 2009), il est probable que l'activité de ces neurones résulte elle-même d'une intégration d'évidence sensorielle. Cette hypothèse n'a toutefois pas été envisagée par Purcell et al. (2010). Le modèle décisionnel comprendrait alors deux étapes d'intégration: (i) une intégration de l'information sensorielle provenant des aires visuelles extrastriées par les neurones visuels de FEF et (ii) une intégration de l'information perceptive des neurones visuels par les neurones mouvement lorsque le gate est dépassé. Cette architecture formera l'ossature centrale d'un modèle de décision pour les tâches de conflit que nous aborderons plus tard (Hübner et al., 2010). Il est intéressant de remarquer qu'elle est proche du modèle à deux étapes proposé par Carpenter, Reddi, et Anderson (2009), dans lequel un DDM réalise la décision perceptive et un processus LATER balistique conduit à l'initiation de la réponse.

### 1.3.3 *E pluribus unum*

L'ensemble des travaux en neuroscience et psychologie sur la prise de décision perceptive soulève un problème fondamental. Comment l'intégration d'évidence réalisée par des milliers de neurones s'articule pour produire une distribution de TR pouvant être prédite par un modèle contenant un seul accumulateur? Cette question contient deux corollaires relatifs aux deux paramètres fondamentaux des modèles, le taux de dérive et le seuil décisionnel. (i) Comment les taux de dérive de chaque neurone se coordonnent-ils au sein de l'ensemble neuronal? Une corrélation parfaite n'est pas plausible, tout comme une absence de corrélation

(Cohen & Kohn, 2011). (ii) Comment le seuil de décision est-il implémenté au sein de l'ensemble neuronal? Zandbelt, Purcell, Palmeri, Logan et Schall (2014) ont récemment adressé ces questions à l'aide de simulations d'un réseau d'accumulateurs (modèle "*e pluribus unum*"). Ces chercheurs ont déterminé comment les distributions de TR étaient influencées par les paramètres suivant: le nombre d'accumulateurs  $n$  ( $1 \leq n \leq 1000$ ), la corrélation des taux de dérive des accumulateurs ( $0.0 \leq r \leq 1.0$ ), et le type de règle de décision appliqué à l'ensemble neuronal. Pour ce dernier paramètre, deux options étaient envisagées: chaque accumulateur neuronal projette vers une entité évaluant la proportion d'accumulateurs ayant franchit le seuil décisionnel (mécanisme de "polling"), ou le taux de décharge moyen de l'ensemble neuronal (mécanisme de "pooling"). Lorsque cette entité enregistre une proportion critique  $p_n$  d'accumulateurs ayant franchit un seuil ou un taux de décharge moyen critique, une réponse est déclenchée.

Différents types d'accumulation ont été testés (DDM, LBA et LCA), conduisant à des conclusions similaires. Premièrement, un accumulateur unique et une assemblée d'accumulateurs produisent des distributions de TR virtuellement identiques si les taux de dérive partagent une corrélation  $r \geq 0.6$  combinée à une règle de décision intermédiaire ( $10\% \leq p_n \leq 90\%$ ). Deuxièmement, la distribution de TR prédite par un ensemble neuronal  $n \geq 10$  est identique si  $r \geq 0.3$  et  $10\% \leq p_n \leq 90\%$ . Enfin, le seuil décisionnel moyenné à travers les essais  $A_{RT}$  d'un neurone accumulateur sélectionné au hasard dans l'assemblée est constant à condition que  $r \geq 0.3$  et  $p_n \geq 1/n$ . Avec un mécanisme de pooling, l'invariance de  $A_{RT}$  n'est jamais violée. Ce dernier résultat explique l'invariance de  $A_{RT}$  observée par les enregistrements unitaires (e.g., Hanes & Schall, 1996; Roitman & Shadlen, 2002).

Ces simulations démontrent que les distributions de TR prédites par une assemblée d'accumulateurs neuronaux sont invariantes avec la taille de l'assemblée sauf si la corrélation  $r$  entre les taux de dérive des neurones est inférieure à 0.6 et que la règle de décision est déterminée par des conditions extrêmes (e.g.,  $p_n \geq 90\%$ ). Bien que la valeur de  $r$  paraisse élevée, elle pourrait naturellement émerger des inputs communs et des connections récurrentes entre les accumulateurs (Cohen & Kohn, 2011). Il est toutefois impossible de la vérifier empiriquement avec les moyens techniques actuels. Ces données offrent ainsi un éclairage important sur un problème d'échelle largement ignoré, et renforcent le lien entre modèles d'accumulation et neurophysiologie. On notera toutefois que les simulations de Zandbelt et al (2014) ne concernent que le TR. Nul ne sait à ce jour si leurs conclusions sont valides pour la précision des réponses.



#### 1.3.4 Mécanismes neuronaux d'accumulation d'évidence chez l'homme

Les études neurophysiologiques sur la prise de décision chez l'homme sont relativement rares comparées aux études chez le singe (pour une revue, voir Kelly & O'Connell, 2015). La raison est évidente: les méthodes d'investigation non-invasives chez l'homme possèdent une résolution spatiale ou temporelle considérablement plus faible que les enregistrements unitaires. Ces études sont pourtant indispensables, car rien ne garantit que les mécanismes et bases neurophysiologiques de la prise de décision soient directement généralisables du singe à l'homme. De plus, les méthodes d'investigation chez l'homme (électroencéphalographie EEG, IRMf) permettent d'étudier la prise de décision au niveau des *systèmes* neuronaux, offrant une analyse complémentaire à celle des enregistrements unitaires.

A cause de sa faible résolution temporelle, l'IRMf est contre-indiquée pour étudier la dynamique des processus décisionnels. Quelques études ont toutefois tenté de différencier des conditions expérimentales supposées influencer la variable de décision (pour une revue, voir Heekeren et al., 2008), en faisant par exemple l'hypothèse que l'amplitude du signal BOLD doit être plus importante pour une condition de discrimination facile versus difficile. Heekeren, Marrett, Bandettini et Ungerleider (2004) ont réalisé des enregistrements IRMf lors de la tâche de catégorisation visage/maison exposée précédemment (cf. section 1.2.7). Le signal BOLD était plus important dans une région sensorielle sélective pour le traitement des visages (e.g., *fusiform face area* FFA) pour des images de visages non dégradées versus dégradées. Un pattern similaire était observé pour des images de maisons dans une région spécialisée dans l'encodage et la reconnaissance de scènes environnementales (*parahippocampal place area* PPA). Ces résultats suggèrent que FFA et PPA encodent l'évidence sensorielle dans cette tâche. Plus intéressant, une portion postérieure du cortex frontal dorsolatéral gauche (*dorsolateral prefrontal cortex* DLPFC) montrait une activation BOLD plus importante pour les images non dégradées versus dégradées. Cette activation corrélait avec la différence de signal BOLD entre les aires FFA et PPA, suggérant une représentation de la variable de décision dans le DLPFC gauche.

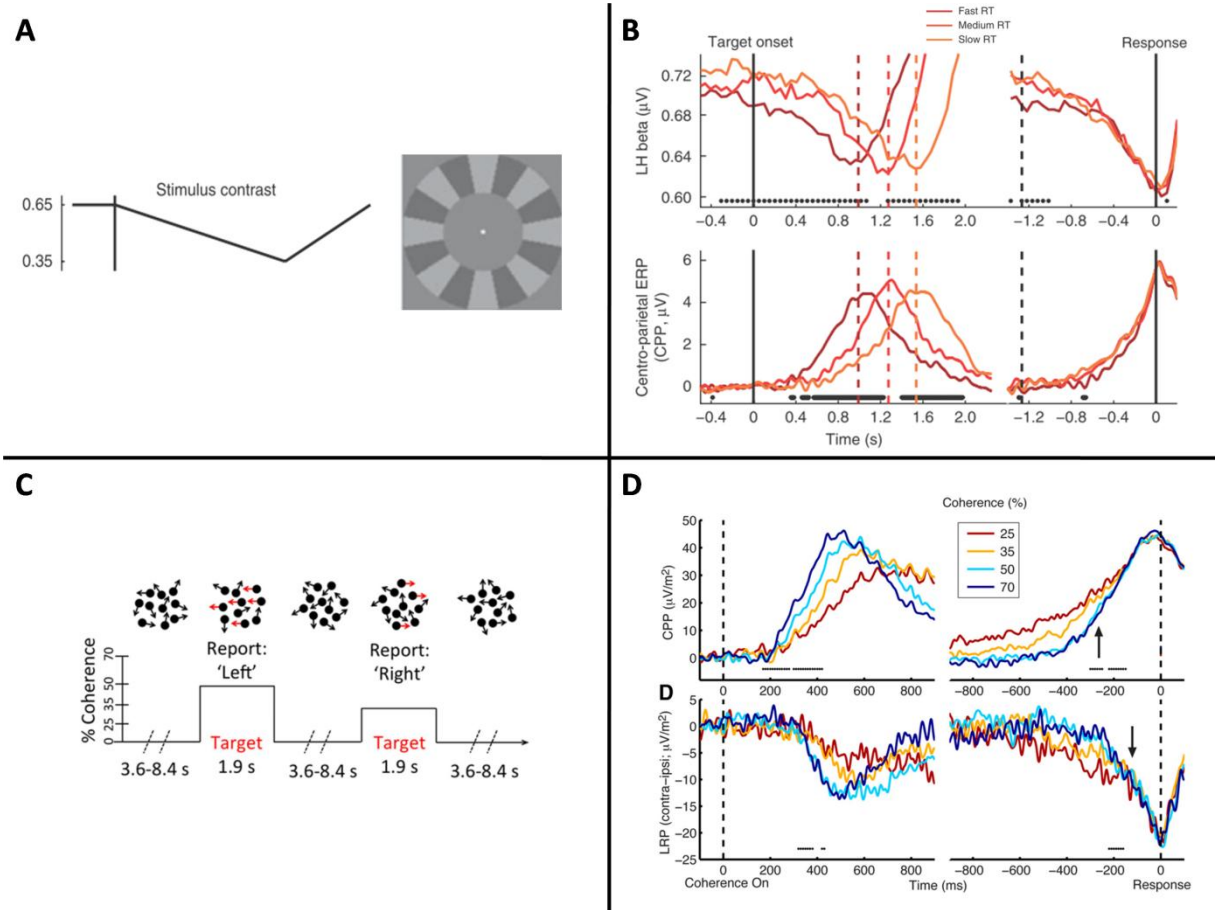
L'hypothèse de Heekeren et al. (2004) repose toutefois sur un élément inconnu. En effet,  $BOLD(\text{condition facile}) > BOLD(\text{difficile})$  n'est valide que si le signal BOLD retombe à sa ligne de base après le franchissement d'un seuil par la variable de décision. Les enregistrements unitaires précédemment exposés suggèrent que c'est le cas dans des tâches de TR. Cependant, le paradigme utilisé par Heekeren et al. (2004) est interrogatif: la réponse est requise après un délai déterminé par l'expérimentateur. Les enregistrements unitaires reposant

sur ce type de paradigme ont montré une activité neuronale persistante après l'atteinte du seuil décisionnel (voir section 1.2.3; Roitman & Shadlen, 2002; Shadlen & Newsome, 2001); le signal BOLD devrait alors être plus important pour la condition facile par rapport à la condition difficile. Ce problème a conduit les études IRMf ultérieures à utiliser d'autres types d'analyses comme la connectivité fonctionnelle (Filimon et al., 2013) ou une approche *model-based* dans laquelle les paramètres de meilleur ajustement d'un modèle de décision sont utilisés comme régresseurs dans les modèles linéaires généralisés des données IRMf (Turner, van Maanen, & Forstmann, 2015; van Maanen et al., 2011; White et al., 2014; White et al., 2012). Ces études ont toutefois conduit à des résultats hétérogènes. Aucune n'a répliqué l'implication du DLPFC gauche dans la prise de décision.

Un autre corpus d'études a utilisé les techniques électrophysiologiques non invasives (EEG et magnétoencéphalographie MEG) pour traquer avec une haute précision temporelle un signal d'accumulation d'évidence provenant du cerveau humain. Donner, Siegel, Fries, et Engel (2009) ont réalisé des enregistrements MEG pendant que des sujets effectuaient une tâche de détection de mouvement d'un stimulus RDK (cohérence = 0 versus cohérence > 0). Ils devaient indiquer leur réponse (présence versus absence de mouvement) par une pression d'un bouton avec la main droite. L'activité MEG dans la bande bêta (12-36 Hz) au niveau des capteurs centraux-gauche, supposée refléter l'activation du cortex moteur controlatéral à la réponse (*motor-selective left hemisphere beta LHB*), prédisait les choix des sujets. Cette activité augmentait graduellement à partir de l'apparition du stimulus jusqu'à la réponse, et reflétait l'intégrale temporelle de l'activité dans la bande gamma (64-100 Hz) provenant de MT. Ces données démontrent une représentation du processus décisionnel au sein de M1, suggérant un flux continu de la variable de décision, similaire aux données acquises chez le singe (Gold & Shadlen, 2000).

O'Connell, Dockree et Kelly (2012) ont élaboré un nouveau paradigme EEG consistant en une présentation progressive et homogène d'une stimulation sensorielle. Ce paradigme présente deux avantages. (i) Il permet d'éliminer les réponses cérébrales transitoires et non spécifiques qui pourraient potentiellement masquer les effets de rampes. (ii) Il autorise une dissociation et un suivi en temps réel de l'évidence sensorielle et du signal décisionnel. Un anneau centré sur un point de fixation était présenté en continu à des sujets (Figure 20A). Cet anneau scintillait à une fréquence de 20 Hz. Les sujets devaient appuyer sur un bouton avec leur main droite lorsqu'ils détectaient un décrétement de contraste du pattern annulaire (décrétement linéaire et graduel). Le scintillement du stimulus provoque une réponse sensorielle dans le cortex occipital associée à une fréquence similaire (*steady state visually evoked*

potentials SSVEP). Non seulement l'amplitude du SSVEP covariait avec le contraste du pattern annulaire, mais prédisait aussi les réponses des sujets indépendamment de la stimulation physique. Ce dernier point est une caractéristique essentielle de l'évidence sensorielle.



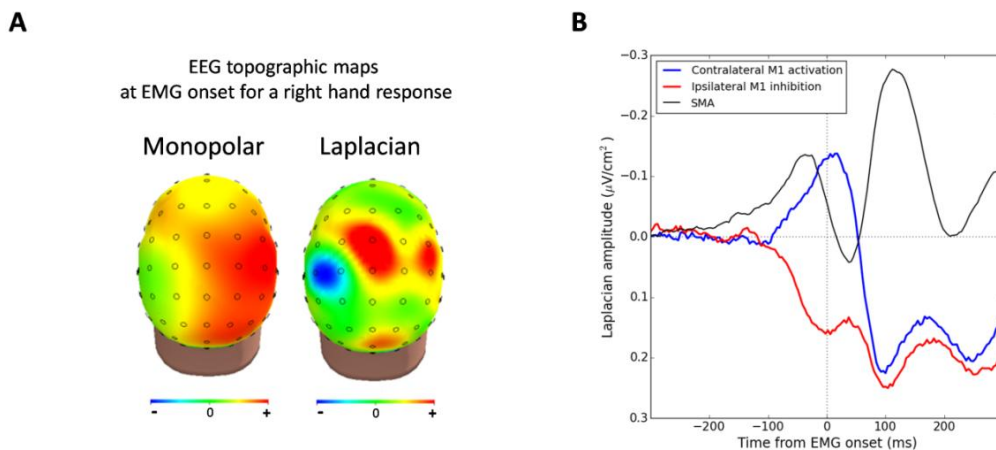
**Figure 20.** Un signal électrophysiologique d'accumulation d'évidence sensorielle chez l'homme (adapté de O'Connell et al., 2012 et Kelly & O'Connell, 2013). **A**) Tâche de détection de changement de contraste progressif (adapté de O'Connell et al., 2012). Un pattern visuel annulaire centré sur un point de fixation était présenté en continu à des sujets, scintillant à une fréquence de 20 Hz. Les sujets devaient détecter des décrets de contraste (décrément linéaire de 35% sur une période de 1.6s) apparaissant aléatoirement. **B**) CPP et LHB alignés sur le début du stimulus versus la réponse. Les TR ont été catégorisés dans trois classes (TR rapide, moyen, et lent correspondant respectivement aux couleurs violet, rouge et orange) de taille identique. Les traits verticaux pointillés représentent le TR moyen dans chaque classe. **C**) Version continue de la tâche RDK (adapté de Kelly & O'Connell, 2013). Un RDK en mouvement aléatoire (cohérence = 0%) était présenté en continu à des sujets. Les sujets devaient détecter la présence d'un mouvement cohérent (cohérence > 0%) et déterminer sa direction (droite ou gauche). La cohérence du mouvement se construisait de manière progressive, sans transition brutale. Le pourcentage de cohérence était manipulé. **D**) CPP et LRP alignés sur le début du stimulus versus la réponse en fonction du pourcentage de cohérence.

Un potentiel évoqué positif au niveau de l'électrode centro-pariétale (*centro-parietal positivity* CPP) prédisait le TR et la précision des réponses. Ce signal augmentait graduellement avec la présentation du stimulus, reflétait l'intégrale temporelle du SSVEP (i.e., une fonction quadratique), et atteignait un voltage constant au moment de la réponse, quelque soit le TR (Figure 20B). La CCP était sensible à de brèves perturbations de la stimulation physique (e.g., brève augmentation du contraste pendant le décrétement); elle était présente pour des fausses alarmes (i.e., le sujet détecte par erreur un décrétement de contraste) et absente pour des omissions (i.e., le sujet ne détecte pas le décrétement de contraste). Ces résultats suggèrent que la CPP représente un signal d'accumulation d'évidence. De manière cohérente avec les conclusions de Donner et al. (2009), le LHB présentait les mêmes caractéristiques que la CPP avec une différence importante. Lorsqu'aucune réponse motrice n'était requise (les sujets devant simplement compter mentalement le nombre de décrétements de contraste), la CPP continuait à refléter l'accumulation d'évidence, mais le signal LHB était absent. En fait, la CPP présentait des caractéristiques similaires quel que soit la modalité de présentation des stimuli (e.g., auditive). Ces résultats suggèrent que la CCP représente un signal décisionnel supramodal, indépendamment des exigences motrices.

Dans une expérience subséquente, Kelly et O'Connell (2013) ont analysé la CPP dans une version continue de la tâche RDK. Dans cette tâche, un champ de point en mouvement aléatoire était présenté continuellement. La transition vers un pourcentage de cohérence donné s'effectuait graduellement et de façon homogène (Figure 20C). Les sujets devaient presser un bouton droit ou gauche en fonction de la direction du stimulus. Les dynamiques de la CPP étaient similaires à celles observées par Roitman et Shadlen (2002) lorsque la cible se trouvait dans le champ de réponse des neurones LIP. En particulier, la pente de la CPP covariait avec le pourcentage de cohérence (Figure 20D). Dans la mesure où cette tâche requière un choix entre deux réponse motrices, Kelly et O'Connell (2013) ont analysé le potentiel de préparation motrice latéralisé (*lateralized readiness potential* LRP), considéré comme un marqueur de l'activation de la commande motrice (Gratton, Coles, Sirevaag, Eriksen, & Donchin, 1988) comme le LHB. Le LRP est calculé en effectuant la somme des différences d'activité au dessus de M1 controlatéral et M1 ipsilatéral à la réponse. Le LRP présentait des caractéristiques identiques à la CPP, mais apparaissait significativement plus tardivement.

Il est possible que le LRP reflète l'intégrale de la CPP, intégration déclenchée à partir d'un gate, similaire au modèle de Purcell et al. (2010). Kelly et O'Connell ont toutefois réfuté cette hypothèse en argumentant qu'elle conduirait à des seuils différents du LRP pour les différents niveaux de cohérence. La Figure 20D montre que ce n'est pas le cas. Le LRP est toutefois

problématique car il s'agit d'une mesure aveugle à la contribution de chaque cortex moteur primaire. A première vue, les problèmes de condition volumique (e.g., Kutas & Donchin, 1980) n'autorisent pas une telle dissociation. Il existe pourtant des techniques permettant d'améliorer la résolution spatiale de l'EEG et -par extension- sa résolution temporelle (Burle et al., 2015). Le Laplacien de surface représente une technique de choix pour deux raisons. (i) Contrairement à d'autres techniques qui nécessitent une modélisation de la diffusion des courants (comme la localisation de source), le calcul du Laplacien de surface ne fait intervenir que très peu d'hypothèses a priori<sup>22</sup>. (ii) Le Laplacien de surface a une signification physique et physiologique (e.g., Babiloni, Cincotti, Carducci, Rossini, & Babiloni, 2001; Gevins et al., 1987). Il est défini physiquement comme la somme des dérivées secondes partielles du potentiel selon les deux directions (x,y) du plan tangentiel à la surface du cuir chevelu. Pour un lieu donné, le Laplacien de surface est donc proportionnel à la composante radiale de la densité de courant qui règne en ce lieu. De cette définition physique découle une signification physiologique: le Laplacien approxime le potentiel enregistré si nos électrodes étaient disposées sur le cortex. De fait, il permet d'améliorer considérablement la résolution spatio-temporelle de l'EEG. En particulier, il permet de dissocier l'activité de M1 contro/ipsilatéral à la réponse dans les tâches de TR de choix (Figure 21A; Vidal, Grapperon, Bonnet, & Hasbroucq, 2003).



**Figure 21.** Electrophysiology of the human motor system. **A)** Topographie du pattern d'activation/inhibition lors de l'apparition de l'EMG conduisant à une réponse droite. Les enregistrements monopolaires traditionnels ne permettent pas de dissocier l'activité des deux M1. Une transformation Laplacienne des signaux EEG révèle un pattern d'activation (négativité)/inhibition(positivité). **B)** Décours temporel du pattern d'activation/inhibition (adapté de Vidal et al., 2003). Une onde de polarité négative (N-40) au niveau de SMA (trace noire) se développe juste avant ce pattern. Voir le texte pour les détails.

<sup>22</sup> Le Laplacien de surface requiert une seule hypothèse a priori: le cuir chevelu est localement isotrope (i.e., la diffusion des courants est constante), ce qui paraît raisonnable.

Environ 50 ms avant le début de l'EMG, un potentiel de polarité négative apparaît au niveau de M1 controlatéral à la réponse (Figure 21B, tracé bleu). En parallèle, un potentiel de polarité positive apparaît au niveau de M1 ipsilatéral (Figure 21B, tracé rouge). Une convergence de données issues de différentes techniques (stimulation magnétique transcranienne TMS, réflex H) démontre que la négativité controlatérale correspond à une activation alors que la positivité ipsilatérale correspond à une inhibition (Burle, Vidal, Tandonnet, & Hasbroucq, 2004). Activation/inhibition pourraient représenter l'évidence relative pour chaque alternative de réponse dans un modèle de type DDM/FFI ou LCA. Cette hypothèse n'a jamais été vérifiée avec une approche *model-based*. Burle et al. (2004) ont toutefois argumenté qu'une inhibition proactive était plus plausible qu'une inhibition mutuelle, dans la mesure où l'origine ("agent") de l'inhibition implémentée au niveau de M1 ipsilatéral a été identifiée dans une structure cérébrale en amont. Le pattern M1 activation/inhibition est précédé par un potentiel de polarité négative au niveau de l'électrode fronto-centrale (Figure 21B), atteignant son maximum environ 40 ms avant le début de l'EMG (N-40; Vidal et al., 2003). Une localisation de source a montré que le générateur plausible de la N-40 se situe au niveau des aires motrices supplémentaires (*supplementary motor areas* SMAs; Carbonnell et al., 2013). La N-40 tend à covarier avec l'inhibition M1 ipsilatérale. Dans des tâches ne requérant pas de décision entre deux alternatives de réponses, l'inhibition au niveau de M1 ipsilatéral est absente, tout comme la N-40 (Carbonnell, Hasbroucq, Grapperon, & Vidal, 2004; Vidal, Burle, Grapperon, & Hasbroucq, 2011). Ces résultats ont conduit Burle et al. (2004) à faire l'hypothèse que la N-40 est l'agent de l'inhibition implémentée au niveau de M1. Toutefois, ce type d'inhibition proactive ne correspond pas à celui défini par les modèles DDM/FFI. Dans ces modèles, l'inhibition proactive d'une alternative de réponse est générée par l'évidence favorisant l'autre alternative, non par un module cérébral indépendant (voir équation 15). Ce problème illustre la difficulté des fonctions de lien (*linking functions*; Schall et al., 2004). Quel sont les liens entre N-40, activation/inhibition au niveau de M1 et paramètres des modèles de décision?

#### *1.4 Décisions perceptives et contrôle cognitif*

La revue de littérature développée dans les sections précédentes illustre la complexité des mécanismes de prise de décision et leur dépendance au contexte. Ce dernier aspect invite à étudier la prise de décision dans des contextes expérimentaux plus écologiques que ceux traditionnellement considérés, mettant en jeu plusieurs sources d'information sensorielle.

Schall et collaborateurs ont fait un premier pas dans cette direction en étudiant la recherche visuelle. Nous poursuivrons leur effort en étudiant les décisions dans les tâches dites "de conflit", décisions fondées sur plusieurs sources *conflictuelles* d'information sensorielle.

Les tâches de conflit représentent la pierre angulaire de la recherche sur le contrôle cognitif (e.g., Braver, 2012; Hommel, 2011). Le contrôle cognitif réfère à l'ensemble des opérations permettant un ajustement du traitement de l'information en fonction des buts. Contrôle cognitif et prise de décision sont donc fondamentalement liés (Bogacz et al., 2006). Pourtant, ces deux champs de recherche ont évolué en parallèle, sans interaction. La recherche sur le contrôle cognitif a développé des tâches écologiques (tâches de conflit, switching etc.); elle est toutefois envahie d'homuncules de contrôle, et demeure très peu formalisée (pour une revue, voir Verbruggen, McLaren, & Chambers, 2014). A l'inverse, la recherche sur la prise de décision s'est focalisé sur des tâches simples et peu écologiques, mais elle a élaboré des modèles formels particulièrement économiques et fortement connectés avec la neurophysiologie. Le but de cette thèse est de commencer à combler le vide entre les deux champs de recherche en combinant leurs forces.

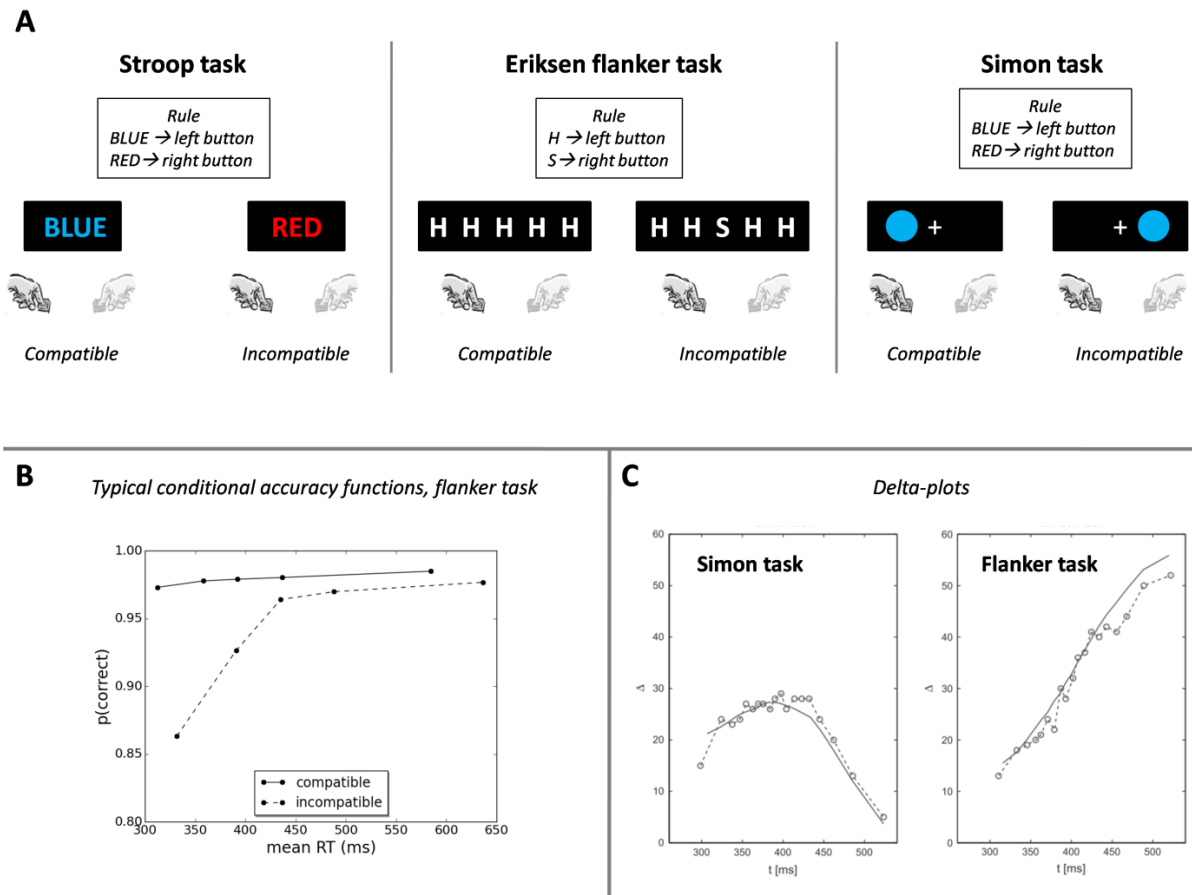
Dans les sections suivantes, nous détaillerons les différentes tâches de conflit et les modèles qualitatifs provenant du champ de recherche sur le contrôle. Nous les confronterons ensuite avec les modèles formels de prise de décision.

#### *1.4.1 Paradigme du conflit et modèles de double route*

Le paradigme du conflit est prototypiquement représenté par les tâches de Stroop (Stroop, 1935), Eriksen flanker (Eriksen & Eriksen, 1974) et Simon (Simon & Small, 1969). Dans ce paradigme, *un attribut non pertinent du stimulus vis à vis des instructions de la tâche* peut être associé avec la réponse opposée à celle requise par l'attribut pertinent. Les réponses sont plus lentes et moins précises lors de ces associations "incompatibles" (ou "incongruentes") entre le stimulus et la réponse (S-R) comparé aux associations compatibles. En d'autres termes, deux sources conflictuelles d'évidence sensorielle, chacune générée par un attribut du stimulus, semblent affecter la variable de décision.

Dans la tâche de Stroop, les sujets doivent déterminer la couleur de l'encre d'un mot. Le mot dénote une couleur qui peut être soit similaire à l'encre (e.g., le mot "bleu" avec une encre bleue), soit différente (e.g., le mot "bleu" avec une encre rouge; voir Figure 22A). Dans la tâche d'Eriksen flanker, les sujets doivent répondre à une cible centrale symbolique (e.g., pression d'un bouton droit si la cible est un H, pression d'un bouton gauche si la cible est un S). La cible est encadrée latéralement par des distracteurs associés soit à la même réponse que

la cible centrale (e.g., H H H H H), soit à la réponse opposée (e.g., H H S H H). Dans la version classique de la tâche de Simon, les sujets doivent presser un bouton droit versus gauche en fonction de la couleur d'un stimulus présenté soit à droite, soit à gauche d'une croix de fixation centrale. Un conflit apparaît lorsque les positions de la cible et de la réponse ne correspondent pas.



**Figure 22.** Performance comportementale dans les tâches de conflit. **A)** Illustration des tâches de Stroop, Eriksen flanker et Simon. Voir le texte pour les détails. **B)** Fonctions de précision conditionnelle typiquement observées dans une tâche de flanker. **C)** Delta plots dans les tâches de Simon et Eriksen flanker. Les traits pleins représentent les prédictions du modèle de diffusion pour les tâches de conflit qui sera abordé plus tard dans cette thèse.

Au delà du TR moyen et de la précision des réponses, il est possible d'analyser plus précisément la dynamique de l'interférence dans les tâches de conflit en construisant des fonctions de précision conditionnelle (*conditional accuracy functions* CAFs). Les CAFs représentent la précision des réponses en fonction du temps. Elle sont construites en ordonnant les TR des essais corrects et des erreurs par ordre croissant puis en les regroupant par classes de même taille. Pour chaque classe, la précision des réponses (axe y) est



représentée contre le TR moyen (axe x). La Figure 22B représente les CAFs typiquement obtenues dans une tâche d'Eriksen flanker. Pour la condition compatible, la fonction présente un haut degré de précision et apparaît relativement plate, indiquant que les probabilités de choix corrects et incorrects sont similaires et constantes au cours du temps. En d'autres termes, les distributions de TR des essais corrects et des erreurs sont similaires. Pour la condition incompatible, la fonction CAF montre une forme concave: la plupart des erreurs sont concentrées dans la première classe de TR. Cette observation reflète une distribution de TR des erreurs beaucoup plus rapide que celle des essais corrects, suggérant que l'interférence générée par les flankers est initialement très forte puis diminue au cours du temps.

Des modèles de double-route (*dual-route models*) ont été proposés pour expliquer cette dynamique (Hommel, 1997; Kornblum et al., 1990; Ridderinkhof, van der Molen, & Bashore, 1995). Ces modèles font l'hypothèse que l'attribut non pertinent active automatiquement la réponse correspondante via une route directe. En parallèle, une route contrôlée, beaucoup plus lente, traduit le stimulus pertinent en une réponse en fonction des instructions de la tâche. Lorsque les deux routes activent la même réponse, les TR et la précision des réponses sont facilités, alors que la coactivation des deux réponses produit un conflit qui détériore la performance.

Ces modèles ont été raffinés par l'analyse du *delta plot* dans les tâches de conflit. Le delta plot représente la différence (axe y) contre la moyenne (axe x) de quantiles de TR équivalents issus des conditions compatibles et incompatibles pour les réponses correctes (pour une revue, voir Schwarz & Miller, 2012). Dans les tâches de Stroop ou Eriksen flanker, l'effet de compatibilité augmente au cours du temps, reflété par un delta plot croissant (Figure 22C). Un delta plot croissant au cours du temps est un effet commun, retrouvé dans pratiquement toutes les tâches de choix courantes. Plus techniquement, la croissance du delta signifie que la condition expérimentale la plus lente (incompatible) est associée à l'écart-type de la distribution de TR des réponses correctes le plus important, en accord avec la loi de Wagenmakers-Brown précédemment exposée (voir section 1.2.2). Dans la tâche de Simon, le delta plot est *décroissant* au cours du temps (Figure 22C); en d'autres termes, la condition la plus lente est associée à l'écart-type le plus petit, reflétant un ordre incohérent des moments du TR (Speckman, Rouder, Morey, & Pratte, 2008). Deux hypothèses ont été proposées pour expliquer cet effet surprenant. De Jong, Liang, et Lauber (1994) ont suggéré que les activations de réponse déclenchées par la position du stimulus pourraient spontanément décliner au cours du temps. Alternativement, Ridderinkhof (2002) a proposé que ces activations pourraient être inhibées par un mécanisme top-down se développant

progressivement. Pour tester cette hypothèse, Ridderinkhof (2002) a manipulé la demande en inhibition dans une tâche de Simon. Les delta plots construits à partir de deux types de blocs d'essais étaient comparés. Le premier type de blocs contenait uniquement des essais Simon réguliers. Le deuxième type contenait des essais Simon réguliers randomisés avec des essais dans lesquels les sujets devaient répondre sur la base de la position du stimulus. Le fait de devoir parfois répondre à la position empêche la mise en place d'un mécanisme d'inhibition. Les résultats montrent que la pente du delta pour les derniers quantiles de TR est plus négative dans le premier par rapport au deuxième type de blocs, supportant l'hypothèse d'un mécanisme top-down d'inhibition.

Les hypothèses de De Jong et al. (1994) et Ridderinkhof (2002) ont toutefois une faiblesse importante. Si les activations de réponse déclenchées par l'attribut non pertinent du stimulus déclinent spontanément ou sont activement supprimées au cours du temps, pourquoi n'observe-t-on pas de delta plot décroissant dans les tâches de Stroop et flanker? Ce flou théorique est d'autant plus saillant que le delta plot est un outil de plus en plus utilisé dans la recherche clinique pour détecter et interpréter des déficits d'inhibition (Fluchere et al., 2014; Ridderinkhof, Scheres, Oosterlaan, & Sergeant, 2005; Wylie et al., 2012; Wylie, Ridderinkhof, Bashore, & van den Wildenberg, 2010; Wylie, Ridderinkhof, Eckerle, & Manning, 2007; Wylie et al., 2009a, 2009b). Ces études assument implicitement un lien entre pente du delta plot et inhibition, alors que ce lien n'a reçu que très peu de support empirique.

#### 1.4.2 Faiblesses et extensions du modèle de diffusion

Bogacz et al. (2006) ont été les premiers à proposer une hypothèse réconciliant les champs de recherche sur la prise de décision et le contrôle cognitif. Selon ces chercheurs, le contrôle cognitif peut être conceptualisé comme *"the adjustment of the DDM parameters to optimize performance"* (p. 736). Bien qu'extrêmement économique, cette hypothèse peut être directement réfutée dans la mesure où le DDM ne peut pas capturer les CAFs dans les tâches de conflit. Rappelons que la condition incompatible est caractérisée par une distribution de TR des erreurs plus rapide que celle des réponses correctes. Comme exposé dans la section 1.2.2, le seul moyen pour le modèle de produire des erreurs plus rapides que les réponses correctes consiste à incorporer une variabilité dans le point de départ de l'accumulation (Laming, 1968; Ratcliff & McKoon, 2008). Cependant, cette variabilité provoquerait aussi des erreurs rapides dans la condition compatible (i.e., une forme concave de la fonction CAF), contrairement à ce qui est observé. Deux extensions du DDM ont récemment été proposées

pour expliquer cette asymétrie. Ces nouveaux modèles incorporent un mécanisme attentionnel qui pondère les évidences sensorielles de manière dynamique en fonction des buts. Cette pondération a une conséquence importante: le taux de dérive devient variable au cours du temps (*time-varying drift rate*  $v(t)$ ).

#### 1.4.2.1 *Dual-stage two phase diffusion model of visual attention*

Hübner et al. (2010) ont proposé une extension du DDM intégrant les théories attentionnelles précoces (*early selection theories*; e.g., Broadbent, 1958) et tardives (*late selection theories*; e.g., Deutsch & Deutsch, 1963) de l'attention (*dual-stage two-phase model of selective attention*, DSTP; Figure 23A). Le DSTP a été uniquement testé contre des données comportementales issues de la tâche d'Eriksen flanker. L'évidence sensorielle provenant de la cible et des flankers passe dans un filtre perceptif précoce mais relativement peu précis (*early stimulus selection stage*). Elle peut alors affecter directement le processus de sélection de réponse, modélisé par un DDM. Son taux de dérive est défini comme la somme de deux paramètres représentant l'évidence sensorielle provenant de la cible ( $\mu_{tar}$ ) et des flankers ( $\mu_{fl}$ ) pondérée par le filtrage attentionnel précoce. Le signe de  $\mu_{fl}$  est négatif pour les essais incompatibles, générant des erreurs rapides. En parallèle, un autre processus de diffusion implémente l'identification de la cible (*late stimulus selection stage*), étape de sélection tardive mais hautement sélective. Le traitement de l'information peut alors être catégorisé en 2 principaux schémas. (i) Si le processus de sélection de réponse franchit un seuil avant le processus d'identification la cible, le modèle se réduit à un DDM standard avec pour taux de dérive  $\mu_{tar} + \mu_{fl}$  en condition compatible et  $\mu_{tar} - \mu_{fl}$  en condition incompatible. (ii) Si le processus d'identification de la cible franchit un seuil avant le processus de sélection de réponse, ce dernier entre dans une seconde phase et son taux de dérive augmente soudainement de  $\mu_{tar} \pm \mu_{fl}$  à  $\mu_{rs2}$ ,  $\mu_{rs2}$  étant exclusivement déterminé par la cible identifiée. Cette deuxième phase de la sélection de la réponse permet de corriger les activations incorrectes dans les essais incompatibles, et explique l'augmentation de la précision des réponses au cours du temps<sup>23</sup>. Hübner et al. (2010) ont démontré que le DSTP capture les distributions de TR et la précision des réponses dans la tâche de flanker sous un grand nombre de manipulations expérimentales.

Le DSTP a été formalisé avec un niveau d'abstraction élevé pour rendre potentiellement compte d'un grand nombre de paradigmes expérimentaux (tâches de conflit, tâches de

---

<sup>23</sup> Si l'identification de la cible est erronée, le signe de  $\mu_{rs2}$  est négatif et le modèle génère une erreur lente.

switching etc.). Cette abstraction a toutefois un coût important: les paramètres du modèles sont théoriquement et computationnellement peu contraints. En particulier, quel type d'évidence sensorielle est accumulée par le processus de sélection de la cible? Hübner et al. (2010) restent évasifs à ce sujet:

*"In Figure 1 the input into the late stimulus selection stage also passed through the perceptual filter. Although this is plausible, in the formal version of our model we do not assume such a dependency. Rather, the input into stimulus selection is represented by the specific value of the rate parameter  $\mu_{ss}$ ." (p. 762).*

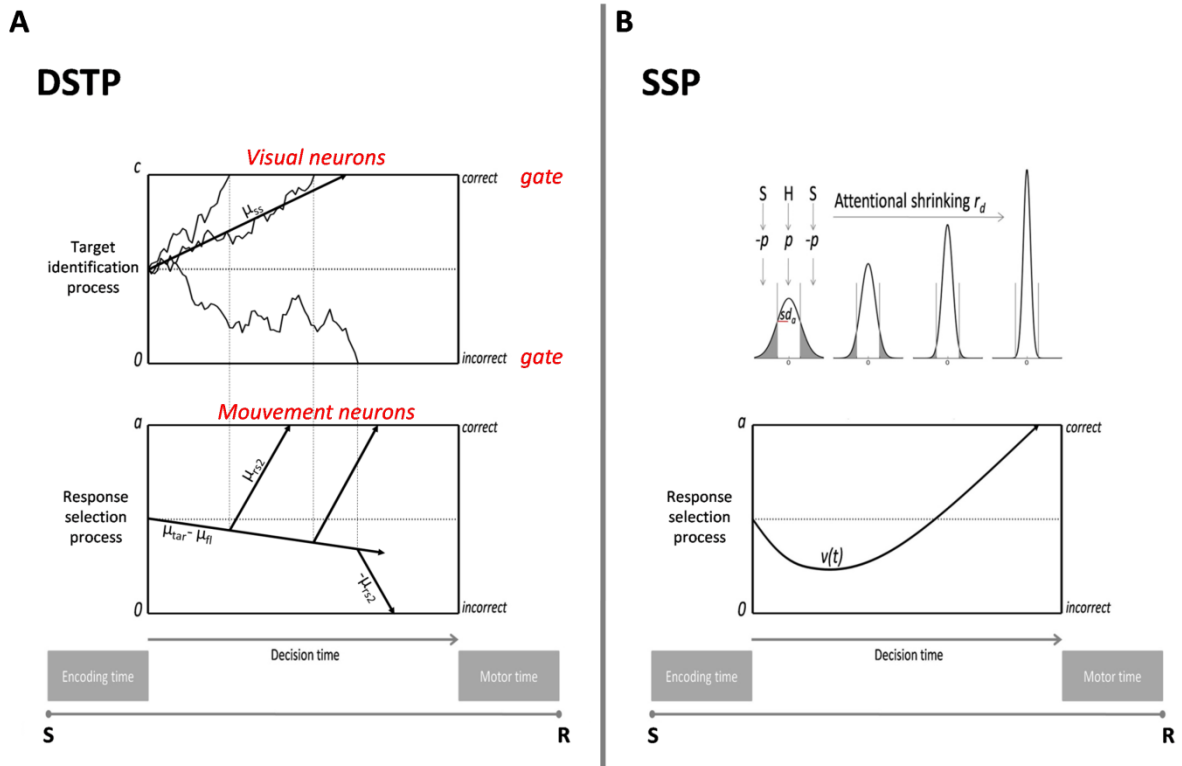
Un peu plus tard dans l'article apparaît une spécification plus précise du processus de sélection tardif:

*"Here, we simply assume that the rate of the response selection process in phase 2 is  $\mu_{rs2}$  when the target or a congruent nontarget has been selected, and  $-\mu_{rs2}$ , when an incongruent nontarget has been selected." (p. 762).*

Le processus de sélection de la cible (avec taux de dérive  $\mu_{ss}$ ) réalise donc une sélection spatiale (soit la cible, soit un flanker). L'évidence provenant de l'item sélectionné détermine alors le taux de dérive du processus de sélection de réponse en phase 2  $\mu_{rs2}$ . Cette définition pose trois problèmes importants. (i) Pourquoi la sélection spatiale est-elle modélisée par un processus d'accumulation d'évidence, et non pas par une pondération de l'évidence (comme pour le filtre précoce)? (ii) Les paramètres de meilleur ajustement du modèle à des données comportementales issues de tâches de flanker révèlent  $\mu_{ss} \in [0.2913-0.5343]$  et  $\mu_{rs2} \in [1.016-1.9799]$  (e.g., Hübner et al., 2010; Hübner & Töbel, 2012). La paramétrisation de  $\mu_{rs2}$  est anormalement élevée: même lorsque le stimulus est parfaitement identifiable, le taux de dérive pour un DDM standard ne dépasse jamais .4 (Ratcliff & McKoon, 2008; Ratcliff & Rouder, 1998; Ratcliff & Smith, 2004). Cette anomalie a poussé d'autres chercheurs à inverser la paramétrisation de  $\mu_{ss}$  et  $\mu_{rs2}$  (i.e.,  $\mu_{ss} > 1$  et  $\mu_{rs2} < .5$ ; White et al., 2011). Cette inversion ne modifie pas la qualité d'ajustement du modèle, suggérant un échange entre paramètres, ce qui est problématique. (iii) Les variations des paramètres du DSTP observées par Hübner et al. (2010) en fonction des conditions expérimentales ne sont pas cohérentes avec leur définition du modèle. En particulier, lorsque la distance entre la cible et les flankers diminue,  $\mu_{ss}$  reste constant alors que  $\mu_{rs2}$  augmente (voir leur Table 1). La difficulté de sélection spatiale devrait affecter  $\mu_{ss}$ , non  $\mu_{rs2}$ .

Une autre interprétation du DSTP consiste à considérer le processus d'identification de la cible comme réalisant une véritable décision perceptive au niveau de la cible centrale. Ainsi, ce processus ne réalise plus une sélection spatiale (cible versus flanker) mais détermine la

nature de la cible centrale (e.g., H versus S). La deuxième phase de sélection de la réponse implémente alors l'association stimulus-réponse déterminé par les instructions. Cette interprétation alternative, plus proche des modèles de double route (e.g., Kornblum et al., 1990), est computationnellement similaire à l'interprétation originale d'Hübner et al. (2010) à une exception près: le signe de  $\mu_{rs2}$  est négatif dans les essais compatibles si l'identification de la cible centrale est incorrecte. Dans la mesure où les erreurs sont très rares en condition compatible, cette modification a un impact négligeable sur les prédictions du modèle. Nous favoriserons toutefois cette interprétation/paramétrisation du DSTP dans nos travaux pour deux raisons: (i) contrairement à la version originale, elle est généralisable à d'autres tâches de conflit et (ii) elle permet de modéliser aisément une manipulation de discriminabilité perceptive de la cible centrale dans la tâche de flanker (chapitre 2).



**Figure 23.** Extensions du DDM pour la tâche de flanker (seule la dynamique des modèles pour la condition incompatible est représentée). **A)** Architecture du DSTP. Les traits pointillés joignant les deux accumulateurs illustrent l'effet de l'identification d'une cible sur le processus de sélection de la réponse. Les éléments en rouge représentent d'hypothétiques fonctions de lien avec la neurophysiologie. **B)** Architecture du SSP. Voir le texte pour les détails.

Les deux interprétations du DSTP sont toutefois relativement déconnectées de la neurophysiologie. Bien que les mécanismes neuronaux d'accumulation d'évidence n'aient jamais été étudiés dans les tâches de conflit, des fonctions de lien peuvent être proposées si l'on considère le paradigme le plus proche de la tâche de flanker, la recherche visuelle. Le couple  $\mu_{ss}/\mu_{rs2}$  ressemble à la dynamique des neurones visuels/mouvement dans FEF (Purcell et al., 2010; Sato et al., 2001; Woodman et al., 2008).  $\mu_{ss}$  représenterait alors le taux de dérive de l'accumulation d'évidence réalisée par un groupe de neurones visuels contenant la cible centrale dans leur champ récepteur. Un groupe de neurones mouvement contenant la réponse associée à la cible centrale dans leur champ de réponse accumulerait l'information provenant des neurones visuels lorsque celle-ci franchit un seuil d'activation (gate; Figure 23A). Le taux de dérive des neurones mouvement serait représenté par le paramètre  $\mu_{rs2}$  avec  $\mu_{rs2} > \mu_{ss}$ . La seule différence avec la tâche de recherche visuelle proviendrait d'un priming rapide des neurones mouvement par les flankers. Des données montrent que l'activité des neurones mouvement peut être rapidement modulée par de l'information provenant du stimulus (e.g., Hanes, Patterson, & Schall, 1998; Stanford, Shankar, Massoglia, Costello, & Salinas, 2010).

#### 1.4.2.2 *Shrinking spotlight diffusion model*

White et al. (2011) ont introduit une autre extension du DDM pour la tâche de flanker, beaucoup plus contrainte et parcimonieuse que le DSTP. Leur modèle de diffusion avec focalisation attentionnelle progressive (*shrinking spotlight model*, SSP; Figure 23B) assume un filtrage spatial attentionnel continu (Eriksen & St James, 1986) appliqué sur les sources d'évidence provenant de la cible et des flankers. Pour chaque essai, l'attention est initialement diffuse, puis focalise progressivement sur la cible centrale. L'attention est modélisée par une distribution normale centrée sur la cible. La focalisation attentionnelle est réalisée en diminuant l'écart-type  $sd_a$  de la distribution à un taux linéaire  $r_d$ . Chaque item occupe un espace d'une unité, à l'exception des flankers externes qui reçoivent l'excès d'attention. En assumant un dispositif à 5 items (une cible, deux flankers internes, deux flankers externes (e.g., H H S H H), la quantité d'attention  $a$  allouée à la cible, flanker droit interne et flanker droit externe (les flankers gauches sont symétriques) est définie comme:

$$a_{cible}(t) = \int_{-5}^5 \mathcal{N}[0, sd_a(t)]; \quad a_{interne}(t) = \int_{.5}^{1.5} \mathcal{N}[0, sd_a(t)]; \quad a_{externe}(t) = \int_{1.5}^{\infty} \mathcal{N}[0, sd_a(t)]$$

$$\text{où } sd_a(t) = sd_a(0) - r_d(t) \tag{18}$$

Chaque item est associé à la même quantité d'évidence, appelée input perceptif  $p$  (dans la condition incompatible, l'input perceptif de chaque flanker est négatif). A chaque pas de temps, les inputs perceptifs sont pondérés par la quantité d'attention allouée, ce qui définit le taux de dérive variable dans le temps  $v(t)$ :

$$v(t) = p_{target} a_{target}(t) + 2p_{inner} a_{inner}(t) + 2p_{outer} a_{outer}(t) \quad (19)$$

Pour les essais incompatibles,  $v(t)$  favorise initialement la réponse incorrecte (générant des erreurs rapides) puis se dirige progressivement vers la réponse correcte grâce à la focalisation attentionnelle (Figure 23B).

White et al. (2011) ont démontré que le SSP était associé à une meilleure balance ajustement des données/parcimonie que le DSTP, bien que la différence soit très faible. Les deux modèles génèrent des précisions quasiment similaires, en particulier pour les essais corrects (Hübner & Töbel, 2012).

#### *1.4.2.3 Diffusion model for conflict tasks*

Une troisième extension du DDM, le modèle de diffusion pour les tâches de conflit (*diffusion model for conflict tasks*, DMC; Ulrich, Schröter, Leuthold, & Birngruber, 2015) a été proposé en avril 2015, lors de ma dernière année de thèse. L'élaboration du DMC a fait suite à nos premiers travaux démontrant (i) une incapacité des modèles DSTP et SSP à capturer l'inversion des moments du TR (i.e. la décroissance du delta plot en fonction du temps) dans la tâche de Simon et (ii) la nécessité d'une architecture commune entre les différentes tâches de conflit, avec des variations paramétriques (voir chapitre 2; Servant et al., 2014). Le DMC reprend la dissociation entre processus automatique/contrôlé des modèles de double route (e.g., Kornblum et al., 1990; Ridderinkhof et al., 1995). Chaque route est modélisée par un processus de diffusion. Des résultats expérimentaux suggèrent que l'activation automatique par l'attribut non pertinent du stimulus dure peu de temps, quelque soit la tâche de conflit (pour une revue, voir Ulrich et al., 2015). Dans une tâche d'Eriksen, Mattler (2003) a présenté les flankers 100 ou 400 ms avant l'apparition de la cible centrale. Par rapport à une condition contrôle (tâche standard), les résultats montrent un accroissement de l'effet de congruence pour une asynchronie de 100 ms mais une diminution pour une asynchronie de 400 ms, suggérant une activation automatique atteignant un pic d'amplitude puis diminuant progressivement au cours du temps (pour des résultats similaires dans la tâche de Stroop, voir Dyer, 1971). La forme du delta plot dans la tâche de Simon est invariante

lorsque les stimuli sont présentés de manière brève ou continue (e.g., De Jong et al., 1994; Pratte et al., 2010; Wiegand & Wascher, 2005). Ce résultat est difficile à concilier avec un processus automatique générant un output constant dans le temps. Ulrich et al. (2015) ont ainsi modélisé l'activation automatique  $X_a$  par une fonction gamma. Son espérance en fonction du temps  $t$  est définie comme:

$$E(X_a(t)) = Ae^{-t/\tau} \left[ \frac{te}{(a-1)\tau} \right]^{a-1} \quad (20)$$

où  $a$  détermine la forme de la fonction et  $A$  son pic d'amplitude. Ulrich et collègues ont fixé le paramètre de forme  $a = 2$ ; sous cette paramétrisation, la fonction gamma a un coefficient d'asymétrie positif (représentant l'apparition brutale suivant de la décroissance progressive de l'activation automatique), et  $\tau$  correspond à la latence de son pic d'amplitude<sup>24</sup> (Figure 24, panneau supérieur). Le taux de dérive variable en fonction du temps  $\mu_a(t)$  du processus automatique est donc la dérivée première de  $E(X_a(t))$  en fonction du temps:

$$\mu_a(t) = \frac{dE(X_a(t))}{dt} \quad (21)$$

La route contrôlée est modélisée par un processus de diffusion standard avec pour taux de dérive constant  $\mu_c$  déterminé par la dimension pertinente du stimulus (Figure 24, deuxième panneau). De manière importante, Ulrich et al. (2015) assument une convergence des deux routes: c'est la superposition des deux processus de diffusion qui détermine la réponse. Le processus superposé est donc une diffusion avec pour taux de dérive  $\mu_a(t)+\mu_c$  (Figure 24, troisième panneau).

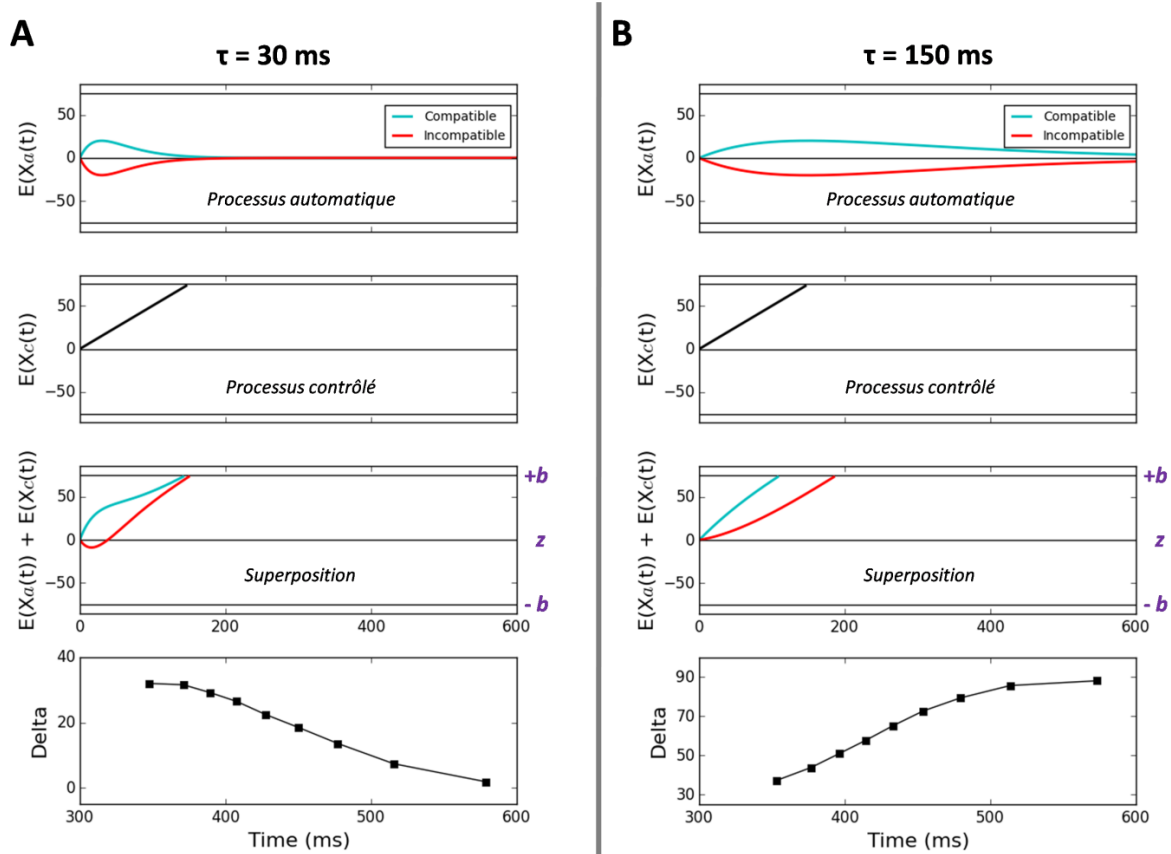
Le DMC peut prédire différentes formes de delta plot en fonction de la latence du pic d'amplitude de l'activation automatique: un pic d'amplitude relativement précoce générera un delta plot décroissant au cours du temps (et donc un ordre incohérent des moments du TR; Figure 24A) alors qu'un pic d'amplitude plus tardif générera un delta plot croissant (ordre cohérent des moments du TR; Figure 24B). Le modèle capture ainsi les différences de dynamique entre les tâches de conflit par une simple modulation de la latence du pic d'amplitude de l'activation automatique. Ulrich et collègues restent toutefois agnostiques

---

<sup>24</sup> La latence du pic d'amplitude  $lat$  est localisée à  $lat = (a-1)\tau$ .



quant aux raisons de ces variations; de même, ils ne font pas d'hypothèse sur le mécanisme sous-tendant le déclin de l'activation automatique au cours du temps (déclin spontané versus suppression active).



**Figure 24.** Modèle de diffusion pour les tâches de conflit (DMC). **A)** DMC paramétré avec  $A = 20$  (pic d'amplitude de l'activation automatique),  $\tau = 30$  ms (latence du pic d'amplitude de l'activation automatique),  $b = 75$  (seuil décisionnel supérieur),  $\mu_c = 0.5$  (taux de dérive du processus contrôlé),  $\mu_r = 300$  (moyenne des latences résiduelles), et  $\sigma_r = 30$  (variance des latences résiduelles). Les trois premiers panneaux illustrent l'espérance en fonction du temps de chaque processus (automatique, contrôlé, et superposé) sous cette paramétrisation. Le dernier panneau représente le delta plot prédit, construit à partir de déciles de TR issus de 40000 essais simulés en utilisant un coefficient de diffusion  $s = 4$  et une constante d'intégration  $dt = 1$  ms. **B)** DMC paramétré identiquement à (A), avec l'exception  $\tau = 150$  ms.

### 1.4.3 Questions scientifiques

Les modèles DSTP et SSP représentent une première tentative de formalisation de la performance dans les tâches de conflit. Bien qu'associés à de nombreux problèmes computationnels (e.g., nombre élevé de paramètres libres entraînant une difficulté

d'ajustement à des données, échanges entre paramètres) et conceptuels (DSTP), ces modèles permettent de soulever de nouvelles questions scientifiques.

#### *1.4.3.1 Lois chronométriques et tâches de conflit.*

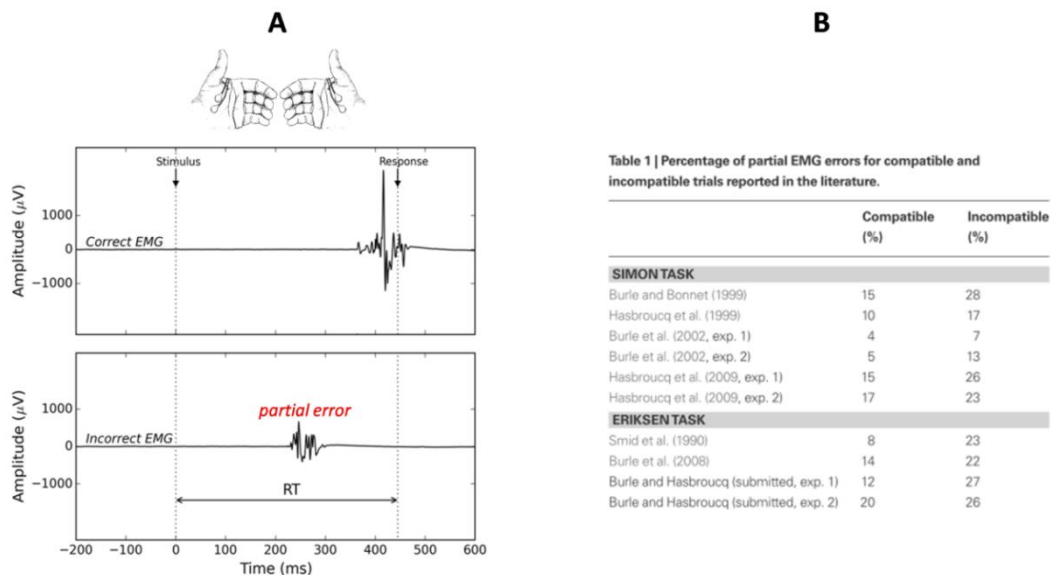
Comme détaillé dans la section 1.2.2, le DDM standard prédit les lois de Piéron et Wagenmakers-Brown. Comment ces phénomènes chronométriques interagissent-ils avec la variable de compatibilité S-R? Les modèles DSTP et SSP peuvent-ils prédire ces interactions? Plus généralement, les modèles SSP et DSTP ont seulement été testés contre des données comportementales provenant de la tâche de flanker. Peuvent-ils capturer la performance comportementale dans les autres tâches de conflit? En particulier, peuvent-ils capturer la violation de l'ordre des moments du TR dans la tâche de Simon? Cette question a un corollaire direct: les différences de traitement de l'information entre les différentes tâches de conflit sont elles qualitatives ou quantitatives (Pratte, Rouder, Morey, & Feng, 2010)? Toutes ces problématiques seront traitées dans le chapitre 2 (Servant et al., 2014). Nos travaux révéleront des différences purement quantitatives entre les différentes tâches de conflit, mais une incapacité du SSP et du DSTP (ainsi que des variantes de ces modèles) à capturer la violation de l'ordre des moments du TR dans la tâche de Simon.

#### *1.4.3.2 Modèles formels de décision et erreurs partielles*

Les prédictions comportementales des modèles DSTP et SSP sont quasiment indissociables dans la tâche d'Eriksen flanker, malgré des hypothèses et dynamiques internes différentes (Hübner & Töbel, 2012; White et al., 2011). Ce problème de mimétisme entre modèles formels de décision est relativement courant (e.g., Bogacz et al., 2006; Donkin et al., 2011; Jones & Dzhafarov, 2014; Ratcliff & Smith, 2004). Pour comparer différents modèles, les modélisateurs ont recours à des techniques de sélection de modèle. Le critère d'information Bayésien (*Bayesian information criterion* BIC; Schwarz, 1978), par exemple, permet de pondérer la qualité d'ajustement du modèle avec son nombre de paramètres libres. Ce critère de sélection, bien que communément utilisé, pose deux problèmes importants. (i) Les paramètres d'un modèle n'ont pas un poids équivalent. Par exemple, le taux de dérive a beaucoup plus d'impact sur les prédictions du DDM que le paramètre de variabilité dans les latences non-décisionnelles. Pourtant, ces deux paramètres ont un impact équivalent sur le BIC. (ii) La balance qualité d'ajustement/parcimonie est un critère statistique qui n'a probablement rien à voir avec la réalité neurophysiologique. Ce dernier point invite une

nouvelle fois à considérer des contraintes réciproques entre modèles formels et neurophysiologie (Forstmann et al., 2011).

Dans les tâches de conflit, des enregistrements électromyographiques (EMG) des agonistes de réponse ont révélé des "erreurs partielles" (Burle, Possamai, Vidal, Bonnet, & Hasbroucq, 2002; Burle, Spieser, Servant, & Hasbroucq, 2014; Coles, Gratton, Bashore, Eriksen, & Donchin, 1985; Eriksen, Coles, Morris, & O'Hara, 1985; Hasbroucq, Possamai, Bonnet, & Vidal, 1999; Smid, Mulder, & Mulder, 1990). Une erreur partielle est une petite bouffée EMG incorrecte précédant la réponse correcte (Figure 25A). Une revue de littérature récente rapporte que le taux d'erreurs partielles est systématiquement plus élevé en condition incompatible par rapport à la condition compatible, démontrant que ce phénomène ne reflète pas simplement du bruit moteur (Figure 25B; Van den Wildenberg et al., 2010). La présence d'activité musculaire partielle pendant le processus décisionnel pose un sérieux problème pour les modèles formels de prise de décision qui, rappelons le, supposent que (i) l'activité musculaire est engagée uniquement lorsque la variable de décision a franchit un seuil et que (ii) cette activité conduit nécessairement à une réponse mécanique. Dans le chapitre 3 (Servant, White, Montagnini, & Burle, 2015), nous utiliserons les erreurs partielles pour mieux contraindre les modèles formels de décision et réciproquement, nous utiliserons les modèles pour élaborer une théorie expliquant comment, quand, et pourquoi des événements moteurs discrets apparaissent parfois pendant le processus décisionnel.



**Figure 25.** Enregistrements électromyographiques (EMG) des agonistes de réponse (en général le flexor pollicis brevis de chaque main) dans les tâches de conflit. **A)** Exemple d'un essai contenant une erreur partielle. Une petite bouffée EMG incorrecte précède la réponse correcte. RT: temps de réaction. **B)** Pourcentage d'erreurs partielles pour chaque condition de compatibilité rapporté dans la littérature (adapté de Van den Wildenberg et al., 2010).

*1.4.3.3 Approfondissement des dynamiques de traitement de l'information dans la tâche de Simon.*

Nos travaux détaillés dans le deuxième chapitre démontrent que les modèles formels de décision les plus sophistiqués (DSTP et SSP) ne sont pas capables de capturer la performance comportementale dans la tâche de Simon (Servant et al., 2014). Ces travaux ont motivé une nouvelle extension du DDM implémentant une superposition d'un processus automatique et d'un processus contrôlé (DMC). Les premiers tests du DMC contre des données comportementales issues de tâches d'Eriksen et de Simon montrent une excellente qualité d'ajustement du modèle (Ulrich et al., 2015). Le quatrième chapitre (Servant, White, Montagnini, & Burle, soumis) offrira un test des hypothèses latentes du DMC grâce à une exploration EMG et électroencéphalographique (EEG) du système moteur humain. En particulier, les dynamiques internes du modèle seront comparées au patron EEG d'activation/inhibition sur les cortex moteurs (voir section 1.3.4). Cette analyse démontrera un problème dans l'architecture du DMC, et révélera des éléments théoriques importants sur les liens entre prise de décision et contrôle sensori-moteur<sup>25</sup>.

---

<sup>25</sup> Avant la publication du modèle d'Ulrich et al. (2015), nous avons tenté de réaliser un test psychophysique du modèle activation-suppression de Ridderinkhof (2002; voir section 1.4.2.1). Toutefois, les problèmes conceptuels couplés à l'absence de formalisme de ce modèle nous ont empêché d'extraire des hypothèses rigoureuses. Le manuscrit n'a pas été inclus dans cette thèse par souci de concision.

## **2 Conflict tasks and the diffusion framework: Insight in model constraints based on psychological laws**



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

# Cognitive Psychology

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/cogpsych](http://www.elsevier.com/locate/cogpsych)



## Conflict tasks and the diffusion framework: Insight in model constraints based on psychological laws



Mathieu Servant<sup>a,b</sup>, Anna Montagnini<sup>b</sup>, Borís Burle<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> *Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Fédération de Recherche 3C, case C, Aix-Marseille Université, CNRS, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France*

<sup>b</sup> *Institut de Neurosciences de la Timone, Aix-Marseille Université, CNRS, Faculté de Médecine, 27 boulevard Jean Moulin, 13005 Marseille, France*

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Accepted 28 March 2014

Available online 21 April 2014

#### Keywords:

Diffusion model

Decision-making

Conflict tasks

Piéron's law

Wagenmakers–Brown's law

Cognitive control

### ABSTRACT

Formal models of decision-making have traditionally focused on simple, two-choice perceptual decisions. To date, one of the most influential account of this process is Ratcliff's drift diffusion model (DDM). However, the extension of the model to more complex decisions is not straightforward. In particular, conflicting situations, such as the Eriksen, Stroop, or Simon tasks, require control mechanisms that shield the cognitive system against distracting information. We adopted a novel strategy to constrain response time (RT) models by concurrently investigating two well-known empirical laws in conflict tasks, both at experimental and modeling levels. The two laws, predicted by the DDM, describe the relationship between mean RT and (i) target intensity (Piéron's law), (ii) standard deviation of RT (Wagenmakers–Brown's law). Pioneering work has shown that Piéron's law holds in the Stroop task, and has highlighted an additive relationship between target intensity and compatibility. We found similar results in both Eriksen and Simon tasks. Compatibility also violated Wagenmakers–Brown's law in a very similar and particular fashion in the two tasks, suggesting a common model framework. To investigate the nature of this commonality, predictions of two recent extensions of the DDM that incorporate selective attention mechanisms were simulated and compared to the experimental results. Both models predict Piéron's law and the violation of Wagenmakers–Brown's law by compatibility. Fits of the models to the RT distributions and accuracy data

\* Corresponding author.

E-mail address: [boris.burle@univ-amu.fr](mailto:boris.burle@univ-amu.fr) (B. Burle).

allowed us to further reveal their relative strengths and deficiencies. Combining experimental and computational results, this study sets the groundwork for a unified model of decision-making in conflicting environments.

© 2014 The Authors. Published by Elsevier Inc. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/>).

## 1. Introduction

Over the past 40 years, the fundamental process of making decisions on the basis of sensory information, known as perceptual decision-making, has grown up to an extensive field of research. The interest has increased in part due to the introduction of the sequential sampling framework (for reviews, see Bogacz, Brown, Moehlis, Holmes, & Cohen, 2006; Ratcliff & Smith, 2004). To make a decision, it is assumed that the brain accumulates samples of sensory evidence until an absorbing choice boundary is reached. The inherent noise in both the physical stimulus and the neural signal makes the process stochastic, potentially leading to an incorrect choice. The rate of approach to a boundary is called *drift rate*, and depends on the quality of the extracted sensory evidence. The boundary is hypothesized to be under subjective control, and can be modulated depending on timing demands. A higher boundary criterion will require greater evidence accumulation, leading to slower and more accurate decisions. The interaction between drift rate and choice criteria has an obvious property: it provides an integrated account of both response time (RT) and accuracy in choice laboratory experiments.

The drift diffusion model (DDM) developed by Ratcliff and coworkers (Ratcliff, 1978; Ratcliff & Rouder, 1998) belongs to this theoretical frame. The model was originally developed to explain simple two-choice decisions in terms of psychologically plausible processing mechanisms, and has proven to account for a large range of paradigms (for a review, see Ratcliff & McKoon, 2008). However, its extension to more complex decisions is not straightforward and is currently the object of an intense field of research in both experimental psychology (e.g., Hübner, Steinhauser, & Lehle, 2010; Leite & Ratcliff, 2010; Smith & Ratcliff, 2009; Stafford, Ingram, & Gurney, 2011; White, Brown, & Ratcliff, 2011; White, Ratcliff, & Starns, 2011) and neuroscience (e.g., Churchland, Kiani, & Shadlen, 2008; Resulaj, Kiani, Wolpert, & Shadlen, 2009). The present study aims to evaluate whether the DDM can be extended to conflicting situations, and contributes to this emerging field.

### 1.1. The drift diffusion model: basic architecture and mathematical properties

As other sequential sampling models, the DDM posits that RT is the sum of two components, a non-decision time and a decision-related time. The decision process takes the form of an accumulation of evidence delimited by two boundaries representing alternative choices. The starting point of the diffusion depends on prior expectations, and can be located everywhere on the axis joining the two alternatives, being closer to the more expected alternative. In each moment, the incremental evidence is the difference between sensory inputs supporting choice 1 versus 2. This difference is a random variable which follows a Gaussian distribution, with mean  $\mu$  (drift rate) and variance  $\sigma^2$  (diffusion coefficient). The combination of sensory evidence into a single variable and its linear stochastic accumulation over time present an interesting property. If the diffusion is discretized, then the process becomes a random walk and is formally equivalent to the sequential probability ratio test (SPRT; Wald, 1947). SPRT is optimal in the sense that it minimizes expected decision time for any given accuracy level, and maximizes accuracy for a given decision time (Wald & Wolfowitz, 1948). Bogacz et al. (2006) have argued that optimality may be a hallmark of human *cognitive control*, the ability to adapt information processing from moment to moment depending on current goals. According to this view, the DDM may provide a privileged framework to study such control processes, and offers an interesting departure point to approach decision-making in conflicting situations.

Two properties are predicted by the DDM when task difficulty (drift rate) is manipulated. Those properties have so consistently been observed in both detection<sup>1</sup> and choice experiments that psychologists have proposed them to be psychological laws. First, the mean and standard deviation (SD) of RT distributions increase at approximately the same rate when drift rate declines. Empirically, the linear relationship between the mean and SD of RT distributions holds for a broad range of paradigms and generally leads to very high correlations for each individual (Pearson's  $r > .85$ ; Luce, 1986; Wagenmakers & Brown, 2007; hereafter referred to as Wagenmakers–Brown's law). Second, the chronometric function predicted by the DDM when the two alternatives are equiprobable is an hyperbolic tangent function of the following form:

$$\text{Mean RT} = \frac{a}{\mu} \tanh\left(\frac{a\mu}{\sigma^2}\right) + \text{Ter}$$

where  $a$ ,  $\mu$ , and  $\sigma^2$  are respectively the boundary, drift rate, and diffusion coefficient of the diffusion process (Ratcliff, 1978).  $\text{Ter}$  is the non-decision time. For a suprathreshold range of stimulus intensities, this function mimics Piéron's law (see Palmer, Huk, & Shadlen, 2005, Experiment 3). Piéron's law states that mean RT decreases as a power function of the intensity of a stimulus according to:

$$\text{Mean RT} = \alpha I^{-\beta} + \gamma$$

where  $\alpha$  is a scaling parameter,  $I$  represents stimulus intensity,  $\gamma$  the asymptotic RT, and  $\beta$  determines the rate of decay of the curve (Piéron, 1913). Although initially investigated in the context of detection tasks (e.g., Chocholle, 1940), Piéron's law has proven to hold in choice experiments (Palmer et al., 2005; Pins & Bonnet, 1996; Stafford et al., 2011; van Maanen et al., 2012). In conclusion, Piéron and Wagenmakers–Brown's laws are consistent with the diffusion framework, and may reflect a general tendency of human decision-makers to approach optimal behavior.

## 1.2. Conflict paradigms

Besides “simple” situations, one often has to make decisions in a multiple stimuli environment, only some of those stimuli being relevant for the task at hand. One source of paradigms designed to study such situations are so-called conflict tasks. Empirical findings in these tasks converge toward an apparent stimulus–response (S–R) compatibility effect. Responses are slowed down and less accurate when a task-irrelevant aspect of a multi-attribute stimulus is associated to the response opposite to that of the relevant aspect (Hommel, 2011; Kornblum, Hasbroucq, & Osman, 1990). The interfering association can be physical, conceptual, or artificially created by task instructions. Examples of such conflict tasks are the Stroop (Stroop, 1935), the Eriksen flanker (Eriksen & Eriksen, 1974), and the Simon (Simon & Small, 1969). The Stroop task requires participants to report the ink color of a word string. The word denotes a color that can be either identical to the ink (e.g., the word “blue” printed in blue ink) or different (e.g., the word “blue” printed in red ink). In the Eriksen task, subjects give a manual response to a central symbolic target (e.g., a right response for the letter S and a left response for the letter H) flanked by distracters calling for the same (SSS) or opposite (HSH) response. Finally, in the classical version of the Simon task, subjects are requested to press a right or left button in response to the color of a lateralized stimulus. Conflict arises when stimulus position and response side do not correspond.

The existence of interference effects demonstrates that performance is suboptimal. Because the standard DDM implements an optimal decision-making strategy (Bogacz et al., 2006), one can hypothesize that it will have difficulties to account for conflicting situations. The present work investigates how conflict tasks interact with Piéron and Wagenmakers–Brown laws, and how recent extensions of the DDM cope with such interactions. Through these investigations, we aim to highlight potential processing similarities and lay the foundation for a unified framework of decision-making in conflicting environments. Two DDM extensions that incorporate selective attention mechanisms are

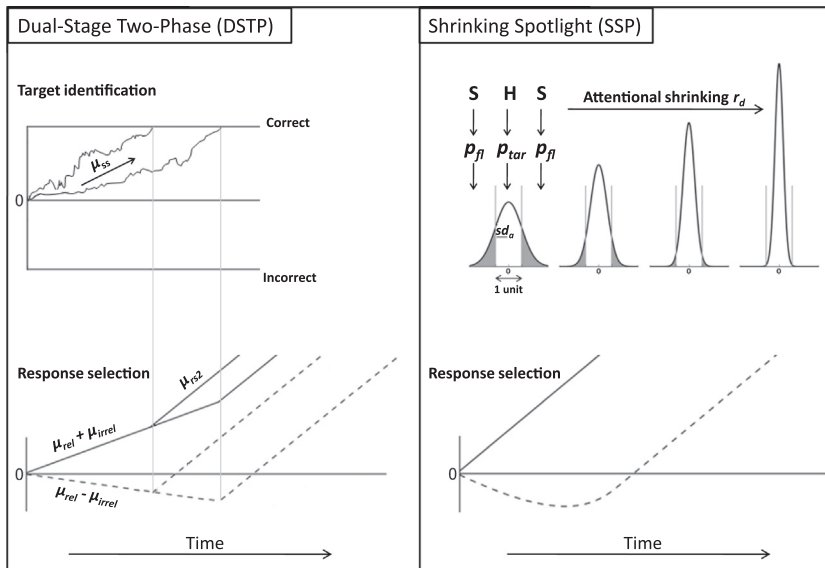
<sup>1</sup> At first glance, the DDM appears incompatible with detection tasks. However, detection can be conceptualized as a choice between the presence of a particular stimulation versus noise (see van Maanen, Grasman, Forstmann, & Wagenmakers, 2012).



simulated and their predictions with regard to Piéron and Wagenmakers–Brown laws tested against experimental data from two different conflict tasks. A final evaluation of the models is performed by fitting them to the full data sets, taking into account RT distributions and accuracy. While DDM extensions capture critical properties of the two psychological laws, common to both conflict paradigms, they fail to qualitatively reproduce the complete pattern of data. Their relative strengths and deficiencies are further elucidated through their fits.

### 1.3. Modeling decision-making in conflicting situations with diffusion processes

Distributional analyses in conflict tasks have revealed faster errors than correct responses when S–R are incompatible. Notably, plots of accuracy rates as a function of RT quantile (i.e., *conditional accuracy functions*, CAFs) show a characteristic drop of accuracy for faster RT quantiles in this condition. By contrast, CAFs for compatible trials are relatively flat (Gratton, Coles, Sirevaag, Eriksen, & Donchin, 1988; Hübner & Töbel, 2012; White, Brown, et al., 2011; Wylie, Ridderinkhof, Bashore, & van den Wildenberg, 2010; Wylie et al., 2012). Previous studies have indicated that a standard DDM can produce faster errors than correct responses if and only if inter-trial variability in the starting point of the accumulation process is added (Laming, 1968; Ratcliff & Rouder, 1998). However, this additional assumption would lead to equivalent increases in fast errors in the compatible condition, contrary to what is observed. Two recent diffusion developments account for this asymmetry by assuming an increase in attentional selectivity for the relevant stimulus attribute over the course of a trial, whatever the S–R mapping. The improvement of the quality of evidence induces a *time-varying drift rate*. The two models, depicted in Fig. 1, differ regarding whether selective attention operates in a discrete (dual-stage two-phase model of selective attention, DSTP; Hübner et al., 2010) or gradual manner (shrinking-spotlight model, SSP; White, Ratcliff, et al., 2011). In the DSTP, response selection is performed by a diffusion variable with two functionally different phases. The drift rate of the first phase is governed by sensory information passing through an early attentional filter (early selection stage). It is defined as the sum of two component rates, one for the relevant stimulus attribute  $\mu_{rel}$  and the other for the irrelevant attribute  $\mu_{irrel}$  ( $\mu_{irrel}$  is negative in incompatible trials). Because the



**Fig. 1.** Basic architectures of the DSTP (left panel) and SSP (right panel) diffusion models. The rate of evidence accumulation for response selection improves discretely in the DSTP and continuously in the SSP (compatible trials: plain lines; incompatible trials: dashed lines). See text for details.

early attentional filter is imprecise,  $\mu_{irrel}$  often prevails over  $\mu_{rel}$ , and the net drift rate moves toward the incorrect response boundary in incompatible trials, provoking fast errors. In parallel, a second diffusion variable with drift rate  $\mu_{ss}$  fulfills the role of target identification (late selection stage). Because two diffusion processes are racing, different scenarios can occur. (i) The response selection variable reaches a boundary before the target identification variable. In this case, the model reduces to a standard DDM, and responses are mainly determined by the irrelevant stimulus attribute. Conversely, a target can be identified before the selection of a response. (ii) If the identification is correct, the drift rate of response selection increases discretely from  $\mu_{rel} \pm \mu_{irrel}$  to  $\mu_{rs2}$ . This second phase of response selection, driven exclusively by the selected stimulus, counteracts early incorrect activations in incompatible trials and explains the improved accuracy of slower responses (see Fig. 1, left panel, for an illustration of this scenario). (iii) If the identification is incorrect,  $\mu_{rs2}$  is negative, and the model generates a slow perceptual error. Taking the Eriksen task as a working example, Hübner and colleagues showed that their model could account for RT distributions and accuracy under a wide range of experimental conditions. However, the DSTP has been challenged by a more parsimonious single-stage model with a continuous time-varying drift rate. White, Ratcliff, et al. (2011) used the attentional zoom-lens analogy (Eriksen & St James, 1986) as a basic mechanism for weighting sensory evidence over time. Their SSP model was specifically developed to account for spatial attention dynamics in the Eriksen task, and was consequently formalized in a less abstract way compared to the general selective attention framework of the DSTP. The SSP assumes that spatial attention is dispersed early in a trial, allowing influence from the flankers, and progressively narrows toward the central target, whatever the S–R compatibility (see Fig. 1, right panel). The attention weight attributed to the target (flankers) is modeled as the integral of a unitary Gaussian distribution with standard deviation  $sd_a$ , over a region of space corresponding to the target (flankers). Importantly,  $sd_a$  decreases at a linear rate  $r_d$ . In every time step, the perceptual input of the target  $p_{tar}$  and each flanker  $p_{fl}$  is weighted by the allocated quantity of attention, and the resulting evidence defines the evolving drift rate.  $p_{fl}$  is positive in compatible trials and negative in incompatible trials. For a standard Eriksen task, the model assumes that each item provides the same quantity of evidence  $p$  ( $p = p_{tar} = p_{fl}$ ). Under this assumption, the drift rate in compatible trials is constant (the attention weights always sum to 1). The situation is different in incompatible trials where the drift rate is initially directed toward the incorrect boundary, triggering fast errors, and progressively turns toward the correct boundary as attention shrinks. White and colleagues demonstrated that this simple model provides a better fit performance compared to the DSTP in the Eriksen task, although strong mimicry has been noticed. Hübner and Töbel (2012) recently showed that the superiority of the SSP is actually tied to specific experimental situations. Indeed, the fits of both models are virtually indiscernible for the RT distributions of correct responses. The discrepancy concerns the dynamic of errors in the incompatible condition. The SSP predicts an improvement of accuracy that is too fast, a problem attenuated when the proportion of fast errors is low. However, the divergence is small and further emphasizes model mimicry. Further computational details regarding the spotlight component of the SSP are provided in Appendix A.

An important property of the DSTP and SSP models is that they predict larger RT mean and SD for the incompatible compared to the compatible S–R condition, that is, a consistent RT moment ordering. The shrinking mechanism of the SSP is assumed to operate similarly across S–R mappings, and the drift rate for incompatible stimuli gradually converges toward that of compatible stimuli, but never surpasses it.<sup>2</sup> Because the diffusion coefficient remains constant, this scheme necessarily leads to a wider spread of RT for the incompatible condition (see Schwarz & Miller, 2012, for a similar reasoning based on another continuous time-varying drift rate scheme). The same logic applies to the DSTP, with a discrete convergence of drift rates toward  $\mu_{rs2}$ . Although the onset and sign of  $\mu_{rs2}$  are conditional on the late selection stage, this additional flexibility does not challenge, on average, the consistent RT moment ordering between compatibility conditions. While this statistical pattern is characteristic of the Stroop (Pratte, Rouder, Morey, & Feng, 2010) and Eriksen tasks (Hübner et al., 2010; Ridderinkhof, Scheres, Oosterlaan, & Sergeant, 2005; White, Ratcliff, et al., 2011), the reversed ordering has consistently been observed in the standard version of the Simon task (Burle, Possamai, Vidal, Bonnet, & Hasbroucq,

<sup>2</sup> More precisely, the drift rate converges toward a limit equal to the perceptual input of the target.

2002; Pratte et al., 2010; Ridderinkhof, 2002; Schwarz & Miller, 2012). That is, the incompatible condition is associated with the largest mean and the *smallest* SD, which violates Wagenmakers–Brown’s law. This singularity led researchers to propose that the Simon effect may be incompatible with the diffusion framework (Pratte et al., 2010; Schwarz & Miller, 2012). Given the success of time-dependent diffusion processes in modeling the Eriksen task, such an assumption would mean that decision-making draws upon qualitatively different mechanisms depending on the nature of the conflicting situation.

#### 1.4. Piéron and Wagenmakers–Brown laws as a window on decision-making mechanisms

As introduced above, Piéron and Wagenmakers–Brown laws are hallmarks of a standard DDM with constant drift rate. In their studies, neither Hübner et al. nor White et al. (Hübner & Töbel, 2012; Hübner et al., 2010; White, Brown, et al., 2011; White, Ratcliff, et al., 2011) explored properties of their model when the perceptual intensity of the relevant stimulus attribute is manipulated. Simulations of the SSP and DSTP, presented in Section 2, aimed to determine whether Piéron and Wagenmakers–Brown laws still hold under the assumption of time-varying decision evidence. To our knowledge, the two laws have never been concurrently investigated in conflict tasks. An exception is found in a recent study by Stafford et al. (2011). Those researchers manipulated the intensity of colors in a standard Stroop task. Five suprathreshold color saturation levels were presented in an intermixed fashion. In each compatibility condition, mean RT and color discriminability scaled according to Piéron’s law. Interestingly, the two factors combined in an additive fashion. Results remained similar when the word and the color were spatially separated (i.e., separate Stroop task). Section 3 extends those findings by providing an empirical test of Piéron and Wagenmakers–Brown laws in Eriksen and Simon tasks. The Eriksen task was naturally chosen insofar as the DSTP and SSP models have specifically been tested on it. The Simon task was also introduced because we could anticipate a violation of Wagenmakers–Brown’s law. To allow a direct comparison between the two experiments, we used the standard Simon task and a version of the Eriksen task in which subjects have to discriminate the color of a central circle while ignoring the color of flanking circles (Davranche, Hall, & McMorris, 2009). The perceptual intensity of the target could thus be varied along the same color saturation dimension. Color saturation was manipulated within a highly controlled perceptual color space while keeping constant any other aspect of the display. Notably, the color saturation of the flanking circles in the Eriksen task remained invariable (maximum saturation level), just as the eccentricity of the targets in the Simon

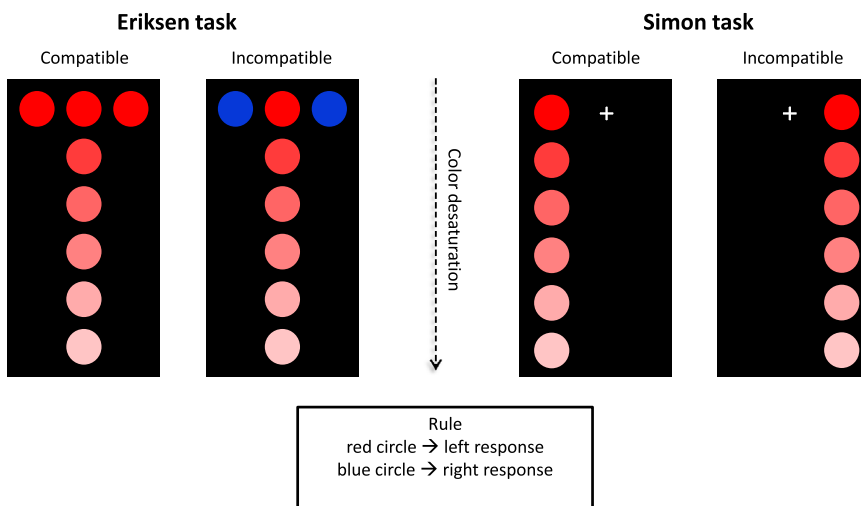


Fig. 2. Stimuli used in the present experiments (only the variation of color saturation for the red stimulus is shown as example).

task (see Fig. 2). Six color saturation levels were chosen to span a wide range of color intensities, and were presented in a randomized fashion. The design offers sufficient experimental conditions to concurrently investigate Piéron and Wagenmakers–Brown laws.

## 2. Model simulations

Because the SSP is intractable mathematically (Ratcliff, 1980), both models were simulated using a random walk numerical approximation (Diederich & Busemeyer, 2003; Ratcliff & Tuerlinckx, 2002) and a 1 ms time step. Our simulations aimed at quantifying the mean and SD of decision times (DT) for each compatibility condition when the perceptual intensity of the relevant stimulus attribute is manipulated while that of the irrelevant attribute remains constant. To obtain reliable estimates of SD, 100,000 trials per condition were simulated. As a parametric baseline, we used the best-fitting group parameters for each model reported by White, Ratcliff, et al. (2011) from Experiment 1 (standard Eriksen task) and assumed unbiased starting points of diffusion processes.

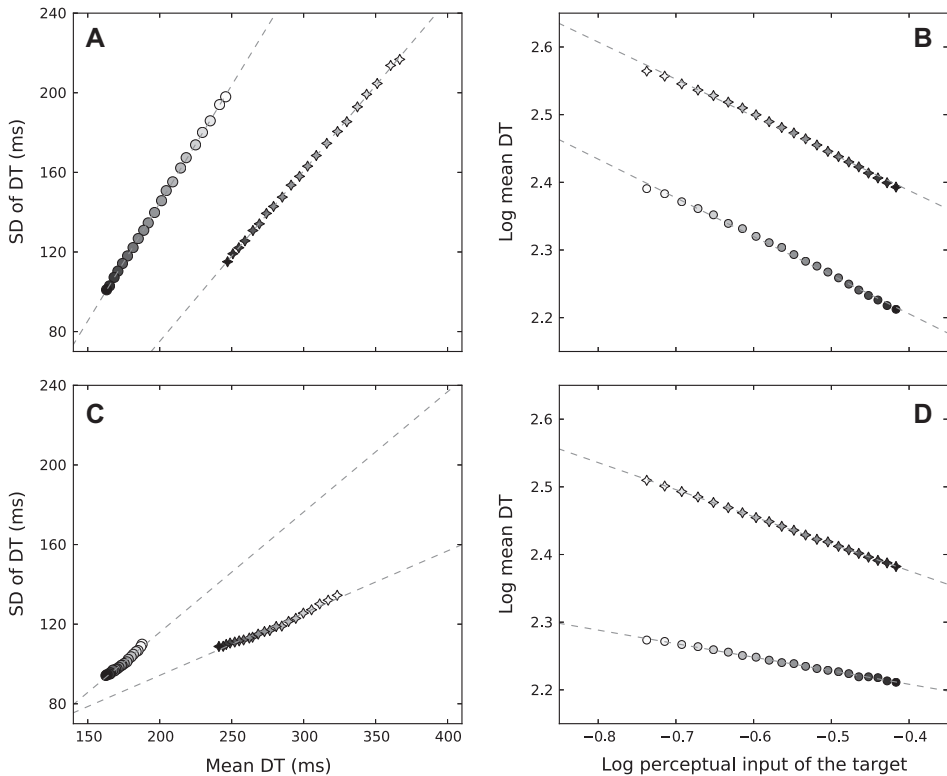
### 2.1. SSP predictions

The SSP model has five free parameters:  $a$  (boundary separation),  $Ter$  (non-decision time),  $p$  (perceptual input of any item in the display),  $sd_a$  (standard deviation of the Gaussian distribution), and  $r_d$  (attentional shrinking rate). The parametric baseline was  $a = 0.129$ ,  $p = 0.383$ ,  $sd_a = 1.861$ ,  $r_d = 0.018$  (see White, Ratcliff, et al., 2011, Table 2).  $Ter$  was set to zero. To manipulate independently the perceptual intensity of the target and the flankers, the perceptual input parameter  $p$  was decomposed into the input for the target  $p_{tar}$  and the input for each flanker  $p_{fl}$ .  $p_{tar}$  decreased from 0.383 to 0.183 in steps of 0.01, corresponding to different levels of perceptual intensity.  $p_{fl}$  was equal to 0.383 (maximum perceptual intensity). All the remaining model parameters were kept constant. Fig. 3A represents the simulated SSP prediction for the mean and SD of DT across conditions. Wagenmakers–Brown's law holds for the perceptual factor, but is strongly violated by S–R compatibility. Focusing on mean DT also reveals an increase of the compatibility effect as  $p_{tar}$  decreases, because it takes more time for the decision process to overcome incorrect activations. The Piéron's like behavior of the predicted chronometric functions is obvious from Fig. 3B, where the relationship between  $p_{tar}$  and mean DT is plotted in a log–log space. The approximate linearity is diagnostic of a power function analogous to Piéron's law.

### 2.2. DSTP predictions

The DSTP model has seven free parameters:  $a$  (boundary separation for the response selection process),  $Ter$  (non-decision time),  $c$  and  $\mu_{ss}$  (boundary separation and drift rate for the target identification process),  $\mu_{rel}$  (component rate for the relevant stimulus attribute),  $\mu_{irrel}$  (component rate for the irrelevant stimulus attribute), and  $\mu_{rs2}$  (drift rate for the second phase of response selection). The parametric baseline was  $a = 0.128$ ,  $c = 0.177$ ,  $\mu_{ss} = 1.045$ ,  $\mu_{rel} = 0.108$ ,  $\mu_{irrel} = 0.241$ , and  $\mu_{rs2} = 0.414$  (see White, Ratcliff, et al., 2011, Table 2).  $Ter$  was set to zero. The early selection stage of the DSTP is not modeled. Perceptual inputs receive early attention weights giving rise to the component rates for the relevant and irrelevant stimulus attributes,  $\mu_{rel}$  and  $\mu_{irrel}$ . We thus decomposed  $\mu_{rel}$  assuming that it is the product of  $p_{tar} = 0.383$  (perceptual input of the target) and an attention weight of 0.282. This gives  $\mu_{rel} = 0.108$ , which is the best-fitting value reported by White and colleagues.  $p_{tar}$  was manipulated in the same way as the SSP, decreasing from 0.383 to 0.183 in steps of 0.01.  $\mu_{irrel}$  remained constant (0.241). Because the perceptual manipulation necessarily affects the identification of the target,  $\mu_{ss}$  also decreased from 1.045 (best-fitting value) to 0.445 in steps of 0.03. Fig. 3C and D show the resulting predictions. Similar to the SSP, the DSTP predicts Piéron and Wagenmakers–Brown laws for each compatibility mapping separately. The compatibility effect also increases when the perceptual intensity of the target decreases, because both early and late selection mechanisms are reduced.

Under difficult target selection conditions (e.g., narrow spacing between target and flankers), Hübner et al. (2010) observed that  $\mu_{rs2}$  increases to keep performance at a reasonable level, at least when target selection difficulty is manipulated blockwise. Whether this compensatory mechanism



**Fig. 3.** Predictions from the SSP (A, B) and DSTP (C, D) diffusion models for the Wagenmakers–Brown (left panels) and the log-transformed Piéron (right panels) laws when the perceptual intensity of the target decreases while that of the irrelevant stimulus attribute remains maximal. Circles represent compatible conditions, stars represent incompatible conditions. Perceptual input levels of the target are symbolized by gray shading. Also shown are lines of best fit for each compatibility mapping (dashed lines). Left panels: SD of DT versus mean DT (both in milliseconds). Right panels: chronometric functions displayed in a log–log space.

holds for randomized designs is uncertain. In [Appendix B](#), we provide an additional simulation of the DSTP, identical to the previous one, except that  $\mu_{rs2}$  increases from 0.414 to 0.490 as target intensity decreases. This slight parametric variation produces a curvilinear shape for the relationship between the mean and SD of DT within each compatibility condition (see [Fig. B.1](#)). Since, anticipating our empirical findings, we have a strong linear relationship for target intensity, a constant  $\mu_{rs2}$  provides a more parsimonious model and a better description of this aspect of the data.

### 2.3. Discussion

The present simulations uncover similar chronometric properties of the SSP and DSTP models. Piéron and Wagenmakers–Brown laws are predicted for each compatibility condition separately along with a super-additive interaction between target intensity and compatibility. These predictions are largely similar to those of a standard DDM ([Stafford et al., 2011](#)). A major difference should be emphasized, however: the linear relationship between the mean and SD of RT distributions, proposed to be a psychological law, is broken by the compatibility factor. In line with our theoretical analysis of time-varying drift rate dynamics (see introduction, [Section 1.3](#)), the SSP and DSTP models also produce a consistent DT moment ordering between compatibility conditions, and this is true for every target intensity level (as can be observed, in [Fig. 3A](#) and [C](#), by comparing point and star markers with the

same gray shading). Those singularities represent a benchmark against which empirical data will be contrasted.

### 3. Experiments

#### 3.1. Experiment 1: Eriksen task

##### 3.1.1. Method

3.1.1.1. *Participants.* Twelve students (*Mean age* = 23.7 years, *SD* = 4.4, 7 female) from the University of Aix-Marseille completed experiment 1 and were paid 10 €/h. They were naive with respect to the purpose of the experiment and reported to have normal or corrected-to-normal vision and normal color vision. This experiment was approved by the ethical committee of the Aix-Marseille University, and by the “Comité de Protection des Personnes Sud Méditerranée 1” (approval n° 1041). Participants gave their informed written consent according to the declaration of Helsinki.

3.1.1.2. *Stimuli and apparatus.* Subjects were tested individually in a dark room ( $\sim 0.08$  cd/m<sup>2</sup>). They were seated in a comfortable chair 150 cm in front of a CRT color monitor with a refresh rate of 100 Hz. At this distance, 1 cm on the screen corresponded to approximately 0.38° of visual angle. Stimulus presentation and collection of data were controlled by Psychopy (Peirce, 2007). Special attention was paid to the manner in which Psychopy utilizes the vertical refresh rate/sync of the monitor to ensure RT data was not influenced by the vertical blank interval. Stimuli were red and blue circles (radius = 0.24°) presented on the horizontal midline of a 12.18° × 9.15° black field. On every trial, a target circle appeared in the center of the field and was flanked by two circles at an eccentricity of 0.8° center to center. We manipulated the color saturation of target circles while keeping their luminance constant. To obtain identical levels of perceptual saturation between red and blue, we used the CIE Lightness Chroma Hue device-independent<sup>3</sup> colorimetric space (Commission Internationale de l’Eclairage, 1976), which is a variant of the CIE L\*a\*b\* space specifically designed to accurately map color perception. Chroma quantifies the degree of perceptual saturation across colors. Lightness is a non-linear transformation of luminance. Although the two concepts are different, it is always true that colors with the same lightness will have the same luminance. Six suprathreshold chroma levels (15%, 25%, 35%, 45%, 60%, and 80%) were chosen to span a large range of color intensities. Red (Hue = 30°) and blue (Hue = 280°) colors always had the same lightness (*L* = 51), corresponding to a luminance of approximately 19 cd/m<sup>2</sup>. The chroma level of the flankers was set to 80%, and was never modulated. Colors were calibrated by means of a Brontes colorimeter (Admesy B.V., The Netherlands). Responses were made by the subject pressing either a right or a left button with the corresponding thumb. Button closures were transmitted through the parallel port of the computer to reach high temporal precision. Buttons were arranged on the top of two plastic cylinders (3 cm in diameter, 7 cm in height) serving as handgrips, and the distance between the cylinders was 20 cm.

3.1.1.3. *Procedure.* Subjects performed 24 blocks of 96 trials in a single-session experiment lasting approximately 100 min. Within a block, trials were defined by factorial combination of flanker hue (red or blue), target hue (red or blue), and target chroma (6 saturation levels). Half of the trials were congruent (i.e., same color for target and distracters), and the other half were incongruent (different color). They were pseudo-randomized by Mix software (van Casteren & Davis, 2006) so that first order compatibility sequences (i.e., compatible–incompatible CI, CC, IC, and II) occurred the same number of times. Chroma levels were not paired equally often with each of the possible compatibility sequences, since this would have added too many constraints and could have led to predictability. However, a posteriori analysis showed that chroma levels were fairly well balanced within the compatibility transition matrix. On every trial, an array of three circles was presented, and remained on-screen until the subject responded, with a maximum duration of 1500 ms. The next trial started 1500 ms after

<sup>3</sup> Although the CIE LCH is considered a device-independent color space, it needs a white point reference. We chose the standard and widely used CIE D65 illuminant.

stimulus offset. Subjects were instructed to respond as fast and as accurately as possible to the color of the central circle, and to ignore the color of the flanking circles. Half of the subjects gave a left-hand response to a blue target and a right-hand response to a red target. This mapping was reversed for the other half of the subjects. At the beginning of the experiment, subjects performed a practice block similar to the experimental blocks. Practice trials were excluded from analyses.

**3.1.1.4. Power function fitting procedure.** Luce (1986) proposed that Piéron's law encompasses a non-decision component (the asymptotic RT  $\gamma$ , in the sense that it is the shortest RT that can be achieved) and a decision-related one (the power term). In line with this assumption, Bonnet (1992) found that  $\gamma$  was only sensitive to sensory modalities, and argued that it was tied to non-decisional processes. Similarly, electromyographic evidence suggests that motor execution is insensible to flanker and Simon interferences (Burle et al., 2002; Hasbroucq, Possamai, Bonnet, & Vidal, 1999; Rösler & Finger, 1993). In contrast, S–R compatibility factors are traditionally thought to affect decision-making (Kornblum et al., 1990), and this hypothesis represents the core basis of the DSTP and SSP models. We thus constrained our fitting procedure to produce a unique  $\gamma$  estimate for compatible and incompatible conditions. Other parameters ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) were free to vary between compatibility conditions. A loss function was computed between the theoretical power curve and empirical data, and this function was minimized with a SIMPLEX routine (Nelder & Mead, 1965). The initial parameter values were drawn from uniform distributions with boundaries defined by previous fits of Piéron's law to choice data (Stafford et al., 2011; van Maanen et al., 2012). Each power function was fitted several times, best-fitting values serving as a starting point for the next run. Stimulus discriminability was operationalized using chroma parameters. Following Stafford et al. (2011), Piéron's law was fitted both on the group and individual data, and goodness-of-fit was assessed by computing Pearson's correlation coefficient between observed and predicted data.

**3.1.1.5. Data analyses.** Mean RT and proportions of errors were submitted to an ANOVA with flanker compatibility (compatible, incompatible) and chroma (6 saturation levels) as within-subject factors. An arc-sine transformation was applied to normalize proportions before analysis (Winer, 1971). Greenhouse–Geisser corrections were applied in case of violation of the sphericity assumption (Greenhouse & Geisser, 1959). Other specific analyses will be detailed in the text.

### 3.1.2. Results

**3.1.2.1. RTs and accuracy.** Anticipations (responses faster than 100 ms, 0.007%) and trials in which participants failed to respond (0.03%) were discarded. There was a reliable flanker effect on RT ( $M = 44.5$  ms),  $F(1, 11) = 42.4$ ,  $p < .001$ ,  $\eta_p^2 = 0.79$  (see Table 1). The main effect of chroma was also significant,  $F(5, 55) = 60.7$ ,  $p < .001$ ,  $\varepsilon = 0.41$ ,  $\eta_p^2 = 0.85$ . Lower chroma levels were associated with slower RT (amplitude of the effect,  $M = 58.9$  ms). Importantly, the interaction between chroma and compatibility was not significant,  $F(5, 55) = 0.6$ ,  $p = 0.6$ ,  $\varepsilon = 0.5$ ,  $\eta_p^2 = 0.05$ . Error rates revealed a similar pattern. We found main effects of compatibility,  $F(1, 11) = 17.6$ ,  $p < .005$ ,  $\eta_p^2 = 0.62$ , and chroma,

**Table 1**

Mean response times (ms) and error percentages (parentheses) for each flanker compatibility condition and chroma level for Experiments 1–2.

Experiment and Cond	Chroma levels (%)					
	15	25	35	45	60	80
<b>1. Eriksen</b>						
comp	445 (14.2)	421 (8)	410 (5.3)	400 (4.3)	392 (4.1)	387 (4.7)
incomp	488 (32.6)	472 (22.4)	452 (15.4)	447 (13.2)	434 (11.4)	428 (10.7)
<b>2. Simon</b>						
comp	420 (15.9)	408 (10.1)	390 (7)	379 (5.7)	373 (4.8)	370 (6.8)
incomp	447 (22.8)	428 (14)	414 (9.5)	402 (7.9)	390 (7.8)	388 (6.9)

Note. comp: compatible trials; incomp: incompatible trials.



$F(5,55) = 52.7, p < .001, \varepsilon = 0.5, \eta_p^2 = 0.83$ . Error rate was higher in the incompatible condition, and increased as chroma decreased. The interaction between chroma and compatibility failed to reach significance,  $F(5,55) = 2.03, p = 0.17, \varepsilon = 0.3, \eta_p^2 = 0.16$ .

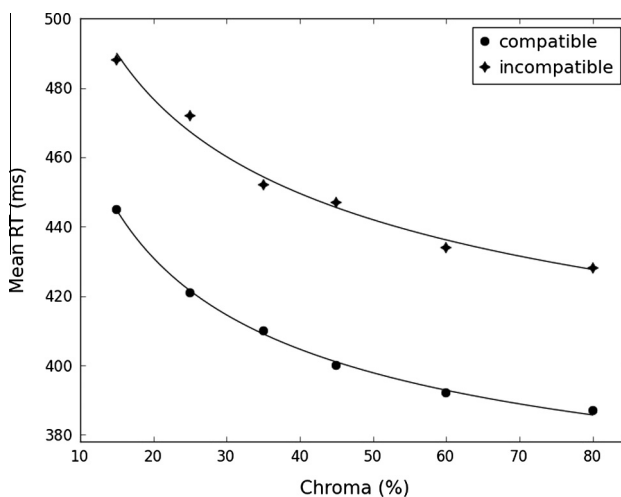
In order to provide some quantitative support to the plausibility of the null hypothesis of additivity, we further computed a Bayesian ANOVA on mean RT (Rouder, Morey, Speckman, & Province, 2012) with the R package Bayesfactor (Morey & Rouder, 2012). More precisely, we evaluated the ratio of the marginal likelihood of the data given model  $M_0$  (implementing additive effects between compatibility and color saturation) and given model  $M_1$  (including interactive effects between compatibility and color saturation), a ratio known as Bayes factor. The Bayes factor measures the relative change in prior to posterior odds brought about by the data:

$$\frac{\overbrace{p(M_0/Data)}^{\text{posterior odds}}}{\overbrace{p(M_1/Data)}^{\text{posterior odds}}} = \frac{\overbrace{p(M_0)}^{\text{prior odds}}}{\overbrace{p(M_1)}^{\text{prior odds}}} \times \frac{\overbrace{p(Data/M_0)}^{\text{Bayes factor}}}{\overbrace{p(Data/M_1)}^{\text{Bayes factor}}} \quad (1)$$

The Bayes factor for  $M_0$  over  $M_1$  was  $BF_{0,1} = 15.1 \pm 0.63\%$ , revealing that the data are 15 times more likely under the additive model  $M_0$  compared to the interactive model  $M_1$ . According to a standard scale of interpretation (Jeffreys, 1961), a Bayes factor of about 15 represents *strong* evidence for  $M_0$ .

**3.1.2.2. Piéron's law.** Fig. 4 displays the best-fitting Piéron's curve for each flanker compatibility condition along with observed mean RT. From a qualitative point of view, Piéron's law seems to describe the data well. This impression is reinforced by very high correlation coefficients between observed and predicted data, both at the group and the individual levels (see Tables 2 and 3).

**3.1.2.3. Wagenmakers–Brown's law.** Following the methodology of Wagenmakers and Brown (2007), we computed the RT mean and standard deviation (SD) of our 12 experimental conditions for each individual. Fig. 5A displays the resulting scatter plots along with Pearson's  $r$  coefficients of correlation and lines of best fit. The  $r$  values ranged from 0.49 to 0.96 with a mean of 0.78, and the majority of subjects showed an  $r < .85$  (9 out of 12 subjects). The parameters of the linear relationship seem to be influenced by the S–R compatibility factor. This impression is reinforced when the mean and SD of each experimental condition are averaged across subjects (see Fig. 5B).



**Fig. 4.** Piéron's law for each flanker compatibility condition of Experiment 1. Symbols represent empirical mean response time (RT) data, solid lines are best fitting power curves.



**Table 2**

Fit of Piéron's law to the group data for each compatibility condition, Experiments 1–2.

Experiment and Cond	Correlation coefficient	$\gamma$ (ms)	$\alpha$	$\beta$
<i>1. Eriksen</i>				
comp	0.999 <sup>*</sup>	337	44	0.47
incomp	0.993 <sup>*</sup>	337	85	0.31
<i>2. Simon</i>				
comp	0.984 <sup>*</sup>	279	83	0.29
incomp	0.993 <sup>*</sup>	279	100	0.28

Note. comp: compatible trials; incomp: incompatible trials.

\* Significant  $p < .001$ .

**Table 3**

Fit of Piéron's law to the individual data for each compatibility condition, Experiments 1–2.

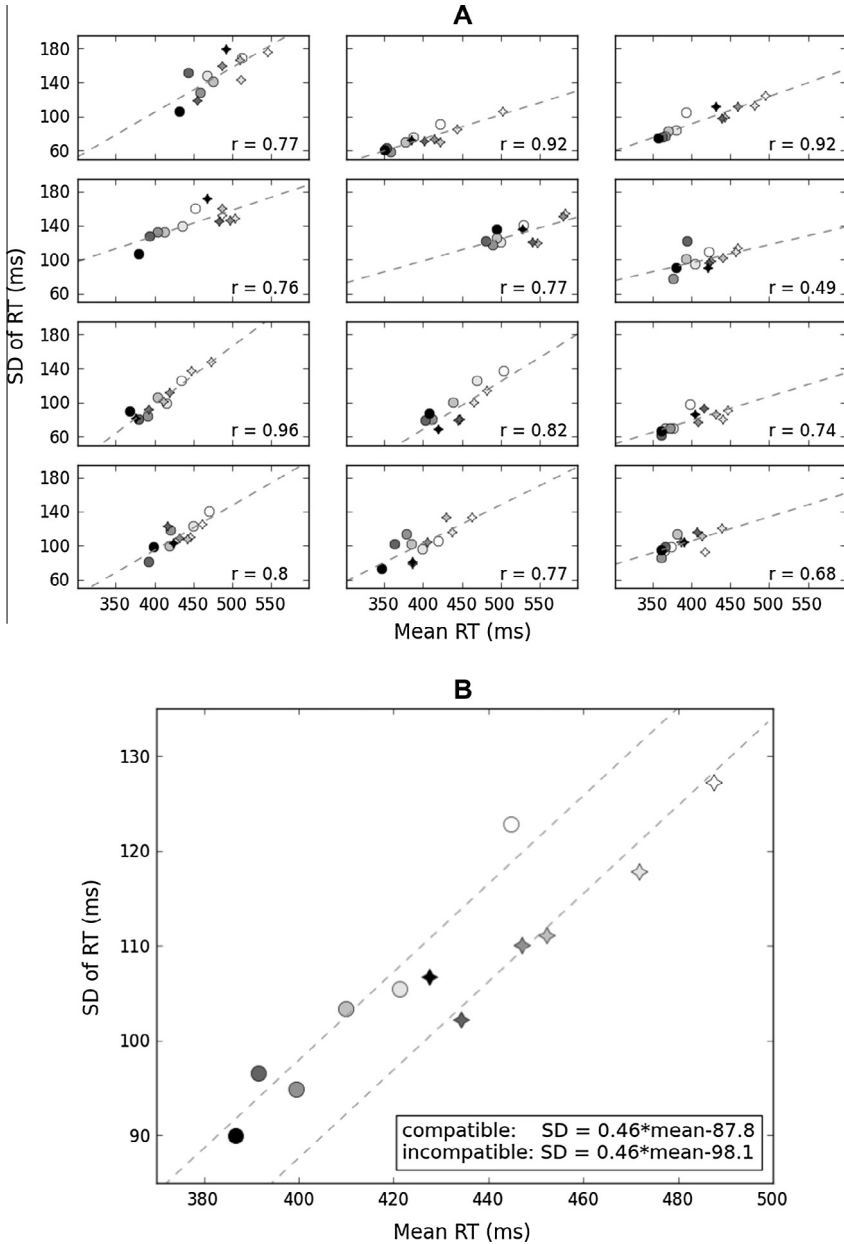
Experiment and Cond	Correlation coefficients	
	<i>M</i>	<i>SD</i>
<i>1. Eriksen</i>		
comp	0.92	0.12
incomp	0.88	0.11
<i>2. Simon</i>		
comp	0.92	0.11
incomp	0.96	0.04

Note. comp: compatible trials; incomp: incompatible trials.

To try to separate out the effects of random variability from the experimental manipulations, we built a linear mixed effects model (Pinheiro & Bates, 2000). Contrary to general linear model methods, mixed models allow to structure the variance of the observations by modeling random effects. This development leads to more constrained parameter estimates. The models were specified using the R package lme4 (Bates, Maechler, & Bolker, 2012). We estimated  $p$ -values by means of Markov chain Monte Carlo (MCMC, Baayen, Davidson, & Bates, 2008). Model selection was performed by computing a Bayesian information criterion (BIC; Schwarz, 1978) that penalizes models according to their complexity (i.e., number of free parameters). The best model is the one with the smallest BIC. Such a model predicted SD of RT based on mean RT and compatibility as fixed factors along with by-subject random intercepts. The interaction term between mean RT and compatibility was removed, because its contribution was not significant and penalized the model. We found main effects of mean RT and compatibility (both MCMC  $p < .001$ ). Controversies exist regarding how model selection should be done and which statistical assessment should be performed (e.g., Barr, Levy, Scheepers, & Tily, 2013; Schielzeth & Forstmeier, 2009). In Appendix C, we provide additional analyses with more complex random effect structures and likelihood ratio tests to assess fixed effects. All analyses converged and confirmed our observations. The compatibility factor violates Wagenmakers–Brown's law by modulating its intercept. The best-fitting parameter for the fixed effect of compatibility indicates that the intercept is lowered by about 10 SD units in the incompatible condition. Note, however, that for each level of chroma, both RT mean and SD are larger in the incompatible than the compatible condition.

### 3.1.3. Discussion

In agreement with the DSTP and SSP predictions, the results of Experiment 1 show that Piéron and Wagenmakers–Brown laws hold for each compatibility condition separately in an Eriksen task. Linear mixed effects model analyses revealed that the intercept of the linear relationship between RT mean and SD is lowered by the incompatible mapping. However, time-varying diffusion models also predict an effect of compatibility on the slope of the linear law (see Fig. 3). This discrepancy may be linked to the relationship between compatibility and color saturation. We found that the two factors combine additively, as revealed by a Bayesian analysis, while diffusion models predict a super-additive interaction.



**Fig. 5.** Standard deviation (SD) of response time (RT) versus mean RT across the 12 experimental conditions from Experiment 1. Circles represent compatible conditions, stars represent incompatible conditions. Chroma levels are symbolized by gray shading. (A) Each subplot displays data from 1 of the 12 participants. Lines of best fit (dashed lines) and Pearson's  $r$  coefficient correlations are also shown. (B) Data averaged across subjects. Dashed lines are constructed using the best-fitting parameters of the more parsimonious linear mixed effects model. Their equation is provided in the inset.

The next experiment investigates another conflicting situation, the Simon task, considered to be incompatible with the diffusion framework due to an inconsistent RT moment ordering between

compatibility conditions (Schwarz & Miller, 2012). Consequently, particular attention will be paid to how RT mean and SD scale across experimental conditions.

### 3.2. Experiment 2: Simon task

#### 3.2.1. Method

**3.2.1.1. Participants.** Twelve students (Mean age = 23 years, SD = 2.4, 6 female) were recruited from the same pool as Experiment 1 and were paid 10 €/h. None of them was informed in advance about the purpose of the experiment, and none of them participated in the first experiment. All the students reported to have normal or corrected-to-normal vision and normal color vision. This experiment was approved by the ethical committee of the Aix-Marseille University, and by the “Comité de Protection des Personnes Sud Méditerranée 1” (approval n° 1041). Participants gave their informed written consent according to the declaration of Helsinki.

**3.2.1.2. Stimuli and apparatus.** Stimuli, colors and apparatus were identical to Experiment 1. In each trial, however, only one circle was presented 1.6° to the left or right of the vertical midline. A 0.23° × 0.23° gray cross in the center of the screen served as fixation point. The luminance of the cross was identical to that of the colors (~19 cd/m<sup>2</sup>).

**3.2.1.3. Procedure.** Subjects worked through 28 blocks of 96 trials in a single-session experiment lasting approximately 100 min. Within a block, trials were defined by factorial combination of stimulus location (left or right), hue (red or blue) and chroma (6 saturation levels). They were pseudo-randomized in the same way as Experiment 1. A trial started by the presentation of a fixation cross. One second later, a target circle appeared either to the right or to the left of fixation. Stimuli disappeared as soon as a response was emitted, or after a response deadline set to 1000 ms. Subjects were instructed to respond as fast and as accurately as possible to the color of the circle irrespective of its position. Half of the subjects gave a left-hand response to a blue target and a right-hand response to a red target. This mapping was reversed for the other half of the subjects. At the beginning of the experiment, subjects performed a practice block similar to the experimental blocks. Practice trials were excluded from analyses.

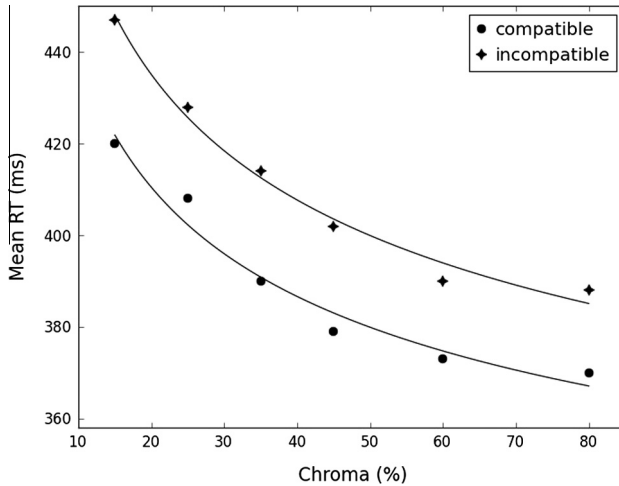
#### 3.2.2. Results

**3.2.2.1. RTs and accuracy.** Anticipations (responses faster than 100 ms, 0.02%) and trials in which participants failed to respond (0.18%) were discarded. There were main effects of compatibility on RT,  $F(1, 11) = 70.2$ ,  $p < .001$ ,  $\eta_p^2 = 0.87$  (Simon effect,  $M = 21.6$  ms; see Table 1), and chroma,  $F(5, 55) = 86$ ,  $p < .001$ ,  $\varepsilon = 0.5$ ,  $\eta_p^2 = 0.89$ , (amplitude of the effect,  $M = 54.9$  ms). The interaction between chroma and compatibility was not significant,  $F(5, 55) = 1.5$ ,  $p = .2$ ,  $\eta_p^2 = 0.1$ . Main effects of compatibility and chroma were also reliable on error rates,  $F(1, 11) = 13.5$ ,  $p < .005$ ,  $\eta_p^2 = 0.6$  and  $F(5, 55) = 52.5$ ,  $p < .001$ ,  $\varepsilon = 0.5$ ,  $\eta_p^2 = 0.83$  respectively. However, there was a slight trend for a compatibility × chroma interaction,  $F(5, 55) = 2.4$ ,  $p = .09$ ,  $\varepsilon = 0.5$ ,  $\eta_p^2 = 0.18$ . Tukey post hoc tests revealed that the Simon effect was only reliable for 15% ( $p < .05$ ) and 25% ( $p < .001$ ) chroma levels.

A Bayesian ANOVA was further computed on mean RT in the same way as Experiment 1. The data favored the additive model  $M_0$  over the interactive model  $M_1$  by a Bayes factor of  $BF_{0,1} = 7.2 \pm 0.61\%$ , providing substantial support for additive effects (Jeffreys, 1961).

**3.2.2.2. Piéron's law.** Best fitting Piéron's law for each compatibility condition and observed mean RT are displayed in Fig. 6. As in Experiment 1, Piéron's law describes the data well. The correlation coefficients between observed and predicted data are very high, both at the group and the individual levels (see Tables 2 and 3).

**3.2.2.3. Wagenmakers–Brown's law.** The data was analyzed in the same way as Experiment 1. Pearson's  $r$  values for each individual are generally lower compared to those observed in the Eriksen task (mean = 0.58, range 0.15–0.95; see Fig. 7A). A rapid look at the averaged data (Fig. 7B) makes clear that Wagenmakers–Brown's law is violated by the compatibility factor. As anticipated, the incompatible



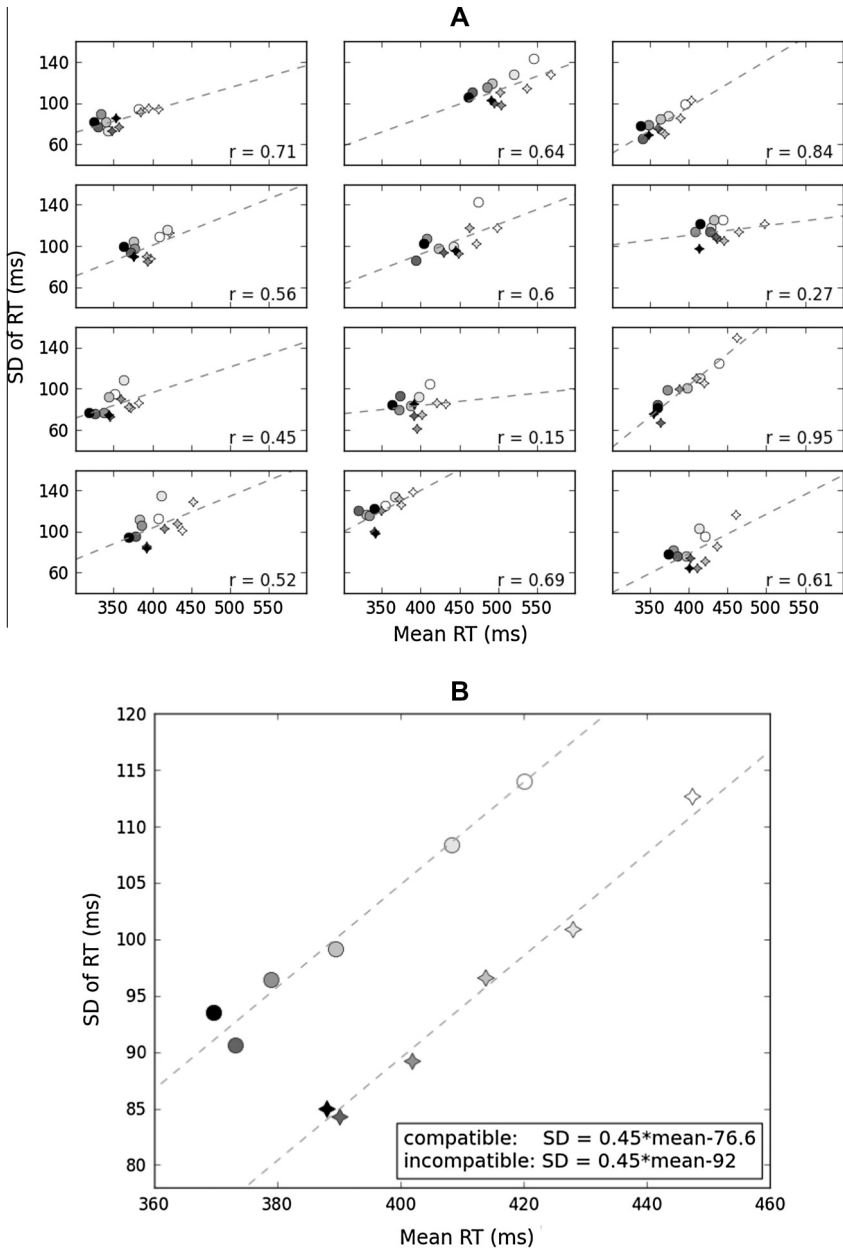
**Fig. 6.** Piéron's law for each compatibility condition of Experiment 2. Symbols represent empirical mean response time (RT) data, solid lines are best fitting power curves.

condition is associated with a smaller SD of RT compared to the compatible condition for each color saturation level. The linear mixed effects model with the lowest BIC index comprised by-subject random intercepts, and RT mean and compatibility as fixed factors. The interaction term was again removed, because it was not significant and penalized the model. The effects of compatibility and mean RT were reliable (both MCMC  $p < .001$ ). The best-fitting parameter for the fixed effect of compatibility revealed that the intercept of Wagenmakers–Brown's law was lowered by about 15 SD units in the incompatible condition (see [Appendix C](#), for additional analyses leading to similar conclusions).

### 3.2.3. Discussion

The pattern of results from Experiment 2 is similar to that previously observed in the Eriksen task. Piéron and Wagenmakers–Brown laws hold for each S–R compatibility condition separately. The incompatible mapping lowers the intercept of the linear law by about 15 SD units, but does not affect its slope. Those results provide strong support for a common model framework between Eriksen and Simon tasks, and time-varying diffusion models appear likely candidates. While the DSTP is sufficiently abstract to be extended to different conflict tasks ([Hübner et al., 2010](#)), the SSP was specifically designed for spatial attentional control. However, [White, Ratcliff, et al. \(2011\)](#) hypothesized that the spotlight component of the SSP may also center on a more abstract feature space to account for non-spatial attentional effects in the Eriksen task (e.g., grouping effects). In the Simon task, the irrelevant spatial feature of the stimulus would be gradually suppressed as the spotlight narrows on the relevant color feature.

Two aspects of the data, however, seem to challenge the models. In line with previous studies, we found an inconsistent RT moment ordering between compatibility conditions in the Simon task, but not in the Eriksen (see [Figs. 5B and 7B](#)). Moreover, compatibility and color saturation combined additively in the two conflict tasks. In the next section, we provide a final test of the SSP and the DSTP by fitting them to the RT distributions and accuracy data of the previous experiments. This test is more powerful than the RT mean and SD approach taken so far, and should provide a detailed picture of the relative strengths and deficiencies of the models. We also fit an alternative version of the SSP, proposed post hoc by [White, Ratcliff, et al. \(2011\)](#). This model features a lack of attentional shrinking in the compatible condition, and was motivated by the empirical finding that subjects tend to minimize attentional effort whenever possible. When the perceptual intensity of the target and flankers is similar, as in a standard Eriksen task, each item provides the same quantity of evidence. There is no real advantage of shrinking attention on the target in compatible trials, and a lack of shrinking does



**Fig. 7.** Standard deviation (SD) of response time (RT) versus mean RT across the 12 experimental conditions from Experiment 2. Circles represent compatible conditions, stars represent incompatible conditions. Chroma levels are symbolized by gray shading. (A) Each subplot displays data from 1 of the 12 participants. Best fit lines (dashed lines) and Pearson's  $r$  coefficient correlations are also shown. (B) Data averaged across subjects. Dashed lines are constructed using the best-fitting parameters of the more parsimonious linear mixed effects model. Their equation is provided in the inset.

not alter the model's behavior (the constant drift rate in compatible trials would remain unchanged). This is not true when the perceptual intensity of the target and flankers is manipulated independently. In the original SSP, if  $p_{tar} < p_{fl}$ , the drift rate in compatible trials would become time-varying and would

progressively converge toward  $p_{tar}$ . However, a lack of attentional shrinking would always induce a constant drift rate, partly determined by  $p_{fl}$ . There are two interesting properties of this alternative SSP model. First, simulations reveal a pattern that resembles our empirical findings: the incompatible mapping lowers the intercept of Wagenmakers–Brown’s law but does not affect its slope (see [Appendix D](#)). Second, the model can potentially predict an inversion of RT moments between compatibility conditions. Consider a scheme where the perceptual input of the irrelevant stimulus attribute  $p_{irrel}$ <sup>4</sup> is lower than that of the relevant attribute  $p_{rel}$ . This is plausible in the Simon task, because the location of the stimulus is not perceptually relevant, and should provide less evidence compared to the color. In compatible trials, the constant drift rate would be partly determined by  $p_{irrel}$ . The shrinking of attention in incompatible trials would cause the drift rate to converge toward  $p_{rel}$  and become progressively stronger compared to that of compatible trials. This scheme leads to a reduction of RT variability for incompatible trials and thus to an inconsistent RT moment ordering between compatibility conditions. For the sake of completeness, we also fit an alternative version of the DSTP with no late selection in compatible trials.

## 4. Model fitting

### 4.1. Method

Time-varying diffusion models were tested against group data from the previous Eriksen and Simon experiments. Probabilities and RT quantiles (.1, .3, .5, .7, .9) for correct and error responses for each condition were averaged across subjects. The .1 quantile represents the distribution’s leading edge, and the .9 quantile represents its tail. Only the median quantile (central tendency) was used for 35%, 45%, 60%, and 80% chroma levels in the compatible condition because the number of error responses was low (see [Table 1](#)). The SSP, DSTP, and the two alternative model versions were simulated as random walks (see [Section 2](#)), and were fitted to data using a SIMPLEX routine that minimizes the  $G^2$  likelihood ratio statistic ([Ratcliff & Smith, 2004](#)):

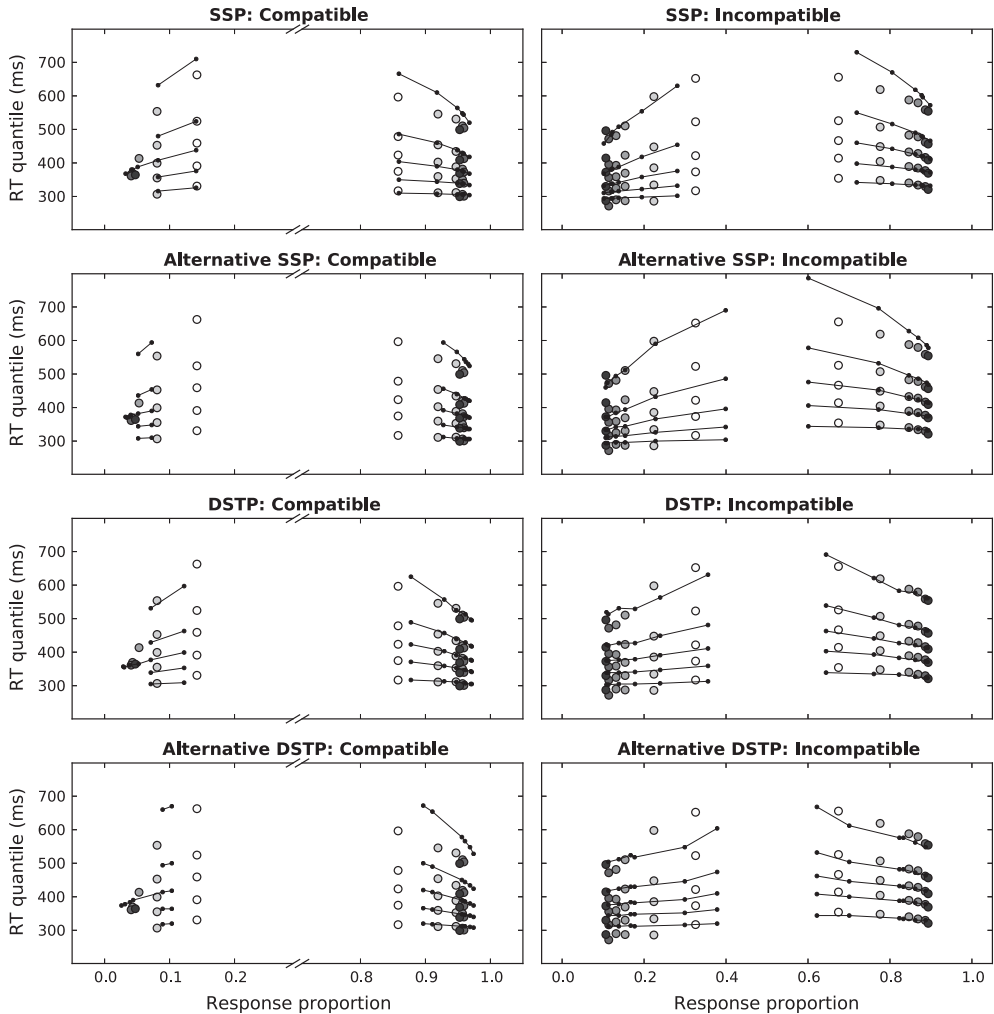
$$G^2 = 2 \left( \sum_{i=1}^{12} n_i \sum_{j=1}^X p_{ij} \log \frac{p_{ij}}{\pi_{ij}} \right)$$

The outer summation  $i$  extends over the six chroma levels within each of the two compatibility conditions.  $n_i$  is the averaged number of valid trials per condition. The variable  $X$  represents the number of bins bounded by RT quantiles for each distribution pair of correct and error responses. We set  $X = 8$  (6 bins for correct responses and 2 bins for errors) for 35–80% chroma levels in the compatible condition and  $X = 12$  otherwise.  $p_{ij}$  and  $\pi_{ij}$  are respectively the observed and predicted proportions of responses in bin  $j$  of condition  $i$ . In this way, the model has to account for RT distribution shapes and choice probabilities simultaneously. 80,000 trials were simulated for each condition and each SIMPLEX iteration. In line with previous work (e.g., [Hübner et al., 2010](#); [Smith & Ratcliff, 2009](#)), the  $G^2$  statistic was considered as a measure of relative fit quality, and was completed by a BIC that penalizes models according to their number of free parameters  $m$ :

$$\text{BIC} = G^2 + m \log \sum_{i=1}^{12} n_i$$

The goodness of fit of the models can also be appreciated graphically in [Figs. 8 and 9](#), where observed and predicted quantile probability functions (QPFs; [Ratcliff, 2001](#)) are superimposed. QPFs are constructed by aligning RT quantiles ( $y$ -axis) on the corresponding response type proportion ( $x$ -axis). For example, if the probability of a correct response in a given experimental condition is  $p(c)$ , the RT distributions of correct and error responses will be respectively aligned on  $p(c)$  and  $1 - p(c)$ . Observed QPFs from the previous experiments reveal that color desaturation increases the

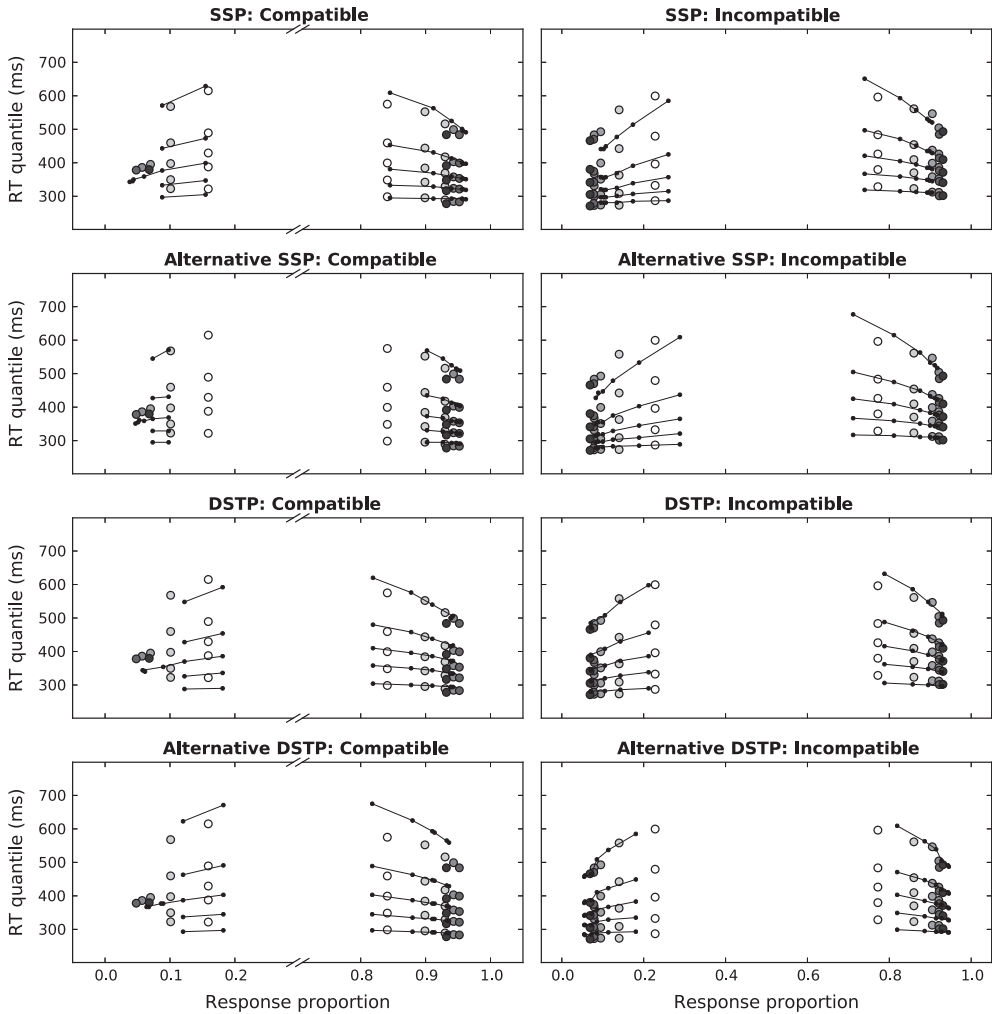
<sup>4</sup> Note the subscripts denoting targets and flankers ( $tar$ ,  $fl$ ) are now replaced by relevant and irrelevant stimulus attributes ( $rel$ ,  $irrel$ ) to allow for more generality.



**Fig. 8.** Quantile probability functions (QPFs) for compatible and incompatible conditions across chroma levels, Experiment 1. Behavioral data are shown with circular markers. Chroma levels are symbolized by gray shading. Solid lines are fits of the different time-varying diffusion models illustrated in different panels.

mean, SD, and skew of RT distributions, as classically observed when stimulus discriminability is manipulated (e.g., Ratcliff & Smith, 2004). The effect of S–R compatibility is also consistent with previous work (e.g., White, Ratcliff, et al., 2011), with faster errors than correct responses for incompatible trials only. In Appendix E, we provide an alternative representation of the data and model predictions as CAFs. Although the models were not fitted to the CAFs (but rather to the QPFs), those functions represent the evolution of accuracy as a function of RT quantile, and may provide useful qualitative information about potential misfits that may not be directly obvious by inspecting QPFs (for a similar approach, see White, Brown, et al., 2011).

The architecture of the SSP for the Simon task is identical to that of the Eriksen, except that the Gaussian spotlight centers on the relevant color feature of the stimulus. The color region is defined as 1 unit wide, and the remaining attention is allocated to the irrelevant spatial feature. Alternative versions of the SSP and DSTP are respectively characterized by a lack of attentional shrinking and a lack of late stimulus selection in compatible trials only.



**Fig. 9.** Quantile probability functions (QPFs) for compatible and incompatible conditions across chroma levels, Experiment 2. Behavioral data are shown with circular markers. Chroma levels are symbolized by gray shading. Solid lines are fits of the different time-varying diffusion models illustrated in different panels.

80,000 Trials per experimental condition and fit cycle were simulated. Different starting points were used to ensure that the SIMPLEX gradient descent does not reach a local minimum in the parameter space. No parameter was allowed to vary between compatibility conditions. Boundary separations were fixed across chroma levels due to the randomized design of the experiments. The non-decision time  $T_{er}$  and the drift rate for the response selection process in phase two  $u_{rs2}$  in the DSTP were also fixed since variations of these parameters do not necessarily lead to Wagenmakers–Brown’s law (see Wagenmakers & Brown, 2007 and Section 2.2). To account for the experimental manipulation, parameters related to the perception/identification of the relevant stimulus attribute ( $p_{rel}$ <sup>5</sup> in the SSP,  $\mu_{rel}$  and  $\mu_{ss}$  in the DSTP) were allowed to vary across chroma levels. A model variant

<sup>5</sup>  $p_{rel}$  was further constrained to be equal to  $p_{irrel}$  at 80% chroma in the Eriksen task. At this color saturation level, target and flankers are similar, and provide the same quantity of sensory evidence.



of the SSP in which the spotlight shrinking rate  $r_d$  was allowed to vary was also fitted to data. Because  $r_d$  variations were very small and had a negligible impact on the fit quality (see Appendix F),  $r_d$  was fixed.

#### 4.2. Model fits: Eriksen task

Best-fitting parameters and fit statistics of the models are summarized in Table 4. Parameters are evolving as expected across chroma levels. The performance of the models can be graphically appreciated in Fig. 8. Original versions of the SSP and DSTP capture the main patterns of the data. However, the SSP overestimates the skew (i.e., tail quantile) of RT distributions for correct responses as chroma lessens. By contrast, the DSTP captures fairly well the variations of RT distribution shape for correct and error responses across conditions, although predicted errors are too fast for the lowest chroma

**Table 4**  
Model parameters and fit statistics for Experiment 1 (Eriksen task).

	Chroma levels (%)					
	80	60	45	35	25	15
<i>SSP</i>						
<i>a</i>	0.100					
<i>Ter</i>	0.256					
$p_{rel}$	0.340	0.306	0.301	0.279	0.220	0.155
$p_{irrel}$	0.340					
$sd_a$	1.114					
$r_d$	0.013					
$G^2 = 167.9$						
$BIC = 245.4$						
<i>Alternative SSP</i>						
<i>a</i>	0.102					
<i>Ter</i>	0.256					
$p_{rel}$	0.333	0.324	0.290	0.266	0.192	0.091
$p_{irrel}$	0.333					
$sd_a$	1.148					
$r_d$	0.014					
$G^2 = 182.1$						
$BIC = 259.5$						
<i>DSTP</i>						
<i>a</i>	0.113					
<i>c</i>	0.178					
<i>Ter</i>	0.241					
$\mu_{rel}$	0.201	0.196	0.170	0.134	0.104	0.065
$\mu_{irrel}$	0.086					
$\mu_{ss}$	0.350	0.353	0.340	0.339	0.290	0.198
$\mu_{rs2}$	1.833					
$G^2 = 62.1$						
$BIC = 193.7$						
<i>Alternative DSTP</i>						
<i>a</i>	0.107					
<i>c</i>	0.192					
<i>Ter</i>	0.255					
$\mu_{rel}$	0.236	0.215	0.189	0.180	0.103	0.089
$\mu_{irrel}$	0.115					
$\mu_{ss}$	0.405	0.383	0.373	0.370	0.327	0.242
$\mu_{rs2}$	1.851					
$G^2 = 165.1$						
$BIC = 296.7$						

*Note.* *a* = boundary separation for the response selection process; *Ter* = non-decision time;  $p_{rel}$  = perceptual input of the relevant stimulus attribute;  $p_{irrel}$  = perceptual input of the irrelevant stimulus attribute;  $sd_a$  = spotlight width;  $r_d$  = spotlight shrinking rate;  $\mu_{rel}$  = component rate for the relevant stimulus attribute;  $\mu_{irrel}$  = component rate for the irrelevant stimulus attribute; *c* = boundary separation for the target identification process;  $\mu_{ss}$  = drift rate for the target identification process;  $\mu_{rs2}$  = drift rate for response selection in phase 2.

level in the compatible condition (see [Appendix E](#), for additional model analyses based on CAFs). Consequently, the DSTP provides a superior goodness-of-fit compared to the SSP, quantified by lower  $G^2$  values. The BIC also favors the DSTP, despite a higher flexibility (17 free parameters for the DSTP against 10 for the SSP).

Focusing on mean RT for correct responses reveals an interesting phenomenon. [Fig. 10](#) shows the predicted Wagenmakers–Brown’s laws from best-fitting models. As can be seen, the compatibility effect predicted by the SSP increases monotonically from 41 ms (80% chroma) to 54 ms (15% chroma), and the compatibility factor affects both the slope and the intercept of Wagenmakers–Brown’s law, consistent with our initial simulation of the model (see [Section 2.1](#)). However, the compatibility effect predicted by the DSTP remains relatively constant across chroma levels (80% chroma: 41 ms; 60%: 40 ms; 45%: 40 ms; 35%: 38 ms; 25%: 41 ms; 15%: 42 ms), and the compatibility factor lowers the intercept of Wagenmakers–Brown’s law, without affecting its slope. While this pattern is in perfect agreement with the empirical data, it is at odds with our initial simulation (see [Section 2.2](#)). There are two main differences between the set of parameters used in [Section 2.2](#) and that obtained from fitting the DSTP to data. (i) Our initial simulation of the DSTP was based on fits reported by [White, Ratcliff, et al. \(2011, Experiment 1\)](#) for a standard Eriksen task. Those fits indicate a very high drift rate for the stimulus identification process  $\mu_{ss}$  (1.045) and a lower drift rate for the response selection process in phase two  $\mu_{rs2}$  (0.414). However, the fits of the DSTP reported by [Hübner and collaborators \(Hübner & Töbel, 2012; Hübner et al., 2010\)](#) consistently show the reversed pattern,<sup>6</sup> i.e. lower drift rates for  $\mu_{ss}$  (range 0.2913–0.5343) compared to  $\mu_{rs2}$  (range 1.016–1.9799). This indicates a tradeoff between the two parameters, and the model seems to balance the first and second phases of response selection (i.e., slower first phase requires faster second phase). Our fits fall in the range of values reported by [Hübner and collaborators](#). A lower drift rate for  $\mu_{ss}$  compared to  $\mu_{rs2}$  appears more plausible because stimulus identification ( $\mu_{ss}$ ) is theoretically constrained by the physical properties of the stimulus while  $\mu_{rs2}$  is not:  $\mu_{rs2}$  is driven by the selected target (red or blue), and incorporates a strong manifestation of top-down control. (ii) In our initial simulation of the DSTP,  $\mu_{ss}$  decreased from 1.045 to 0.445 while best-fitting values have a much smaller range (from 0.333 at 80% chroma to 0.198 at 15% chroma; see [Table 4](#)). Because the compatibility factor only affects the first phase of response selection, a higher variation of  $\mu_{ss}$  leaves more time for interference to increase before the second phase of response selection arises. The combined influence of (i) and (ii) explains the different predictions of the DSTP.

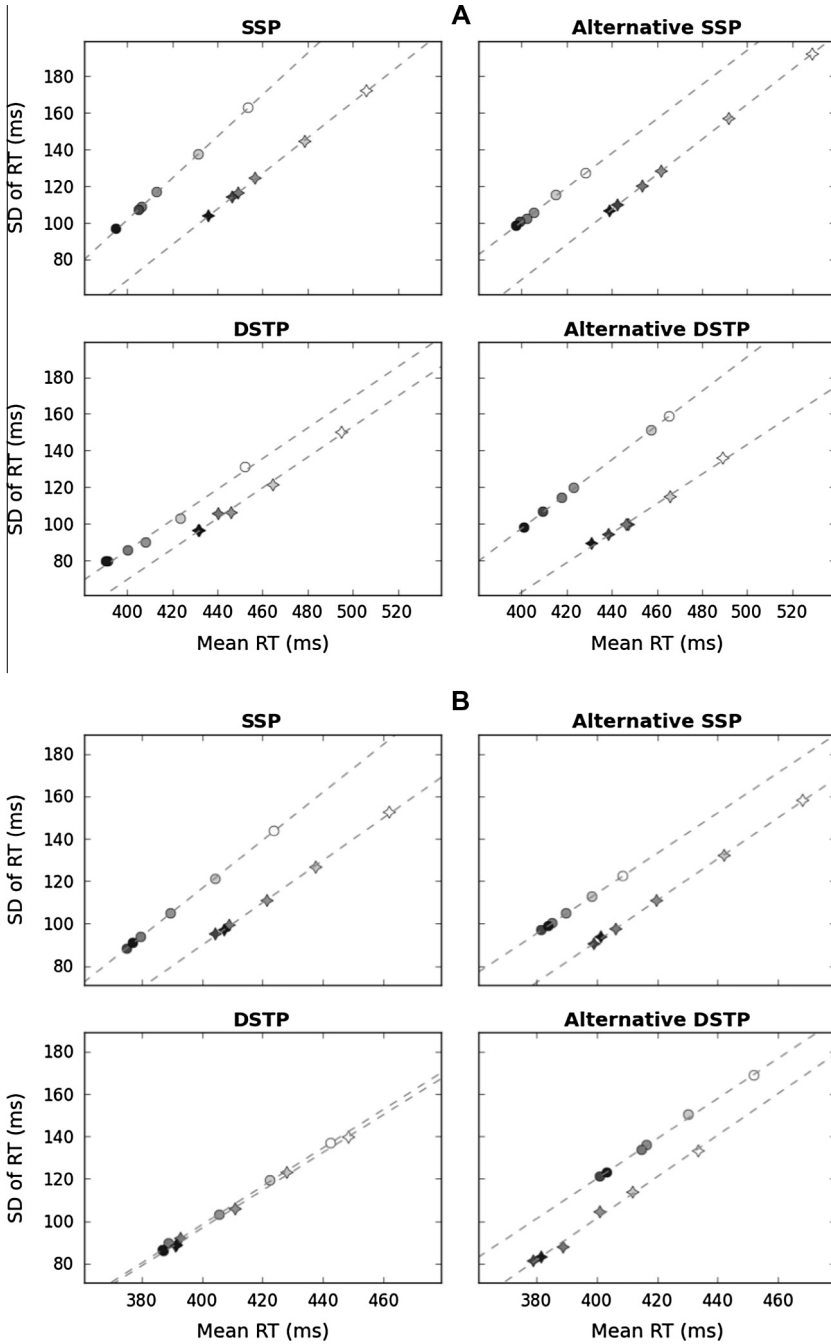
Alternative versions of the SSP and the DSTP produced worse fit statistics compared to original ones. Removing the late selection process of the DSTP in the compatible condition strongly increases the skew of predicted RT distributions for correct responses. The alternative SSP underestimates the range of accuracy values in the compatible condition. The lack of attentional shrinking makes the drift rate partly determined by the flankers which remain at maximal intensity. This property prevents the model from capturing the augmentation of error rate when chroma decreases.

#### 4.3. Model fits: Simon task

Parameters that yielded the best fit to the Simon data evolve across chroma levels in a similar manner compared to those of the Eriksen ([Table 5](#)). As shown in [Fig. 9](#), several misfits are apparent. Most importantly, the models do not capture the inversion of RT moments between compatibility conditions for each chroma level ([Fig. 10](#)). Obviously, the attempt to capture this statistical peculiarity has created collateral distortions. The DSTP predicts a Simon effect on mean RT that is too small and errors that are too fast in the compatible condition. The SSP predicts errors that are too fast in all conditions. An inspection of the CAFs (see [Appendix E](#)) reveals a surprising failure of the DSTP to explain accuracy dynamics across conditions. CAF shapes are better predicted by the SSP.

Alternative model versions are penalized by the same problems highlighted in the Eriksen task, and do not provide a better fit quality compared to original versions (indicated by higher  $G^2$  and BIC statistics). The alternative DSTP overestimates the skew of RT distributions in the compatible condition

<sup>6</sup> [Hübner and Töbel \(2012, Experiment 1\)](#) replicated [White, Ratcliff, et al.’s \(2011, Experiment 1\)](#) results and reported  $\mu_{ss} = 0.4437$  and  $\mu_{rs2} = 1.9799$ .



**Fig. 10.** Wagenmakers–Brown's laws predicted by best-fitting diffusion models to the data of Experiment 1 (upper panel A) and Experiment 2 (lower panel B). Circles represent compatible conditions, stars represent incompatible conditions. Chroma levels are symbolized by gray shading. Also shown are lines of best fit independently for each compatibility mapping (dashed lines).

**Table 5**  
Model parameters and fit statistics for Experiment 2 (Simon task).

	Chroma levels (%)					
	80	60	45	35	25	15
<i>SSP</i>						
<i>a</i>	0.096					
<i>Ter</i>	0.245					
<i>p<sub>rel</sub></i>	0.338	0.347	0.330	0.288	0.237	0.167
<i>p<sub>irrel</sub></i>	0.295					
<i>sd<sub>a</sub></i>	1.099					
<i>r<sub>d</sub></i>	0.015					
$G^2 = 171.9$						
BIC = 258.8						
<i>Alternative SSP</i>						
<i>a</i>	0.094					
<i>Ter</i>	0.245					
<i>p<sub>rel</sub></i>	0.352	0.376	0.335	0.291	0.219	0.142
<i>p<sub>irrel</sub></i>	0.287					
<i>sd<sub>a</sub></i>	1.082					
<i>r<sub>d</sub></i>	0.015					
$G^2 = 183.1$						
BIC = 269.9						
<i>DSTP</i>						
<i>a</i>	0.114					
<i>c</i>	0.168					
<i>Ter</i>	0.220					
$\mu_{rel}$	0.168	0.167	0.176	0.136	0.115	0.077
$\mu_{irrel}$	0.011					
$\mu_{ss}$	0.361	0.366	0.344	0.298	0.244	0.196
$\mu_{rs2}$	1.871					
$G^2 = 129.2$						
BIC = 263.4						
<i>Alternative DSTP</i>						
<i>a</i>	0.102					
<i>c</i>	0.187					
<i>Ter</i>	0.235					
$\mu_{rel}$	0.252	0.258	0.224	0.219	0.189	0.140
$\mu_{irrel}$	0.007					
$\mu_{ss}$	0.357	0.369	0.344	0.239	0.214	0.160
$\mu_{rs2}$	1.921					
$G^2 = 226.1$						
BIC = 360.3						

Note. *a* = boundary separation for the response selection process; *Ter* = non-decision time; *p<sub>rel</sub>* = perceptual input of the relevant stimulus attribute; *p<sub>irrel</sub>* = perceptual input of the irrelevant stimulus attribute; *sd<sub>a</sub>* = spotlight width; *r<sub>d</sub>* = spotlight shrinking rate;  $\mu_{rel}$  = component rate for the relevant stimulus attribute;  $\mu_{irrel}$  = component rate for the irrelevant stimulus attribute; *c* = boundary separation for the target identification process;  $\mu_{ss}$  = drift rate for the target identification process;  $\mu_{rs2}$  = drift rate for response selection in phase 2.

and generates a reversed Simon effect on mean RT. The alternative SSP underestimates the range of accuracy values in the compatible condition, and the model predicts an inversion of RT moments between compatibility conditions only for the higher chroma values. In conclusion, none of the models evaluated are able to fit the Simon data.

## 5. General discussion

### 5.1. A common theoretical framework for different conflict tasks

On the basis of conceptual (e.g., Hommel, 2011; Kornblum et al., 1990) and statistical (Pratte et al., 2010; Speckman, Rouder, Morey, & Pratte, 2008) differences, it has long been argued that different

conflict tasks are likely to involve different components of processing. By concurrently investigating Piéron and Wagenmakers–Brown laws in Eriksen (Experiment 1) and Simon (Experiment 2) tasks, both at experimental and computational levels, we adopted a novel strategy to gain insight into decision-making in a conflicting environment. Our data identify strong processing similarities between tasks through three key findings. In both tasks, we found that (i) Piéron's law holds for each S–R compatibility condition. (ii) Compatibility and color saturation combine additively, as revealed by Bayesian hypothesis testing. (iii) Wagenmakers–Brown's law holds for color saturation, but is broken by the compatibility factor: the incompatible mapping lowers the intercept of the linear law while leaving its slope constant. Altogether, those results provide evidence for a common model base between Eriksen and Simon tasks (see [Burle, Spieser, Servant, & Hasbroucq, 2014](#), for electromyographic evidence supporting a similar conclusion). The recent findings of [Stafford et al. \(2011\)](#) suggest that the Stroop task may also belong to this common framework.<sup>7</sup>

The violation of Wagenmakers–Brown's law by the compatibility factor strongly deviates from optimal predictions of a standard DDM. As an alternative account, we explored a new generation of diffusion models that incorporate selective attention mechanisms. Simulations of the SSP and the DSTP showed that the violation of Wagenmakers–Brown's law by the compatibility factor was indeed predicted. The violation appears to be induced by an attention-driven improvement of the quality of sensory evidence over time (i.e., a progressive suppression of the irrelevant stimulus attribute influence), regardless whether attentional selectivity operates in a continuous or discrete manner. This dynamic results in a time-varying evidence accumulation process underlying decision-making under conflict.

## 5.2. A discrete improvement of attentional selectivity better explains processing in the Eriksen task

A further test of the DSTP and the SSP was carried out by fitting them to the RT distributions and accuracy data of our two experiments. So far, the models have only been tested against data from Eriksen tasks, and it has proven difficult to determine the superiority of one model over another due to substantial mimicry, despite different theoretical assumptions ([Hübner & Töbel, 2012](#); [White, Ratcliff, et al., 2011](#)). In this respect, the data from our Eriksen task appears particularly constraining and challenging: the models have to explain the variations of accuracy and the shape of RT distributions over the six color saturation levels and the two flanker compatibility conditions. Moreover, they must do this with fixed decision boundaries, only parameters related to the perception/identification of the target being free to vary across chroma levels. Comparative fits reveal a numerical advantage of the DSTP over the SSP. The DSTP fits all aspects of the Eriksen data reasonably well. The SSP has the problem that it overestimates the skew of RT distributions for correct responses as chroma decreases, whatever the compatibility mapping. This overestimation is more pronounced in the incompatible condition, and the model predicts a super-additive interaction between compatibility and chroma. The SSP also fails to capture qualitative patterns of the CAFs across conditions. These failures could be due to any component of the model. In particular, we treated non-decision time, moment-to-moment noise and between-trial variability in drift rate as fixed parameters in the fits reported here, but those parameters could be plausibly affected by chroma. Relaxing any of these constraints may virtually improve the fit quality of the SSP. Alternatively, the failures of the model may be rooted in its general single-stage assumption. Because stimulus identification and response selection are embodied in a single decision process, the drift rate is always constrained by the physical properties of the stimulus, even late in the course of processing (the drift rate converges toward the perceptual input of the target). By contrast, the DSTP assumes that stimulus identification and response selection are two separate and parallel processes. When a stimulus is identified, response selection takes another drift rate ( $\mu_{rs2}$ ) unconstrained by the physical properties of the stimulus, and driven exclusively by the selected stimulus. This second and more efficient process allows the model to capture the shape of observed RT distributions for correct responses across conditions.<sup>8</sup> As a consequence,

<sup>7</sup> [Stafford et al. \(2011\)](#) did not explore Wagenmakers–Brown's law. We hypothesize that finding (iii) also holds in their Stroop data set.

<sup>8</sup> Indeed, removing the late selection stage strongly increases the skew of predicted RT distributions for correct responses.

the DSTP explains the pattern of results regarding psychological laws and additive effects between experimental factors. The latter finding deserves consideration.

Additive effects between a S–R compatibility factor and variables that affect perceptual processing have consistently been observed (for reviews, see Sanders, 1980, 1990). S–R compatibility effects have been shown to combine additively with target duration (Simon & Berbaum, 1990), target eccentricity (Hommel, 1993, Experiment 1), and target quality (e.g., Acosta & Simon, 1976; Everett, Hochhaus, & Brown, 1985; Frowein & Sanders, 1978; Sanders, 1977; Shwartz, Pomerantz, & Egeth, 1977; Simon, 1982; Simon & Pouraghabagher, 1978; Stoffels, Van der Molen, & Keuss, 1985; van Duren & Sanders, 1988; but see Hommel, 1993, Experiments 2–5; Stanovich & Pachella, 1977). Target quality has been manipulated along various dimensions such as signal-background luminance contrast, sound bursts intensity levels, or visual noise. Hence, our results and those of Stafford et al. (2011) cannot be due to a peculiarity of color saturation.<sup>9</sup>

Simulations of the DSTP performed in the present work show that the model is able to generate different outcomes (additivity/super-additivity between color saturation and compatibility, linear/curvilinear relationship between the mean and SD of RT distributions) under seemingly plausible parametric variations. Moreover, they highlight a tradeoff between the first and second phase of response selection. The model appears so flexible that it may be difficult to falsify. However, the DSTP fails to explain the Simon data, showing that it is indeed falsifiable.

### 5.3. A failure to account for the Simon data

The results of our experiments suggest a common model framework for different conflict tasks. This finding appears problematic for the SSP because the model was specifically designed to account for spatial attention dynamics in the Eriksen task, although White, Ratcliff, et al. (2011) hypothesized that the spotlight component may also center on a more abstract attentional space. On the contrary, Hübner et al. (2010) formalized the DSTP in a sufficiently abstract way to “potentially serve as a framework for interpreting distributional effects in a large range of conflict paradigms” (p. 760). However, neither the DSTP nor the SSP explain processing in the Simon task, because the models are unable to predict an inversion of RT moments between compatibility conditions (i.e., the incompatible condition is associated with the largest mean and the *smallest* SD of RT) characteristic of the task (e.g., Burle et al., 2002; Pratte et al., 2010; Schwarz & Miller, 2012). This statistical peculiarity suggests an important parametric variation between Eriksen and Simon tasks. An inversion of RT moments may be generated by a rate of evidence accumulation that becomes progressively higher for the incompatible compared to the compatible condition. The reason for such a counter-intuitive scheme is unclear. We explored alternative versions of the SSP and the DSTP with a lack of attentional selection in compatible trials. Those models, motivated by a preservation of attentional effort principle (White, Ratcliff, et al., 2011), implement the above drift rate scheme. However, their fit quality in Eriksen and Simon tasks was numerically inferior compared to standard model versions. Therefore, the SSP and the DSTP appear incomplete.

Because the DSTP captures qualitative and quantitative aspects of the Eriksen data that the SSP cannot, its architecture may represent a better foundation for a unified framework. This conclusion should be tempered by two caveats. First, as mentioned in the previous section, relaxing some parameter constraints may lead to different model performances. Second, analysis of the CAFs in the Simon task reveals an important failure of the DSTP to account for accuracy dynamics across conditions, and the model appears to generate qualitatively wrong predictions. The SSP provides a superior fit. These observations deserve further investigations.

On the one hand, the need for at least one additional parameter seems to weaken the DSTP framework. The model components would sum to eight, which further increases the risk of parameter

<sup>9</sup> Following the additive factor method (Sternberg, 1969), Sternberg (2013) recently argued that the additivity observed by Stafford et al. (2011) is consistent with two serially arranged stages, and a selective influence of color saturation and compatibility on those stages. However, such model does not predict Wagenmakers–Brown’s law but instead a linearity between the mean and variance of RT distributions (Townsend & Ashby, 1983), although the two alternatives may not always be easy to dissociate. Furthermore, we do not see how a serial stage model could predict the very fast errors triggered by the irrelevant stimulus attribute in incompatible trials (see CAFs, Appendix E).

tradeoffs. On the other hand, this cost may be necessary to capture the types of nuance that are hallmarks of decision-making in conflicting situations. Currently, the DSTP is a formal implementation of qualitative dual-route models (e.g., Kornblum et al., 1990) in the context of selective attention (Hübner et al., 2010). To explain the particular distributional data of the Simon task, Ridderinkhof (2002) refined dual-route models by hypothesizing a response-based inhibitory mechanism that takes time to build. Alternatively, Hommel (1993) proposed that irrelevant location-based activations spontaneously decay over time. Testing these hypotheses are beyond the scope of the present paper, but they should be considered in future extensions of the model. Importantly, any proposed theory should provide a principled account of the parametric variations observed between the different conflict tasks.

## 6. Conclusion

The present work introduced a novel strategy to provide additional insight into decision-making in conflicting situations. The concurrent investigation of Piéron and Wagenmakers–Brown’s laws in Eriksen and Simon tasks highlighted several important constraints for RT models and strongly suggested a common model framework for the two tasks. Recent extensions of the DDM that incorporate selective attention mechanisms represent a promising approach toward the achievement of this goal. Detailed analyses revealed that a discrete improvement of attentional selectivity, as implemented through the DSTP, better explains processing in the Eriksen task compared to a continuous-improvement SSP. However, the DSTP fails to capture a statistical peculiarity of the Simon data and requires further development. Our results set the groundwork for an integrative diffusion model of decision-making in conflicting environments.

## Acknowledgments

The research was supported by a European Research Council under the European Community’s Seventh Framework Program (FP/2007–2013 Grant Agreement No. 241077) and by the CNRS. The authors wish to thank Corey White, Ronald Hübner, Scott Brown, Eric-Jan Wagenmakers and Thierry Hasbroucq for their helpful comments. We also thank Marcel Janssen for technical assistance with color calibration. Distributional data and Python codes of the models are available upon request.

## Appendix A

In the SSP, the target’s region is defined as 1 unit wide, with the Gaussian distribution centered on it. Assuming that the Gaussian distribution is centered on 0, the quantity of attention allocated to the target is defined as:

$$a_{tar}(t) = \int_{-0.5}^{0.5} N(0, sd_a(t))$$

$$\text{where } sd_a(t) = sd_a(0) - r_t(t)$$

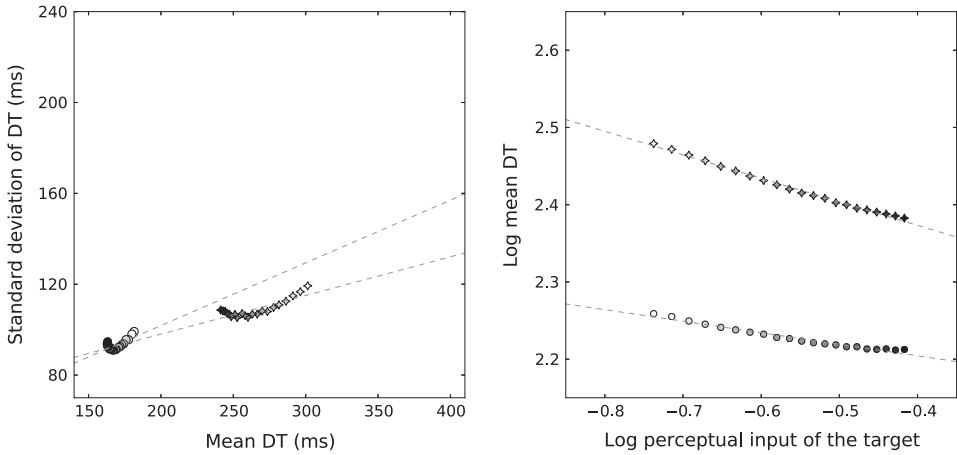
For a 3-items Eriksen display (1 target and 2 flankers), the quantity of attention allocated to the flankers is:

$$a_f(t) = 1 - a_{tar}(t)$$

The attentional shrinking mechanism stops when  $sd_a(t) = 0.001$ , to prevent the width of the Gaussian from becoming negative.

## Appendix B

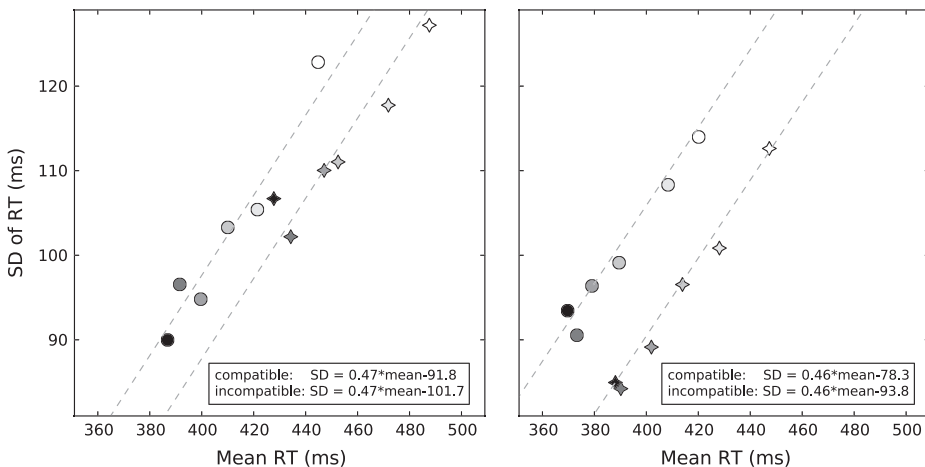
We provide an additional simulation of the DSTP, identical to that performed in Section 2.2, except that the drift rate of the response selection process in phase two ( $\mu_{rs2}$ ) increases from 0.414 to 0.49 as target intensity decreases. Fig. B.1 shows the resulting predictions. The relationship between the mean and SD of RT distributions for each compatibility condition is curvilinear.



**Fig. B.1.** Predictions from the DSTP model for the Wagenmakers–Brown (left panel) and the log-transformed Piéron (right panel) laws, under the hypothesis that the drift rate for the response selection process in phase two increases when the perceptual intensity of the target decreases. Circles represent compatible conditions, stars represent incompatible conditions. Perceptual input levels of the target are symbolized by gray shading. Also shown are lines of best fit for each compatibility mapping (dashed lines). Left panel: SD of DT versus mean DT (both in milliseconds). Right panel: chronometric functions displayed in a log–log space.

**Appendix C**

In the main text, model selection was achieved using a BIC index and *p*-values were computed using Markov chain Monte Carlo (MCMC) sampling. The more parsimonious models were *random intercept models*. Although widely used in the literature, recent simulation studies have argued that random intercept models can have a catastrophically high Type I error rate, regardless of how *p*-values are computed from them (Barr et al., 2013; Schielzeth & Forstmeier, 2009). Therefore, the effect of RT mean and S–R compatibility may have been overestimated. Barr and colleagues recommended to include the maximal random effects structure justified by the design to avoid this problem. In our case, the maximal random effects structure would incorporate *by-subject random slopes and intercepts* with respect to our experimental factors. Unfortunately, those complex models have random correlation parameters, and deriving *p*-values from MCMC sampling is not possible in these particular cases. We thus



**Fig. C.1.** Standard deviation (SD) of response time (RT) versus mean RT across the 12 experimental conditions from Experiment 1 (left panel) and Experiment 2 (right panel). Data are averaged across subjects. Circles represent compatible conditions, stars represent incompatible conditions. Chroma levels are symbolized by gray shading. Dashed lines are constructed using the best-fitting parameters of a linear mixed effects model incorporating a full random effect structure. Their equation is provided in the inset.



performed likelihood-ratio tests to assess fixed effects (for technical details and validation of this statistical assessment, see Barr et al., 2013).

### C.1. Eriksen task

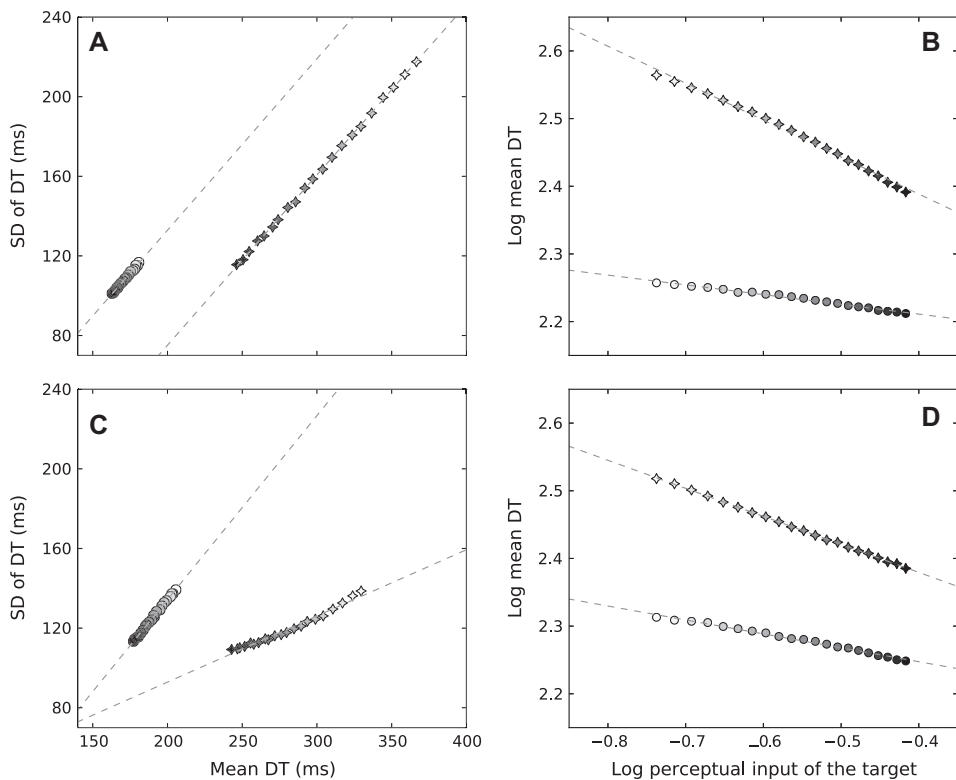
We found effects of mean RT and S–R compatibility on the SD of RT distributions,  $\chi^2(1) = 60.8$ ,  $p < .001$  and  $\chi^2(1) = 14.3$ ,  $p < .001$  respectively (likelihood ratio tests). Moreover, the interaction between the two factors was not significant,  $\chi^2(1) = 1.1$ ,  $p = .3$ . The best-fitting parameters for the fixed effects were similar to those obtained with the original method (see Fig. C.1, left panel).

### C.2. Simon task

The results were similar to those obtained in the Eriksen task. We found effects of mean RT ( $\chi^2(1) = 57.2$ ,  $p < .001$ ), S–R compatibility ( $\chi^2(1) = 24.8$ ,  $p < .001$ ), and no interaction between the 2 factors ( $\chi^2(1) = 0$ ). The best-fitting parameters for the fixed effects were again similar to those obtained with the original method (Fig. C.1, right panel).

## Appendix D

Alternative versions of the SSP and DSTP are respectively characterized by a lack of attentional shrinking and a lack of late stimulus selection in compatible trials. As the original versions, the models predict Piéron and Wagenmakers–Brown laws for each compatibility condition (Fig. D.1). Note a peculiarity of the alternative SSP is its prediction that the compatibility factor lowers the intercept of Wagenmakers–Brown's law but does not affect its slope.



**Fig. D.1.** Predictions from the alternative SSP (A, B) and alternative DSTP (C, D) diffusion models for the Wagenmakers–Brown (left panels) and the log-transformed Piéron (right panels) laws when the perceptual intensity of the target decreases while that of the irrelevant stimulus attribute remains maximal. Circles represent compatible conditions, stars represent incompatible conditions. Perceptual input levels of the target are symbolized by gray shading. Also shown are lines of best fit for each compatibility mapping (dashed lines). Left panels: SD of DT versus mean DT (both in milliseconds). Right panels: chronometric functions displayed in a log–log space.

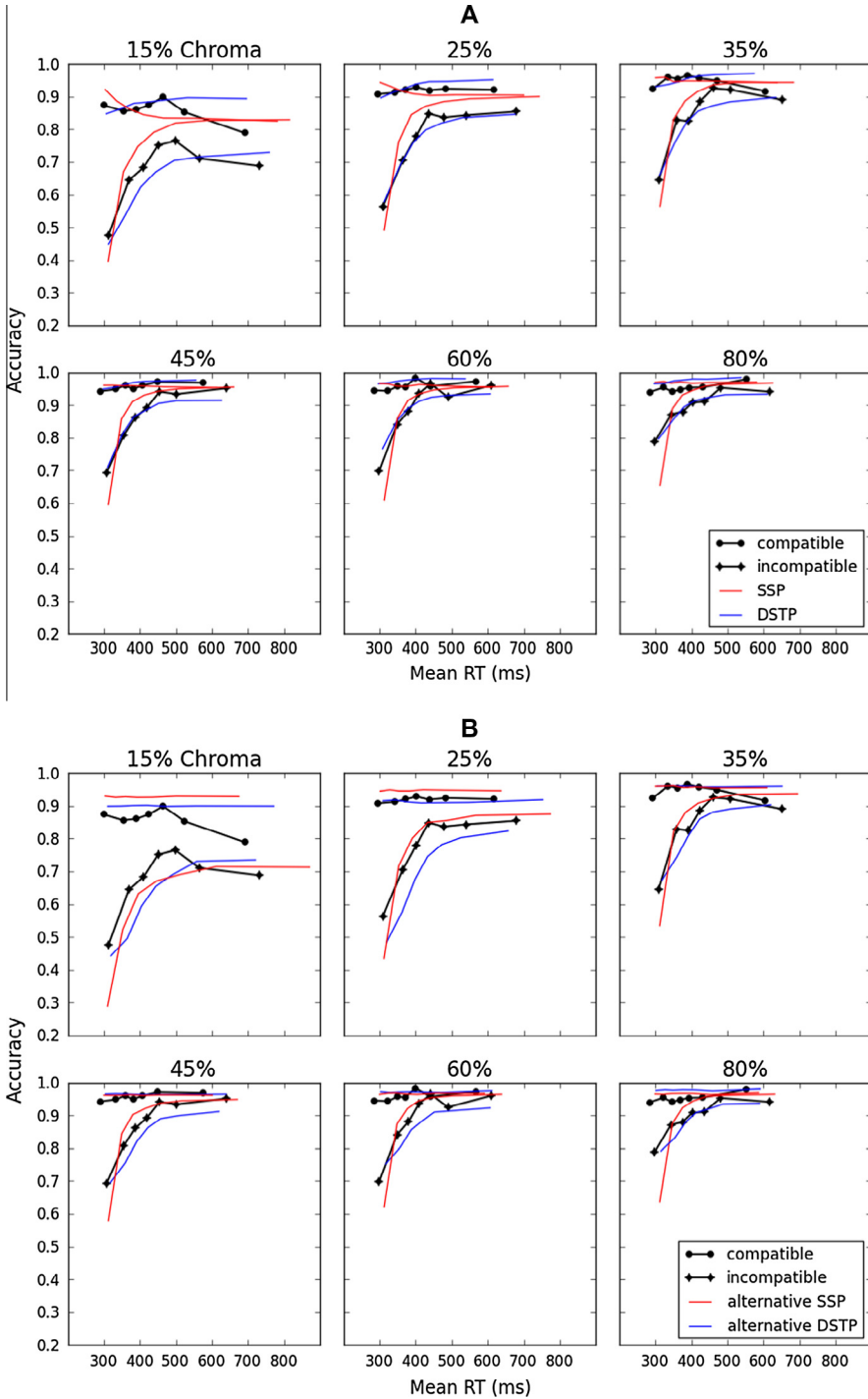


Fig. E.1. Observed and predicted conditional accuracy functions across experimental conditions, Experiment 1.

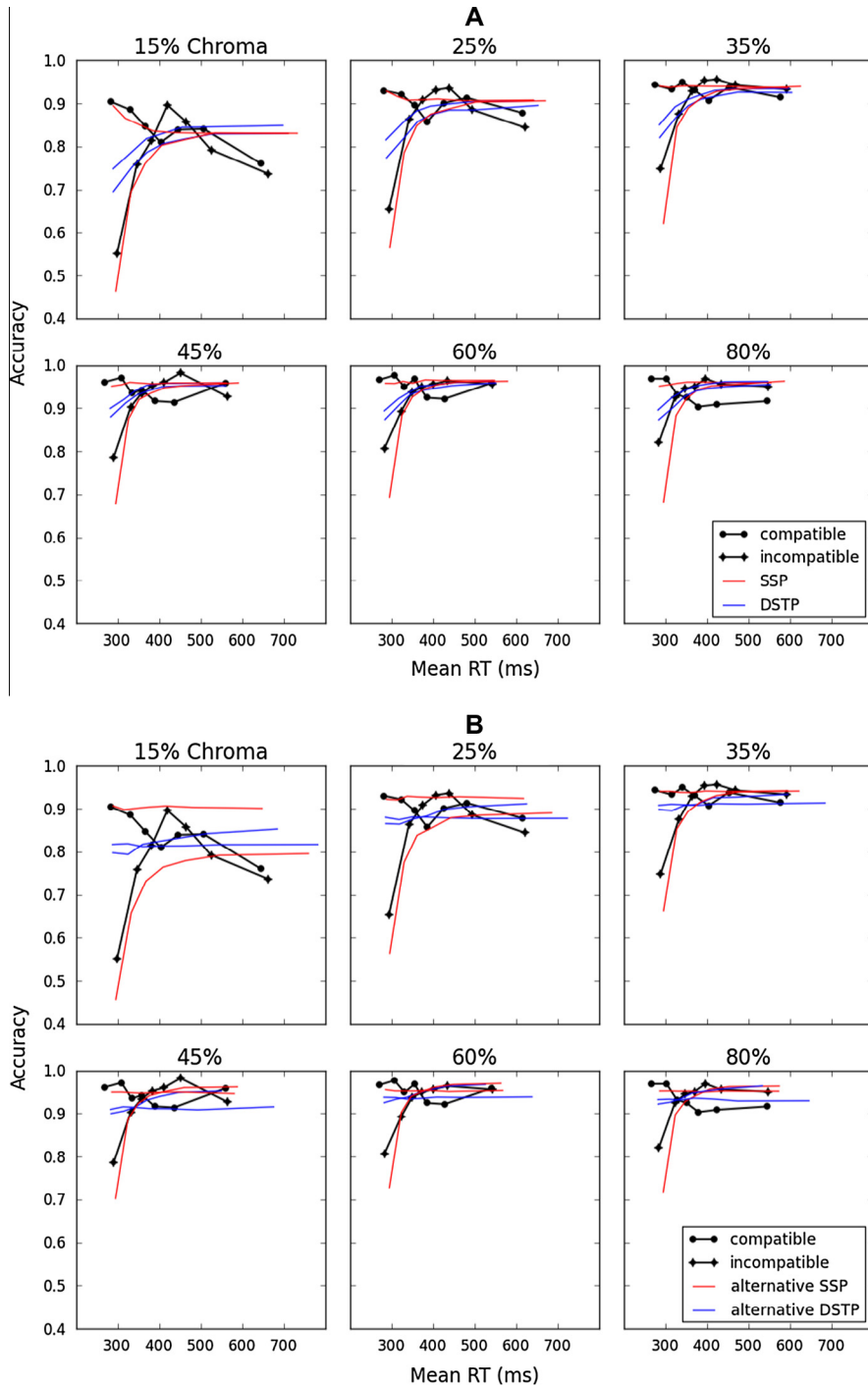


Fig. E.2. Observed and predicted conditional accuracy functions across experimental conditions, Experiment 2.

**Table F.1**

Model parameters and fit statistics for Experiment 1 (Eriksen task).

	Chroma levels (%)					
	80	60	45	35	25	15
SSP						
$a$	0.100					
$Ter$	0.256					
$p_{rel}$	0.340	0.337	0.302	0.279	0.223	0.143
$p_{irrel}$	0.340					
$sd_a$	1.114					
$r_d$	0.0151	0.0128	0.0140	0.0131	0.0134	0.0138
$G^2 = 162.1$						
BIC = 261.1						

Note.  $a$  = boundary separation for the response selection process;  $Ter$  = non-decision time;  $p_{rel}$  = perceptual input of the relevant stimulus attribute;  $p_{irrel}$  = perceptual input of the irrelevant stimulus attribute;  $sd_a$  = spotlight width;  $r_d$  = spotlight shrinking rate.

## Appendix E

Fig. E.1 (Eriksen task) and Fig. E.2 (Simon task) display an alternative representation of the data and predictions from best-fitting models as CAFs. For each experimental condition, RT were rank-ordered and partitioned in 7 bins of equal size. The CAFs were constructed by plotting the proportion of correct responses in each bin against the average RT in the corresponding bin. Seven bins were chosen to provide a detailed representation of the dynamic of accuracy. The observed CAFs show the typical dip of accuracy for faster RT bins in the incompatible condition (e.g., Gratton et al., 1988). The proportion of these fast errors increases as chroma decreases.

The following analysis of predictions from best-fitting models is qualitative, because the models were not fitted to the CAFs (but rather to the QPFs). In the Eriksen task, for each chroma level, the SSP overestimates the proportion of very fast errors in the incompatible condition and predicts an improvement of accuracy that is too fast. The DSTP better captures the shape of the CAFs across conditions. These observations are consistent with the recent findings of Hübner and Töbel (2012). The SSP also predicts that responses in compatible and incompatible conditions converge toward the same accuracy rate as RT increases, because their drift rates converge toward the same value (equal to the perceptual input of the relevant stimulus attribute  $p_{rel}$ ) as attention shrinks. However, the observed CAFs for 15% and 25% chroma levels show that accuracy is higher for compatible than incompatible trials, even for the slowest responses. The DSTP and the alternative version of the SSP do not predict such a convergence of the CAFs for 15% and 25% chroma levels, and better capture this aspect of the data.

Contrary to the Eriksen task, the SSP provides a superior fit than the DSTP in all conditions of the Simon. The DSTP has the serious problem that it predicts similar CAF dynamics for compatible and incompatible mappings. Both models, however, are unable to explain a peculiarity of the data: for each chroma level, the CAFs systematically cross in the medium range of RT latencies, leading to the counter-intuitive finding that accuracy rate becomes progressively higher in the incompatible compared to the compatible condition. The alternative SSP is able to predict this pattern, but only for the higher chroma levels. We suspect that the inversion of RT moments and the crossing of the CAFs between compatibility conditions are underpinned by the same mechanism, namely a rate of evidence accumulation that becomes progressively higher in the incompatible compared to the compatible condition.

## Appendix F

Table F.1 shows the best fitting parameters and fit statistics of the SSP to the Eriksen data when the perceptual input of the relevant stimulus attribute  $p_{rel}$  and the spotlight shrinking rate parameter  $r_d$  are allowed to vary across chroma levels. Analysis of  $r_d$  variations reveals that it is slightly more difficult to focus on a target that has a lower color saturation compared to the flankers. However, the variations are very small, and do not significantly improve the fit quality.

## References

- Acosta, E., & Simon, J. R. (1976). The effect of irrelevant information on the stages of processing. *Journal of Motor Behavior*, 8, 181–187. <http://dx.doi.org/10.1080/00222895.1976.10735070>.
- Baayen, R. H., Davidson, D. J., & Bates, D. M. (2008). Mixed-effects modeling with crossed random effects for subjects and items. *Journal of Memory and Language*, 59, 390–412. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jml.2007.12.005>.
- Barr, D. J., Levy, R., Scheepers, C., & Tily, H. J. (2013). Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: Keep it maximal. *Journal of Memory and Language*, 68(3), 255–278. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jml.2012.11.001>.
- Bates, D. M., Maechler, M., & Bolker, B. (2012). *lmer4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes*. R package (version 0.999999-0).

- Bogacz, R., Brown, E., Moehlis, J., Holmes, P., & Cohen, J. D. (2006). The physics of optimal decision making: A formal analysis of models of performance in two-alternative forced-choice tasks. *Psychological Review*, *113*, 700–765.
- Bonnet, C. (1992). Psychophysical scaling within an information processing approach? *Behavioral and Brain Sciences*, *15*, 560–561.
- Burle, B., Spieser, L., Servant, M., & Hasbroucq, T. (2014). Distributional reaction time properties in the Eriksen task: Marked differences or hidden similarities with the Simon task? *Psychonomic Bulletin & Review*. <http://dx.doi.org/10.3758/s13423-013-0561-6>.
- Burle, B., Possamai, C. A., Vidal, F., Bonnet, M., & Hasbroucq, T. (2002). Executive control in the Simon effect: An electromyographic and distributional analysis. *Psychological Research Psychologische Forschung*, *66*, 324–336. <http://dx.doi.org/10.1007/s00426-002-0105-6>.
- Chocholle, R. (1940). Variation des temps de réaction auditifs en fonction de l'intensité à diverses fréquences. *Année Psychologique*, *41*, 65–124. <http://dx.doi.org/10.3406/psy.1940.5877>.
- Churchland, A. K., Kiani, R., & Shadlen, M. N. (2008). Decision-making with multiple alternatives. *Nature Neuroscience*, *11*, 693–702.
- Commission Internationale de l'Eclairage (1976). ISO 11664-4:2008(E)/CIE S 014-4/E:2007: Joint ISO/CIE Standard: Colorimetry—Part 4: CIE 1976 L\*a\*b\* Colour Space.
- Davranche, K., Hall, B., & McMorris, T. (2009). Effect of acute exercise on cognitive control required during an Eriksen flanker task. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, *31*, 628–639.
- Diederich, A., & Busemeyer, J. R. (2003). Simple matrix methods for analyzing diffusion models of choice probability, choice response time, and simple response time. *Journal of Mathematical Psychology*, *47*, 304–322. [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-2496\(03\)00003-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-2496(03)00003-8).
- Eriksen, B. A., & Eriksen, C. W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception & Psychophysics*, *16*, 143–149. <http://dx.doi.org/10.3758/BF03203267>.
- Eriksen, C. W., & St James, J. D. (1986). Visual attention within and around the field of focal attention: A zoom lens model. *Perception & Psychophysics*, *40*, 225–240.
- Everett, B. L., Hochhaus, L., & Brown, J. R. (1985). Letter-naming as a function of intensity, degradation, S–R compatibility, and practice. *Perception & Psychophysics*, *37*, 467–470.
- Frowein, H. W., & Sanders, A. F. (1978). Effects of visual stimulus degradation, S–R compatibility, and foreperiod duration on choice reaction time and movement time. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *12*(2), 106–108. <http://dx.doi.org/10.3758/BF03329641>.
- Gratton, G., Coles, M. G., Sirevaag, E. J., Eriksen, C. W., & Donchin, E. (1988). Pre- and poststimulus activation of response channels: A psychophysiological analysis. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *14*, 331–344.
- Greenhouse, S., & Geisser, S. (1959). On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika*, *24*, 95–112.
- Hasbroucq, T., Possamai, C. A., Bonnet, M., & Vidal, F. (1999). Effect of the irrelevant location of the response signal on choice reaction time: An electromyographic study in humans. *Psychophysiology*, *36*, 522–526.
- Hommel, B. (1993). The relationship between stimulus processing and response selection in the Simon task: Evidence for a temporal overlap. *Psychological Research Psychologische Forschung*, *55*, 280–290. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00419688>.
- Hommel, B. (2011). The Simon effect as tool and heuristic. *Acta Psychologica*, *136*, 189–202.
- Hübner, R., Steinhäuser, M., & Lehle, C. (2010). A dual-stage two-phase model of selective attention. *Psychological Review*, *117*, 759–784.
- Hübner, R., & Töbel, L. (2012). Does attentional selectivity in the flanker task improve discretely or gradually? *Frontiers in Psychology*, *3*, 1–11. <http://dx.doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00434>.
- Jeffreys, H. (1961). *Theory of probability*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Kornblum, S., Hasbroucq, T., & Osman, A. (1990). Dimensional overlap: Cognitive basis for stimulus–response compatibility – A model and taxonomy. *Psychological Review*, *97*, 253–270.
- Laming, D. R. J. (1968). *Information theory of choice reaction time*. New York: Wiley.
- Leite, F. P., & Ratcliff, R. (2010). Modeling reaction time and accuracy of multiple-alternative decisions. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *72*, 246–273.
- Luce, R. D. (1986). *Response times*. New York: Oxford University Press.
- Morey, R. D., & Rouder, J. N. (2012). *BayesFactor*. R package (version 0.9.5).
- Nelder, J. A., & Mead, R. (1965). A Simplex method for function minimization. *The Computer Journal*, *7*, 308–313. <http://dx.doi.org/10.1093/comjnl/7.4.308>.
- Palmer, J., Huk, A. C., & Shadlen, M. N. (2005). The effect of stimulus strength on the speed and accuracy of a perceptual decision. *Journal of Vision*, *5*, 376–404.
- Peirce, J. W. (2007). PsychoPy—Psychophysics software in Python. *Journal of Neuroscience Methods*, *162*, 8–13. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jneumeth.2006.11.017>.
- Piéron, H. (1913). Recherches sur les lois de variation des temps de latence sensorielle en fonction des intensités excitatrices. *Année Psychologique*, *22*, 17–96. <http://dx.doi.org/10.3406/psy.1913.4294>.
- Pinheiro, J. C., & Bates, D. M. (2000). *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. New York: Springer.
- Pins, D., & Bonnet, C. (1996). On the relation between stimulus intensity and processing time: Piéron's law and choice reaction time. *Perception & Psychophysics*, *58*, 390–400.
- Pratte, M. S., Rouder, J. N., Morey, R. D., & Feng, C. (2010). Exploring the differences in distributional properties between Stroop and Simon effects using delta plots. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *72*, 2013–2025.
- Ratcliff, R. (1978). A theory of memory retrieval. *Psychological Review*, *85*, 59–108.
- Ratcliff, R. (1980). A note on modeling accumulation of information when the rate of accumulation changes over time. *Journal of Mathematical Psychology*, *21*, 178–184.
- Ratcliff, R. (2001). Diffusion and random walks models. *International encyclopedia of the social and behavioral sciences* (Vol. 6, pp. 3668–3673). Oxford, England: Elsevier.

- Ratcliff, R., & McKoon, G. (2008). The diffusion decision model: Theory and data for two-choice decision tasks. *Neural Computation*, 20, 873–922. <http://dx.doi.org/10.1162/neco.2008.12-06-420>.
- Ratcliff, R., & Rouder, J. N. (1998). Modeling response times for two-choice decisions. *Psychological Science*, 9, 347–356. <http://dx.doi.org/10.1111/1467-9280.00067>.
- Ratcliff, R., & Smith, P. L. (2004). A comparison of sequential sampling models for two-choice reaction time. *Psychological Review*, 111, 333–367.
- Ratcliff, R., & Tuerlinckx, F. (2002). Estimating parameters of the diffusion model: Approaches to dealing with contaminant reaction times and parameter variability. *Psychonomic Bulletin & Review*, 9, 438–481.
- Resulaj, A., Kiani, R., Wolpert, D. M., & Shadlen, M. N. (2009). Changes of mind in decision-making. *Nature*, 461, 263–266.
- Ridderinkhof, K. R. (2002). Activation and suppression in conflict tasks: Empirical clarification through distributional analyses. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Common mechanisms in perception and action. Attention and performance* (pp. 494–519). Oxford: Oxford University Press.
- Ridderinkhof, K. R., Scheres, A., Oosterlaan, J., & Sergeant, J. A. (2005). Delta plots in the study of individual differences: New tools reveal response inhibition deficits in AD/Hd that are eliminated by methylphenidate treatment. *Journal of Abnormal Psychology*, 114, 197–215.
- Rösler, F., & Finger, T. (1993). A psychophysiological analysis of response-channel activation and outcome states in Eriksen's noise-compatibility task. *Psychological Research Psychologische Forschung*, 55, 20–28.
- Rouder, J. N., Morey, R. D., Speckman, P. L., & Province, J. M. (2012). Default Bayes factors for ANOVA designs. *Journal of Mathematical Psychology*, 56, 356–374. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmp.2012.08.001>.
- Sanders, A. F. (1990). Some issues and trends in the debate on discrete vs. continuous processing of information. *Acta Psychologica*, 74, 123–167.
- Sanders, A. F. (1977). Structural and functional aspects of the reaction process. In S. Dornic (Ed.), *Attention and performance 6* (pp. 3–25). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Sanders, A. F. (1980). Stage analysis of reaction processes. In G. E. Stelmach & J. Q. Requin (Eds.), *Tutorials in motor behavior* (pp. 331–354). Amsterdam: North-Holland.
- Schieleth, H., & Forstmeier, W. (2009). Conclusions beyond support: Overconfident estimates in mixed models. *Behavioral Ecology*, 20, 416–420. <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/arn145>.
- Schwarz, G. (1978). Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics*, 6, 461–464.
- Schwarz, W., & Miller, J. (2012). Response time models of delta plots with negative-going slopes. *Psychonomic Bulletin & Review*, 19, 555–574. <http://dx.doi.org/10.3758/s13423-012-0254-6>.
- Shwartz, S. P., Pomerantz, J. R., & Egeth, H. E. (1977). State and process limitations in information processing: An additive factors analysis. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 3, 402–410.
- Simon, J. R. (1982). Effect of an auditory stimulus on the processing of a visual stimulus under single- and dual-tasks conditions. *Acta Psychologica*, 51, 61–73. [http://dx.doi.org/10.1016/0001-6918\(82\)90019-1](http://dx.doi.org/10.1016/0001-6918(82)90019-1).
- Simon, J. R., & Berbaum, K. (1990). Effect of conflicting cues on information processing: The 'Stroop effect' vs. the 'Simon effect'. *Acta Psychologica*, 73, 159–170.
- Simon, J. R., & Pouraghabagher, A. R. (1978). The effect of aging on the stages of processing in a choice reaction time task. *Journal of Gerontology*, 33, 553–561.
- Simon, J. R., & Small, A. M. Jr., (1969). Processing auditory information: Interference from an irrelevant cue. *Journal of Applied Psychology*, 53, 433–435.
- Smith, P. L., & Ratcliff, R. (2009). An integrated theory of attention and decision making in visual signal detection. *Psychological Review*, 116, 283–317.
- Speckman, P. L., Rouder, J. N., Morey, R. D., & Pratte, M. S. (2008). Delta plots and coherent distribution ordering. *American Statistician*, 62, 262–266.
- Stafford, T., Ingram, L., & Gurney, K. N. (2011). Pieron's Law holds during Stroop conflict: Insights into the architecture of decision making. *Cognitive Science*, 35, 1553–1566. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1551-6709.2011.01195.x>.
- Stanovich, K. E., & Pachella, R. G. (1977). Encoding, stimulus-response compatibility, and stages of processing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 3, 411–421.
- Sternberg, S. (1969). The discovery of processing stages: Extensions of Donders' method. *Acta Psychologica*, 30, 276–315. [http://dx.doi.org/10.1016/0001-6918\(69\)90055-9](http://dx.doi.org/10.1016/0001-6918(69)90055-9).
- Sternberg, S. (2013). The meaning of additive reaction-time effects: Some misconceptions. *Frontiers in Psychology*, 4. <http://dx.doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00744>.
- Stoffels, E. J., Van der Molen, M. W., & Keuss, P. J. (1985). Intersensory facilitation and inhibition: Immediate arousal and location effects of auditory noise on visual choice reaction time. *Acta Psychologica*, 58, 45–62.
- Stroop, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology*, 18, 643–662. <http://dx.doi.org/10.1037/h0054651>.
- Townsend, J. T., & Ashby, F. G. (1983). *Stochastic modeling of elementary psychological processes*. London: Cambridge University Press.
- van Casteren, M., & Davis, M. H. (2006). Mix, a program for pseudorandomization. *Behavioral Research Methods*, 38, 584–589.
- van Duren, L. L., & Sanders, A. F. (1988). On the robustness of the additive factors stage structure in blocked and mixed choice reaction designs. *Acta Psychologica*, 69, 83–94. doi:0001-6918.
- van Maanen, L., Grasman, R. P., Forstmann, B. U., & Wagenmakers, E. J. (2012). Pieron's law and optimal behavior in perceptual decision-making. *Frontiers in Neuroscience*, 5, 143. <http://dx.doi.org/10.3389/fnins.2011.00143>.
- Wagenmakers, E.-J., & Brown, S. (2007). On the linear relation between the mean and the standard deviation of a response time distribution. *Psychological Review*, 114, 830–841. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-295X.114.3.830>.
- Wald, A. (1947). *Sequential analysis*. New York: Wiley.
- Wald, A., & Wolfowitz, J. (1948). Optimum character of the sequential probability ratio test. *Annals of Mathematical Statistics*, 19, 326–339.
- White, C. N., Brown, S., & Ratcliff, R. (2011). A test of Bayesian observer models of processing in the Eriksen flanker task. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 38, 489–497. <http://dx.doi.org/10.1037/a0026065>.

- White, C. N., Ratcliff, R., & Starns, J. J. (2011). Diffusion models of the flanker task: Discrete versus gradual attentional selection. *Cognitive Psychology*, *63*, 210–238.
- Winer, B. J. (1971). *Statistical principles in experimental design: Design and analysis of factorial experiments*. New York: McGraw-Hill.
- Wylie, S. A., Claassen, D. O., Huizenga, H. M., Schewel, K. D., Ridderinkhof, K. R., Bashore, T. R., et al (2012). Dopamine agonists and the suppression of impulsive motor actions in Parkinson disease. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*, 1709–1724. [http://dx.doi.org/10.1162/jocn\\_a\\_00241](http://dx.doi.org/10.1162/jocn_a_00241).
- Wylie, S. A., Ridderinkhof, K. R., Bashore, T. R., & van den Wildenberg, W. P. (2010). The effect of Parkinson's disease on the dynamics of on-line and proactive cognitive control during action selection. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*, 2058–2073. <http://dx.doi.org/10.1162/jocn.2009.21326>.

### **3 Using covert response activation to test latent assumptions of formal decision-making models in humans**

Our model fits in the previous chapter demonstrated a superiority of the DSTP in the Eriksen flanker task. However, this superiority can be questioned for at least two reasons. (i) The comparison between DSTP and SSP model performance relied on a BIC statistic. The BIC has two major drawbacks. First, all the parameters in a diffusion model are not created equal. For example, the drift rate has much more impact on the model predictions than inter-trial variability in nondecision time. Yet, the two parameters affect the BIC in a similar way. Second, the balance between parsimony and fit quality is a statistical criterion, potentially disconnected from the neurophysiological reality. (ii) Our fits reveal that the SSP overestimates the skew of RT distributions of correct responses. The reason of this failure is unclear. On the one hand, it could be due to a problem in the model architecture (lack of a second selection process). On the other hand, the incorporation of response deadlines in our experiments might have generated an urgency signal (see general introduction, section 1.2.2.5). Such urgency signal might take the form of a collapsing boundary (e.g., Drugowitsch et al., 2012; Hanks, Kiani, & Shadlen, 2014). Collapsing bounds would reduce the skew of RT distributions, particularly for low chroma levels. Consequently, the SSP extended with collapsing bounds might explain our Eriksen flanker data.

The two concerns raised above invite a model-based neurophysiological investigation (Fortsmann et al., 2011) in the flanker task. As detailed in our general introduction (section 1.4.2.3), electromyographic (EMG) recordings in conflict tasks have revealed covert incorrect EMG activation ("partial error") in a portion of trials where the correct response was finally given. Beyond the current debate between continuous versus discrete attentional selection (Hübner et al., 2012; White et al., 2011), the very existence of covert motor activity during the decision process challenges a longstanding assumption shared by *all classes* of formal decision-making models: muscular activity is engaged only once a decision termination bound is reached.

In the present work, we used partial errors to better constrain formal decision-making models at the single-trial level. Reciprocally, we used the models to elaborate a theory explaining how, why and when discrete motor events sometimes show-up in the EMG during the decision period.



# Using Covert Response Activation to Test Latent Assumptions of Formal Decision-Making Models in Humans

Mathieu Servant,<sup>1,2</sup> Corey White,<sup>3</sup> Anna Montagnini,<sup>2</sup> and Boris Burle<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Fédération de Recherche 3C, Case C, Aix-Marseille Université, Centre National de la Recherche Scientifique, 13331 Marseille cedex 3, France, <sup>2</sup>Institut de Neurosciences de la Timone, Aix-Marseille Université, Centre National de la Recherche Scientifique, Faculté de Médecine, 13005 Marseille, France, and <sup>3</sup>Brain and Behavior Laboratory, Department of Psychology, Syracuse University, Syracuse, New York 13244

Most decisions that we make build upon multiple streams of sensory evidence and control mechanisms are needed to filter out irrelevant information. Sequential sampling models of perceptual decision making have recently been enriched by attentional mechanisms that weight sensory evidence in a dynamic and goal-directed way. However, the framework retains the longstanding hypothesis that motor activity is engaged only once a decision threshold is reached. To probe latent assumptions of these models, neurophysiological indices are needed. Therefore, we collected behavioral and EMG data in the flanker task, a standard paradigm to investigate decisions about relevance. Although the models captured response time distributions and accuracy data, EMG analyses of response agonist muscles challenged the assumption of independence between decision and motor processes. Those analyses revealed covert incorrect EMG activity (“partial error”) in a fraction of trials in which the correct response was finally given, providing intermediate states of evidence accumulation and response activation at the single-trial level. We extended the models by allowing motor activity to occur before a commitment to a choice and demonstrated that the proposed framework captured the rate, latency, and EMG surface of partial errors, along with the speed of the correction process. In return, EMG data provided strong constraints to discriminate between competing models that made similar behavioral predictions. Our study opens new theoretical and methodological avenues for understanding the links among decision making, cognitive control, and motor execution in humans.

**Key words:** accumulation models; decision making; electromyography; electrophysiology; partial errors

## Significance Statement

Sequential sampling models of perceptual decision making assume that sensory information is accumulated until a criterion quantity of evidence is obtained, from where the decision terminates in a choice and motor activity is engaged. The very existence of covert incorrect EMG activity (“partial error”) during the evidence accumulation process challenges this longstanding assumption. In the present work, we use partial errors to better constrain sequential sampling models at the single-trial level.

## Introduction

Model-based cognitive neuroscience aims to use formal models of cognition to inform neurophysiological data while reciprocally using neurophysiological data to better constrain formal models.

Received Jan. 8, 2015; revised May 19, 2015; accepted June 9, 2015.

Author contributions: M.S., A.M., and B.B. designed research; M.S. performed research; M.S., C.W., A.M., and B.B. contributed unpublished reagents/analytic tools; M.S., C.W., A.M., and B.B. analyzed data; M.S., C.W., A.M., and B.B. wrote the paper.

This work was supported by the European Research Council under the European Community's Seventh Framework Program (FP/2007–2013 Grant Agreement 241077) and by the Centre National de la Recherche Scientifique. We thank Bram Zandbelt and an anonymous reviewer for helpful comments.

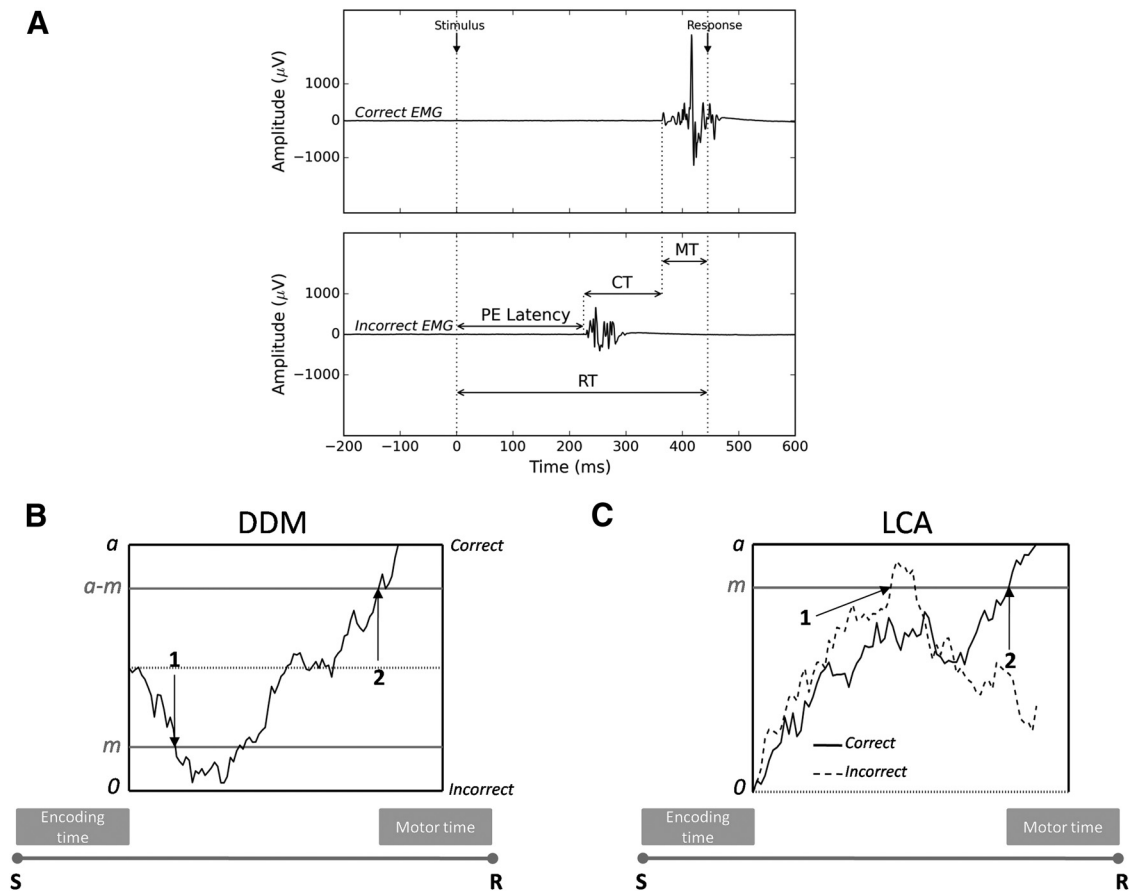
The authors declare no competing financial interests.

Correspondence should be addressed to Boris Burle, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Fédération de Recherche 3C, case C, Aix-Marseille Université, CNRS, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France. E-mail: boris.burle@univ-amu.fr.

DOI:10.1523/JNEUROSCI.0078-15.2015

Copyright © 2015 the authors 0270-6474/15/3510371-15\$15.00/0

This multidisciplinary approach has led to substantial advances for understanding higher cognitive functions (Forstmann et al., 2011). In particular, perceptual decision making has benefited from interactive relationships between sequential sampling models and single-unit electrophysiology (Purcell et al., 2010; Heitz and Schall, 2012), fMRI (van Maanen et al., 2011; White et al., 2012), and EEG (Ratcliff et al., 2009; O'Connell et al., 2012). Although fMRI and EEG allow researchers to study decision making in humans at a systems level, both techniques present important limitations. The low temporal resolution of fMRI prevents any characterization of decision signal dynamics and most EEG studies rely on averaging procedures known to generate temporal distortions (Meyer et al., 1988; Burle et al., 2008). Although single-trial analysis techniques are currently being developed (Sadja et al., 2011), this approach is limited by the very small signal-to-noise ratio of the EEG coupled with the high variety of



**Figure 1.** EMG partial errors and the sequential sampling model framework. **A**, EMG activity (in  $\mu V$ ) of the muscles involved (Correct EMG, top) and not involved (Incorrect EMG, bottom) in the required response as a function of time (in ms) from stimulus onset. Partial motor activity in the incorrect EMG channel precedes the correct response. RT, Reaction time (from stimulus onset to the mechanical response); PE, partial error; CT, correction time (from the incorrect EMG activation to the correct one); MT, motor time (from the correct EMG activation to the mechanical response). **B**, Extended DDM. EMG bounds were incorporated within the response selection accumulator at locations  $m$  (incorrect EMG activation) and  $a-m$  (correct EMG activation). EMG bounds do not correspond to an actual choice. Evidence continues to accumulate until standard decision termination bounds 0 and  $a$  are reached. Therefore, part of the MT overlaps with the decision time. The decision sample path represents a partial error trial. Arrows correspond to EMG events: 1 = onset of the partial error, 2 = onset of the correct EMG burst. *S*, Stimulus; *R*, mechanical response. **C**, Extended LCA model. The two competing response accumulators are superimposed for convenience. An EMG bound was incorporated within each response accumulator at location  $m$ . The two decision sample paths represent a partial error trial. The sample path favoring the incorrect response (dashed sample path) hits the EMG bound  $m$ , but the sample path favoring the correct response (solid sample path) finally reaches the decision termination bound  $a$  and wins the competition. Arrows correspond to EMG events: 1 = onset of the partial error, 2 = onset of the correct EMG burst.

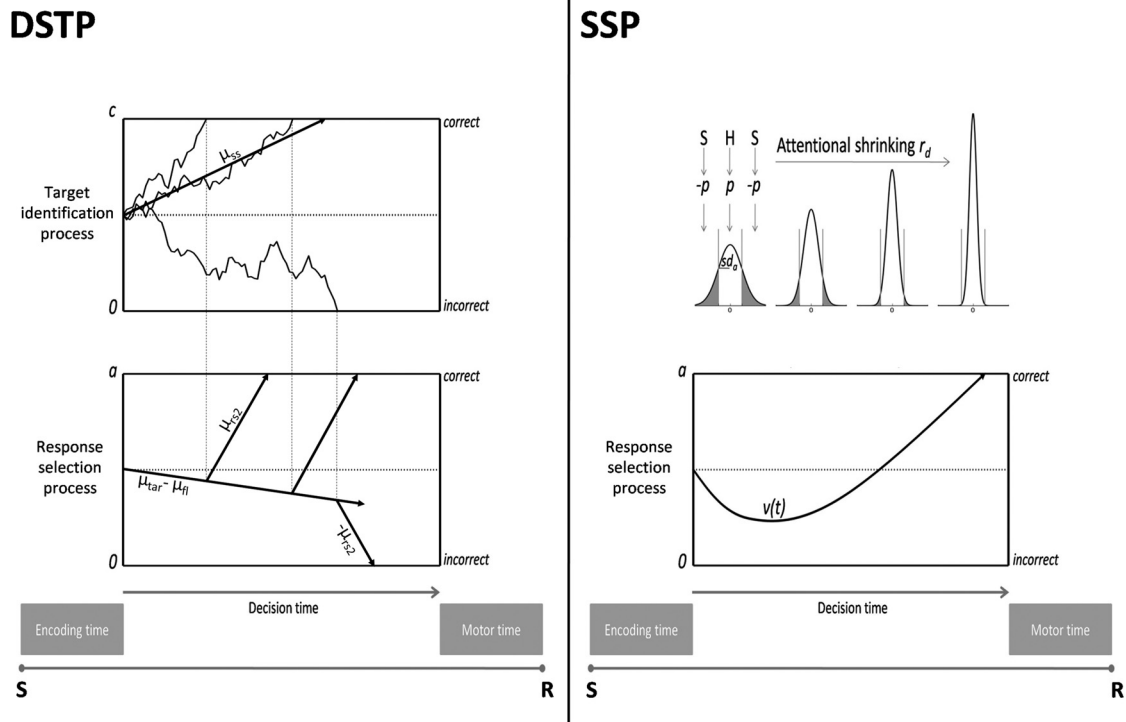
noise sources. EMG provides an interesting alternative. Albeit restricted to the peripheral level, EMG has an excellent signal-to-noise ratio and can be analyzed on a trial-to-trial basis (Coles et al., 1985). In between-hand choice reaction time (RT) tasks, previous work has shown covert incorrect EMG activation in a portion of trials in which the correct response was finally given (Fig. 1; Coles et al., 1985; Burle et al., 2014). This phenomenon, termed “partial error,” challenges sequential sampling models of perceptual decision making that assume that motor activity is engaged only once a decision threshold is reached (Ratcliff and Smith, 2004; Bogacz et al., 2006). Although the models have recently been extended to account for more ecological choice situations requiring filtering out of irrelevant sensory information (Liu et al., 2008; Hübner et al., 2010; White et al., 2012; White et al., 2011), they preserve the longstanding assumption of independence between decision and motor processes. The very existence of EMG partial errors invites a reappraisal of this assumption and requires a theory explaining how, why, and when discrete motor events sometimes emerge in the EMG during the decision process. The purpose of the present study is to use EMG data to better constrain sequential sampling models while reciprocally using the models to inform EMG data. To this aim, we collected behav-

ioral and EMG data from a flanker task, a standard paradigm to investigate decisions about relevance. After fitting different classes of models to each behavioral dataset, comparison between EMG signals and simulated decision sample paths revealed dependence between decision formation and response execution because part of the EMG activity was determined by the evolving decision variable. Incorporating bounds for EMG activation into the sequential sampling framework allowed the models to capture a range of EMG effects. In return, EMG data provided strong constraints to discriminate between competing models indiscernible on behavioral grounds.

## Materials and Methods

### Sequential sampling models

All classes of sequential sampling models share the assumption that sensory evidence is accumulated to some criterion level or bound, from where the decision terminates in a choice and the response is executed. In this section, we introduce two major classes of models that have proven to account for behavioral and neural data of perceptual decision tasks: the drift diffusion model (DDM) (Ratcliff, 1978; Gold and Shadlen, 2007; Ratcliff et al., 2007; Ratcliff and McKoon, 2008) and the leaky competing accumulator model (LCA) (Usher and McClelland, 2001; Purcell et al., 2012; Schurger et al., 2012).



**Figure 2.** Diffusion models incorporating selective attention mechanisms. An application to an incongruent flanker condition is provided as a working example. Left, DSTP model. Dashed lines joining the two accumulators highlight the effect of three target identification sample paths on response selection. Right, SSP model. S, Stimulus; R, mechanical response. See text for details.

*DDM.* The DDM assumes continuous and perfect accumulation of the difference between noisy samples of sensory evidence supporting two response alternatives. Accumulation begins from starting point  $z$  toward one of two decision termination bounds  $a$  (correct choice) and  $0$  (incorrect choice) according to the following:

$$dx = vdt + sdW$$

Where  $dx$  represents the change in accumulated evidence  $x$  for a small time interval  $dt$ ,  $v$  is the drift rate (i.e., the average increase of evidence in favor of the correct choice) and  $sdW$  denotes Gaussianly distributed white noise with mean 0 and variance  $s^2 dt$ . The magnitude of noise  $s$  acts as a scaling parameter and is usually fixed at 0.1 (Ratcliff and Smith, 2004; Ratcliff and McKoon, 2008). The RT is the time required to reach a decision termination bound plus residual processing latencies such as sensory encoding and motor execution (residual components are generally combined into one parameter with mean time  $Ter$ ).

In the standard DDM, the drift rate is constant over time (Ratcliff and McKoon, 2008). However, the model has recently been enriched by attentional control mechanisms that weight sensory evidence in a flexible and goal-directed way (Hübner et al., 2010; White et al., 2011), allowing capture of behavioral performance in more ecological choice situations requiring filtering of irrelevant information. Such situations have traditionally been studied with the flanker paradigm (Eriksen and Eriksen, 1974). Subjects are instructed to press a right or a left button according to a central symbolic target (e.g., a left response to the letter S) and a right response to the letter H). The target is flanked by distractors calling for the same (HHHHH or SSSSS) or the opposite response (SSHSS or HSHHH). Incongruent flankers produce interference, leading to slower and less accurate responses. Moreover, distributional analyses have revealed that interference is larger early in the course of processing because errors are concentrated in the leftmost part of the RT distribution (Gratton et al., 1988). Extensions of the DDM explain performance in this task by an increase of attentional selectivity during stimulus processing, resulting in time-varying decision evidence. Two model extensions have been proposed, differing in whether selective attention proceeds in a discrete or continuous manner (Fig. 2).

The dual-stage two-phase model of selective attention (DSTP) (Hübner et al., 2010) integrates early and late selection theories of attention (Broadbent, 1958; Deutsch and Deutsch, 1963) into the DDM framework. An early stage of low selectivity drives a response selection diffusion process in phase 1. In the context of a flanker task, the drift rate for this first phase is the sum of the attention-weighted sensory evidence from the target  $\mu_{tar}$  and flanking items  $\mu_{fl}$ . If flankers are incongruent,  $\mu_{fl}$  is negative, which decreases the net drift rate and enhances the probability of making fast errors. In parallel, a second diffusion process with drift rate  $\mu_{ss}$  selects a target based on identity, which is more time consuming but highly selective. Because two diffusion variables are racing, processing can be categorized into two main schemes. First, if the response selection process hits a termination bound before the target identification process finishes, the model reduces to a standard DDM. Second, if the target identification process wins the race, from that moment on, the identified target drives response selection in phase 2 and the drift rate increases discretely from  $\mu_{tar} \pm \mu_{fl}$  to  $\pm \mu_{rs2}$ . If target identification is correct, then  $\mu_{rs2}$  is positive and countervails early incorrect activations in incongruent trials, explaining the improved accuracy of slower responses (see Fig. 2, left, for an illustration of this processing scheme). If target identification is incorrect,  $\mu_{rs2}$  is negative and the model generates a slow perceptual error. To summarize, the time-varying drift rate  $v(t)$  that drives the response selection process of the DSTP is given by a piecewise function of the following form:

$$\text{Phase 1: } v(t) = \mu_{fl} \pm \mu_{tar}; \text{ Phase 2: } v(t) = \pm \mu_{rs2}$$

Alternatively, the shrinking spotlight model (SSP) (White et al., 2011) incorporates principles of a “zoom-lens” model of visual spatial attention (Eriksen and St James, 1986) into the DDM framework. Attention is likened to a spotlight of a size that can be varied continuously depending on task demands. For example, in the flanker task, the attention spotlight is diffuse early in a given trial and progressively shrinks to focus on the target (Fig. 2, right). Because attentional resources are assumed to be fixed, the spotlight is modeled as the integral of a normalized Gaussian distribution centered on the target. Attention shrinking is performed by decreasing the SD  $sd_a$  of the Gaussian at a linear rate  $r_d$ . Each item in the

display is one unit wide with the exception of the outer flankers that receive the excess of attention, ensuring that the spotlight area always sum up to 1. Assuming a standard 5-item display with the target being centered at 0, the quantity of attention allocated to the target, right inner flanker and right outer flanker over time (the left flankers are symmetrical) is given as follows:

$$a_{target}(t) = \int_{-.5}^{.5} N[0, sd_a(t)];$$

$$a_{inner}(t) = \int_{.5}^{1.5} N[0, sd_a(t)]; a_{outer}(t) = \int_{1.5}^{\infty} N[0, sd_a(t)]$$

Where  $sd_a(t) = sd_a(0) - r_d(t)$

The target and each flanker contribute the same quantity of sensory evidence, referred to as perceptual input  $p$  (incongruent flankers have a negative perceptual input). In each time step, perceptual inputs are weighted by the allocated quantity of attention that defines the continuously evolving drift rate  $v(t)$ :

$$v(t) = p_{target}a_{target}(t) + 2p_{inner}a_{inner}(t) + 2p_{outer}a_{outer}(t)$$

For incongruent trials,  $v(t)$  initially favors the incorrect response and progressively heads toward the correct bound as the spotlight shrinks. Notice that  $v(t)$  is constant for congruent trials because attention weights always sum up to 1.

The DSTP and SSP capture RT distributions and accuracy data from flanker tasks under a wide variety of experimental manipulations (Hübner et al., 2010; White et al., 2011). This new generation of diffusion models also explains particular interactions between flanker congruency and well known psychological laws (Servant et al., 2014). However, the DSTP and SSP so largely mimic each other on behavioral grounds that it has proven difficult to determine the superiority of one model over another. EMG indices will prove to be useful for constraining their evidence accumulation dynamics and falsifying their latent processing assumptions.

**LCA model.** The LCA model assumes sensory evidence integration into separate accumulators, each one representing a population of neurons favoring one of the  $N$  possible response alternatives. It is neurally inspired in the sense that it takes into account leakage of integration and assumes mutual inhibition between accumulators (Usher and McClelland, 2001). Assuming  $N = 2$ , accumulation processes  $x_1$  and  $x_2$  for correct and incorrect response alternatives start at 0 and drift toward a decision bound  $a$  according to the following:

$$\begin{cases} dx_1 = (-kx_1 - wx_2 + I_1)dt + sdW_1 \\ dx_2 = (-kx_2 - wx_1 + I_2)dt + sdW_2 \end{cases}$$

Where  $I_i$  represents the average increase of evidence for each response alternative,  $-kx_i$  leakage of integration and  $-wx_i$  mutual inhibition. Notice that the amount of mutual inhibition exerted by an accumulator on the competing one grows linearly with its own activation. Likewise, the leakage of one accumulator grows linearly with its own activation. Because neural firing rates are never negative, a threshold-linear function  $f(x_i)$  is applied to each integration process such that  $f(x_i) = 0$  for  $x_i < 0$  and  $f(x_i) = x_i$  for  $x_i \geq 0$ . The stochastic component of the LCA is similar to that of the DDM.

The standard LCA generally predicts slower errors than correct responses. Like the standard DDM, the only way for the LCA to produce faster errors than correct responses is to add across-trial variability in the starting points of the accumulators (Usher and McClelland, 2001; Ratcliff and Smith, 2004). In the context of a flanker task, this additional assumption would lead to equivalent increases in fast errors across congruency conditions, contrary to what is usually observed (Gratton et al., 1988; Hübner et al., 2010; White et al., 2011; Servant et al., 2014). Therefore, the standard LCA cannot account for behavioral performance in the flanker task for the same reason as for the standard DDM (White et al.,

2011). We thus developed an SSP-LCA that incorporates the shrinking spotlight attentional mechanism developed by White et al. (2011b) into the LCA framework. Contrary to the SSP, the perceptual input  $p$  of any item in the display is always positive and feeds into different response accumulators depending on the congruency condition. The SSP-LCA is thus defined as follows:

$$\begin{cases} dx_1 = (-kx_1 - wx_2 + I_1(t))dt + sdW_1 \\ dx_2 = (-kx_2 - wx_1 + I_2(t))dt + sdW_2 \end{cases}$$

Where

$$\text{incongruent} \begin{cases} I_1(t) = p_{target}a_{target}(t) \\ I_2(t) = 2p_{inner}a_{inner}(t) + 2p_{outer}a_{outer}(t) \end{cases}$$

$$\text{congruent} \begin{cases} I_1(t) = p_{target}a_{target}(t) + 2p_{inner}a_{inner}(t) + 2p_{outer}a_{outer}(t) \\ I_2(t) = 0 \end{cases}$$

The DSTP could also be rewritten in the LCA framework. However, the model has seven free parameters. Incorporating leakage and mutual inhibition principles would result in at least six additional free parameters ( $k_1$  and  $w_1$  for the target identification process,  $k_2$  and  $w_2$  for the response selection process in phase 1,  $k_3$  and  $w_3$  for the response selection process in phase 2). This would strongly increase the flexibility of the model and the risk of parameter tradeoffs. For this reason, we analyzed a simpler DSTP-LCA in which leakage and mutual inhibition are constrained to be identical across processes. This model has nine free parameters and is defined as follows:

$$\begin{aligned} \text{response selection} & \begin{cases} dx_1 = (-kx_1 - wx_2 + I_1(t))dt + sdW_1 \\ dx_2 = (-kx_2 - wx_1 + I_2(t))dt + sdW_2 \end{cases} \\ \text{target identification} & \begin{cases} dx_3 = (-kx_3 - wx_4 + I_3(t))dt + sdW_3 \\ dx_4 = (-kx_4 - wx_3 + I_4(t))dt + sdW_4 \end{cases} \end{aligned}$$

where

$$I_3 = \mu_{ss} \quad I_4 = 0$$

$$\text{incongruent} \begin{cases} \text{Phase 1: } I_1(t) = \mu_{tar} & I_1(t) = \mu_{fl} \\ \text{Phase 2: } I_1(t) = \mu_{rs2} \text{ or } 0 & I_2(t) = \mu_{rs2} \text{ or } 0 \\ \text{depending of which process } x_3(t) \text{ or } x_4(t) \\ \text{has won the race} \end{cases}$$

$$\text{congruent} \begin{cases} \text{Phase 1: } I_1(t) = \mu_{tar} + \mu_{fl} & I_2(t) = 0 \\ \text{Phase 2: } I_1(t) = \mu_{rs2} \text{ or } 0 & I_2(t) = \mu_{rs2} \text{ or } 0 \\ \text{depending of which process } x_3(t) \text{ or } x_4(t) \\ \text{has won the race} \end{cases}$$

### Participants

Twelve students (mean age = 22.9 years, SD = 4.1, 4 males and 8 females) with normal or corrected-to-normal vision participated in the study and were paid 10 Euros/h. They were not aware of the purpose of the experiment. This experiment was approved by the ethical committee of the Aix-Marseille University and by the Comité de Protection des Personnes Sud Méditerranée 1 (approval #1041). Participants gave their informed written consent according to the Declaration of Helsinki.

### Stimuli and apparatus

Each stimulus array consisted in five white letters (S or H) presented on the horizontal midline of a  $12.18^\circ \times 9.15^\circ$  black field. The target letter was always presented at the center of the screen. A congruent stimulus array consisted of the target letter flanked by identical letters (SSSSS or HHHHH). An incongruent array consisted of the target letter flanked by the alternative letters (SSHSS or HHS HH). Each letter subtended  $0.7^\circ$  of visual angle with  $0.6^\circ$  separation between the letters. Responses were made by pressing either a left or a right button with the corresponding thumb. Buttons were fixed on the top of two plastic cylinders (3 cm in diameter, 7 cm in height) separated by a distance of 10 cm. Button clo-



tures were transmitted to the parallel port of the recording PC to reach high temporal precision.

### Procedure

Participants were tested in a dark and sound-shielded Faraday cage and seated in a comfortable chair 100 cm in front of a CRT monitor with a refresh rate of 75 Hz. They were instructed to respond quickly and accurately to a central letter (H or S) and ignore flanking letters. Half of the participants gave a left-hand response to the letter H and a right-hand response to the letter S. This mapping was reversed for the other half. Stimulus presentation and collection of data were controlled using components of Psychopy (Peirce, 2007). Participants first performed 96 practice trials and worked through 15 blocks of 96 trials. Practice trials were excluded from analyses. All types of trials (SSSSS, HHHHH, SSHSS, HSHHH) were equiprobable and presented in a pseudorandom order so that first-order congruency sequences (i.e., congruent-incongruent CI, CC, IC, II) occurred the same number of times. On every trial, a stimulus array was presented and remained on the screen until a response was given. The next trial started 1000 ms after stimulus offset.

### Model fitting

The DSTP, SSP, DSTP-LCA, and SSP-LCA were fit to each individual dataset using standard quantile-based methods. Basically, the models were simulated using a random walk numerical approximation and a 0.001 s time step to produce probabilities and RT quantiles (0.1, 0.3, 0.5, 0.7, 0.9) for correct and error responses. Those values were compared against data through a  $G^2$  likelihood ratio statistic (Ratcliff and Smith, 2004) as follows:

$$G^2 = 2 \left( \sum_{i=1}^2 n_i \sum_{j=1}^X p_{ij} \log \frac{p_{ij}}{\pi_{ij}} \right)$$

The outer summation over  $i$  extends over the two flanker congruency conditions.  $n_i$  is the number of valid trials per condition. The variable  $X$  represents the number of bins bounded by RT quantiles for each distribution pair of correct and error responses. Because errors are scarce in the congruent condition, we only took into account their median RT. Therefore,  $X = 8$  (6 bins for correct responses and 2 bins for errors) for the congruent condition and  $X = 12$  otherwise.  $p_{ij}$  and  $\pi_{ij}$  are, respectively, the observed and predicted proportions of responses in bin  $j$  of condition  $i$ . No parameter was allowed to vary between congruency conditions apart from the sign of  $p$  for the SSP and the sign of  $\mu_{fl}$  for the DSTP. The magnitude of noise  $s$  served as a scaling parameter and was set to 0.1 in all models (Ratcliff and Smith, 2004). We assumed unbiased starting points of diffusion processes given that all types of trials were equiprobable. The  $G^2$  statistic was minimized by a SIMPLEX routine (Nelder and Mead, 1965) to obtain best-fitting model parameters. Eighty thousand trials were simulated for each congruency condition and minimization cycle (the following model simulations always contain 80,000 trials per congruency condition). Each model was fit several times using the best-fitting values from the previous fits as the new starting values for the next run. Different sets of initial parameter values were used to ensure that the SIMPLEX gradient descent does not reach a local minimum. For the DSTP and SSP diffusion models, initial values for each parameter were randomly chosen from uniform distributions bounded by the minimum and maximum of previous reported fits of the models (Hübner et al., 2010; White et al., 2011; Hübner and Töbel, 2012; Servant et al., 2014). For the DSTP-LCA and SSP-LCA models, we broadened these bounds to take into account previous reported fits of the standard LCA. Because the DSTP-LCA and SSP-LCA have never been fit to data, we checked our results by running a global optimizer (differential evolution; Storn and Price, 1997). Both methods gave approximately similar results.

The  $G^2$  likelihood ratio statistic was considered as a relative measure of fit quality and was completed by a BIC statistic (Schwarz, 1978) that penalizes models as a function of their number of free parameters  $f$  (the best model is the one with the smaller BIC) as follows:

$$BIC = G^2 + f \log \sum_{i=1}^2 n_i$$

Where  $n_i$  is the number of valid trials per condition. The goodness-of-fit of the models can also be appreciated in Figure 3, where data and model predictions averaged over participants are represented as quantile probability functions (QPFs). QPFs are constructed by plotting RT quantiles ( $y$ -axis) of the distributions of correct and incorrect responses for each experimental condition against the corresponding response type proportion ( $x$ -axis).

### EMG recordings and signal processing

The EMG activities of the flexor pollicis brevis of both hands were recorded by means of 2 pairs of Ag/Cl electrodes (BIOSEMI Active-Two electrodes) glued 2 cm apart on the thenar eminence (sampling rate = 2048 Hz). This activity was filtered after acquisition (high-pass = 10 Hz). The EMG signal was processed with BrainAnalyser (Brain Products) and custom programs written in Python (www.python.org). The onset of EMG activity was detected by running the EMG Onset Search method as implemented in BrainAnalyser (Brain Products). The method is based on an algorithm developed by Van Boxtel et al. (1993). For each trial, the mean and SD amplitude of a 200 ms prestimulus baseline were first computed. EMG onset was then detected when the amplitude of the signal exceeds  $n \times SD$ ,  $n$  being manually adapted per participant as a function of signal-to-noise. A backward search for a sign change in the second derivative peak was finally performed to refine the precision of the detection. Because EMG onset detection algorithms are imperfect (Van Boxtel et al., 1993), inaccurate EMG onset markers were manually corrected after visual inspection. Indeed, it has been shown that visual inspection remains the most accurate technique (Stauder et al., 2001), especially for detecting small changes in EMG activity such as partial errors. The experimenter who corrected the markers was unaware of the type of mapping the EMG traces corresponded to. Trials were classified “correct” or “error” depending on whether button closure took place in the correct or incorrect EMG channel. Among correct trials, trials in which an incorrect EMG activity preceded the correct one (“partial error trials”; Fig. 1A) were dissociated from “pure correct trials.” “Other” trials (10.7%) containing tonic muscular activity or patterns of EMG bursts not categorizable in the above classes were discarded from analyses.

### Data analyses

Unless specified, all statistical analyses were performed by means of repeated-measures ANOVAs with flanker congruency as factor. Proportions were arc-sine transformed before being submitted to ANOVA to stabilize their variance (Winer, 1971). EMG analyses focused on partial errors and associated chronometric indices, the latency of partial errors, and their correction time (time from the incorrect EMG activation to the correct one; Fig. 1A). Partial error EMG surfaces were measured as follows. For each subject and congruency condition, EMG bursts corresponding to partial errors were rectified, baseline corrected, averaged, and time locked to their onset. The cumulative sum of the averaged partial error burst was then computed and the 90<sup>th</sup> percentile was taken as an estimate of the surface. The same procedure was applied to EMG bursts of overt responses.

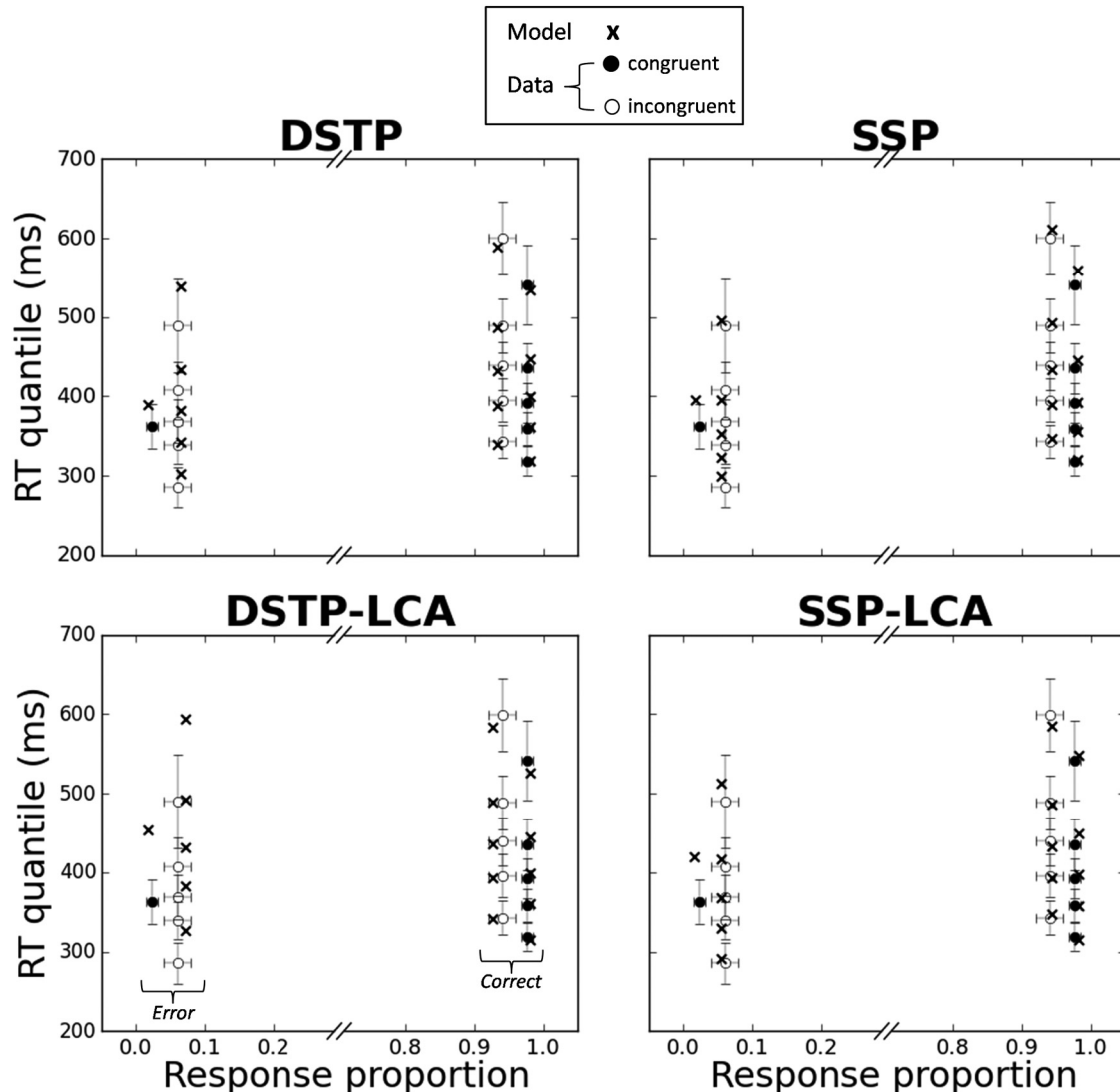
## Results

### Behavioral data

Responses faster than 100 ms and slower than 1500 ms were excluded from behavioral and EMG analyses (0.2% of total trials). There was a reliable congruency effect on mean RT (congruent  $M = 418$  ms; incongruent  $M = 461$  ms;  $F_{(1,11)} = 164.5$ ;  $p < 0.001$ ; Table 1). The congruency effect was also obvious on error rates (congruent  $M = 2.3\%$ ; incongruent  $M = 6\%$ ;  $F_{(1,11)} = 39.7$ ,  $p < 0.001$ ).

### Model fits

Figure 3 shows that the DSTP, SSP, and LCA-SSP capture the main trends of the data with substantial mimicry. Most of the fitting points fall within 95% confidence intervals. The DSTP-LCA overestimates each RT quantile of errors in the incongruent condition and fails to account for the fast response capture by the



**Figure 3.** Observed (points) versus predicted (crosses) QPFs for each congruency condition averaged over the 12 participants. Each data point is accompanied by a 95% confidence interval assuming a Student’s *t* distribution and between-subject conventional SEs.

**Table 1. Error rates and mean RTs (ms) averaged across participants**

Condition	Error rate (%)	Correct RT	Error RT
Congruent trials	2.31 (1.31)	418 (48)	378 (54)
Incongruent trials	5.99 (2.99)	461 (50)	383 (53)

SDs across participants are provided in parentheses.

flankers (Gratton et al., 1988). Although the SSP-LCA has the lowest  $G^2$  statistic, the BIC slightly favors the SSP (Table 2). All models, however, overestimate the median RT for congruent trials. Inspection of individual fits reveals that the misfit of the DSTP and SSP is due to a failure of the models to capture the unusually fast median RT of errors in the congruent condition for subjects 4, 6, and 11 (Fig. 4, left). The median RT of errors in the congruent condition is generally similar to that of correct RT (Servant et al., 2014; White et al., 2011; see also the present individual data). The unusually fast median RT observed in three datasets may either be due to a high proportion of fast guesses or to the very low rate of errors that may bias the estimation of the median RT (subject 4 had the lowest rate of errors in the congruent condition 0.8%). Fast guesses could be captured by adding across-trial variability in the starting point of the accumulation

process (White et al., 2011). However, we deliberately excluded variability parameters from our analyses to focus on the primary components of the models.

Inspection of DSTP-LCA and SSP-LCA individual fits (Fig. 4, right) reveals that the models overestimate the median RT of errors in the congruent condition more strongly and frequently compared with the SSP or DSTP because the DSTP-LCA and SSP-LCA produce slower errors than correct responses in the congruent condition, a pattern rarely observed empirically. Analysis of best-fitting parameters (Table 2) reveals leak dominance (i.e., mutual inhibition much weaker than leak; for illustrations and theoretical details about this LCA processing regime, see Tsetsos et al., 2011). On average, the best-fitting mutual inhibition parameter ( $w$ ) was small for both models, showing that they approach a race (inhibition-free) model (Bogacz et al., 2006). This point will be discussed later.

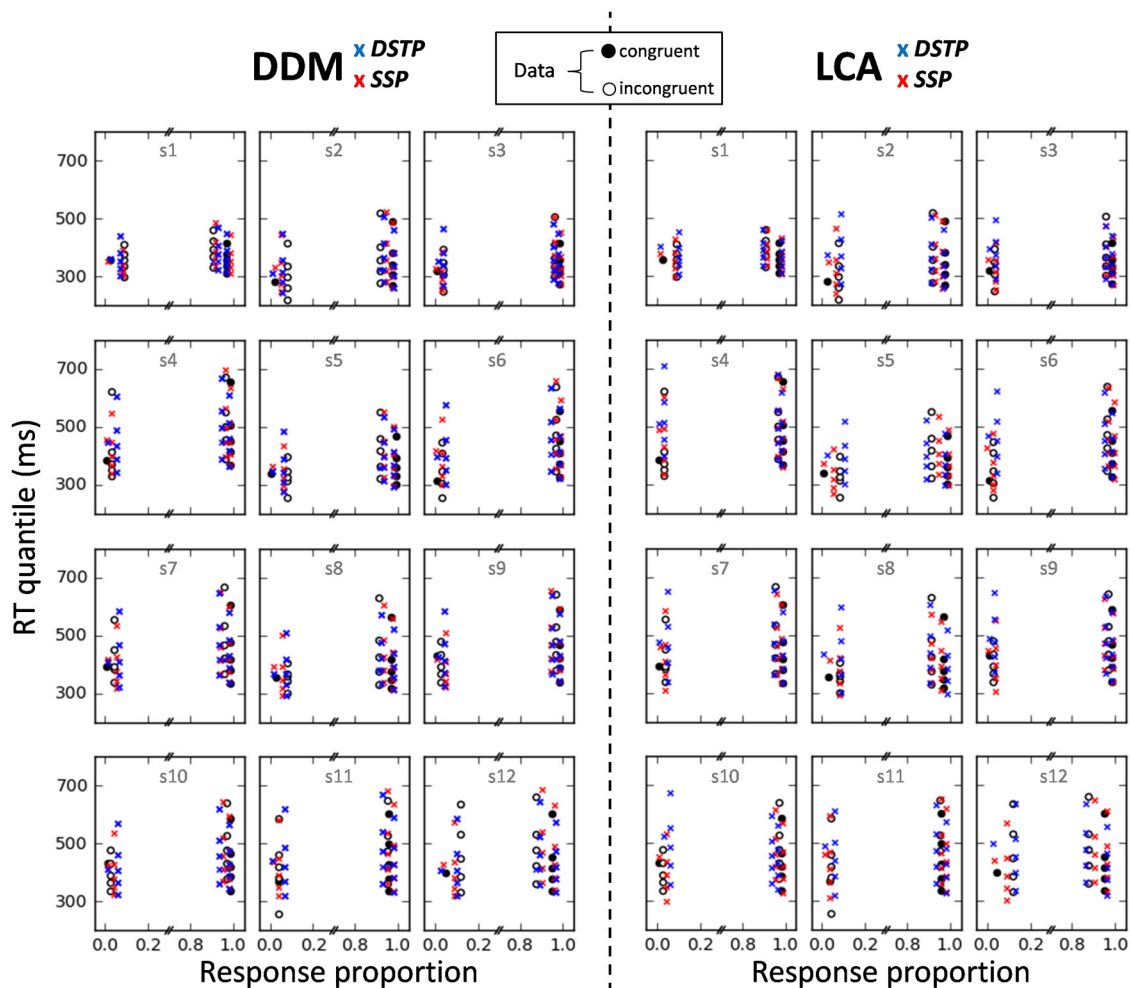
**EMG data**

The proportion of partial errors was higher in the incongruent ( $M = 26.8\%$ ) compared with the congruent ( $M = 14.4\%$ ) condition ( $F_{(1,11)} = 76.5; p < 0.001$ ; Table 3). Partial errors were slower in the incongruent ( $M = 231$  ms) compared with the

**Table 2. Best-fitting parameter values and fit statistics averaged across participants**

DSTP										
$\mu_{tar}$	$\mu_{fl}$	$a$	$c$	$Ter$	$\mu_{ss}$	$\mu_{rs2}$			$G^2$	BIC
0.128 (0.01)	0.080 (0.006)	0.149 (0.013)	0.136 (0.017)	216 (25)	0.362 (0.041)	0.915 (0.106)			79.4 (35)	130.3 (35)
SSP										
$p$	$sd_a$	$a$	$r_d$	$Ter$					$G^2$	BIC
0.356 (0.053)	2.59 (0.2)	0.117 (0.012)	0.063 (0.006)	259 (25)					83.2 (36)	119.6 (36)
DSTP-LCA										
$\mu_{tar}$	$\mu_{fl}$	$a$	$c$	$Ter$	$\mu_{ss}$	$\mu_{rs2}$	$k$	$w$	$G^2$	BIC
0.209 (0.02)	0.226 (0.047)	0.136 (0.011)	0.126 (0.009)	138 (27)	0.541 (0.041)	1.09 (0.29)	1.73 (0.97)	0.427 (0.322)	93.9 (44)	157.5 (40)
SSP-LCA										
$p$	$sd_a$	$a$	$r_d$	$Ter$			$k$	$w$	$G^2$	BIC
0.578 (0.083)	2.82 (0.412)	0.102 (0.013)	0.034 (0.005)	200 (17)			2.49 (1.38)	0.478 (0.629)	71.4 (35)	122.3 (35)

SDs across participants are shown in parentheses.  $\mu_{tar}$ , Component rate for the target;  $\mu_{fl}$ , component rate for the flankers;  $a$ , boundary separation for the response selection process;  $\mu_{ss}$ , drift rate for the target identification process;  $c$ , boundary separation for the target identification process;  $\mu_{rs2}$ , drift rate for response selection in phase 2;  $Ter$ , nondecision time;  $p$ , perceptual input;  $sd_a$ , spotlight width;  $r_d$ , spotlight shrinking rate;  $k$ , leakage;  $w$ , mutual inhibition.



**Figure 4.** Observed (points) versus predicted (crosses) QPFs for each congruency condition and participant.

congruent ( $M = 213$  ms) condition ( $F_{(1,11)} = 18.6, p < 0.005$ ), just as correction times (incongruent  $M = 149$  ms; congruent  $M = 137$  ms,  $F_{(1,11)} = 23.9, p < 0.001$ ). These findings are close to those obtained by Burle et al. (2008) with a comparable flanker task design. Those researchers reported rates of 14% and 22% for partial errors in congruent and incongruent conditions, respec-

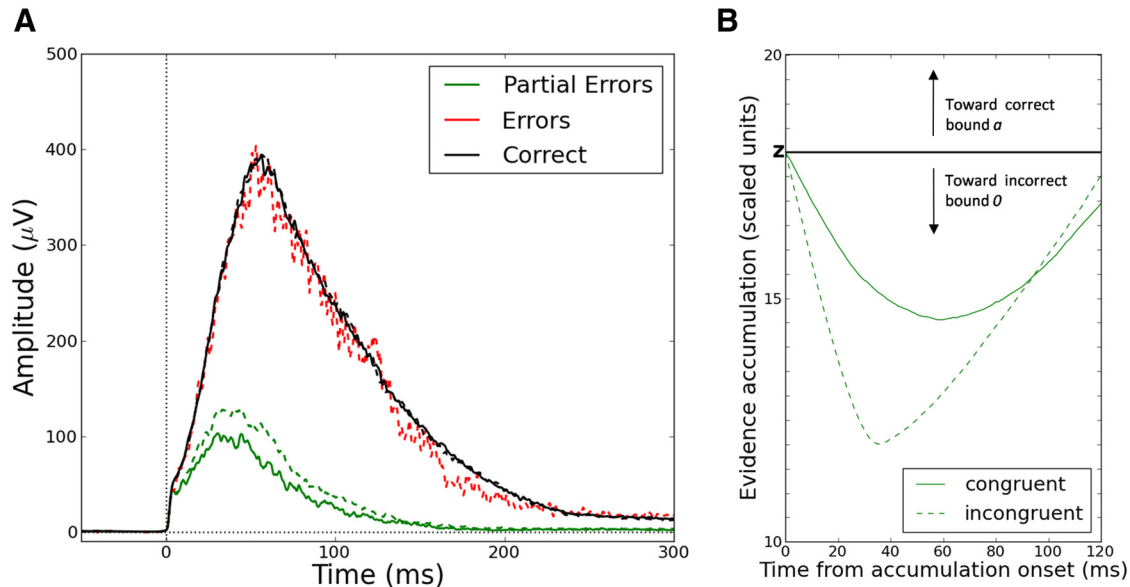
tively. A reanalysis of their data also revealed slower partial errors and correction times for incongruent than congruent conditions ( $F_{(1,9)} = 27.5, p < 0.001$  and  $F_{(1,9)} = 13.4, p < 0.005$ ).

Figure 5A displays EMG bursts of partial errors and overt responses averaged over the 12 participants. EMG surfaces were submitted to an ANOVA with congruency and EMG burst type

**Table 3. EMG data and model predictions averaged across participants**

	<i>m</i>	Partial error rate (%)		Mean latency of partial errors (ms)		Mean correction time (ms)	
		Congruent	Incongruent	Congruent	Incongruent	Congruent	Incongruent
EMG		14.4 (5.9)	26.8 (10.8)	213 (35)	231 (29)	137 (34)	149 (33)
DSTP	0.0395 (0.01)	14.6 (7.0)	26.1 (9.7)	239 (31)	248 (34)	148 (23)	160 (26)
SSP	0.0287 (0.008)	11.3 (5.1)	28.0 (10.4)	271 (34)	247 (32)	143 (27)	147 (25)
DSTP-LCA	0.0851 (0.012)	10.0 (5.7)	29.3 (11.6)	305 (39)	277 (37)	64 (13)	98 (22)
SSP-LCA	0.0686 (0.011)	12.9 (5.5)	28.3 (11.2)	317 (40)	277 (38)	53 (11)	78 (12)

Partial error latencies predicted by the models incorporate an estimate of sensory encoding time. SDs across participants are shown in parentheses. *m*, Incorrect EMG bound.



**Figure 5.** **A**, Grand averages of rectified electromyographic activities time locked to EMG onset for partial errors (green lines), correct (black), and incorrect (red) overt responses. Plain lines represent congruent trials; dashed lines represent incongruent trials. Because errors are scarce in the congruent condition, the corresponding noisy data were removed for more clarity. **B**, Averaged sampled paths for partial error trials (green lines) in each congruency condition time locked to the starting point of the accumulation process *z*. Sample paths were generated by the SSP diffusion model using best-fitting parameters averaged over participants and model framework shown in Figure 1B. Alternative models made a similar prediction (data not shown here for sake of brevity). Averaged sample paths for overt responses have a necessarily higher amplitude because they reach a decision termination bound.

(partial errors vs correct EMG bursts) as factors. Because overt errors are scarce, particularly in the congruent condition, they were removed from this analysis. The ANOVA revealed a main effect of trial type ( $F_{(1,11)} = 62.1, p < 0.001$ ). Correct EMG bursts had a much higher amplitude compared with partial errors, consistent with previous work (Rochet et al., 2014; Burle et al., 2014). The interaction between trial type and congruency was also significant ( $F_{(1,11)} = 6.7, p < 0.05$ ). Contrasts showed that the surface of partial errors was larger in the incongruent compared with the congruent condition ( $F_{(1,11)} = 9.7, p < 0.01$ ). No congruency effect was apparent on correct EMG bursts ( $F_{(1,11)} < 1$ ).

### Simulation study

A straightforward way to reconcile EMG findings of partial errors with sequential sampling models is to hypothesize two different types of bounds for the response selection process: (1) internal EMG bounds that trigger EMG activation and (2) standard bounds that terminate the decision and trigger a mechanical response. For the DSTP and SSP diffusion models, we assume EMG bounds at locations *m* (incorrect activation) and *a-m* (correct activation; Fig. 1B). For the DSTP-LCA and SSP-LCA models, we assume a single EMG bound *m* within each response accumulator (Fig. 1C). After an EMG bound is hit, evidence continues to accumulate until a decision termination bound is reached, giving the models potentiality to overcome incorrect EMG activation thanks to time-varying drift rate dynamics. Also note that there is

still residual nondesign time after the termination bound is reached. Termination bounds cannot correspond directly to a mechanical button press because motor execution would be fully determined by the decision process. However, single-cell recordings in monkeys suggest non-decision-related motor-processing latencies (e.g., Roitman and Shadlen, 2002). Therefore, our model framework assumes that both decision-related and non-decision-related motor components contribute to EMG activity.

Diffusion models produce a partial error when a sample path hits the incorrect EMG bound *m*, but finally reaches the correct decision termination bound *a* (Fig. 1B). LCA models produce a partial error when the sample path of the accumulator favoring the incorrect response hits the EMG bound *m*, but that of the competing correct accumulator reaches the first decision termination bound *a* (Fig. 1C). Coupled with the time-varying evidence accumulation principle, EMG bounds provide a simple and intuitive explanation of EMG surface findings (Fig. 5B) and may account for the rate of partial errors across congruency conditions. To examine this conjecture, the models were simulated using previously obtained best-fitting parameters. For each participant, the incorrect EMG bound *m* was fit to partial error rates by minimizing the following loss function with a SIMPLEX routine:

$$Loss = \sum_{i=1}^2 (e_i - \varepsilon_i)^2$$



Where  $e$  and  $\varepsilon$  represent observed and predicted partial error rates for each congruency condition  $i$ . It should be emphasized that the parameter  $m$  was not allowed to vary between congruency conditions. A simulation study was then conducted to analyze, for each participant, predicted partial error latencies and correction times (time between first hits of the incorrect EMG bound and the correct EMG bound). Contrary to correction times, observed and predicted partial error latencies cannot be compared directly: one would need knowledge of the duration of sensory encoding time  $Te$  that affects the partial error latencies generated by the accumulator. Although  $Te$  contributes to the nondecision time parameter  $Ter$ ,  $Ter$  also incorporates a nondecision-related motor time (MT). Two methods can thus be considered to estimate  $Te$ . The first method consists in removing, for each participant  $p$  and congruency condition  $i$ , all nondecision-related motor components from  $Ter$  as follows:

$$Te_{(p,i)} = Ter_{(p)} - (\text{observed EMG } MT_{(p,i)} - \text{predicted decision-related } MT_{(p,i)}) - \text{corticomuscular delay}$$

Where the observed EMG MT is the latency from the correct EMG activation to the mechanical response (Fig. 1A) and the predicted decision-related MT is the latency between first hits of the correct EMG bound and the correct decision termination bound. Observed EMG MT and predicted decision-related MT were computed using correct responses from both pure correct and partial error trials. We also removed from  $Ter$  a necessary corticomuscular delay for the contraction of the flexor pollicis brevis. We took the upper limit of this motor conduction time estimated at 25 ms by a previous TMS/EMG study (range 20–25 ms; Burle et al., 2002). The second method consists in adjusting  $Te$  to minimize the error between observed and predicted partial error latencies for each congruency condition and participant,  $Te$  being bounded by simple physiological constraints. The lower bound for  $Te$  was defined as the minimal response latency of neurons from the primary visual cortex ( $\sim 40$  ms; Poghosyan and Ioannides, 2007). The upper bound was defined as  $Ter$  minus the corticomuscular delay. Following the generally accepted hypothesis that flanker congruency does not affect sensory encoding processes (Kornblum et al., 1990; Ridderinkhof et al., 1995; Liu et al., 2008; Hübner et al., 2010; White et al., 2011),  $Te$  was also constrained to be fixed across congruency conditions. Because both methods yielded similar conclusions, we only report results from the first method where  $Te$  is a prediction of the models, not a fit to data.

### Simulation results

Table 3 shows best-fitting values for the incorrect EMG bound  $m$  along with predicted partial error rates/latencies and correction times averaged over participants. All models approximately captured the observed partial error rates across congruency conditions, with the best fit provided by the DSTP. However, predicted partial error latencies and correction times across congruency conditions differ as a function of processing assumptions. We will first present simulation results from the DDM and then the LCA models.

### DSTP and SSP simulation results

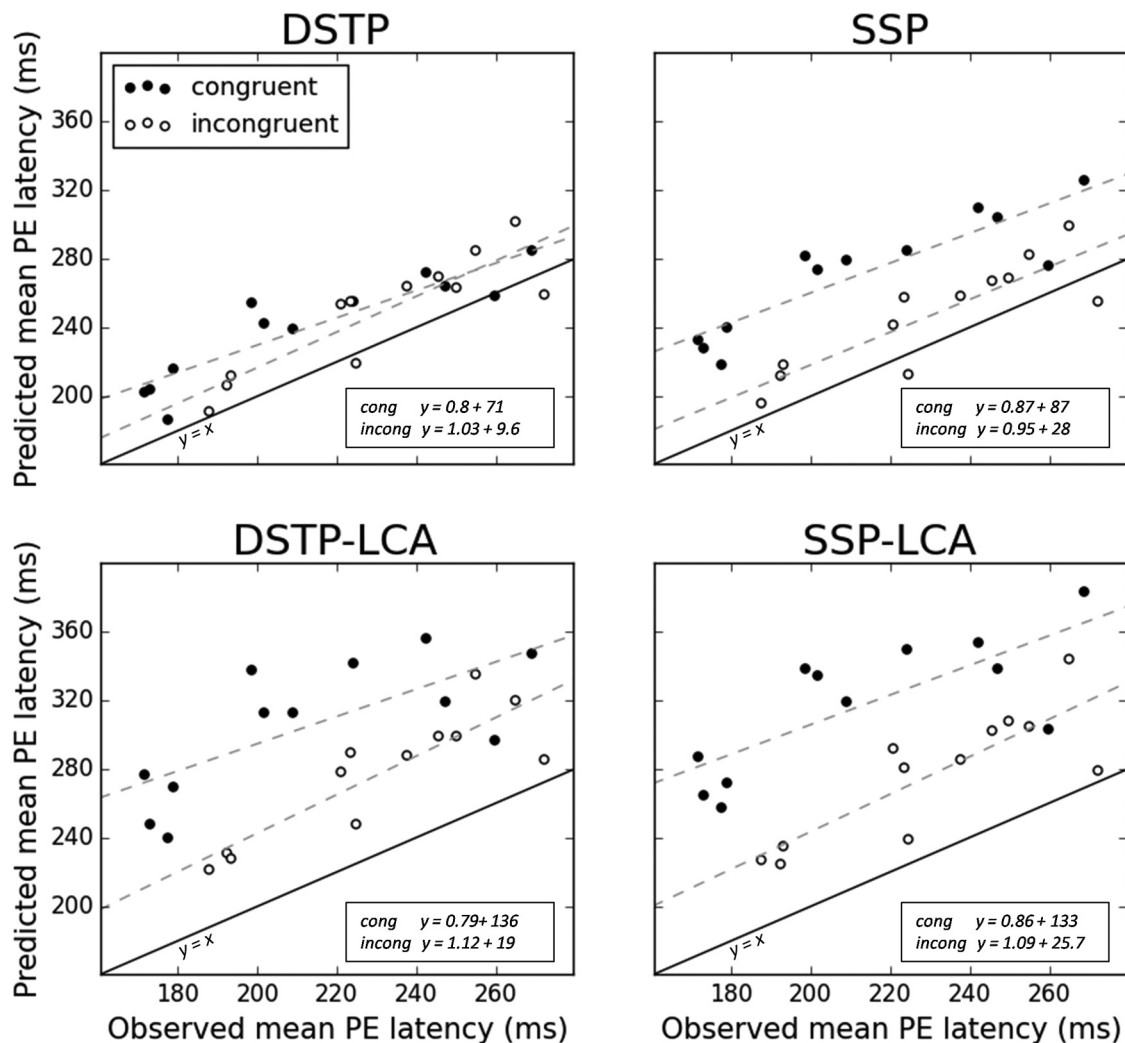
Figure 6 illustrates the relationship between observed and predicted mean partial error latencies (incorporating our estimate of  $Te$ ) for each congruency condition and participant. The intersub-

ject correlation between these two variables was very high both for congruent (DSTP:  $r = 0.9$ ,  $p < 0.001$ ; SSP:  $r = 0.88$ ,  $p < 0.001$ ) and incongruent (DSTP:  $r = 0.88$ ,  $p < 0.001$ ; SSP:  $r = 0.86$ ,  $p < 0.001$ ) conditions. Importantly, this correlation was systematically higher compared with that obtained when removing  $Te$  (DSTP: congruent  $r = 0.57$ ,  $p = 0.06$ , incongruent  $r = 0.41$ ,  $p > 0.1$ ; SSP: congruent  $r = 0.5$ ,  $p = 0.1$ , incongruent  $r = 0.4$ ,  $p > 0.1$ ; data not shown), which reassured us that our strategy for estimating  $Te$  is pertinent. The regression slopes were close to one (Fig. 6, insets), particularly for the incongruent condition in which partial error rates are higher and latencies better estimated. The mismatch between model predictions and experimental data is mainly due to a fixed offset. Mean partial error latencies are overestimated by 26 ms (congruent condition) and 17 ms (incongruent) on average for the DSTP and by 58 ms (congruent) and 16 ms (incongruent) on average for the SSP (Table 3). The more important mismatch of the SSP in the congruent condition is due to a failure of the model to capture the observed congruency effect on partial error latencies, as detailed below.

The DSTP predicted faster partial errors in the congruent compared with the incongruent condition ( $t_{(11)} = 5.6$ ,  $p < 0.001$ , paired sample  $t$  test; Fig. 7, Table 3), in agreement with observed data, whereas the SSP predicted the reverse pattern ( $t_{(11)} = -12.1$ ,  $p < 0.001$ ). These opposite predicted effects are not explained by differences in  $Te$ ; on average, we found approximately similar  $Te$  estimates across congruency conditions for each model (DSTP: congruent  $M = 154$  ms, incongruent  $M = 153$  ms; SSP: congruent  $M = 192$  ms, incongruent  $M = 194$  ms), consistent with the hypothesis that flanker congruency does not affect sensory encoding processes (Kornblum et al., 1990; Ridderinkhof et al., 1995; Liu et al., 2008; Hübner et al., 2010; White et al., 2011). The opposite model predictions are instead explained by differences in drift rate dynamics. Averaged model fits show that flanker interference is originally larger in the SSP ( $v(t) = -0.244$ ) compared with the DSTP ( $\mu_{\text{tar}} - \mu_{\text{fl}} = 0.047$ ). Moreover, the drift rate for the response selection process of the DSTP starts off strong in congruent trials ( $\mu_{\text{tar}} + \mu_{\text{fl}} = 0.208$ ) and gets 4.4 times stronger after stimulus identification ( $\mu_{\text{rs}2} = 0.915$ ). Contrary to the SSP, a partial error must occur very early, because the second phase of response selection makes it unlikely that the diffusion would dip below the incorrect EMG bound  $m$ .

Both DDM models predicted faster correction times for congruent than incongruent conditions (DSTP:  $t_{(11)} = 6.2$ ,  $p < 0.001$ ; SSP:  $t_{(11)} = 3.9$ ,  $p < 0.005$ ), in agreement with observed EMG data (Table 3). Figure 8 displays observed and predicted cumulative distribution functions of correction times averaged over participants for each congruency condition. Cumulative distribution functions were constructed by computing correction time quantiles (0.1, 0.3, 0.5, 0.7, 0.9). Both models captured fairly well the distribution of correction times across congruency conditions. It should be emphasized that the gray crosses of Figure 8 are not a fit to data, which makes the performance of diffusion models even more impressive.

Predicted decision-related MTs are smaller than observed EMG MTs (Fig. 9, compare the ordinate of data points across subplots), leaving some residual latency for nondecision-related motor components, consistent with our model framework. If predicted decision-related MTs have physiological validity, then they should correlate with observed EMG MT. We thus computed the intersubject correlation between predicted decision-related MTs and observed EMG MTs for correct responses. This correlation proved to be very high (SSP: congruent  $r = 0.87$ ,  $p < 0.001$ , incongruent  $r = 0.86$ ,  $p < 0.001$ ; DSTP: congruent  $r = 0.9$ ,

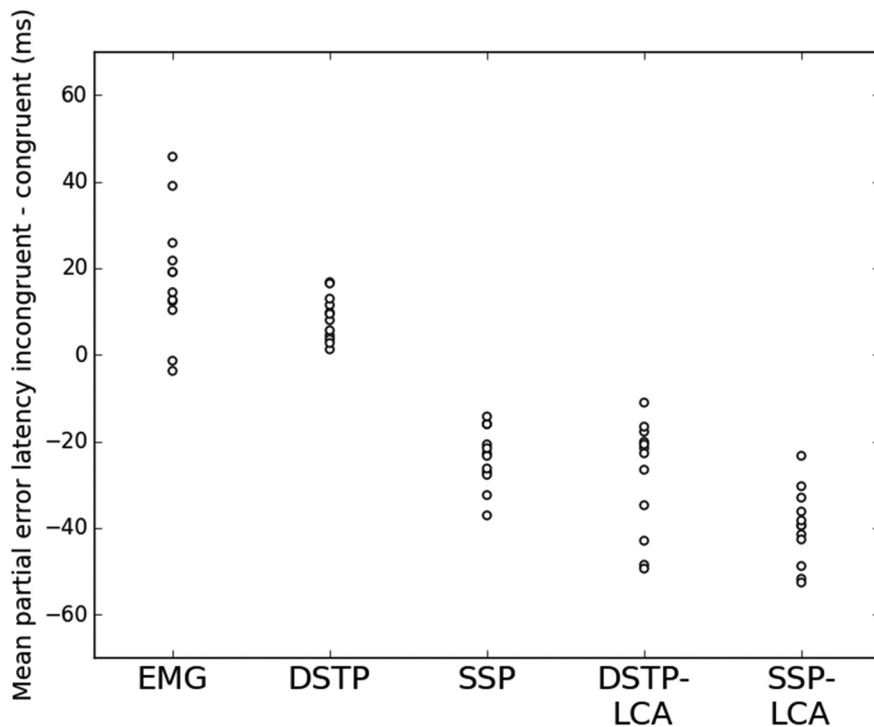


**Figure 6.** Predicted versus observed mean partial error latency (both in ms) for each participant and congruency condition. Model predictions are not a fit to data and incorporate an estimate of sensory encoding time (see text for details). Also shown are lines of best fit for each congruency condition (dashed lines, equation provided in the insets) and the ideal  $y = x$  line (plain line).

$p < 0.001$ , incongruent  $r = 0.9$ ,  $p < 0.001$ ). In addition to this relationship, the model framework makes another nontrivial prediction: when the incorrect EMG bound  $m$  increases (i.e., moves further away from the termination bounds), the rate of partial errors increases as well as the decision-related MT for correct responses. In other words, for each congruency condition, a positive correlation between the rate of partial errors and the EMG MT of correct responses is predicted. Figure 9 shows that this association holds in our data, and a high positive correlation was found both for congruent ( $r = 0.80$ ,  $p < 0.005$ ) and incongruent ( $r = 0.79$ ,  $p < 0.005$ ) conditions. Similar results were obtained by correlating partial error rates to EMG MT of correct responses from pure correct trials (congruent:  $r = 0.80$ ,  $p < 0.005$ ; incongruent:  $r = 0.81$ ,  $p < 0.005$ ) and to EMG MT of correct responses from partial error trials (congruent:  $r = 0.80$ ,  $p < 0.005$ ; incongruent:  $r = 0.79$ ,  $p < 0.005$ ) separately.

Although our extended diffusion model framework explains several aspects of behavioral and EMG flanker task data, it does not specify how EMG activity stops. We assumed that EMG activity starts when the weight of evidence for one response alternative exceeds a criterion (EMG bound). One could hypothesize that EMG activity stops when the weight of evidence steps back and returns below this criterion. This assumption appears inap-

propriate. In our simulations, we observed that sample paths often meander round EMG bounds (resulting in several hits). Taken literally, such meandering diffusion would trigger a volley of EMG bursts. However, such trials are scarce; only a small proportion of observed trials contain multiple EMG bursts (classified as “other” trials in the present study). We ran a final simulation of the models using best-fitting parameters averaged over participants to determine the percentage of partial error trials in which the sample path meander round the correct EMG bound  $a-m$  after the partial error. Those percentages were abnormally high (DSTP: congruent = 60%, incongruent = 58%; SSP: congruent = 78%; incongruent = 78%). This finding may suggest that the magnitude of diffusion noise  $s$  is too high. This parameter serves as a scaling parameter and has traditionally been fixed to 0.1 (Ratcliff and Smith, 2004), but this value does not rely on any neurophysiological principle. A lower amount of noise would make the diffusion process more deterministic, meaning that the sample path would not hover around the EMG bound. Alternatively, EMG activity may stop when the sample path reaches the opposite EMG bound. This hypothesis predicts that the end of the partial error matches the onset of the corrective EMG burst. However, results from Burle et al. (2008) suggested the existence of a gap between the two events. In the current data, we detected the end



**Figure 7.** Magnitude (in ms) of observed and predicted congruency effect on partial error latencies for each participant. Model predictions incorporate an estimate of sensory encoding time.

of each observed partial error by visual inspection and analyzed the cumulative distribution function of the delta difference between the corrective EMG burst onset latency and the end of the partial error. Figure 10 shows that delta is always positive, even for the lowest quantile, refuting the matching hypothesis.

**DSTP-LCA and SSP-LCA simulation results**

The intersubject correlation between observed and predicted mean partial error latencies (incorporating our estimate of  $T_e$ ) was high for each LCA model and congruency condition (DSTP-LCA: congruent  $r = 0.71, p < 0.01$ , incongruent  $r = 0.87, p < 0.001$ ; SSP-LCA: congruent  $r = 0.76, p < 0.005$ , incongruent  $r = 0.83, p < 0.001$ ), although the correlation coefficient in the congruent condition was smaller compared with diffusion models (Fig. 6). Correlations were systematically higher than those obtained when removing  $T_e$  (DSTP-LCA: congruent  $r = 0.38, p > 0.1$ , incongruent  $r = 0.29, p > 1$ ; SSP-LCA: congruent  $r = 0.53, p = 0.08$ , incongruent  $r = 0.59, p < 0.05$ ).

Both models strongly overestimated partial error latencies in the congruent condition (DSTP-LCA: magnitude of overestimation congruent  $M = 92$  ms, incongruent  $M = 46$  ms; SSP-LCA: congruent  $M = 104$  ms, incongruent  $M = 46$  ms) and thus predicted faster partial errors in the incongruent compared with the congruent condition ( $t_{(11)} = -7.4, p < 0.001$  and  $t_{(11)} = -13.5, p < 0.001$  for the DSTP-LCA and SSP-LCA respectively; Fig. 7, Table 3), opposite to empirical findings. Estimated  $T_e$ s were approximately similar across congruency conditions for the SSP-LCA (congruent:  $M = 138$  ms; incongruent:  $M = 139$  ms), but not for the DSTP-LCA (congruent:  $M = 84$  ms; incongruent  $M = 69$  ms). In addition to the congruency effect on  $T_e$ , notice that the incorrect response accumulator of the DSTP-LCA also generates faster partial errors in the incongruent ( $M = 208$  ms) compared with the congruent condition ( $M = 221$  ms). Although this result appears at odds with the DSTP diffusion model, the architecture

and drift rate dynamics of the two models are different. In particular, when a correct target is identified in the congruent condition, the drift rate of the DSTP-LCA’s incorrect response accumulator drops at 0 (and not  $-\mu_{rs2}$ ). The DSTP-LCA can thus generate slow partial errors in the congruent condition, contrary to the diffusion model version.

Analysis of LCA model dynamics revealed another important problem. In a substantial number of partial error trials, the sample path of the accumulator favoring the incorrect response hit the EMG bound, whereas the sample path of the correct accumulator had already engaged correct EMG activity and was located between  $m$  and  $a$ . This phenomenon was more frequent in congruent (DSTP-LCA: 42%; SSP-LCA: 42%) than in incongruent (DSTP-LCA: 21%; SSP-LCA: 22%) trials. Trials with overlapping correct and incorrect EMG bursts are rare in the observed data (Fig. 10), particularly when the incorrect EMG burst starts after the correct one. In this latter case (classified as “other” trials), the correction time would be negative, which is meaningless. We thus excluded such trials from our correction time analysis.

Even in this favorable case, the DSTP-LCA and SSP-LCA strongly underestimated correction times (Fig. 8, Table 3). These failures of the LCA models suggest that the coactivation of the two competing accumulators is problematic. Response coactivation cannot occur in the DDM framework because evidence for one response alternative is evidence against the other alternative. The only way in the LCA to reduce coactivation is to increase the mutual inhibition parameter  $w$ . This contrasts with the best fits to the behavioral data, which required a low amount of mutual inhibition (Table 2). For thoroughness, we simulated the LCA models with high mutual inhibition ( $w = 6$ ) to determine whether they could capture the behavioral and EMG data. At the EMG level, the models predicted slower correction times and a reduced proportion of abnormal partial error trials. At the behavioral level, however, they overestimated accuracy and the skew of RT distributions for correct responses. Therefore, it appears that the LCA models cannot simultaneously account for the behavioral and EMG data without drastically changing the level of mutual inhibition. In contrast, the DDMs, particularly DSTP, accounted for both behavioral and EMG data with the same assumption of perfect inhibition.

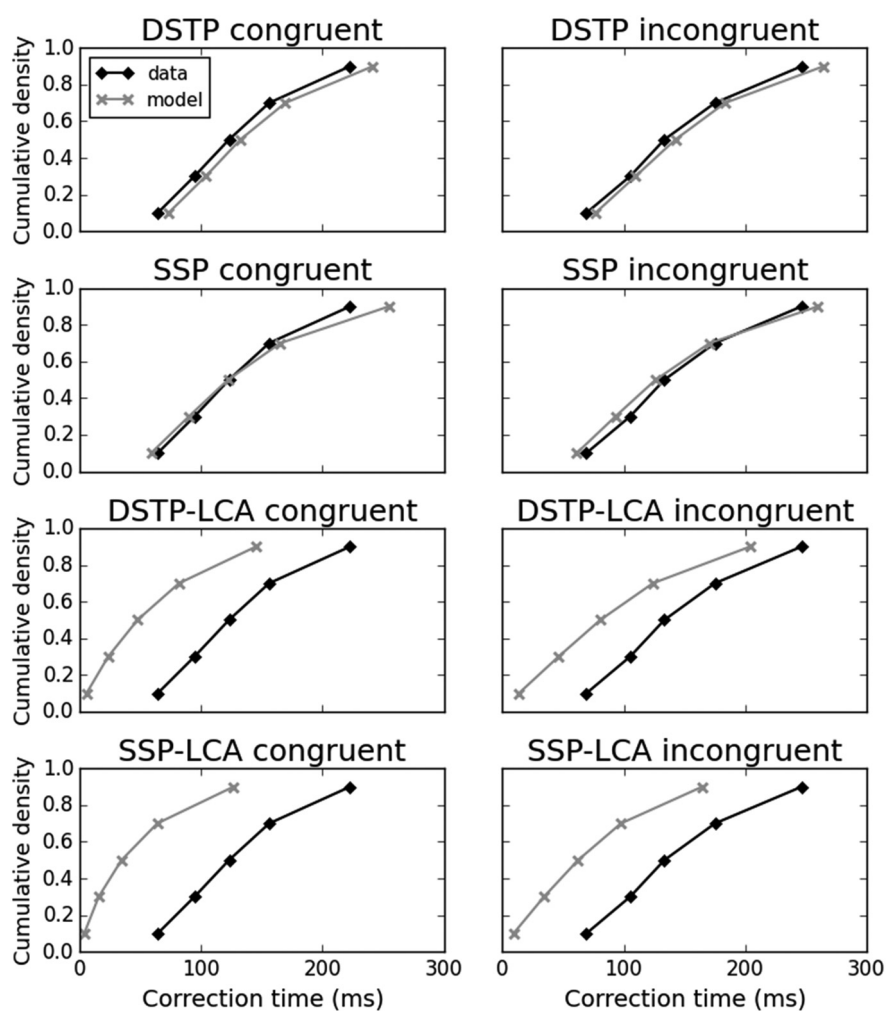
Beyond these important failures, we found some similarities between LCA and DDM model performance. Predicted decision-related MTs were smaller than observed EMG MTs (Fig. 9), and the two variables were strongly correlated (DSTP-LCA: congruent  $r = 0.91, p < 0.001$ , incongruent  $r = 0.82, p < 0.005$ ; SSP-LCA: congruent  $r = 0.91, p < 0.001$ , incongruent  $r = 0.9, p < 0.001$ ). The LCA models also predict a positive correlation between the rate of partial errors and the EMG MT of correct responses for each congruency condition (Fig. 9). Finally, we found that sample paths of the correct response accumulator often hover around the EMG bound after a partial error (DSTP-LCA: congruent = 40%, incongruent = 48%; SSP-LCA: congruent = 55%; incongruent = 67% of partial error trials). Because both the

LCA and DDM models were simulated with  $s = 0.1$ , this result further supports the hypothesis that the magnitude of noise is too high.

## Discussion

Most decisions that we make build upon multiple streams of sensory evidence and control mechanisms are needed to filter out irrelevant information. The DDM has recently been extended to account for decisions about relevance (Hübner et al., 2010; White et al., 2011). Although this new generation of models incorporates attention filters that weight sensory evidence in a flexible and goal-directed way, it preserves the longstanding hypothesis that motor execution occurs only once a decision termination bound is reached. At face value, the mere presence of EMG partial errors during the decision process (Coles et al., 1985; Burle et al., 2014) seems to challenge this view. Consistent with this, we found a flanker congruency effect on partial error EMG surfaces, suggesting that part of motor activity is underpinned by the decision process. We thus assumed that the brain engages motor activity when the weight of evidence for one response alternative exceeds a first criterion (EMG bound). Importantly, evidence continues to accumulate until a standard decision termination bound is reached, offering the potentiality to overcome incorrect EMG activation thanks to time-varying drift rate dynamics. Under this assumption, a DDM implementing a discrete improvement of attentional selectivity (DSTP) captured the rate, EMG surface, and latency of partial errors across congruency conditions along with the speed of the correction process. The model also predicted a positive correlation between partial error rates and EMG MTs, which was empirically verified, supporting the hypothesis that part of EMG activity reflects up-to-date information about the decision.

Within the theoretical framework of a standard DDM, Kiani and Shadlen (2009) have recently demonstrated that a confidence signal is encoded by the same neurons that represent the decision variable in the parietal cortex. Confidence is defined as the log odds probability favoring one alternative over the other and depends upon accumulated evidence (see Fig. 4B in Kiani and Shadlen, 2009). Its main properties are that log odds correct decreases when decision time increases and accumulated evidence for the incorrect alternative increases. We may speculate that the brain engages motor activity in an adaptive way when the accumulated evidence reaches a sufficiently high degree of confidence. In case of partial errors, evidence accumulation would rapidly drift toward the incorrect decision bound, resulting in high confidence for the incorrect response. If the weight of evidence starts to favor the correct response (after attentional selection), then the confidence signal would drop dramatically, leaving space for correction. Our constant EMG bounds may be a simplified realization of this idea. However, it is unclear how

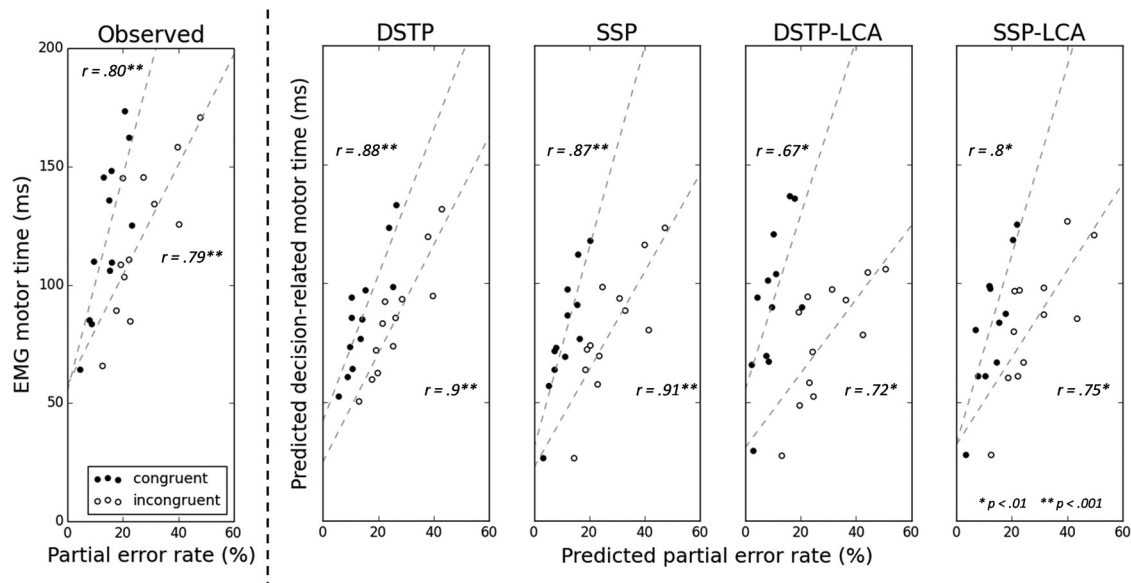


**Figure 8.** Cumulative distribution functions of observed (diamonds) and predicted (crosses) correction times (in ms) for each congruency condition averaged over the 12 participants. Predicted correction times are not a fit to data.

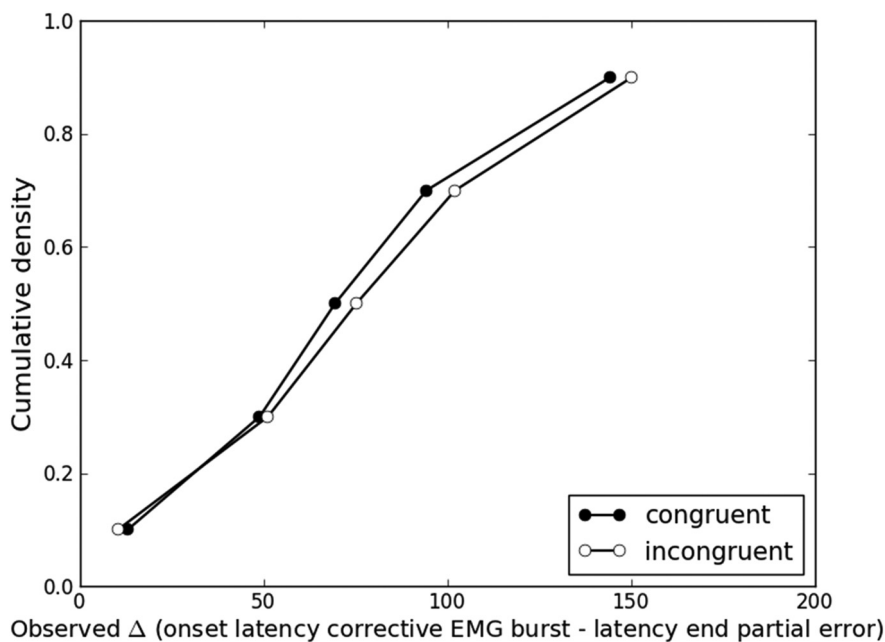
EMG bounds incorporated into a single-model accumulator map onto activities of numerous accumulator neurons that encode confidence signals in the parietal cortex (Schall, 2004). The *e pluribus unum* model developed by Zandbelt et al. (2014) sheds light on this issue. The model demonstrates that ensembles of numerous and redundant accumulator neurons can generate a RT distribution similar to that predicted by a single accumulator, provided that accumulation rates are moderately correlated and RT is not determined by the lowest and highest accumulation rates. Decision-bound invariance across trials also arises from the accumulation neural network dynamics under similar conditions. Therefore, the use of a single-model accumulator coupled with our assumption of EMG and decision-bound invariance are pertinent to model the present behavioral and EMG data if these broad and reasonable constraints also hold with time-varying accumulation rates.

An alternative formalism is the change-of-mind diffusion model proposed by Resulaj et al. (2009). According to this view, partial errors would reflect an initial decision that is subsequently revised. The model assumes that evidence accumulation carries on in the postdecision period. The initial decision is revised if a “change-of-mind bound” is reached within a time period or reaffirmed otherwise. The model builds upon a time-constant diffusion process and was not designed to account for decisions





**Figure 9.** Left, Observed EMG MT (in ms) for correct trials versus observed partial error rate for each congruency condition and participant. Also shown are lines of best fit (dashed lines) and Pearson's  $r$  coefficient correlations. Right, Predicted decision-related MT for correct trials (in ms) versus predicted partial error rate from each model, congruency condition, and participant.



**Figure 10.** Cumulative distribution functions of the delta latency difference (in ms) between the corrective EMG burst and the end of the partial error for each congruency condition averaged over the 12 participants.

based on multiple streams of sensory evidence. In addition, it was meant to explain overt changes of mind in decision making revealed by hand trajectories and did not make specific hypotheses about covert EMG activity. Apart from the change-of-mind extension, the framework preserves standard diffusion model assumptions and implicitly assumes that motor execution occurs once a decision termination bound is reached. Therefore, it is unclear whether it can explain the congruency effect on partial error EMG surfaces and the strong positive correlation between partial error rates and EMG MTs. In addition, it has been shown recently that partial errors are consciously detected in only 30% of cases (Rochet et al., 2014). It remains to be determined whether a commitment to a choice can occur without conscious

access (see Shadlen and Kiani, 2013, for a discussion about the links between evidence accumulation and consciousness). Further work is required to determine whether a change-of-mind model provides a better explanation of EMG empirical findings than our EMG-bound model.

By linking EMG activity to sensory evidence accumulation, our study introduces a new methodology to test latent assumptions of formal decision-making models. Partial errors provide an intermediate measure of evidence accumulation at the single trial level and appear useful to constrain model dynamics. We put into test two extended DDMs (DSTP and SSP) that strongly mimic each other on behavioral grounds despite qualitatively different processing assumptions (Hübner et al., 2010; White et al., 2011). These models made opposite predictions with regard to the direction of the flanker congruency effect on partial error latencies. Further analyses suggested that the diffusion noise, a scaling parameter traditionally fixed at 0.1 (Ratcliff and Smith, 2004), may be too high. We compared these DDMs with another sequential sampling model class (LCA) extended with similar attentional mechanisms. Interestingly, one of these extended LCA models (SSP-LCA) captured the behavioral data equally well with a very low amount of mutual inhibition between competing accumulators, approaching a race (inhibition-free) model (Bogacz et al., 2006). However, the model generated abnormal EMG patterns and strongly underestimated the latency of the partial error correction process, suggesting that a high degree of mutual inhibition between competing accumulators is necessary to explain the EMG data, in contradiction with the optimal fitting of behavioral data. Finally, we observed that all tested models systematically

overestimate partial error latencies across participants, with the smallest overestimation ( $\sim 20$  ms on average) provided by the DSTP. This slight overestimation is unlikely to be due to an underestimation of the corticomuscular delay, given that we took the upper known limit of the motor conduction time (Burle et al., 2002). Rather, it may be due to another residual processing stage not related to sensory encoding or motor execution (Gold and Shadlen, 2007) or to a problem in decision-making dynamics. These results encourage the use of EMG to better constrain sequential sampling models.

An important finding arising from our approach is that part of EMG activity is determined by the decision process. Beyond sequential sampling models, this finding challenges traditional continuous flow models of information processing. For example, McClelland's (1979) cascade model framework assumes response execution to be "a discrete event that adds the duration of a single discrete stage to the time between the presentation of the stimulus and the registration of the overt response" (p. 291). Contrary to this view, our results suggest a continuity between decision making and response engagement that necessarily implies a representation of the decision variable in the cortical motor areas (Cisek, 2006). Electrophysiological studies in monkeys have revealed that decision formation and motor preparation share similar neural networks (Gold and Shadlen, 2007). For example, when monkeys have to decide the net direction of random dot motion and communicate their decision by means of a saccade, neurons in the frontal eye field represent the accumulated motion evidence (Gold and Shadlen, 2000). Similar findings have been reported in humans (Heekeren et al., 2008; Donner et al., 2009; O'Connell et al., 2012). In particular, a convergence of techniques (electroencephalography, transcranial magnetic stimulation) in between-hand two-choice RT demonstrate that the developing activation of the contralateral primary motor cortex (M1) involved in the required response is accompanied by a developing inhibition over the ipsilateral M1 (Burle et al., 2004). Whether these activities reflect the accumulated weight of sensory evidence for each response alternative requires more investigation.

This work also represents an advance in the horizontal integration of processes involved in simple decision making through the use of cognitive modeling. The standard DDM focuses only on the decision process and does not account for where the evidence comes from (encoding and task-specific processing) nor how the response was executed. The SSP and DSTP models advanced upon this framework by specifying how perceptual encoding and attentional control drive the time-varying decision evidence that is fed into the DDM framework. Finally, the present work extends these models to specify how the evolving decision evidence relates to activation of the motor system to produce the response. The final result is a model that links together different processes involved in translating the stimulus into a response and successfully accounts for behavioral and neurophysiological data from an array of stimulus and decision manipulations (Hübner et al., 2010; White et al., 2011).

## Notes

Supplemental material for this article is available at [http://sites.univ-provence.fr/lnc/supplementary\\_material\\_Servant\\_et\\_al.pdf](http://sites.univ-provence.fr/lnc/supplementary_material_Servant_et_al.pdf). This material has not been peer reviewed.

## References

Bogacz R, Brown E, Moehlis J, Holmes P, Cohen JD (2006) The physics of optimal decision making: a formal analysis of models of performance in two-alternative forced-choice tasks. *Psychol Rev* 113:700–765. [CrossRef Medline](#)

- Broadbent DE (1958) Perception and communication. London: Pergamon.
- Burle B, Bonnet M, Vidal F, Possamaï CA, Hasbroucq T (2002) A transcranial magnetic stimulation study of information processing in the motor cortex: relationship between the silent period and the reaction time delay. *Psychophysiology* 39:207–217. [CrossRef Medline](#)
- Burle B, Vidal F, Tandonnet C, Hasbroucq T (2004) Physiological evidence for response inhibition in choice reaction time tasks. *Brain Cogn* 56:153–164. [CrossRef Medline](#)
- Burle B, Roger C, Allain S, Vidal F, Hasbroucq T (2008) Error negativity does not reflect conflict: a reappraisal of conflict monitoring and anterior cingulate cortex activity. *J Cogn Neurosci* 20:1637–1655. [CrossRef Medline](#)
- Burle B, Spieser L, Servant M, Hasbroucq T (2014) Distributional reaction time properties in the Eriksen task: marked differences or hidden similarities with the Simon task? *Psychon Bull Rev* 21:1003–1010. [CrossRef Medline](#)
- Cisek P (2006) Integrated neural processes for defining potential actions and deciding between them: a computational model. *J Neurosci* 26:9761–9770. [CrossRef Medline](#)
- Coles MG, Gratton G, Bashore TR, Eriksen CW, Donchin E (1985) A psychophysiological investigation of the continuous flow model of human information processing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 11:529–553. [CrossRef Medline](#)
- Deutsch JA, Deutsch D (1963) Attention: some theoretical considerations. *Psychol Rev* 70:80–90. [CrossRef Medline](#)
- Donner TH, Siegel M, Fries P, Engel AK (2009) Buildup of choice-predictive activity in human motor cortex during perceptual decision making. *Curr Biol* 19:1581–1585. [CrossRef Medline](#)
- Eriksen BA, Eriksen CW (1974) Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception & Psychophysics* 16:143–149. [CrossRef](#)
- Eriksen CW, St James JD (1986) Visual attention within and around the field of focal attention: a zoom lens model. *Percept Psychophys* 40:225–240. [CrossRef Medline](#)
- Forstmann BU, Wagenmakers EJ, Eichele T, Brown S, Serences JT (2011) Reciprocal relations between cognitive neuroscience and formal cognitive models: opposites attract? *Trends Cogn Sci* 15:272–279. [CrossRef Medline](#)
- Gold JI, Shadlen MN (2000) Representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *Nature* 404:390–394. [CrossRef Medline](#)
- Gold JI, Shadlen MN (2007) The neural basis of decision making. *Annu Rev Neurosci* 30:535–574. [CrossRef Medline](#)
- Gratton G, Coles MG, Sirevaag EJ, Eriksen CW, Donchin E (1988) Pre- and poststimulus activation of response channels: a psychophysiological analysis. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 14:331–344. [CrossRef Medline](#)
- Heekeren HR, Marrett S, Ungerleider LG (2008) The neural systems that mediate human perceptual decision making. *Nat Rev Neurosci* 9:467–479. [CrossRef Medline](#)
- Heitz RP, Schall JD (2012) Neural mechanisms of speed-accuracy tradeoff. *Neuron* 76:616–628. [CrossRef Medline](#)
- Hübner R, Töbel L (2012) Does attentional selectivity in the Flanker Task improve discretely or gradually? *Front Psychol* 3:434. [CrossRef Medline](#)
- Hübner R, Steinhauser M, Lehle C (2010) A dual-stage two-phase model of selective attention. *Psychol Rev* 117:759–784. [CrossRef Medline](#)
- Kiani R, Shadlen MN (2009) Representation of confidence associated with a decision by neurons in the parietal cortex. *Science* 324:759–764. [CrossRef Medline](#)
- Kornblum S, Hasbroucq T, Osman A (1990) Dimensional overlap: cognitive basis for stimulus-response compatibility—a model and taxonomy. *Psychol Rev* 97:253–270. [CrossRef Medline](#)
- Liu YS, Holmes P, Cohen JD (2008) A neural network model of the Eriksen task: reduction, analysis, and data fitting. *Neural Comput* 20:345–373. [CrossRef Medline](#)
- McClelland J (1979) On the time relations between of mental processes: an examination of systems of processes in cascade. *Psychol Rev* 86:287–330. [CrossRef](#)
- Meyer DE, Osman AM, Irwin DE, Yantis S (1988) Modern mental chronometry. *Biol Psychol* 26:3–67. [CrossRef Medline](#)
- Nelder JA, Mead R (1965) A simplex method for function minimization. *Comput J* 7:308–313. [CrossRef](#)
- O'Connell RG, Dockree PM, Kelly SP (2012) A supramodal accumulation-

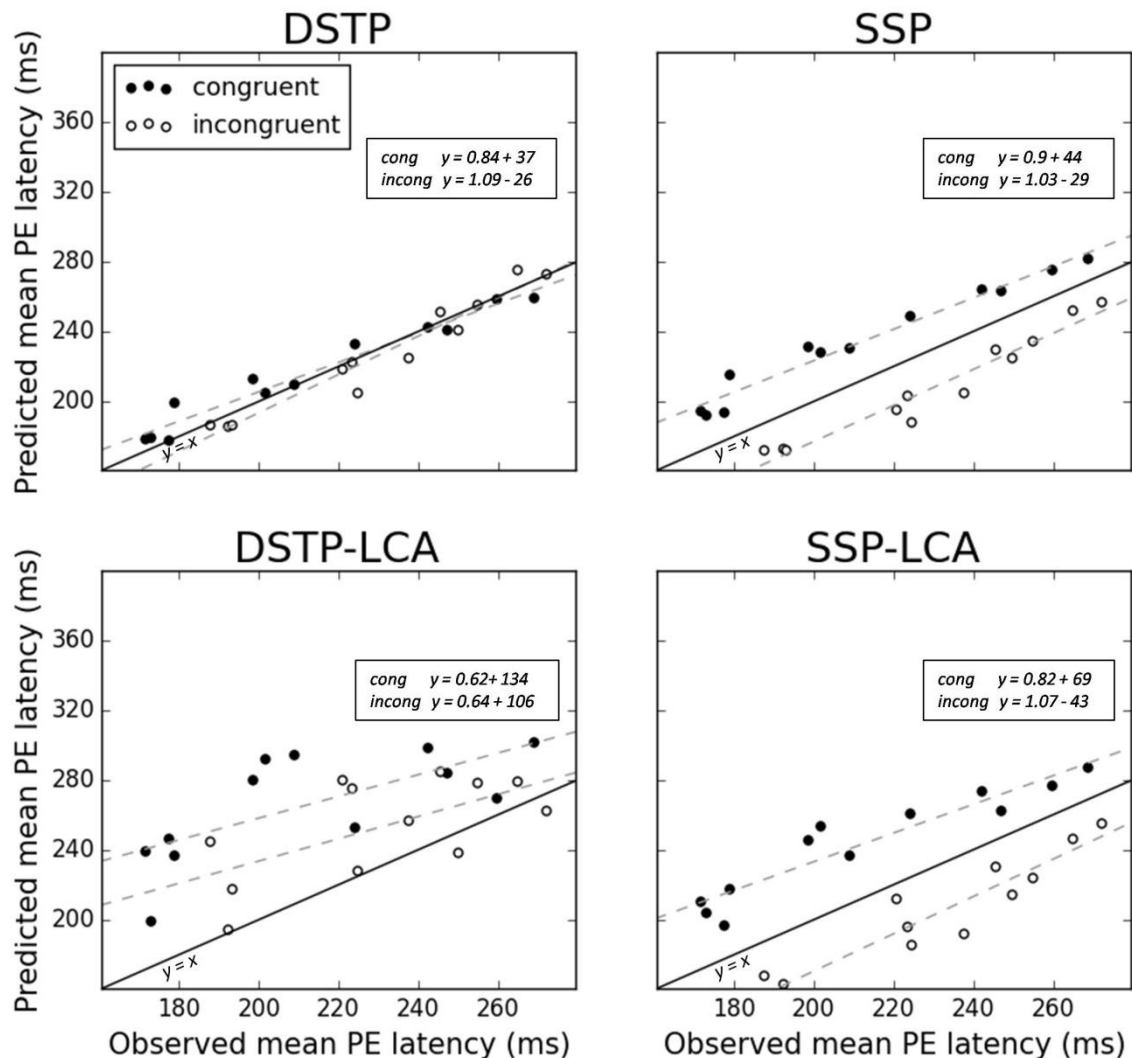
- to-bound signal that determines perceptual decisions in humans. *Nat Neurosci* 15:1729–1735. [CrossRef Medline](#)
- Peirce JW (2007) PsychoPy—Psychophysics software in Python. *J Neurosci Methods* 162:8–13. [CrossRef Medline](#)
- Poghosyan V, Ioannides AA (2007) Precise mapping of early visual responses in space and time. *Neuroimage* 35:759–770. [CrossRef Medline](#)
- Purcell BA, Heitz RP, Cohen JY, Schall JD, Logan GD, Palmeri TJ (2010) Neurally constrained modeling of perceptual decision making. *Psychol Rev* 117:1113–1143. [CrossRef Medline](#)
- Purcell BA, Schall JD, Logan GD, Palmeri TJ (2012) From salience to saccades: multiple-alternative gated stochastic accumulator model of visual search. *J Neurosci* 32:3433–3446. [CrossRef Medline](#)
- Ratcliff R (1978) A theory of memory retrieval. *Psychol Rev* 85:59–108. [CrossRef](#)
- Ratcliff R, McKoon G (2008) The diffusion decision model: theory and data for two-choice decision tasks. *Neural Comput* 20:873–922. [CrossRef Medline](#)
- Ratcliff R, Smith PL (2004) A comparison of sequential sampling models for two-choice reaction time. *Psychol Rev* 111:333–367. [CrossRef Medline](#)
- Ratcliff R, Hasegawa YT, Hasegawa RP, Smith PL, Segraves MA (2007) Dual diffusion model for single-cell recording data from the superior colliculus in a brightness-discrimination task. *J Neurophysiol* 97:1756–1774. [Medline](#)
- Ratcliff R, Philiastides MG, Sajda P (2009) Quality of evidence for perceptual decision making is indexed by trial-to-trial variability of the EEG. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106:6539–6544. [CrossRef Medline](#)
- Resulaj A, Kiani R, Wolpert DM, Shadlen MN (2009) Changes of mind in decision-making. *Nature* 461:263–266. [CrossRef Medline](#)
- Ridderinkhof KR, van der Molen MW, Bashore TR (1995) Limits on the application of additive factors logic: violations of stage robustness suggest a dual-process architecture to explain flanker effects on target processing. *Acta Psychologica* 90:29–48. [CrossRef](#)
- Rochet N, Spieser L, Casini L, Hasbroucq T, Burle B (2014) Detecting and correcting partial errors: Evidence for efficient control without conscious access. *Cogn Affect Behav Neurosci* 14:970–982. [CrossRef Medline](#)
- Roitman JD, Shadlen MN (2002) Response of neurons in the lateral intraparietal area during a combined visual discrimination reaction time task. *J Neurosci* 22:9475–9489. [Medline](#)
- Sadja P, Philiastides MG, Heekeren H, Ratcliff R (2011) Linking neuronal variability to perceptual decision making via neuroimaging. In: *The dynamic brain: an exploration of neuronal variability and its functional significance* (Ding M, Glanzman DL, eds), pp 214–232. New York: OUP.
- Schall JD (2004) On building a bridge between brain and behavior. *Annu Rev Psychol* 55:23–50. [CrossRef Medline](#)
- Schurger A, Sitt JD, Dehaene S (2012) An accumulator model for spontaneous neural activity prior to self-initiated movement. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109:E2904–E2913. [CrossRef Medline](#)
- Schwarz G (1978) Estimating the dimension of a model. *Ann Stat* 6:461–464. [CrossRef](#)
- Servant M, Montagnini A, Burle B (2014) Conflict tasks and the diffusion framework: Insight in model constraints based on psychological laws. *Cogn Psychol* 72:162–195. [CrossRef Medline](#)
- Shadlen MN, Kiani R (2013) Decision making as a window on cognition. *Neuron* 80:791–806. [CrossRef Medline](#)
- Stauder G, Flachenecker C, Daumer M, Wolf W (2001) Onset detection in surface electromyographic signals: a systematic comparison of methods. *EURASIP J Adv Sig Pr* 2:67–81.
- Storn R, Price K (1997) Differential evolution: a simple and efficient heuristic for global optimization over continuous spaces. *Journal of Global Optimization* 11:341–359. [CrossRef](#)
- Tsetsos K, Usher M, McClelland JL (2011) Testing multi-alternative decision models with non-stationary evidence. *Front Neurosci* 5:63. [Medline](#)
- Usher M, McClelland JL (2001) The time course of perceptual choice: the leaky, competing accumulator model. *Psychol Rev* 108:550–592. [CrossRef Medline](#)
- Van Boxtel GJ, Geraats LH, Van den Berg-Lenssen MM, Brunia CH (1993) Detection of EMG onset in ERP research. *Psychophysiology* 30:405–412. [CrossRef Medline](#)
- van Maanen L, Brown SD, Eichele T, Wagenmakers EJ, Ho T, Serences J, Forstmann BU (2011) Neural correlates of trial-to-trial fluctuations in response caution. *J Neurosci* 31:17488–17495. [CrossRef Medline](#)
- White CN, Brown S, Ratcliff R (2012) A test of Bayesian observer models of processing in the Eriksen flanker task. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 38:489–497. [Medline](#)
- White CN, Ratcliff R, Starns JJ (2011) Diffusion models of the flanker task: discrete versus gradual attentional selection. *Cogn Psychol* 63:210–238. [CrossRef Medline](#)
- White CN, Mumford JA, Poldrack RA (2012) Perceptual criteria in the human brain. *J Neurosci* 32:16716–16724. [CrossRef Medline](#)
- Winer BJ (1971) *Statistical principles in experimental design: design and analysis of factorial experiments*. New York: McGraw-Hill.
- Zandbelt B, Purcell BA, Palmeri TJ, Logan GD, Schall JD (2014) Response times from ensembles of accumulators. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111:2848–2853. [CrossRef Medline](#)

# Supplementary material

## Using covert response activation to test latent assumptions of formal decision-making models in humans

Servant, White, Montagnini & Burle

### I-Fits of sensory encoding latencies $T_e$



Relationship between observed and predicted mean partial error latencies for each congruency condition and participant. Model predictions incorporate an estimate of sensory encoding  $T_e$  adjusted to minimize the error between observed and predicted partial error latencies for each



congruency condition and participant. The lower bound on  $Te$  was defined as the minimal response latency of neurons from the primary visual cortex V1 (~40 ms; e.g., Poghosyan & Ioannides, 2007). The upper bound was defined as  $Ter$  minus a corticomuscular delay for the contraction of the *flexor pollicis brevis*, estimated at ~25 ms by a previous TMS/EMG study (Burle et al., 2002). The plot clearly shows that the best adjustment is provided by the DSTP (the deviation of each data point from the ideal  $y = x$  line (plain line) is small). The SSP and LCA models fail to capture observed partial error latencies because they predict the opposite congruency effect compared to that observed empirically. The DSTP-LCA has the additional problem that partial error latencies generated by the response accumulators (without  $Te$ ) are too slow. Best-fitting  $Te$  values reveal that  $Te = 40$  ms (lower physiological bound) for all but one participant while the model still overestimates partial error latencies.

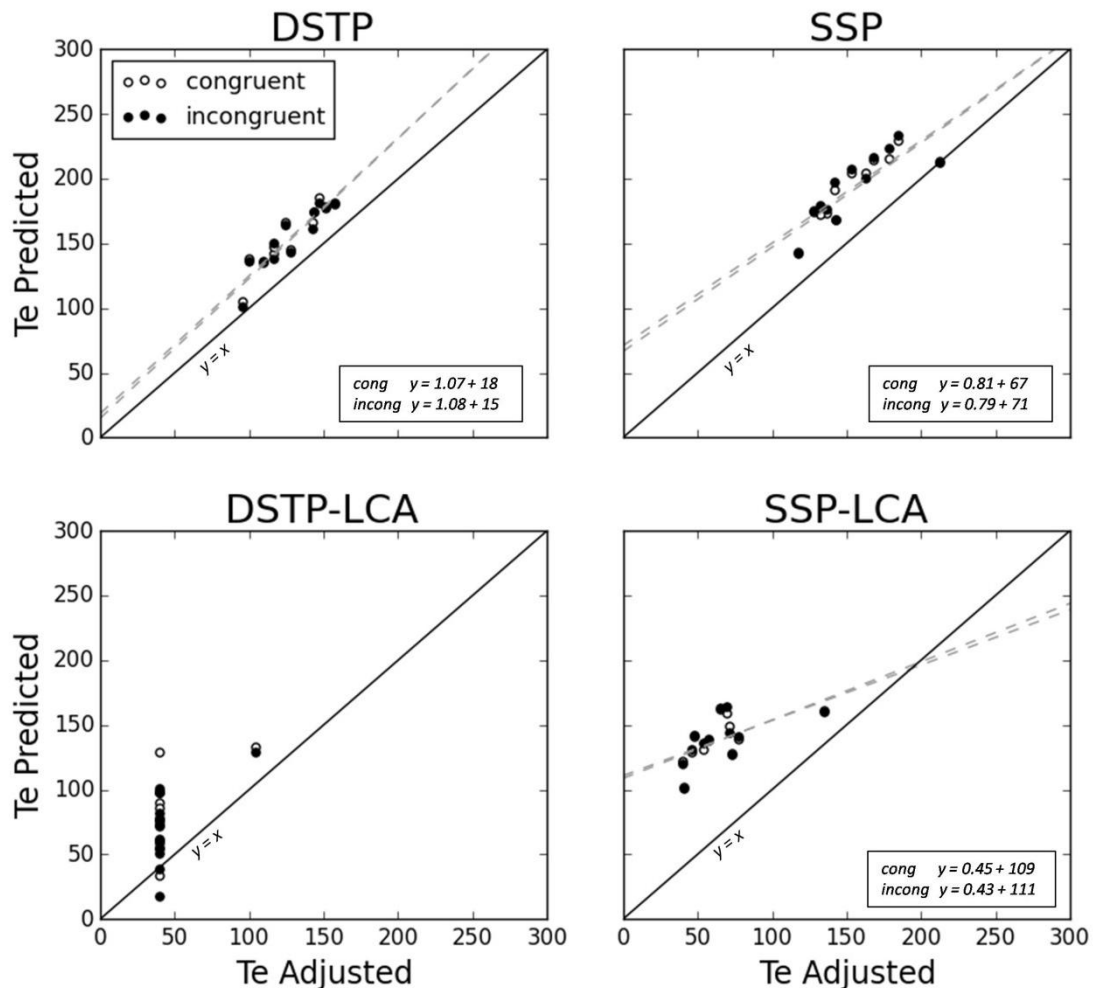
The inter-subject correlation between observed and predicted mean partial error latencies was very high, excepted for the DSTP-LCA (DSTP: congruent  $r = .98$ ,  $p < .001$ , incongruent  $r = .97$ ,  $p < .001$ ; SSP: congruent  $r = .98$ ,  $p < .001$ , incongruent  $r = .97$ ,  $p < .001$ ; DSTP-LCA: congruent  $r = .69$ ,  $p < .05$ , incongruent  $r = .63$ ,  $p < .05$ ; SSP-LCA: congruent  $r = .94$ ,  $p < .001$ , incongruent  $r = .94$ ,  $p < .001$ ). On average, the best-fitting  $Te$  was 128 ms for the DSTP, 155 ms for the SSP, 45 ms for the DSTP-LCA and 65 ms for the SSP-LCA.  $Te$  estimates for the LCA models appear closer to V1 sensory response latencies. However, single unit recordings in behaving monkeys reveal a ~100 ms temporal gap between responses of neurons that encode sensory evidence and responses of neurons that encode the decision variable. For example, in the random dot motion task, V5/MT neurons start to show direction selectivity ~100 ms after motion onset (e.g., Gold & Shadlen, 2007). However, Roitman and Shadlen (2002) showed that the decision variable is represented only from ~220 ms after motion onset in the lateral intraparietal area. The table below summarizes predicted partial error latencies averaged across participants for each congruency condition, incorporating an estimate of  $Te$  computed with the two alternative methods:

Predicted mean partial error latencies averaged across participants

	Predicted mean latency of partial errors (ms) <b><math>Te</math> predicted</b>		Predicted mean latency of partial errors (ms) <b><math>Te</math> adjusted</b>	
	Cong	Incong	Cong	Incong
DSTP	239	248	216	227
SSP	271	247	235	209
DSTP-LCA	305	277	266	253
SSP-LCA	317	277	244	203

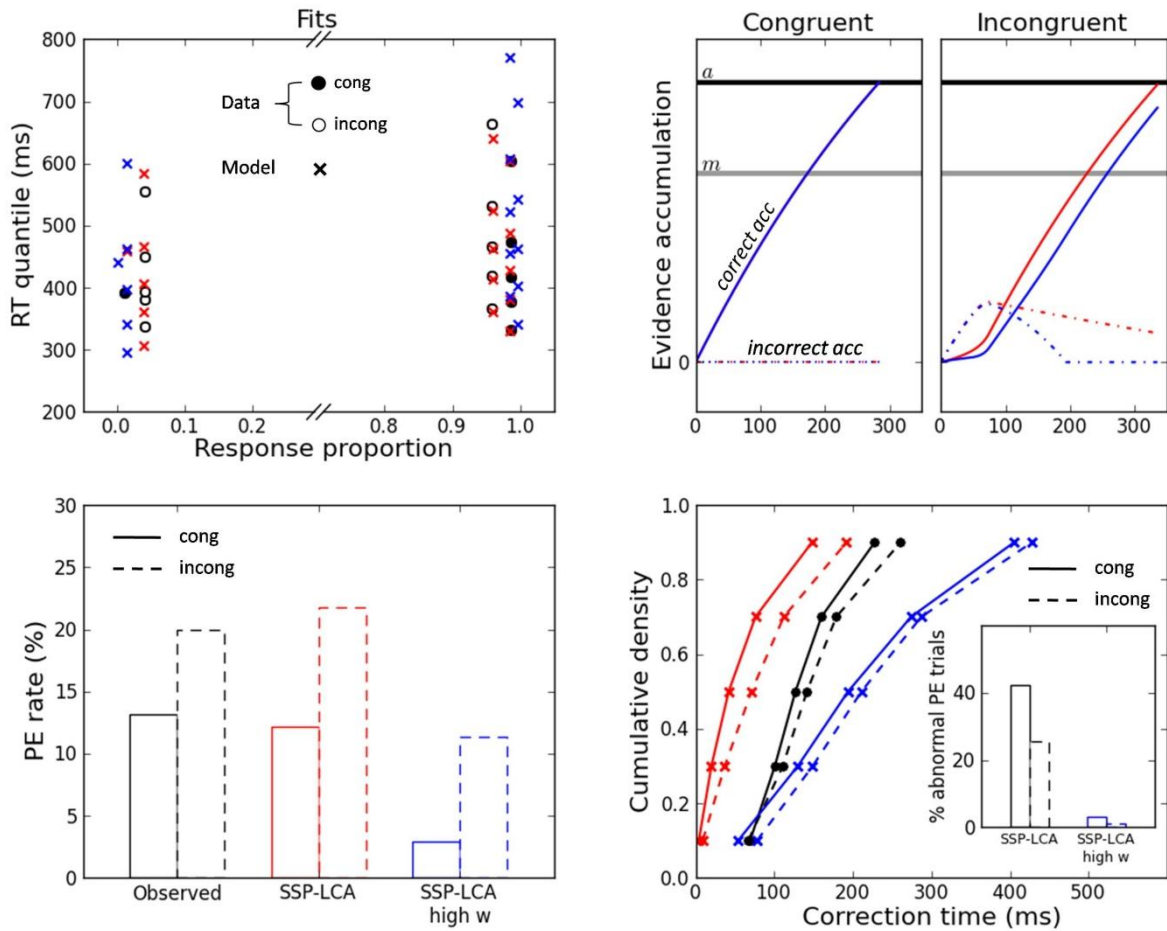
*Note:* Cong: congruent trials; Incong: incongruent trials.

We remind that observed mean latency of partial errors averaged across participants was 213 ms for the congruent condition and 231 ms for the incongruent condition. Consequently, only the DSTP is able to capture the EMG data. The plot below illustrates for each participant and congruency condition the relationship between  $Te$  estimated with the two methods:



The inter-subject correlation between  $Te$  predicted and  $Te$  adjusted for each congruency condition was very high for diffusion models (DSTP: congruent  $r = .92$ ,  $p < .001$ , incongruent  $r = .92$ ,  $p < .001$ ; SSP: congruent  $r = .86$ ,  $p < .001$ , incongruent  $r = .82$ ,  $p < .001$ ; SSP-LCA: congruent  $r = .65$ ,  $p < .05$ , incongruent  $r = .59$ ,  $p < .05$ ). As previously mentioned, the adjusted  $Te$  of the DSTP-LCA was equal to the lower physiological bound for 11 out of 12 subjects. The regression slope for the DSTP was close to 1, showing that  $Te$  predicted and  $Te$  adjusted differed in a fixed offset of  $\sim 20$  ms. As detailed in the manuscript, this offset may be due to another residual processing stage not taken into account in our  $Te$  prediction formula.

## II-Effect of low versus high mutual inhibition on behavioral and EMG SSP-LCA predictions



Effect of low ( $w = 0.1885$ ; red model predictions) versus high ( $w = 6$ ; blue model predictions) mutual inhibition  $w$  on behavioral and EMG SSP-LCA predictions. The observed data is taken from subject 7. Best-fitting parameters for this dataset are  $a = 0.1125$ ,  $p = 0.5198$ ,  $sd_a = 3.0932$ ,  $r_d = 0.0379$ ,  $k = 2.0033$ ,  $w = 0.1885$ ,  $Ter = 193$ ,  $m = 0.076$ . Upper left panel: observed (points) versus predicted (crosses) quantile probability functions for each congruency condition averaged over the 12 participants. The SSP-LCA parameterized with high mutual inhibition overestimates accuracy and the skew of RT distributions for correct responses. Upper right panel: SSP-LCA noise-free evidence accumulation dynamics for each congruency condition and level of mutual inhibition. Plain lines represent evidence accumulation favoring the correct response, dash-dotted lines represent evidence accumulation favoring the incorrect response.  $a$ : decision termination bound.  $m$ : EMG bound. Lower left panel: observed and predicted partial error rate for each congruency condition. Notice that we did not recalibrate the EMG bound parameter  $m$  for the high mutual inhibition simulation (i.e., we used  $m = 0.076$ ). Higher mutual inhibition decreases the rate of predicted partial errors in both congruency conditions. Lower right panel: cumulative distribution functions of observed (points) and predicted (crosses) correction times (in ms) for each congruency condition. Insets: predicted proportion of abnormal partial error trials with overlapping incorrect and correct EMG bursts for each congruency condition. The model parameterized with high

mutual inhibition predicts slower correction times and a reduced proportion of abnormal partial error trials. However, it overestimates the skew of correction time distributions.

## References

- Burle B, Bonnet M, Vidal F, Possamai CA, Hasbroucq T (2002) A transcranial magnetic stimulation study of information processing in the motor cortex: relationship between the silent period and the reaction time delay. *Psychophysiology* 39:207-217.
- Gold JI, Shadlen MN (2007) The neural basis of decision making. *Annu Rev Neurosci* 30:535-574.
- Poghosyan V, Ioannides AA (2007) Precise mapping of early visual responses in space and time. *Neuroimage* 35:759-770.
- Roitman JD, Shadlen MN (2002) Response of neurons in the lateral intraparietal area during a combined visual discrimination reaction time task. *J Neurosci* 22:9475-9489.

## **4 Exploring decision-making dynamics in conflict tasks: a model-based cognitive neuroscience study in humans**

The second chapter (Servant et al., 2014) demonstrated that the DSTP and SSP diffusion models fail to explain behavioral data from the Simon task. This work has motivated a new elaborated DDM, the diffusion model for conflict tasks (DMC; Ulrich et al., 2015). The DMC assumes that performance in conflict tasks is underpinned by the superimposition of automatic and controlled processes, each process being modeled as a drifted diffusion (see section 1.4.2.3 of the general introduction, for a detailed presentation of the DMC architecture). The model has proven to capture distributional data in Eriksen and Simon tasks with a simple parametric variation along the automatic processing route. It also predicts an invariance of the compatibility effect when processing speed along the controlled route is manipulated. Consequently, the DMC explains some of the key findings of our previous work (Servant et al., 2014).

In the present study, we tested latent assumptions of the DMC using the model-based cognitive neuroscience method developed in the previous chapter (Servant et al., 2015). The method was extended with a current source density analysis of electroencephalographic signals over each motor cortex (see section 1.3.4, general introduction). This analysis provided detailed tracking of the decision variable over the motor system, and revealed an important problem in the DMC architecture.

Exploring decision-making dynamics in conflict tasks: a model-based  
cognitive neuroscience study in humans

Mathieu Servant<sup>1,2</sup>, Corey White<sup>3</sup>, Anna Montagnini<sup>2</sup>, & Borís Burle<sup>1</sup>

<sup>1</sup>, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Fédération de Recherche 3C, case C, Aix-Marseille Université, CNRS, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France

<sup>2</sup>, Institut de Neurosciences de la Timone, Aix-Marseille Université, CNRS, Faculté de Médecine, 27 boulevard Jean Moulin 13005 Marseille, France

<sup>3</sup>, Brain and Behavior Lab, Department of Psychology, Syracuse University, NY 13244.

**Corresponding author:** Boris Burle, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Fédération de Recherche 3C, case C, Aix-Marseille Université, CNRS, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France. E-mail: boris.burle@univ-amu.fr. Phone number: 04 13 55 09 40 (Country: France, Area code: 33). The authors declare no competing financial interests

**Acknowledgements:** The research was supported by a European Research Council Grant under the European Community's Seventh Framework Program (FP/2007-2013 Grant Agreement no. 241077) and by the CNRS.

## **Abstract**

A current challenge for decision-making research consists in extending models of simple decisions to more complex and ecological choice situations. The conflict paradigm has been the focus of much interest, because it provides a decision-making context representative of everyday life experiences. Modeling efforts have led to an elaborated drift diffusion model for conflict tasks (DMC) that implements a superimposition of automatic and controlled processes. The DMC has proven to capture the diversity of behavioral conflict effects across various task contexts. However, its architecture has never been tested on neurophysiological grounds. We recently developed a methodology to test latent assumptions of formal decision-making models at the single trial level thanks to electromyographic (EMG) measures. The present work significantly extends this methodology by incorporating a current source density analysis of electroencephalographic (EEG) signals over the motor cortices. We compared EMG and EEG signals against internal dynamics of the DMC in the Simon task, a well-known conflict task associated with atypical behavioral effects. Our results demonstrate an important problem in the DMC architecture. We propose an alternative diffusion model that explains both behavioral and neurophysiological findings, providing important insight into the computations linking decision-making with sensorimotor control. This work illustrates the importance of including additional constraints from neurophysiology on model testing.

## **Introduction**

Formal models of perceptual decision-making have traditionally focused on simple 2-choice situations. Such models share the assumption that sensory evidence is accumulated until a criterion quantity of evidence is obtained, from where the decision terminates in a choice and motor activity is engaged (Bogacz, Brown, Moehlis, Holmes, & Cohen, 2006; Busemeyer & Townsend, 1993; Laming, 1968; Link, 1975; Ratcliff, 1978; Ratcliff & Smith, 2004). However, organisms typically face decisions based on multiple streams of sensory information, each of them being associated with multiple response alternatives. Extending decision-making models to more complex and ecological choice situations has recently been the focus of much interest.

While the majority of studies seeking to address complex decisions have dealt with multichoice tasks (e.g., Albantakis & Deco, 2009; Churchland, Kiani, & Shadlen, 2008; Ditterich, 2010; Hawkins, Brown, Steyvers, & Wagenmakers, 2012; Keuken et al., 2015; Leite & Ratcliff, 2010; Niwa & Ditterich, 2008; Purcell et al., 2010; Purcell, Schall, Logan, & Palmeri, 2012; Ratcliff & Starns, 2013; Tsetsos, Usher, & McClelland, 2011; Usher & McClelland, 2001, 2004; van Maanen et al., 2012), others have started to uncover the mechanisms underlying decisions about relevance (Hübner, Steinhauser, & Lehle, 2010; Liu, Holmes, & Cohen, 2008; Servant, Montagnini, & Burle, 2014; Servant, White, Montagnini, & Burle, 2015; White, Brown, & Ratcliff, 2011; White, Ratcliff, & Starns, 2011). These studies have focused on the conflict paradigm, where task-relevant and task-irrelevant stimulus attributes compete for response activation. In the Simon task, for example, subjects are instructed to press a left or right button according to the color of a lateralized stimulus (e.g., left response to a blue target, right response to a red target). Although the location of the stimulus is task-irrelevant, it interferes in the decision process: responses are slower and less



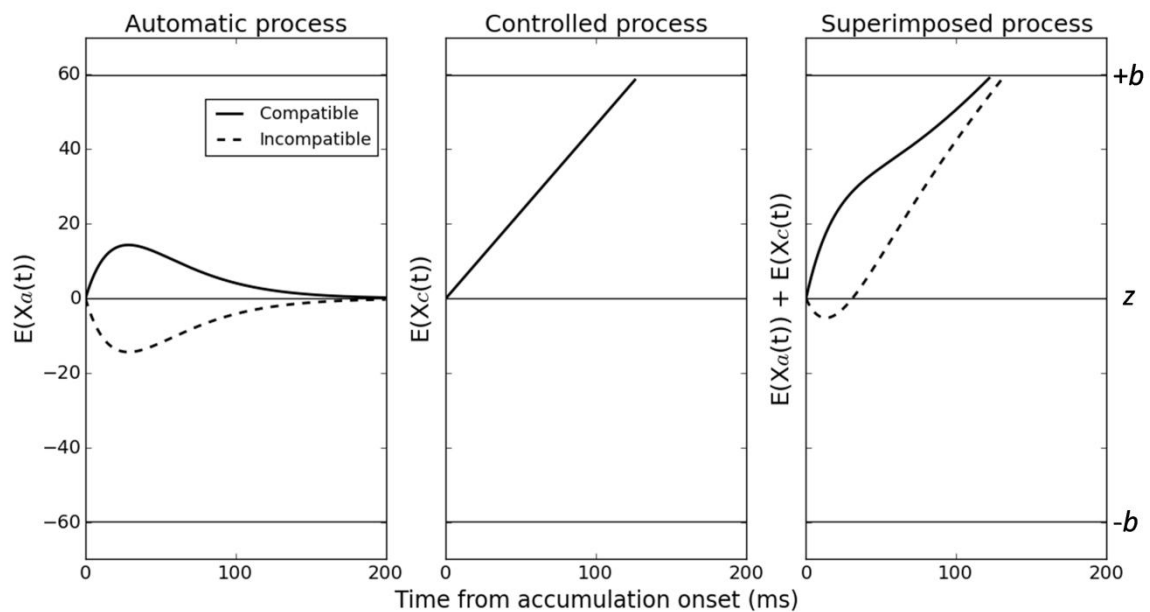
accurate when stimulus location and response side do not correspond (incompatible stimulus-response association) than when they do (compatible association), a phenomenon known as the "Simon effect" (Hommel, 2011; Simon & Small, 1969).

Performance in the Simon task is challenging for formal decision-making models for two reasons. First, errors are faster than correct responses in the incompatible condition only (e.g., Servant et al., 2014; Wylie et al., 2012). Second, distributional analyses have revealed that the Simon effect decreases over time (e.g., Pratte, Rouder, Morey, & Feng, 2010; Ridderinkhof, 2002), implying that the condition with the longer mean RT also shows the smaller spread of RT (Schwarz & Miller, 2012). These particular patterns are not naturally predicted by standard decision-making theories (Hübner et al., 2010; Luce, 1986; Servant et al., 2014; Wagenmakers & Brown, 2007; Wagenmakers, Grasman, & Molenaar, 2005; White, Ratcliff, et al., 2011). Ulrich, Shröter, Leuthold, and Birngruber (2015) have recently introduced an extension of the drift diffusion model of perceptual decision-making (DDM; Ratcliff, 1978; Ratcliff & McKoon, 2008) able to capture RT distributions and accuracy data in the Simon task. The DDM assumes continuous and perfect accumulation of the difference between noisy samples of sensory evidence supporting alternative choices. Technically speaking, accumulation grows towards two decision termination bounds  $b$  (correct decision) and  $-b$  (incorrect decision) according to:

$$dx = \mu dt + \sigma dW$$

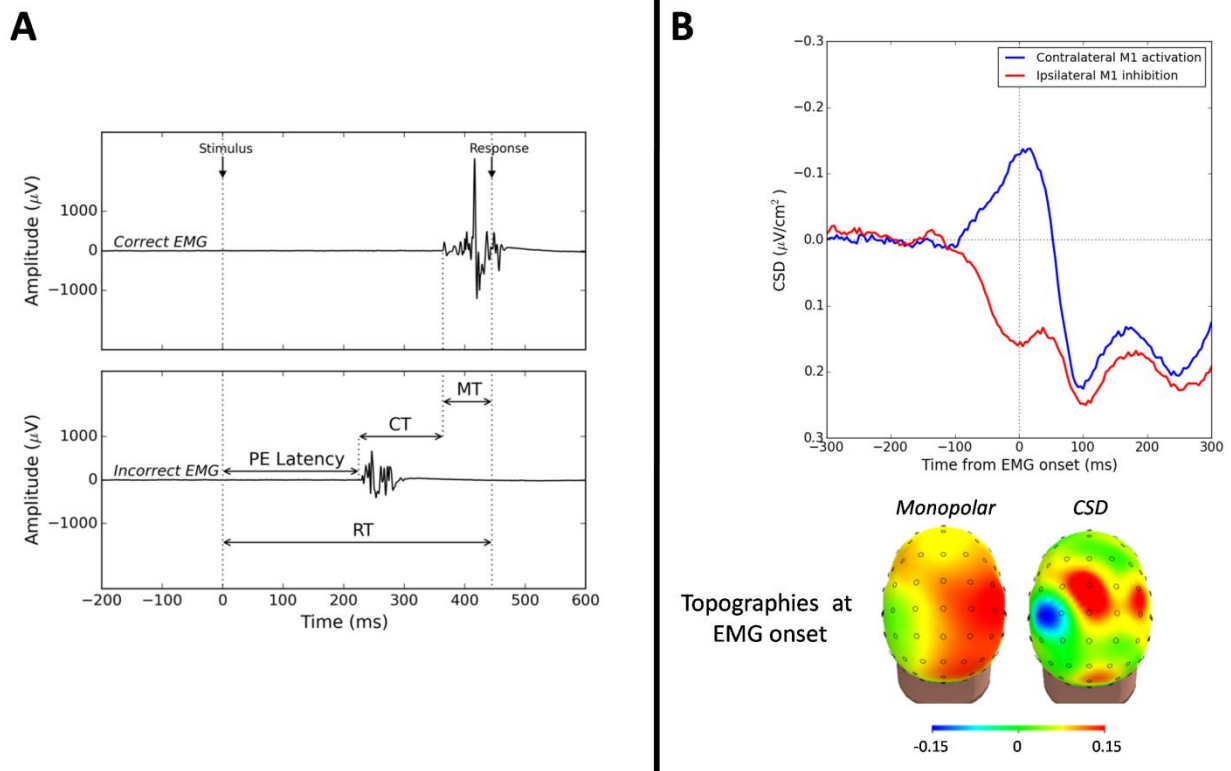
where  $dx$  represents the change in accumulated evidence  $x$  for a small time interval  $dt$ ,  $\mu$  is the drift rate (i.e., the average increase of evidence in favor of the correct choice per time unit) and  $\sigma dW$  denotes Gaussianly distributed white noise (Wiener process) with mean 0 and variance  $\sigma^2 dt$ . Ulrich et al. (2015) assumed that performance in the Simon task is determined by the superimposition of automatic and controlled processes, each one being modeled as a

DDM (Figure 1). The automatic process is driven by the location information of the stimulus. Because the location-based activation is hypothesized to be short-lasting (see Ulrich et al., 2015 p. 153, for a review of empirical results supporting this hypothesis), the time-varying drift rate  $\mu_a(t)$  of the automatic process is modeled as the first derivative of a gamma impulse function. This impulse favors the correct response in compatible trials and the incorrect response in incompatible trials. The controlled process is driven by the task-relevant color information of the stimulus, and has constant drift rate  $\mu_c$ . The superimposed process is thus a diffusion with drift rate  $\mu_a(t) + \mu_c$ . Ulrich et al. (2015) demonstrated that this extended DDM (hereafter referred to as *diffusion model for conflict tasks* DMC) captures all the behavioral peculiarities of Simon task performance. Moreover, the DMC can explain data from other conflict tasks with simple parametric variations of the shape of the automatic impulse.



**Figure 1.** Architecture of the diffusion model for conflict tasks. The decision process is modeled as the superimposition of automatic and controlled diffusion processes. The expected mean (i.e., accumulated drift rate) of each diffusion process is illustrated. See text for details.  $z$ : starting point of the diffusion;  $+b$ : upper decision termination bound (correct response);  $-b$ : lower decision termination bound (incorrect response).

Because the DMC allows to decompose behavioral data from conflict tasks into latent cognitive processes, it appears as a valuable tool for basic and clinical research. However, its assumptions have never been tested on neurophysiological grounds. The DMC is a complex time-inhomogeneous diffusion model with a high number of free parameters. Behavioral mimicry among highly parameterized models is a well-known issue in cognitive modeling (e.g., Bogacz et al., 2006; Donkin, Brown, Heathcote, & Wagenmakers, 2011; Hübner & Töbel, 2012; Jones & Dzhafarov, 2014; Ratcliff & Smith, 2004; White, Ratcliff, et al., 2011; Townsend, 1976, 1990). Consequently, the DMC might capture behavioral performance despite erroneous assumptions. We recently demonstrated that part of electromyography (EMG) in conflict tasks reflects up-to-date information about the decision, and developed a methodology to test latent assumptions of formal decision-making models (Servant et al., 2015). We tapped into a particular EMG phenomenon (*partial error*) to infer an intermediate state of the decision variable at the single-trial level. A partial error is a small and discrete EMG burst in the incorrect EMG channel that precedes the correct response (Figure 2A). Although partial errors have proven powerful to constrain decision-making models (Servant et al., 2015), they only provide a transient window on the decision variable. In this respect, electroencephalographic (EEG) investigations appear complementary. EEG allows continuous tracking of the decision variable with high temporal resolution (Kelly & O'Connell, 2013; O'Connell, Dockree, & Kelly, 2012). However, its very low signal-to-noise ratio precludes any reliable analysis at the single-trial level (but see Sadjá, Philiastides, Heekeren, & Ratcliff, 2011). The aim of the present work is to combine the relative strengths of EMG and EEG to better constrain the DMC while reciprocally using the model to better understand electrophysiological data.



**Figure 2.** Electrophysiological markers of the decision variable. **A)** EMG activity (in  $\mu\text{V}$ ) in the muscles involved (Correct EMG, top) and not involved (Incorrect EMG, bottom) in the required response as a function of time (in ms) from stimulus onset. The correct response is preceded by a small EMG burst in the incorrect channel, called a "partial error". RT, reaction time (from stimulus onset to the mechanical response); PE, partial error; CT, correction time (from the incorrect EMG activation to the correct one); MT, motor time (from the correct EMG activation to the correct response). **B)** Typical CSD-converted scalp potentials observed over the motor cortices in two-choice tasks involving left and right manual responses. Upper panel: Averaged CSD activities over M1 contralateral (blue trace) and M1 ipsilateral (red trace) to the responding hand time-locked to EMG onset. The contralateral negativity corresponds to an activation of the motor command whereas the ipsilateral negativity corresponds to an inhibition of the non-required response. Lower panel: Monopolar versus CSD topographic maps at EMG onset. The CSD transformation eliminates blurring effects caused by the volume conduction, and allows to isolate the electrical activity of each motor cortex.

Several studies in monkeys and humans have demonstrated a representation of the evolving decision variable in the motor structures that prepare the response (Gold & Shadlen, 2000, 2007; Heekeren, Marrett, & Ungerleider, 2008; Romo & de Lafuente, 2013; Selen, Shadlen, & Wolpert, 2012). These results support a continuous flow of the decision variable to the motor system, consistent with our model-based EMG analyses (Servant et al., 2015).

Notably, the decision variable has been proposed to be traceable over the motor cortices (M1s) with the lateralized readiness potential (LRP; Kelly & O'Connell, 2013). The LRP is computed by subtracting electrical activities recorded over M1 ipsilateral from those over M1 contralateral to the responding hand according to:

$$LRP = (C_4 - C_3)_{left} + (C_3 - C_4)_{right}$$

where  $C_4$  and  $C_3$  are standard electrode sites located above the right and left M1 respectively; *left* and *right* denote the responding hand (e.g., Gratton, Coles, Sirevaag, Eriksen, & Donchin, 1988). Consequently, the LRP is an abstract measure, blind to the respective contribution of each M1. A more precise measure can be obtained by applying a current source density (CSD) transformation. CSD transformations refer to a group of mathematical algorithms that compute estimates of the current projected radially toward the skull by the neuronal tissue (e.g., Burle, Spieser, Roger, Casini, Hasbroucq, & Vidal, 2015; Kayser & Tenke, 2015), providing a good approximation of the corticogram (e.g., Gevins et al., 1987). Contrary to the LRP, CSD methods thus allow to isolate the electrical activity from each M1. In 2-choice tasks, CSD-converted scalp potentials have revealed a developing negativity over M1 contralateral to the response along with a developing positivity along M1 ipsilateral (Figure 2B; e.g., Burle, Roger, Allain, Vidal, & Hasbroucq, 2008; Vidal, Burle, Grapperon, & Hasbroucq, 2011; Vidal, Grapperon, Bonnet, & Hasbroucq, 2003). Converging results from electrophysiological recordings and stimulation studies indicate that the contralateral M1 negativity corresponds to an *activation* of the motor command whereas the ipsilateral M1 positivity corresponds to an *inhibition* of the non-required response (for a review, see Burle, Vidal, Tandonnet, & Hasbroucq, 2004). Within the diffusion framework, this activation/inhibition pattern should correspond to the accumulated weight of evidence for each response alternative.

The present study leverages behavioral, EMG, and EEG data to constrain and test the latent assumptions of the DMC model. We first fit the DMC to behavioral data from a Simon task where the perceptual saturation (i.e., discriminability) of the relevant color attribute was manipulated in a randomized fashion. This manipulation had two major advantages: it offered a stringent test of the DMC at the behavioral level and allowed to selectively track the controlled processing route at the neurophysiological level. We then examined whether the DMC captures partial error data from EMG. Finally, we compared the internal dynamics of the model with CSD-converted EEG signals over M1 contralateral and ipsilateral to the response. The results demonstrate that a cognitive model that accurately accounts for behavioral data can still be challenged when tested against neurophysiological data. We propose a related model that can simultaneously account for the behavioral, EMG and EEG profiles observed in the experiment. This work illustrates the importance of including additional constraints from neurophysiology on model testing.

## **Materials and Methods**

### **Diffusion model for conflict tasks**

The diffusion model for conflict tasks (DMC) assumes that performance is underpinned by the superimposition of automatic and controlled processes, each one being a drifted diffusion. The automatic activation  $X_a(t)$  is modeled as a scaled gamma function (Figure 1, left panel). Its expected mean as a function of time  $t$  is defined as follows:

$$E[X_a(t)] = Ae^{-t/\tau} \frac{te}{(a-1)\tau}$$

where  $a$  represents the shape of the gamma function and  $A$  its peak amplitude. The peak latency is located at  $(a-1)\tau$ . We fixed  $a$  at 2, similar to Ulrich et al. (2015). Consequently,  $\tau$  corresponds to the peak latency of the gamma function. The sign of  $A$  is negative in incompatible trials, so that the automatic impulse favors the incorrect response. The time-varying drift rate  $\mu_a(t)$  of the automatic process is the first derivative of  $E(X_a(t))$  with respect to time:

$$\mu_a(t) = \frac{dE[X_a(t)]}{dt}$$

The controlled process has constant drift rate  $\mu_c$  (Figure 1, middle panel). The superimposed process is thus a diffusion with time-varying drift rate  $\mu(t) = \mu_a(t) + \mu_c$  (Figure 1, right panel). The model produces a correct (incorrect) response when the superimposed process hits the correct (incorrect) decision termination bound  $b$  ( $-b$ ). The automatic activation has an early influence on the superimposed process that can be overcome (in incompatible trials) by the controlled process.

## **Participants**

Fourteen students (*Mean age* = 23.5 years, *SD* = 3.4, 10 women) from the University of Aix-Marseille participated in the study and were paid 15€/h. They were not aware of the purpose of the experiment and reported to have normal or corrected-to-normal vision and normal color vision. This experiment was approved by the ethical committee of the Aix-Marseille University and by the "Comité de Protection des Personnes Sud Méditerranée 1" (approval n° 1041). Participants gave their informed written consent according to the declaration of Helsinki. The sample size was limited to 14 subjects to keep our electrophysiological and modeling work in manageable proportions while keeping sufficient power for statistical analyses.

## **Task design**

Participants performed a modified version of the Simon task (Servant et al., 2014) implemented by means of Python 2.7 ([www.python.org](http://www.python.org)) and components of the Psychopy toolbox (Peirce, 2007). The task required participants to press a right or left button with the corresponding thumb according to the color (blue or red) of a target circle (radius =  $0.32^\circ$ ) centered  $1.6^\circ$  to the left or right of fixation ( $0.2^\circ \times 0.2^\circ$  gray cross). Colored circles were presented against a black background, and their discriminability was manipulated by varying their saturation level while keeping their luminance constant. Saturation was varied along the CIE Lightness Chroma Hue device-independent<sup>26</sup> colorimetric space (Commission Internationale de l'éclairage, 1976), specifically designed to accurately match color perception. Chroma quantifies the percentage of saturation. Red (Hue =  $30^\circ$ ) and blue (Hue =  $280^\circ$ ) colors always had the same lightness ( $L = 51$ ), corresponding to a luminance of approximately  $19 \text{ cd/m}^2$  (the lightness of the grey fixation cross was also adjusted to 51). Three suprathreshold chroma levels (15%, 25%, 60%) were chosen to obtain approximately similar mean RT differences between each level pair 15-25% and 25-60%. Indeed, we previously demonstrated that mean RT decreases as a power function of chroma intensity in the Simon task (see Figure 6 in Servant et al., 2014), a phenomenon known as Piéron's law (Piéron, 1913). Color calibration was performed by means of a Brontes colorimeter (Admesy B.V., the Netherlands). Response buttons were fixed on the top of two plastic cylinders (3 cm in diameter, 7 cm in height, 10 cm separation between buttons) and button closures were transmitted to the parallel port of the computer to reach high temporal precision.

The experiment took place in a dark and sound-shielded Faraday cage. Participants were seated in a comfortable chair 180 cm in front of a CRT monitor with a refresh rate of

---

<sup>26</sup> Although the CIE LCH is considered a device-independent color space, it needs a white point reference. We chose the standard and widely used CIE D65 illuminant.



75Hz. Each trial started with a fixation cross whose duration was a random draw from a uniform distribution bounded at 400 ms and 1200 ms. A target circle was then displayed and remained on-screen until the participant responded, with a maximum duration of 1000 ms. Each trial was defined by factorial combination of target location (left or right), target hue (red or blue), and chroma (3 chroma levels). All types of trials were equiprobable and presented in a pseudo-random order so that first-order compatibility sequences (i.e., compatible-incompatible CI, CC, IC, II) occurred the same number of times. Chroma levels were paired equally often with each of the possible compatibility sequence. Half of the participants gave a right-hand response to a blue target and a left-hand response to a red target. This mapping was reversed for the other half. Participants were instructed to respond as fast and accurately as possible to the color of the target circle. They first performed 96 practice trials and worked through 24 blocks of 96 trials, with a short rest between blocks. Practice trials were excluded from analyses.

### **Model fitting to behavioral data**

The DMC was fit to behavioral data using the method described by Ulrich et al. (2015, their Appendix E). In brief, the model was simultaneously fit to the quantiles (0.1, 0.3, 0.5, 0.7, 0.9) of the RT distributions of correct responses and to the conditional accuracy functions (CAFs) averaged over participants. CAFs represent accuracy as a function of time. In conflict tasks, the incompatible condition is typically associated with an early drop of accuracy (Servant et al., 2014; White, Brown, et al., 2011), resulting in a concave CAF shape (see Figure 4). This particular pattern implies that errors are faster than correct responses (e.g., Hübner et al., 2010). CAFs were constructed by sorting the RT data into 5 bins of equal size; the accuracy of each RT bin was then computed, providing the CAFs values considered in the fitting procedure. Model predictions were obtained by running Monte-Carlo simulations using an integration constant  $dt = 1$  ms and a diffusion noise  $\sigma$  fixed at 4, similar to Ulrich and

colleagues<sup>27</sup>. Predicted and observed data were compared through a weighted root-mean-squared error (RMSE) statistic:

$$RMSE = w_{RT}RMSE_{RT} + w_{CAF}RMSE_{CAF}$$

with

$$RMSE_{RT} = \sqrt{\frac{1}{30} \sum_{q=1}^5 \sum_{c=1}^2 \sum_{s=1}^3 (Q_{pred;i,c,s} - Q_{obs;i,c,s})^2}$$

and

$$RMSE_{CAF} = \sqrt{\frac{1}{30} \sum_{q=1}^5 \sum_{c=1}^2 \sum_{s=1}^3 (CAF_{pred;i,c,s} - CAF_{obs;i,c,s})^2}$$

where  $Q_{pred}$  and  $Q_{obs}$  represent the *predicted* and the *observed* quantile of the RT distribution of correct responses. Indices  $q$ ,  $c$ , and  $s$  respectively extends over the 5 RT quantiles, the 2 compatibility conditions and the 3 color saturation levels. The weight  $w_{RT}$  was defined as the number of RT data points relative to the total number of data points ( $w_{RT} = 30/60$ ). The weight  $w_{CAF}$  was  $w_{CAF} = 1500(1 - w_{RT})$  to balance the two dependent variables in the fitting procedure (Ulrich et al., 2015).

The RMSE statistic was minimized with a SIMPLEX routine (Nelder & Mead, 1965) to obtain best-fitting parameters. Heightly thousand trials were simulated for each condition and minimization cycle. Because SIMPLEX is very sensitive to the initial parametric guess, different sets of initial parameter values were used. To account for the color saturation manipulation, the drift rate of the controlled process  $\mu_c$  and the mean of nondecisional components  $\mu_r$  were allowed to vary between chroma levels. We assumed an unbiased starting

---

<sup>27</sup> Ulrich et al. (2015) suggested that the diffusion noise might not be regarded as scaling parameter within DMC. In Appendix A (supplementary material), we demonstrate that this is not true.

point  $z$  for the superimposed process ( $z = 0$ ) given that each response alternative was equiprobable. Some variability in starting point (uniformly distributed with range  $\sigma_z$ ) and nondecision time (normally distributed with mean  $\mu_R$  and variance  $\sigma_r$ ) was incorporated, similar to Ulrich et al. (2015). The model we fit had thus 11 free parameters: upper decision termination bound ( $b$ ; lower bound =  $-b$ ), peak amplitude ( $A$ ) and latency ( $\tau$ ) of the gamma impulse function, drift rate of the controlled process for 15% ( $\mu_{c15}$ ), 25% ( $\mu_{c25}$ ), and 60% ( $\mu_{c60}$ ) chroma levels, starting point variability ( $\sigma_z$ ), nondecision time for 15% ( $\mu_{r15}$ ), 25% ( $\mu_{r25}$ ), and 60% ( $\mu_{r60}$ ) chroma levels, and nondecision time variability ( $\sigma_r$ ).

### **Electrophysiological recordings and signal processing**

Electroencephalographic (EEG) and electromyographic (EMG) activities were sampled continuously from 64 scalp locations conforming to the 10-20 positioning system (Chatrian, Lettich, & Nelson, 1988) using a BioSemi Active II system (BioSemi Instrumentation, Amsterdam). Sampling rate was 1024 Hz. The EMG was recorded from two electrodes pasted 2 cm apart on the thenar eminence, above the *flexor pollicis brevis*. Electrodes for vertical and horizontal electro-oculogram were respectively located at the Fp2 and below the right eye, and on each outer canthus.

Electrophysiological data were filtered off-line (EEG: high-pass = 0.01 Hz; EMG: high-pass = 10 Hz). The EEG data were re-referenced to the right mastoid. Ocular artifacts were removed by independent component analysis under EEGLAB (Delorme & Makeig, 2004). Because the EEG signals of some participants were substantially contaminated by muscular activities, we used a Blind Source Separation Algorithm based on Canonical Correlation Analysis (BSSCCA; De Clercq, Vergult, Vanrumste, Van Paesschen, & Van Huffel, 2006) implemented in the AAR plug-in for EEGLAB (Gomez-Herrero, 2007) to remove EMG artifacts and keep as much trials as possible in our analyses. Basically, the

BSSCCA method projects the EEG signals into maximally autocorrelated components. Components with the lowest autocorrelation values are assumed to be related to EMG artifacts, and are selected according to their spectral power. Components having less than 10 times more average power in the EEG band than in the EMG band were considered EMG-related activities and removed. This criterion provided satisfying results. Remaining artifacts were removed manually (overall, 7.2% of trials were rejected). Current source density was estimated by computing the surface Laplacian (SL) of brain potentials after spherical spline interpolation, using 3 as the degree of spline and a maximum of 15 degrees for the Legendre polynomial. SL is directly proportional to the radial current flow at scalp (e.g., Perrin, Bertrand, & Pernier, 1987).

The onset of EMG activity of both hands was marked manually after visual inspection. This method has proven more efficient than automated algorithms (Van Boxtel, Geraats, Van den Berg-Lenssen, & Brunia, 1993), particularly for detecting small EMG bursts such as partial errors. The experimenter who processed the EMG signals was unaware of the type of mapping and color saturation the EMG traces corresponded to. Trials were classified "correct" or "error" depending on whether button closure took place in the correct or the incorrect EMG channel. Among correct trials, trials in which an incorrect EMG activity preceded the correct one ("partial error trials"; see Figure 2A) were dissociated from "pure correct trials". EMG analyses focused on the effect of experimental factors on partial error rates, partial error latencies (from stimulus onset to the incorrect EMG activation) and correction times (from the incorrect EMG activation to the correct one, see Figure 2A). Besides behavior, an adequate model must be able to explain all of these EMG variables. However, the DMC cannot account for partial errors in its present form. We now introduce a diffusion model extension for EMG developed in our previous work (Servant et al., 2015; see also Burle et al., 2008).

## **Modeling EMG partial errors**

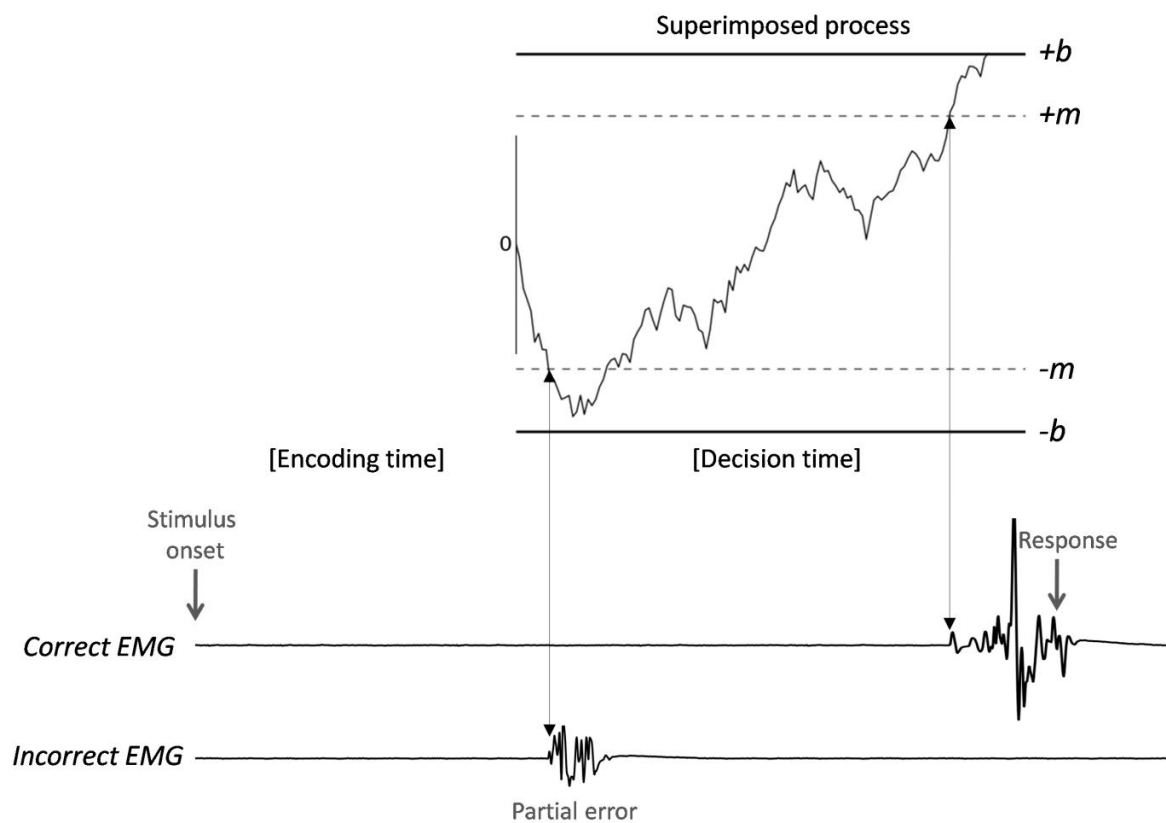
To account for partial motor activity during the decision process, internal EMG bounds were incorporated into the diffusion accumulator at locations  $-m$  (incorrect EMG activation) and  $m$  (correct EMG activation; see Figure 3). Combined with time-inhomogeneous drift rate dynamics, EMG bounds have proven to account for a range of EMG effects, and provide a simple way to reconcile diffusion models with EMG data (Servant et al., 2015). For each simulated trial, the DMC generates a partial error if the sample path of the superimposed process hits the incorrect EMG bound  $-m$  but finally reaches the correct decision termination bound  $b$  (Figure 3). Notice that decision termination bounds cannot directly correspond to a mechanical button press: some residual motor latencies are necessary to account for e.g. the corticomuscular delay. Consequently, our model extension assumes that both decision-related and nondecision-related motor components contribute to EMG activity.

The parameter  $m$  was fit to partial error rates averaged across subjects by minimizing the following loss function with a Simplex routine:

$$Loss = \sum_{c=1}^2 \sum_{s=1}^3 (e_{c,s} - \varepsilon_{c,s})^2$$

where  $e$  and  $\varepsilon$  represent observed and predicted partial error rates for each compatibility condition  $c$  and chroma level  $s$ . The parameter  $m$  was not allowed to vary between conditions. After this calibration step, the DMC was simulated again to extract predicted partial error latencies and correction times (time between first hits of the incorrect EMG bound  $-m$  and the correct EMG bound  $m$ ) for each condition (80,000 simulated trials per condition). Notice that

observed and predicted partial error latencies cannot be directly compared<sup>28</sup>: one would need knowledge of the duration of sensory encoding time  $T_e$  that affects the partial error latencies generated by the accumulator. Although we previously developed a methodology to estimate  $T_e$  (Servant et al., 2015), we will focus on the effect of experimental factors on partial error latencies generated by the accumulator for the sake of brevity.



**Figure 3.** Extension of the diffusion model framework proposed by Servant et al. (2015) applied to the DMC. Internal EMG bounds (dashed lines) are incorporated into the superimposed diffusion accumulator at locations  $-m$  (incorrect EMG activation) and  $m$  (correct EMG activation). Their corresponding effect on muscular activity is illustrated in the two EMG channels below. The black sample path represents a partial error trial: the path first hits the incorrect EMG bound  $-m$  but finally reaches the correct decision termination bound  $+b$  thanks to time-inhomogeneous drift rate dynamics.

<sup>28</sup> Comparing the observed and predicted correction times circumvents this problem, as they are calculated as the difference between two EMG onsets after sensory encoding has occurred.

## **Model-based EEG analyses**

SL signals over M1 averaged across subjects were compared with the expected mean (i.e., accumulated drift rate) of the superimposed process of the DMC. SL signals were time-locked to stimulus or EMG onset (depending on the type of model-based analysis) and averaged. Our analyses focused on electrodes at standard sites C3 and C4, located above the motor cortices (e.g., Koessler et al., 2009). Similar to previous work (e.g., Vidal et al., 2011; Vidal et al., 2003), we found that the left and right hand responses elicited symmetrical activities (i.e., the hand factor did not interact with any of our experimental factors in all analyses performed, all  $ps > .1$ ). Consequently, these activities were merged together. Left (odd) and right (even) electrodes respectively correspond to electrodes contralateral and ipsilateral to the responding hand (arbitrary mapping).

## **Statistical assessment**

Unless specified, all statistical analyses were performed by means of repeated-measures ANOVAs. Proportions were arc-sine transformed before being submitted to ANOVA to stabilize their variance (Winer, 1971). Data sphericity was assessed by Mauchly's test (Mauchly, 1940). When sphericity was violated, the statistic epsilon  $\epsilon$  was reported and a Greenhouse-Geisser correction (Greenhouse & Geisser, 1959) was applied. Model-based directional hypotheses were assessed by one-tailed tests to increase power (Fisher, 1925). Individual datasets were included into EMG analyses when the number of partial errors in each condition exceeded 20. All participants fulfilled this criterion.

## Results

### Behavior

Anticipations (responses faster than 100 ms, 0.01%) and misses (1.8%) were discarded from analyses. There was a reliable Simon effect on mean RT and error rates,  $F(1, 13) = 60$ ,  $p < .001$  and  $F(1, 13) = 8.5$ ,  $p < .05$  respectively (Table 1). The color saturation manipulation was also effective. Mean RT and error rate increased as chroma decreased,  $F(2, 26) = 169.2$ ,  $p < .001$  and  $F(2, 26) = 55.3$ ,  $p < .001$ . The interaction between S-R correspondence and chroma on mean RT was not significant  $F(2, 26) = 1.6$ ,  $p = .22$ , but reached significance on error rates  $F(2, 26) = 3.6$ ,  $p < .05$ .

**Table 1**

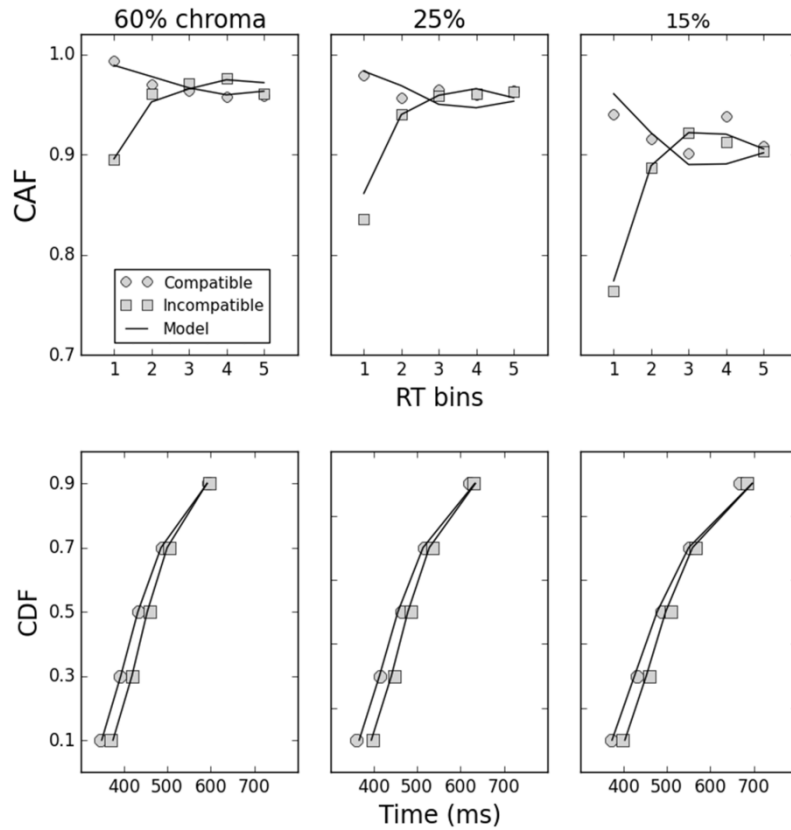
Mean response times (ms), error percentages, and best-fitting DMC parameters to behavioral data for each compatibility condition and chroma level.

Condition	Chroma levels (%)		
	60	25	15
<i>Mean RT</i>			
Comp	455	478	505
Incomp	474	503	527
<i>Error %</i>			
Comp	3.1	3.5	7.9
Incomp	4.7	6.8	12.2
<i>DMC parameters</i>			
$b$	59.7		
$\mu_c$	0.440	0.395	0.293
$A$	$\pm 14.3$		
$\tau$	28.6		
$\sigma_z$	19.6		
$\mu_r$	335	351	352
$\sigma_r$	37.7		

*Note.* The DMC was simulated with an integration constant  $dt = 1$  ms and a diffusion coefficient  $\sigma = 4$ .  $b$ : upper (correct) decision termination bound (incorrect decision termination bound is at  $-b$ );  $\mu_c$ : drift rate of the controlled process;  $A$ : peak amplitude of the automatic impulse (positive in compatible trials, negative in incompatible trials);  $\tau$ : peak latency of the automatic impulse;  $\sigma_z$ : variability in starting point;  $\mu_r$ : mean nondecision time;  $\sigma_r$ : variability in nondecision time. Comp: compatible trials; Incomp: incompatible trials.



### Model fits to behavioral data



**Figure 4.** Fits of the DMC to behavioral data. Observed (points) versus predicted (plain lines) conditional accuracy function (CAF) and cumulative response time function of correct trials (CDF) for each condition.

Figure 4 displays observed versus predicted CAFs and CDFs across experimental conditions. The fit quality of the DMC is good. The model captures accuracy dynamics across conditions and the decrement of the Simon effect as RT increases. Best-fitting parameters are shown in Table 1. Consistent with Ulrich et al. (2015), we found that the model captures the Simon task data with an automatic activation that develops relatively early (i.e., the gamma function peaks at  $\tau = 28.6$  ms). Variations of the drift rate of the controlled process  $\mu_c$  scaled with the quality of sensory evidence in a meaningful way. Ulrich et al. (2015) demonstrated that variations of  $\mu_c$  have little impact on the magnitude of the Simon effect, providing an

explanation for the observed additive effect of compatibility and chroma on mean RT. Finally, we found that the mean of nondecisional components slightly increased as chroma decreased, suggesting that a degraded color signal puts a higher demand on nondecisional processes such as sensory encoding.

### **Model-based EMG results**

Observed EMG results are displayed in Table 2. The rate of partial errors was generally higher for incompatible compared with compatible trials  $F(1, 13) = 52.4, p < .001$ , and increased as chroma decreased  $F(2, 26) = 13.3, p < .001$ . The latter effect was more pronounced in the compatible condition  $F(2, 26) = 7.8, p < .01, \varepsilon = .72$ . Partial errors were also faster in incompatible than compatible trials,  $F(1, 13) = 22.4, p < .001$ , and slowed down as chroma decreased  $F(2, 26) = 26.7, p < .001$ . The latter effect tended to be larger in the incompatible condition  $F(2, 26) = 3.7, p = .06, \varepsilon = .68$ . Finally, the correction time was significantly faster in the compatible compared with the incompatible condition,  $F(1, 13) = 32.8, p < .001$ , and slowed down as chroma decreased (interaction:  $p = .3$ ).

The performance of the DMC is summarized in Table 2. While the model successfully captures the main effects of compatibility and chroma on partial error rates and latencies, it fails to explain the interaction profiles (i.e., the larger effect of chroma on partial error rates in the compatible compared with the incompatible condition and the reversed pattern on partial error latencies). Arguably, the most important failure concerns the partial error correction process. The DMC predicts faster correction times in the incompatible than the compatible condition, contrary to observed data. To understand why, one should consider the time-varying drift rate dynamics of the superimposed process in compatible versus incompatible trials in the 60% chroma condition computed from best-fitting parameters (Figure 5A). The

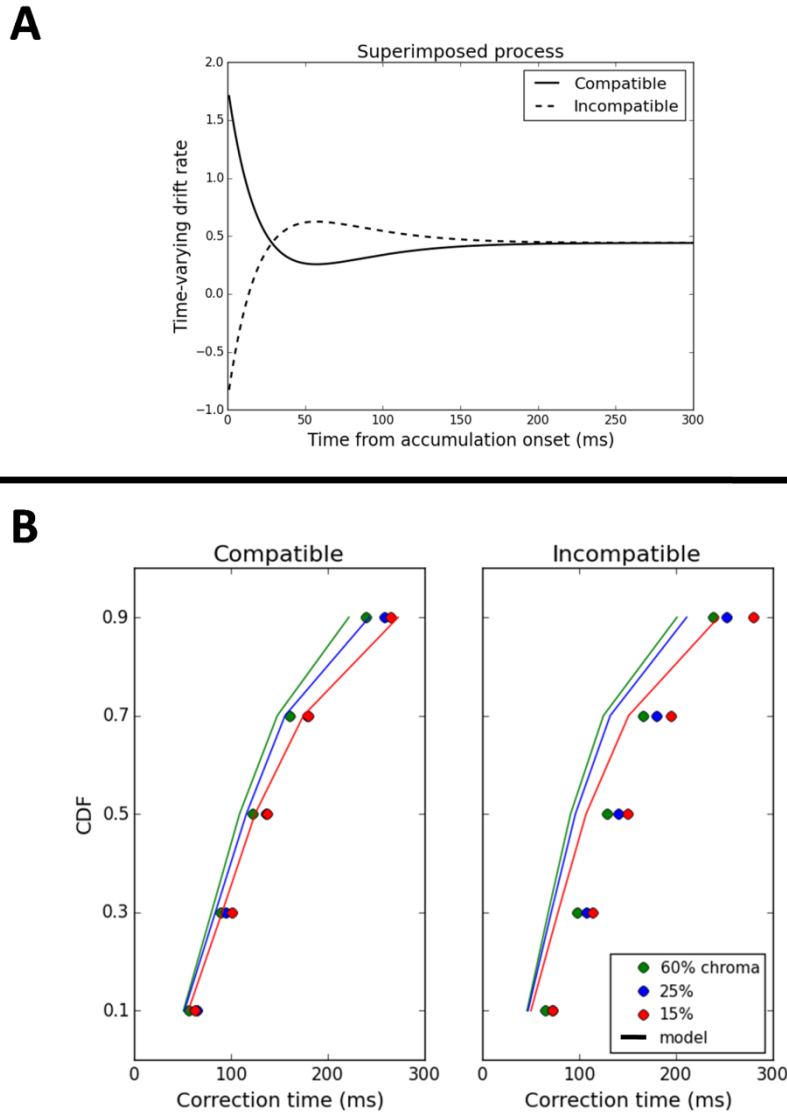
plot clearly shows that the Simon effect on mean RT is due to an early decision period (from accumulation onset to ~28 ms). After ~28 ms decision time, however, the drift rate of the incompatible condition becomes *superior* to that of the compatible condition. While such crossing is critical to capture the decrease of the Simon effect over time (Ulrich et al., 2015), it necessarily predicts faster correction times in the incompatible condition, contrary to observed data. To get more insight into this failure, we examined the cumulative distribution of observed versus predicted correction times across conditions, constructed by computing correction time quantiles (0.1, 0.3, 0.5, 0.7, 0.9). Figure 5B shows that the model systematically underestimates each correction time quantile in the incompatible condition by an approximately constant latency, suggesting that a nondecisional processing stage contributes to the correction process. We shall come back to this point later.

**Table 2**

Observed and predicted partial error rate (%), latency (ms), and correction time (ms) for each compatibility condition and chroma level.

	Chroma levels (%)					
	60		25		15	
	EMG	DMC	EMG	DMC	EMG	DMC
<i>Partial error rate</i>						
Comp	11.9	8.2	14.3	9.9	18.7	13.2
Incomp	22.6	23.2	25.7	24.9	26.7	27.7
<i>Partial error latency</i>						
Comp	277	96	279	102	295	115
Incomp	245	38	259	41	280	49
<i>Correction time</i>						
Comp	136	127	149	136	154	151
Incomp	141	110	153	117	166	132

*Note.* The best-fitting incorrect EMG bound parameter ( $-m$ ) to partial error rates was -31.25. Predicted partial error latencies do not contain a sensory encoding time. Predicted partial error latencies and correction times are not a fit to data. Comp: compatible trials; Incomp: incompatible trials.



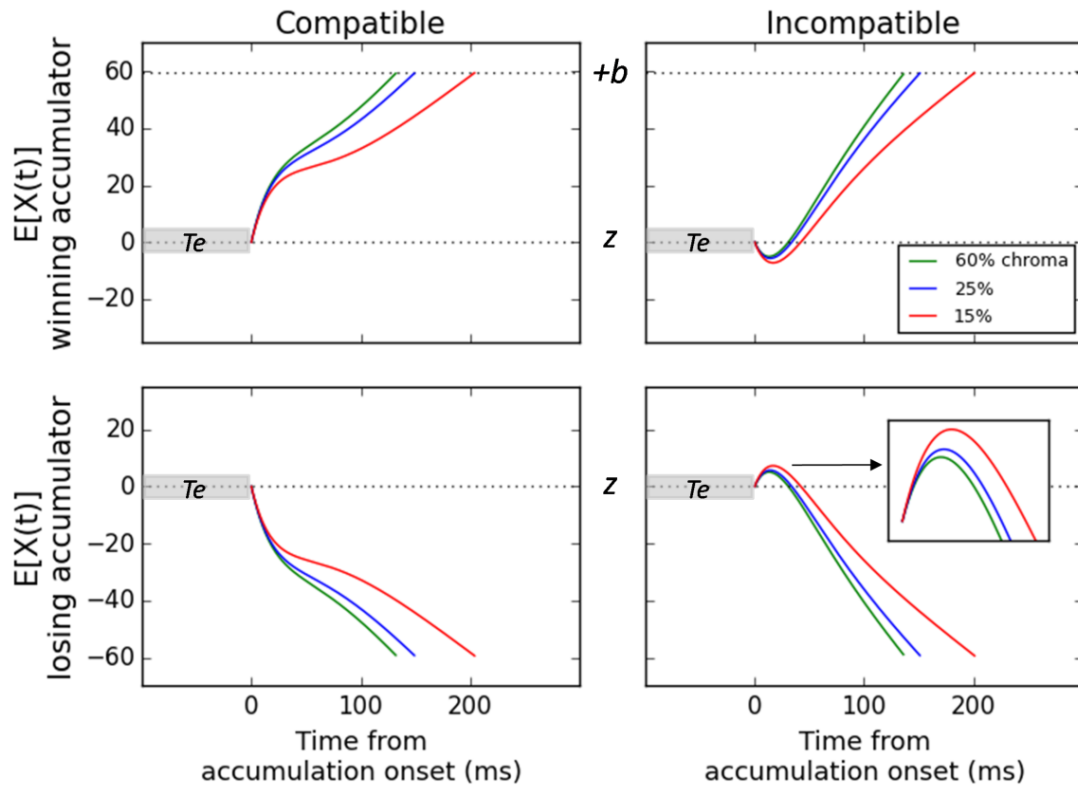
**Figure 5.** **A)** Time-varying drift rate of the superimposed process in compatible versus incompatible trials in the 60% chroma condition computed from best-fitting parameters. Other chroma levels are associated with similar drift rate dynamics (not shown here for the sake of clarity). While the drift rate of the compatible condition is initially higher compared with that of the incompatible condition, the reversed scheme appears around  $\sim 28$  ms decision time. As decision time increases, both drift rates progressively converge toward the same value, equal to the drift rate of the controlled process  $\mu_c$ . **B)** Observed (points) versus predicted (plain lines) cumulative correction time function for each condition.

Beyond chronometric indices, the model makes interesting predictions with regard to EMG surfaces. Because part of EMG activity is determined by up-to-date information about the decision, the amplitude of EMG bursts should scale with the dynamics of the superimposed diffusion process. Figure 6 illustrates the expected mean (i.e., accumulated drift

rate) of the superimposed process for each condition computed from best-fitting parameters to behavioral data. The unidimensional diffusion process was decoupled to represent (perfectly anticorrelated) activities of correct and incorrect response accumulators. In the incompatible condition, the amplitude of the early incorrect response activation increases as chroma decreases (see Figure 6, inset). Consequently, the amplitude of partial error EMG bursts should increase as chroma decreases. Since partial errors are only driven by noise in the compatible condition, no particular effect of chroma was expected. To test these hypotheses, we estimated partial error surfaces for each subject and condition. Partial errors were time-locked to their onset, rectified, baseline corrected, and averaged. The cumulative sum of the averaged EMG burst was then computed and the 90<sup>th</sup> percentile was taken as an estimate of the surface. The ANOVA revealed a significant compatibility x chroma interaction,  $F(2, 26) = 4.8$ ,  $p < .05$ ,  $\varepsilon = .71$ . For incompatible trials, the surface of partial errors monotonically increased as chroma decreased,  $F(2, 26) = 5.5$ ,  $p < .01$  (Figure 7A). Although a very small trend for a chroma effect showed up for compatible trials ( $F(2, 26) = 2.5$ ,  $p = .1$ ), partial error surfaces did not meaningfully scale with chroma levels. These results are consistent with the model-driven hypotheses.

Besides partial errors, the DMC also makes an interesting prediction with regard to EMG bursts of correct trials. As decision time increases, the drift rate of the superimposed process converges toward that of the controlled process  $\mu_c$ , whatever the compatibility condition (see Figures 5A and 6). Because  $\mu_c$  decreases as chroma decreases, the surface of correct EMG bursts should decrease as chroma decreases. Figures 7B and 7C show that this is the case, except when the correct EMG burst is preceded by a partial error in the incompatible condition. The surface of correct EMG bursts was estimated in the same way as for partial errors. For pure correct trials, the ANOVA revealed a significant effect of chroma,  $F(2, 26) = 3.2$ ,  $p < .05$  (compatibility:  $p = .5$ ; interaction:  $p = .8$ ). For partial error trials, the ANOVA

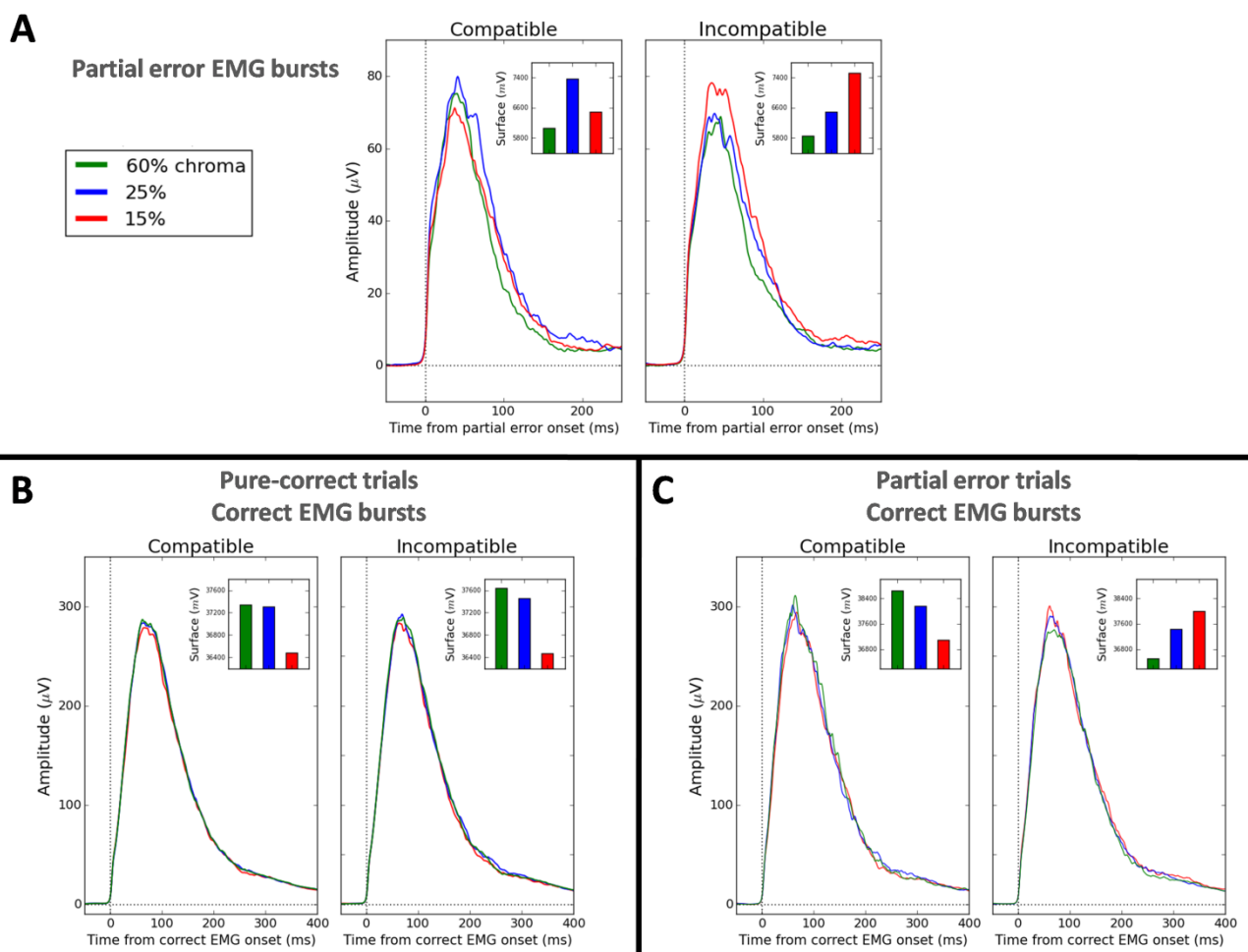
revealed a trend for a compatibility x chroma interaction,  $F(2, 26) = 2.7, p = 0.84$ : while the surface of corrective EMG bursts scaled with chroma in the predicted direction in the compatible condition, the opposite pattern was observed in the incompatible condition (Figure 7C). This result further highlights a particular partial error correction processing scheme in the incompatible condition<sup>29</sup>.



**Figure 6.** Expected mean (i.e., accumulated drift rate) of the superimposed diffusion process for each condition computed from best-fitting parameters to behavioral data. The one-dimensional diffusion process was decoupled to facilitate the comparison between model predictions and EEG signals over M1s. The upper (lower) row represents the expected mean of the accumulator associated with the correct (incorrect) response ("winning" versus "losing" accumulator). Activities of winning and losing accumulators are perfectly anticorrelated. The inset in the losing accumulator of the incompatible condition focuses on the amplitude of the early incorrect response activation across chroma levels. Evidence accumulation is preceded by a necessary sensory encoding latency  $Te$ .  $+b$ : correct decision termination bound.  $z$ : starting point of the accumulation process.

<sup>29</sup> The effect of drift rate dynamics on correct EMG bursts can further be assessed by analyzing the motor time MT (time between the EMG onset of the correct EMG burst and the mechanical response; see Figure 2A). The model predicts that MT should increase as chroma decreases. For pure correct trials, an ANOVA performed on MT revealed a significant effect of chroma,  $F(2, 26) = 2.9, p < .05$  (compatibility:  $p = .7$ ; interaction:  $p = .6$ ). Consistent with the model prediction, MT monotonically increased as chroma decreased (60 % chroma: mean MT = 132.2 ms; 25%: 133.6 ms; 15%: 133.7 ms). No significant effect showed up for partial error trials however (all  $F_s < 1$ ).

To summarize, the DMC captures the main trends of the EMG data, except (i) the particular interactions between compatibility and chroma on partial error rates and latencies and (ii) the compatibility effect on correction times. Further model-based EMG analyses highlighted a particular partial error correction processing scheme in the incompatible condition, potentially involving an additional (nondecisional) stage.



**Figure 7.** Grand averages of rectified EMG activities time-locked to EMG onset of partial errors (A), correct EMG bursts in pure correct trials (B), and correct EMG bursts in partial error trials (C). Insets represent the averaged surface of EMG bursts across chroma levels, computed using the method described in the main text. A 80 Hz low-pass Butterworth filter was applied to signals for display only. Notice that the amplitude of partial errors is considerably lower than the amplitude of correct EMG bursts.

## **Model-based EEG results**

### *EEG time-locked to stimulus onset*

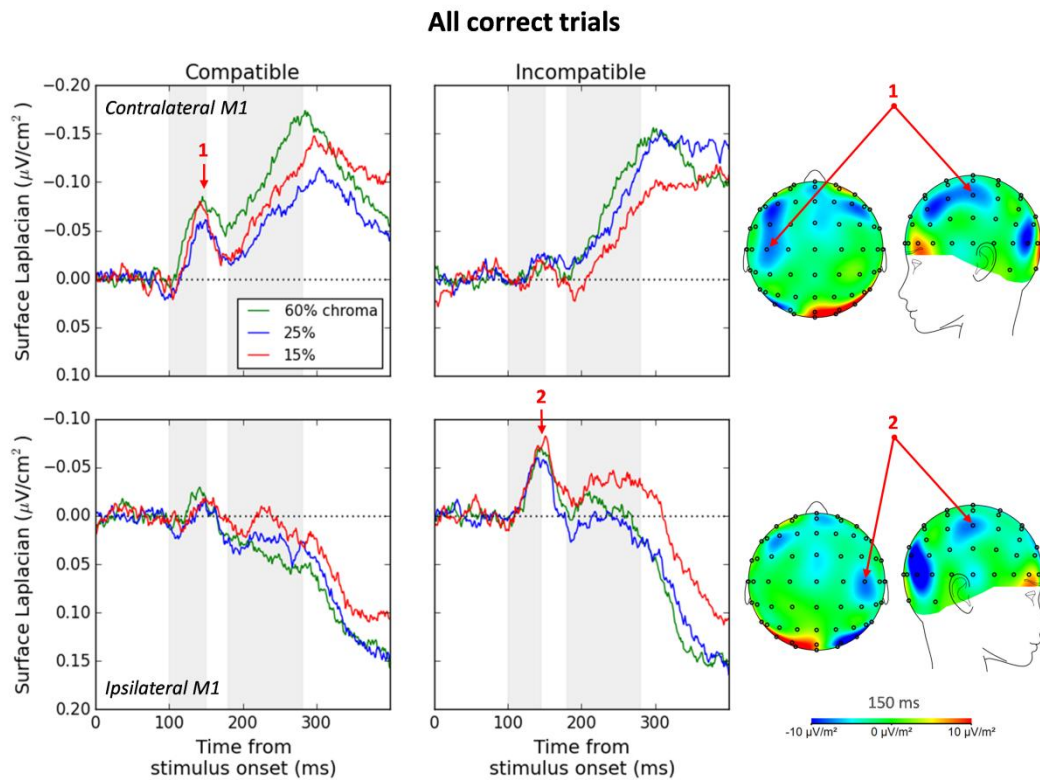
Figure 8 displays averaged SL signals contralateral (upper panel) and ipsilateral (lower panel) to the responding hand in the 6 conditions for all correct trials. Signals are time-locked to stimulus onset, and can thus be directly compared with the expected mean of the superimposed process of the DMC shown in Figure 6. SL traces are close to the model predictions. In particular, they exhibit ramping activities that meaningfully scale with chroma levels, as expected for a neural integrator. Additionally, ramping slopes are anticorrelated between M1 contralateral and ipsilateral to the responding hand, betraying the activation (negativity) / inhibition (positivity) pattern evidenced by previous work (Burle et al., 2004). SL traces also reveal an early phasic negative potential peaking at about ~150 ms after stimulus onset (hereafter referred to as Motor Negative MN150). The SL topographic maps displayed in the right panel of Figure 8 show that the MN150 is focused over M1, discarding an explanation in terms of volume conduction effects from the visual cortex. More precisely, the MN150 seems to appear in M1 contralateral *to the stimulus location*<sup>30</sup>. To test this hypothesis, we estimated the amplitude of the MN150 for each subject and condition by computing the difference between the mean SL amplitude of two 10 ms time windows centered on the onset (100 ms) and peak latency (150 ms) of the potential (see Figure 8, first shaded area). An ANOVA performed on MN150 amplitudes with M1 hemisphere (contralateral versus ipsilateral to the responding hand), compatibility and chroma as factors revealed a compatibility x hemisphere interaction,  $F(1, 13) = 16.5, p < .001$  (no other effect reached significance). In compatible trials, the amplitude of the MN150 was larger in M1 contralateral (mean SL amplitude =  $-.075 \mu\text{V}/\text{cm}^2$ ) compared with M1 ipsilateral ( $-.021$

---

<sup>30</sup> To avoid possible confusions, notice that all statistical analyses will consider the M1 hemisphere contralateral *to the responding hand* as factor.



$\mu\text{V}/\text{cm}^2$ ) to the responding hand,  $F(1, 13) = 12.9, p < .005$ . The reversed pattern was observed in incompatible trials (mean SL amplitude contralateral M1 =  $-.071 \mu\text{V}/\text{cm}^2$ ; ipsilateral M1 =  $-.020 \mu\text{V}/\text{cm}^2$ ),  $F(1, 13) = 17.4, p < .001$ . The MN150 is thus maximal in M1 contralateral to the stimulus location, whatever the compatibility condition, and likely corresponds to the automatic and short-living location-based response activation hypothesized by the DMC (see Appendices B and C of supplementary material for further evidence supporting this conclusion). The model, however, predicts that the MN150 in M1 contralateral to the stimulus location should be accompanied by an anticorrelated (positive) counterpart in the other M1 hemisphere. The data shows that this is not the case.



**Figure 8.** Averaged surface Laplacian (SL) in the 6 experimental conditions time-locked to stimulus onset in all correct trials. Signals were baseline-corrected relative to the 100 ms interval starting at stimulus onset (interval during which sensory encoding presumably takes place). The upper panel represents SL over M1 contralateral to the responding hand, the lower panel represents SL over M1 ipsilateral to the responding hand. Shaded areas illustrate time windows used for analyses. Also shown are SL topographic maps at 150 ms after stimulus onset for the compatible (arrow 1) and incompatible (arrow 2) conditions at 15% chroma. Contralateral M1 activities are arbitrarily represented at C3 (ipsilateral activities are thus at C4).

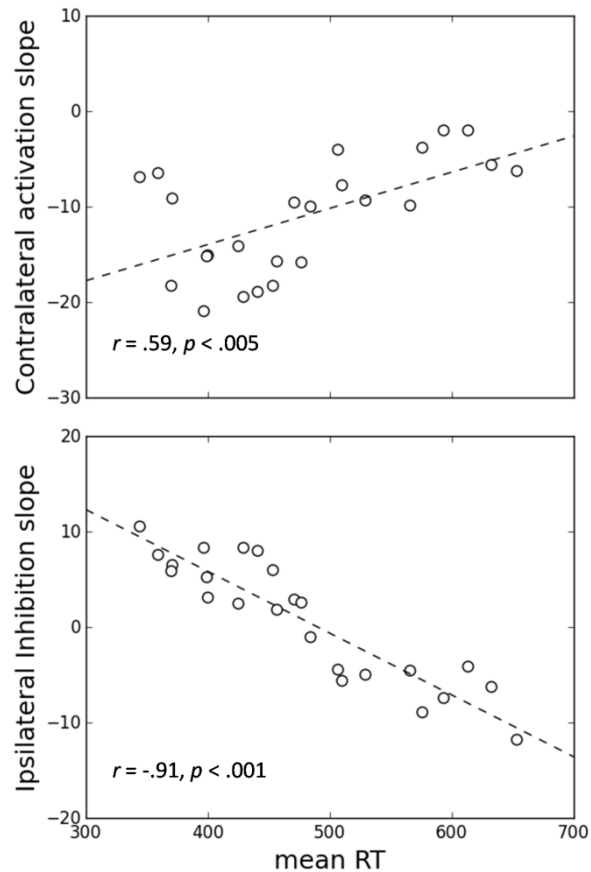
To evaluate the effect of experimental factors on the subsequent activation/inhibition pattern, we estimated the ramping slopes by linear regression in a 100 ms window starting 180 ms after stimulus onset for each subject and condition (Figure 8, second shaded area), and submitted them to an ANOVA with M1 hemisphere, compatibility and chroma as factors. This analysis, however, is difficult to interpret given the anticorrelation between contralateral and ipsilateral ramping slopes. For example, a main effect of chroma would result in a significant chroma x M1 hemisphere interaction. To circumvent this problem, we multiplied ipsilateral slopes by -1. The analysis revealed a main effect of chroma,  $F(2, 26) = 5.5, p < .01$ . The absolute value of ramping slopes generally decreased as chroma decreased, whatever the M1 hemisphere. One exception concerns the ramping slope of the contralateral activation in the compatible/15% chroma condition that is slightly higher compared with that of the 25% level, likely due to noise (see Appendix C, supplementary material). No other effect reached significance<sup>31</sup>.

To further evaluate the linking proposition between the activation/inhibition pattern and the rate of sensory evidence accumulation, we examined how ramping slopes scale with RT. For each subject and condition, single correct trials were sorted by RT and divided into 4 equal-sized bins. The grand average SL signal time course for each RT bin and condition is shown in Appendix C (supplementary material). For each RT bin in each condition, we estimated the slope of activation/inhibition ramps on the grand-averaged data by linear regression in a 100 ms window starting 180 ms after stimulus onset. These slopes are plotted against the mean RT in the corresponding bin in Figure 9. The correlation between contralateral activation slopes and RT was high  $r = .59, p < .005$ , so was that between ipsilateral inhibition slopes and RT  $r = -.91, p < .001$ , demonstrating a high dependency

---

<sup>31</sup> There was a very small trend for a main effect of M1 hemisphere ( $p = .1$ ), suggesting that the anticorrelation between activation/inhibition slopes may not be perfect.

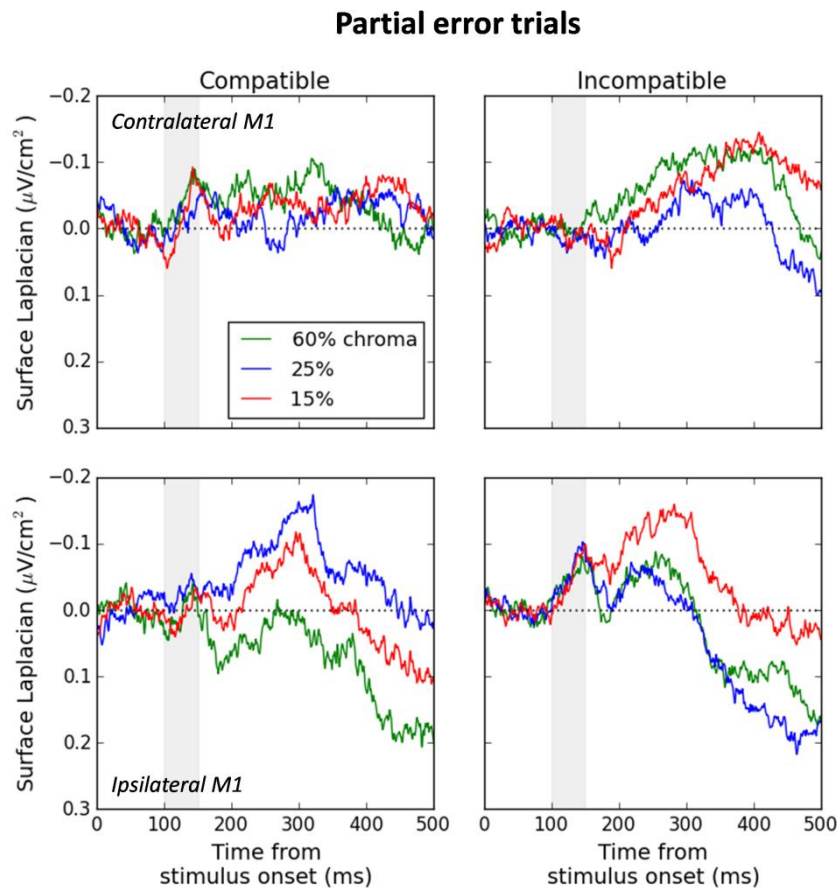
between M1 ramping dynamics and RT. The anticorrelation between activation and inhibition slopes was also high but not perfect,  $r = -.68, p < .001$ .



**Figure 9.** Contralateral M1 activation (upper panel) and ipsilateral M1 inhibition (lower panel) ramping slopes against mean response time (RT) computed from 4 equal-sized RT bins in each condition (see text for details). Dashed lines represent lines of best fit.

We finally examined the time course of EEG signals in those particular correct trials containing a partial error. If the model framework and linking propositions between cognitive processes and neural states are correct, then the ipsilateral M1 inhibition (positivity) should be preceded by a developing activation (negativity) at the origin of partial errors. Additionally, if the N150 represents a location-based automatic response priming, it should be present in those trials. Figure 10 displays averaged SL activities contralateral (upper panel) and ipsilateral (lower panel) to the responding hand across the 6 experimental conditions in partial

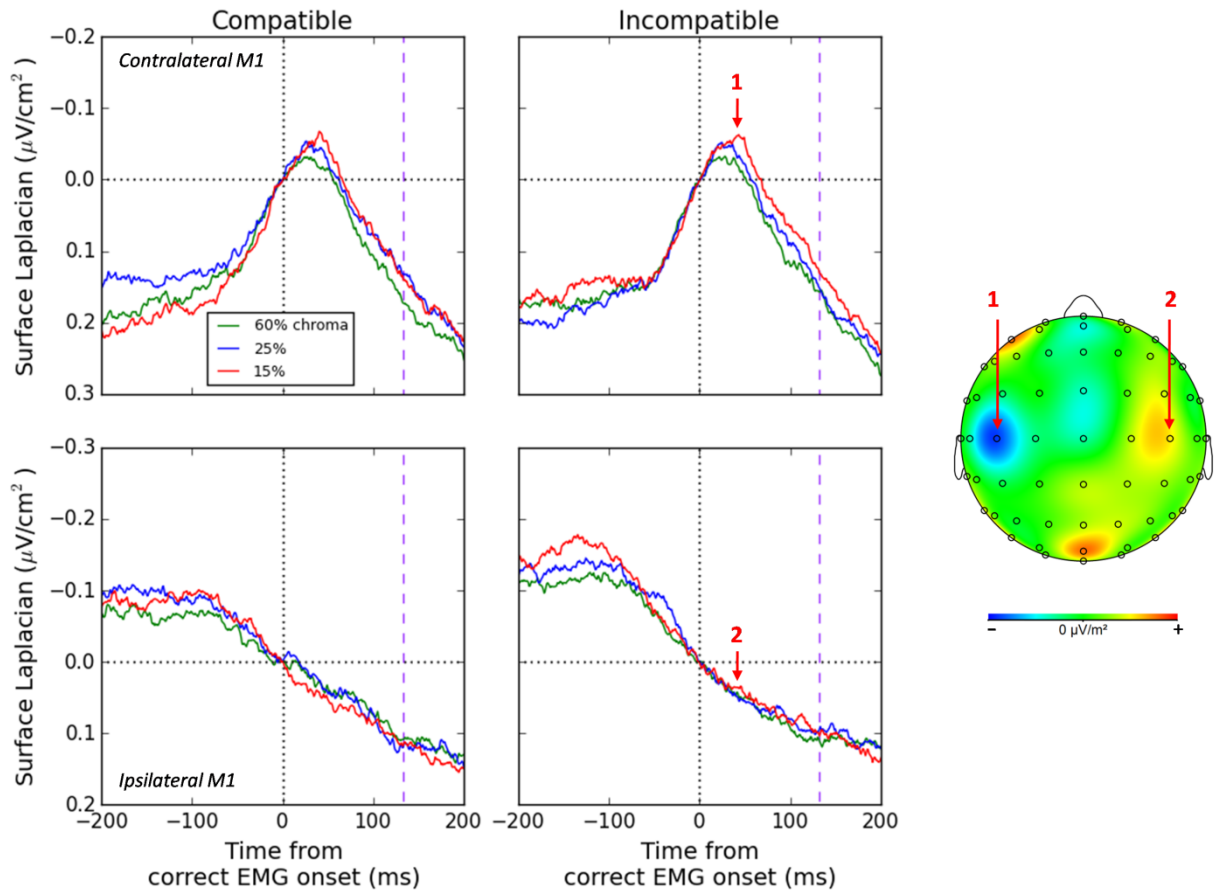
error trials. Although the data is very noisy (particularly in the compatible condition where partial errors are less frequent), both hypotheses appear to hold true. An ANOVA performed on MN150 amplitudes (computed using the method previously described and the same time window; see Figure 10, shaded area) revealed a compatibility x hemisphere interaction ( $F(1, 13) = 15.7, p < .005$ ; no other effect reached significance), similar to that observed on all correct trials: the amplitude of the MN150 was larger in the hemisphere contralateral to the stimulus location, whatever the compatibility condition. Moreover, the ipsilateral inhibition (positivity) was preceded by an activation (negativity), the amplitude of which approximately scaled with that of partial errors across conditions (Figure 7A).



**Figure 10.** Averaged SL in the 6 experimental conditions time-locked to stimulus onset in partial error trials. Signals were baseline-corrected relative to the 100 ms interval starting at stimulus onset. The upper panel represents SL over M1 contralateral to the responding hand, the lower panel represents SL over M1 ipsilateral to the responding hand. The shaded area illustrates the time window used for the MN150 analysis.

*EEG time-locked to EMG onset*

Extended with EMG bounds, the DMC makes a particular prediction with regard to the contralateral M1 activation time-locked to the EMG onset of correct responses. The activation ramp should peak *after* EMG onset (see Figure 3), the peak latency being a function of drift rate (i.e., it should increase as chroma decreases). Figure 11 shows averaged SL activities contralateral (upper panel) and ipsilateral (lower panel) to the responding hand in the 6 conditions for all correct trials. Signals are time-locked to the EMG onset of the correct response and baseline-corrected relative to a 2 ms window centered on EMG onset (such that SL amplitude = 0 at EMG onset). Consistent with the model prediction, the contralateral M1 activation peaks after EMG onset and before the mechanical button press (see Figure 11, vertical purple dashed lines). We detected the peak latency of the contralateral M1 activation for each subject and condition after application of a 30 hz low-pass Butterworth filter to minimize spurious effects of noise. For each condition, the contralateral activation peak latency significantly exceeded EMG onset (one-sample *t*-tests against 0 ms, all *ps* < .001). An ANOVA performed on peak latencies with compatibility and chroma as factors further revealed a main effect of chroma,  $F(2, 26) = 3.8$ ,  $p < .05$  (no other effect reached significance). Consistent with the model prediction, the contralateral M1 activation peak latency monotonically increased as chroma decreased (60 % chroma:  $M = 37$  ms after EMG onset; 25%:  $M = 43$  ms; 15%:  $M = 50$  ms). However, the peak SL amplitude of the contralateral M1 activation also increased monotonically as chroma decreased,  $F(2, 26) = 5.3$ ,  $p < .05$  (no other effect reached significance). This unexpected effect suggests that EMG bounds and/or decision termination bounds might be sensitive to chroma levels and/or decision time. We shall come back to this point later.



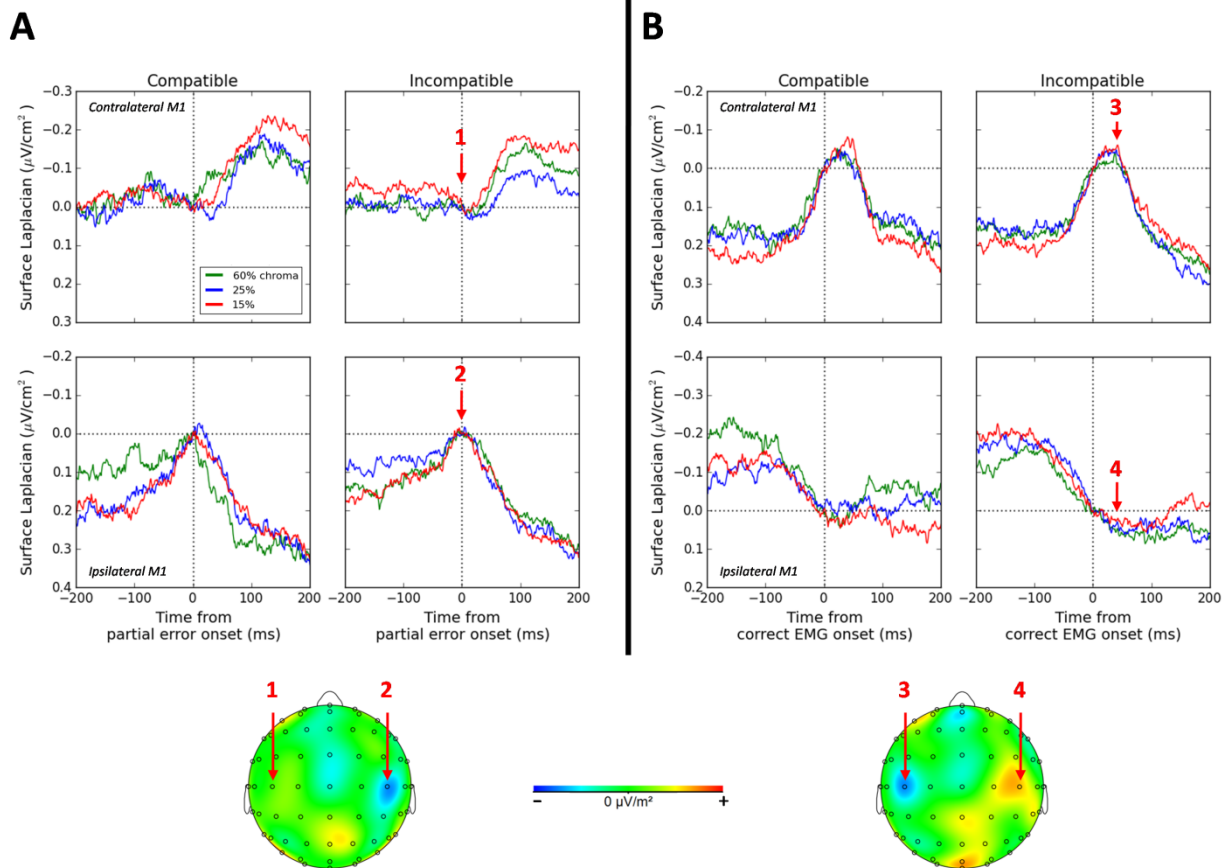
**Figure 11.** Averaged SL in the 6 experimental conditions time-locked to the EMG onset of the correct response in all correct trials. Signals were baseline-corrected relative to a 2 ms window centered on EMG onset (such that SL amplitude = 0 at EMG onset). The dashed purple line represents the motor time (time between EMG onset and the mechanical button press, see Figure 2A) for each compatibility condition averaged across chroma levels. Also shown is a SL topographic map for the incompatible/15% chroma condition at contralateral M1 activation peak latency. A different baseline correction (-400 to -200 ms relative to EMG onset) was used to compute the SL topographic map to better emphasize the activation (arrow 1) / inhibition (arrow 2) anticorrelated pattern. Contralateral M1 activities are arbitrarily represented at C3.

Figure 12 displays averaged SL traces contralateral (upper panel) and ipsilateral (lower panel) to the responding hand in the 6 conditions for partial error trials. Signals are time-locked to the EMG onset of the partial error (Figure 12A) and to the EMG onset of the corrective EMG burst (Figure 12B). All signals are baseline-corrected relative to a 2 ms window centered on EMG onset. Partial errors are associated with a developing activation (negativity) over the ipsilateral M1, consistent with our previous observations (see Figure 10).

We detected the peak latency of the partial error M1 ipsilateral activation for each subject and condition after application of a 30 hz low-pass Butterworth filter. The peak latency was not significantly different from 0 in all conditions (one-sample  $t$ -tests against 0 ms, all  $ps > .1$ ). This result is perfectly consistent with our diffusion model extension (Figure 3), given that partial errors simply reflect an incorrect EMG bound hit, not a commitment to a choice. Consequently, there is no reason to expect an overshoot of the partial error ipsilateral activation after EMG onset. Interestingly, the partial error ipsilateral activation does not seem to be associated with an anticorrelated contralateral inhibition (positivity) counterpart. To test this hypothesis, we computed the slope of contralateral EEG signals by linear regression in a 50 ms time window ending at EMG onset for each subject and condition. Slopes did not differ from 0 in any of the conditions (one-sample  $t$ -tests, all  $ps > .1$ ). The lack of M1 inhibition is specific to partial errors: correct EMG bursts following partial errors are associated with a regular activation/inhibition anticorrelated pattern (Figure 12B). These findings suggest that partial errors are mainly driven by the MN150 electrical impulse. Remember that the MN150 takes the form of a negativity that is not associated with an anticorrelated counterpart in the opposite M1 hemisphere. The higher rate of partial errors in the incompatible compared with the compatible condition is thus mainly caused by the larger MN150 in M1 ipsilateral to the responding hand.

To summarize, the DMC captures all aspects of EEG data with one notable exception. The model fails to explain the lack of anticorrelated signals associated with the automatic location-based activation and the related lack of a developing M1 inhibition associated with partial errors.

### Partial error trials



**Figure 12.** Averaged SL in the 6 experimental conditions time-locked to the EMG onset of the partial error (**A**) and to the EMG onset of the corrective EMG burst (**B**) in partial error trials. Signals were baseline-corrected relative to a 2 ms window centered on EMG onset (such that SL amplitude = 0 at EMG onset). Also shown are SL topographic maps for the incompatible / 15% chroma condition at the partial error M1 activation peak latency (**A**) and at the corrective burst M1 activation peak latency (**B**). A different baseline correction (-400 to -200 ms relative to EMG onset) was used to compute SL topographic maps. The corrective EMG burst is associated with a typical activation (arrow 3) / inhibition (arrow 4) pattern. The inhibition component is absent for partial errors.

## Discussion

A current challenge for decision-making research consists in extending models of simple decisions to more complex and ecological choice situations. Modelers have recently focused on the conflict paradigm for at least two reasons. First, conflict tasks implement a competition between task-relevant and task-irrelevant stimulus attributes, providing a



decision-making context representative of everyday life experiences (Hommel, 2011). Second, behavioral performance in conflict tasks have proven particularly challenging for current formal decision-making theories (Pratte et al., 2010; Schwarz & Miller, 2012; Servant et al., 2014), and have motivated several extensions (Hübner et al., 2010; White, Brown, et al., 2011; White, Ratcliff, et al., 2011). This modeling effort has recently led to a diffusion model of conflict tasks (DMC) able to capture interference effects across various contexts (Ulrich et al., 2015). The present study combined EMG and EEG recordings to test latent assumptions of the DMC through a model-based neuroscience approach (Forstmann, Wagenmakers, Eichele, Brown, & Serences, 2011). Our electrophysiological results provided detailed tracking of the decision variable over the motor system, inviting a reappraisal of the DMC architecture.

### ***Neurophysiologically inspired DMC refinements***

We tested the DMC against data from a Simon task where the perceptual saturation (i.e., discriminability) of the relevant color attribute was manipulated. Although the model captured the behavioral data across conditions, it failed to account for an important aspect of the electrophysiological data. The DMC assumes that decision-making in the Simon task is determined by the superimposition of automatic (location-based) and controlled (color-based) diffusion processes. We found an electrophysiological signature of each process. CSD-converted scalp potentials over M1 contralateral and ipsilateral to the responding hand revealed anticorrelated activation/inhibition ramps which slope scaled with color saturation levels, consistent with the predicted controlled process. These ramps were preceded by a negative component peaking at about 150 ms after stimulus onset (MN150). To our knowledge, this component has never been evidenced by previous work. This is because the few studies that have explored CSD-converted signals over the motor cortices have focused on response-locked activities (e.g., Meckler et al., 2010; Vidal et al., 2011; Vidal et al., 2003).

The MN150 was larger in M1 contralateral to the stimulus location, whatever the compatibility condition, and was not affected by color saturation. The MN150 thus plausibly reflects the automatic and short-living location-based response activation hypothesized by the DMC. However, contrary to the model assumption, the MN150 was not associated with an anticorrelated counterpart in the opposite M1 hemisphere. This important finding motivates two possible model refinements.

The first model refinement preserves the general architecture of the DMC but assumes that the automatic activation is not a diffusion process. Rather, it is modeled as two independent (inhibition-free) Wiener processes with respective drift rate  $I_1$  and  $I_2$ :

$$\begin{cases} dx_1 = I_1(t)dt + \sigma dW_1 \\ dx_2 = I_2(t)dt + \sigma dW_2 \end{cases}$$

where  $x_1$  and  $x_2$  respectively correspond to the automatic activation of M1 contralateral and ipsilateral to the stimulus location. The stochastic term  $\sigma dW$  denotes Gaussianly distributed white noise (Wiener process) with mean 0 and variance  $\sigma^2 dt$ . The time-varying drift rate  $I_1(t)$  is the first derivative of a gamma function similar to the original DMC. The nature of  $I_2(t)$  remains unclear. The EEG data showed a small MN150 in the M1 hemisphere ipsilateral to the stimulus location which amplitude was approximately 3.5 times smaller compared with that observed on the opposite M1 hemisphere. It is possible that a brain structure upstream from M1 prevents the location-based activation from reaching M1 ipsilateral to the stimulus location. Such regulation, however, might be imperfect.  $I_2(t)$  might thus be modeled in a similar way as for  $I_1(t)$ , with the amplitude of the gamma function (parameter  $A$ ) constrained to be 3.5 times smaller. Another refinement concerns the shape of the gamma function. Ulrich et al. (2015) fixed the shape parameter of the gamma function at 2. Under this parameterization, the gamma function is positively skewed (see Figure 1A, left panel).

However, the N150 has a relatively symmetric shape (Figure 8). Fixing the shape at 10 (almost symmetric function) appears closer to our electrophysiological results.

In order to superimpose automatic and controlled processes, we need to decouple the one-dimensional controlled diffusion process. One possibility is to implement it as a feedforward diffusion model (e.g., Mazurek, Roitman, Ditterich, & Shadlen, 2003):

$$\begin{cases} dx_3 = I_3 dt + \sigma dW_3 - f(I_4 dt + \sigma dW_4) \\ dx_4 = I_4 dt + \sigma dW_4 - f(I_3 dt + \sigma dW_3) \end{cases}$$

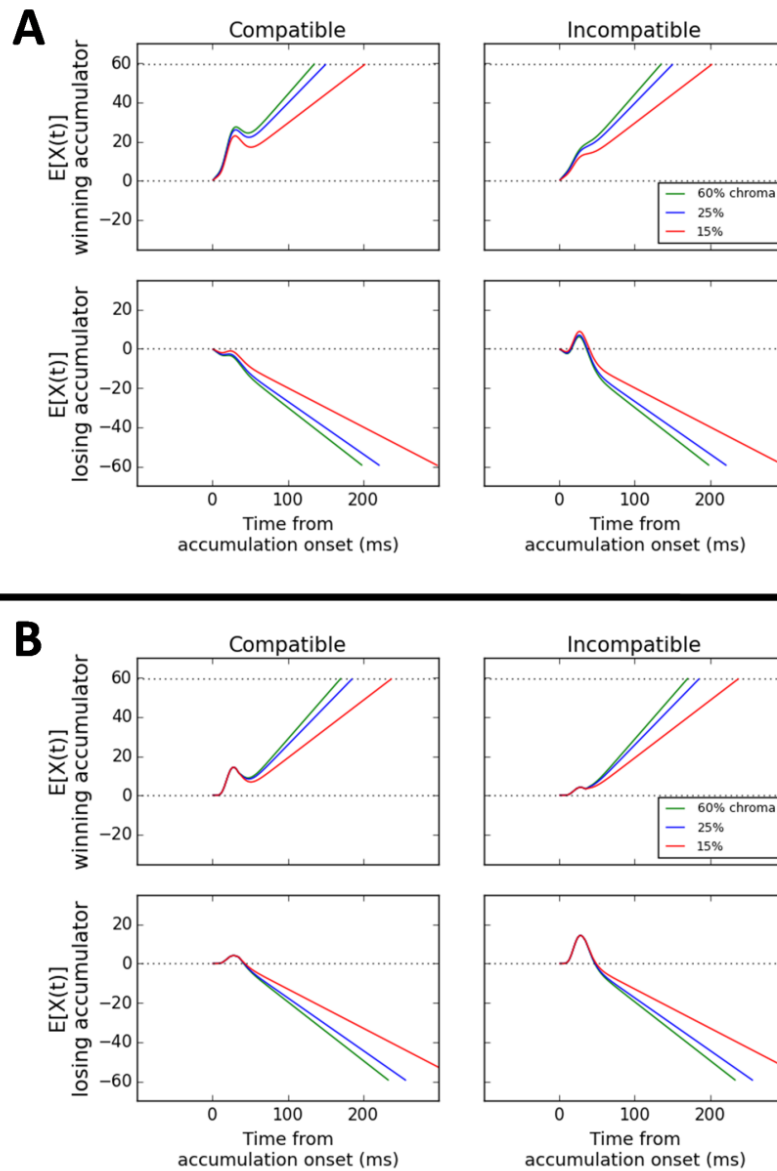
where  $x_3$  and  $x_4$  respectively correspond to the accumulation of color evidence in favor of the correct and the incorrect response. Consequently,  $I_3 = \mu_c$  (drift rate of the controlled process) and  $I_4 = 0$ . Equivalence of the feedforward inhibition model with the diffusion model holds when the feedforward inhibition parameter  $f$  equals 1 (Bogacz et al., 2006). However, decreasing  $f$  would decrease the anticorrelation between competing response accumulators, and would be closer to our EEG observations: we found that the anticorrelation between the contralateral M1 activation and ipsilateral M1 inhibition was strong but not perfect ( $r = -.68$ ).

The expected mean of the superimposed process of this refined model is displayed in Figure 13A. It was computed from previously obtained best-fitting parameters of the original DMC to behavioral data. Feedforward inhibition was set to .68, based on the observed anticorrelation between activation/inhibition EEG slopes. The dynamics of the model show better convergence with EEG results. An important problem remains: because automatic and controlled processes are superimposed, the location-based response activation is modulated by color saturation. Its amplitude is also smaller in the incompatible compared with the compatible condition. We didn't observe any of these effects in our data<sup>32</sup>. The problem can be solved by assuming a temporal delay  $d$  between the onset of the automatic process and that of the controlled one (Figure 13B). The sensory encoding of the task relevant color attribute

---

<sup>32</sup> A post-hoc comparison between the amplitude of the MN150 contralateral to the stimulus location in compatible versus incompatible trials (averaged across chroma levels) did not reveal any difference,  $p = .6$ .

would last longer compared to that of the location attribute, hence delaying the onset of the controlled accumulation process. The temporal delay hypothesis has already been invoked to explain some behavioral findings in the Simon task (e.g., Hommel, 1993). It appears critical to reconcile the refined DMC model with EEG results.



**Figure 13.** Neurophysiologically inspired DMC refinements. **A)** Expected mean of the DMC when (i) the automatic impulse is modeled as two independent drifted Wiener processes and (ii) the shape parameter of the gamma impulse function  $a = 10$ . **B)** Same as A) except that the onset of the controlled process is delayed by a latency  $d = 35$  ms relative to the onset of the automatic process. The expected mean was computed from previously obtained best-fitting parameters of the original DMC to behavioral data.

An alternative and simpler model refinement can be proposed if one considers the MN150 as a location-based motor priming occurring *before* the stimulus evidence begins to be accumulated, during the encoding phase. Such motor priming would add an offset in the accumulation process, equivalent to a starting point shift. This alternative interpretation avoids resorting to a superimposition of automatic and controlled processes (with the temporal delay complication). In this respect, it appears as a more parsimonious interpretation of the EEG data. The model would thus become a standard DDM (Ratcliff, 1978; Ratcliff & McKoon, 2008), with the location information of the stimulus affecting the starting point of the accumulation and color saturation the (constant) drift rate. However, it would be unable to capture the decreasing Simon effect as RT increases or equivalently, the smaller spread of RT associated with the incompatible condition (Schwarz & Miller, 2012). This is because evidence accumulation would start farther from the correct decision bound in incompatible trials; the drift rate being similar between compatibility conditions, the incompatible condition would necessarily be associated with a larger spread of RT. Consequently, a straightforward way to generate a decreasing Simon effect consists in combining the starting point modulation with a higher drift rate in the incompatible condition. This hypothesis appears at odds with our empirical findings: we didn't find any compatibility effect on M1 activation/inhibition ramping slopes. However, comparison of contralateral M1 activation slopes with the magnitude of the Simon effect over time reveals an interesting phenomenon. Figure 14A displays so-called *delta plots* across chroma levels. Delta plots represent the difference (y-axis) against the average in RT between equivalent RT quantiles of incompatible and compatible conditions (Pratte et al., 2010; Schwarz & Miller, 2012). Delta plots were constructed from all correct trials, with the exception of trials contaminated by EEG artifacts to allow for a direct comparison with M1 ramping dynamics. Consistent with previous work (e.g., Ridderinkhof, 2002; Ulrich et al., 2015), the Simon effect exhibited an initial increase

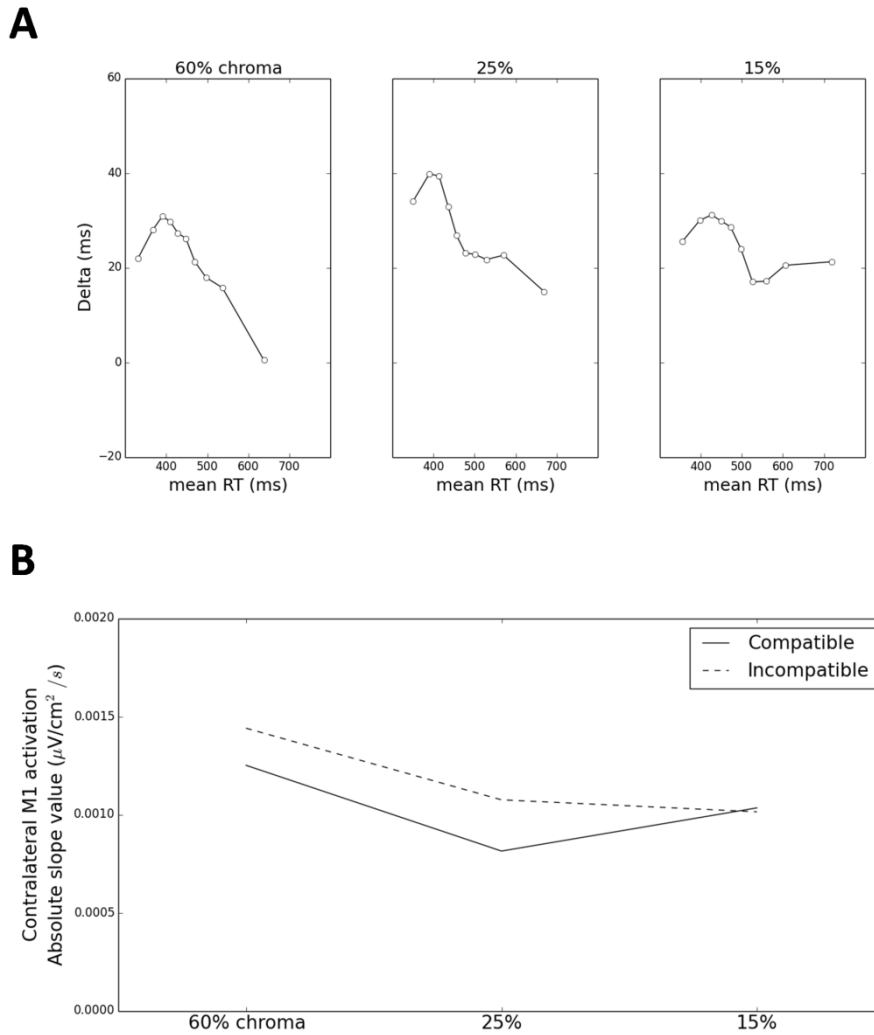
followed by a progressive reduction for 60% and 25% chroma levels. However, the reduction was less pronounced for the 15% chroma condition, reflecting an approximately similar RT standard deviation between compatibility conditions (see Table 3). This modulation was confirmed by a significant chroma x quantile interaction,  $F(16, 208) = 3, p < .05, \epsilon = .27$ . Contralateral M1 activation ramping slopes nicely parallel the modulations in RT standard deviation (Figure 14B). For 60% and 25% chroma levels, the absolute M1 activation slope value was numerically higher for incompatible than compatible trials. However, activation slopes were approximately similar between compatibility conditions for the 15% chroma level. These variations are small, and might require considerable power to be detectable with human electrophysiological measures. Their functional significance are unclear and deserve further investigations. It has recently been hypothesized that the rate of sensory evidence accumulation is regulated by top-down control (Hübner et al., 2010; Liu, Holmes, & Cohen, 2008; Smith & Ratcliff, 2009; White, Ratcliff, et al., 2011). We might hypothesize that the brain engages stronger attentional resources toward the task-relevant color information to counteract the motor priming in favor of the incorrect response, resulting in a higher drift rate. These additional resources, however, might be less efficient in the 15% chroma condition given the low quality of color evidence.

**Table 3**

Standard deviation of response times (ms) for each condition, computed from all correct trials (with the exception of trials contaminated by EEG artifacts).

Condition	Chroma levels (%)		
	60	25	15
<i>SD of RT</i>			
Comp	92	96	106
Incomp	84	88	103

Comp: compatible trials; Incomp: incompatible trials

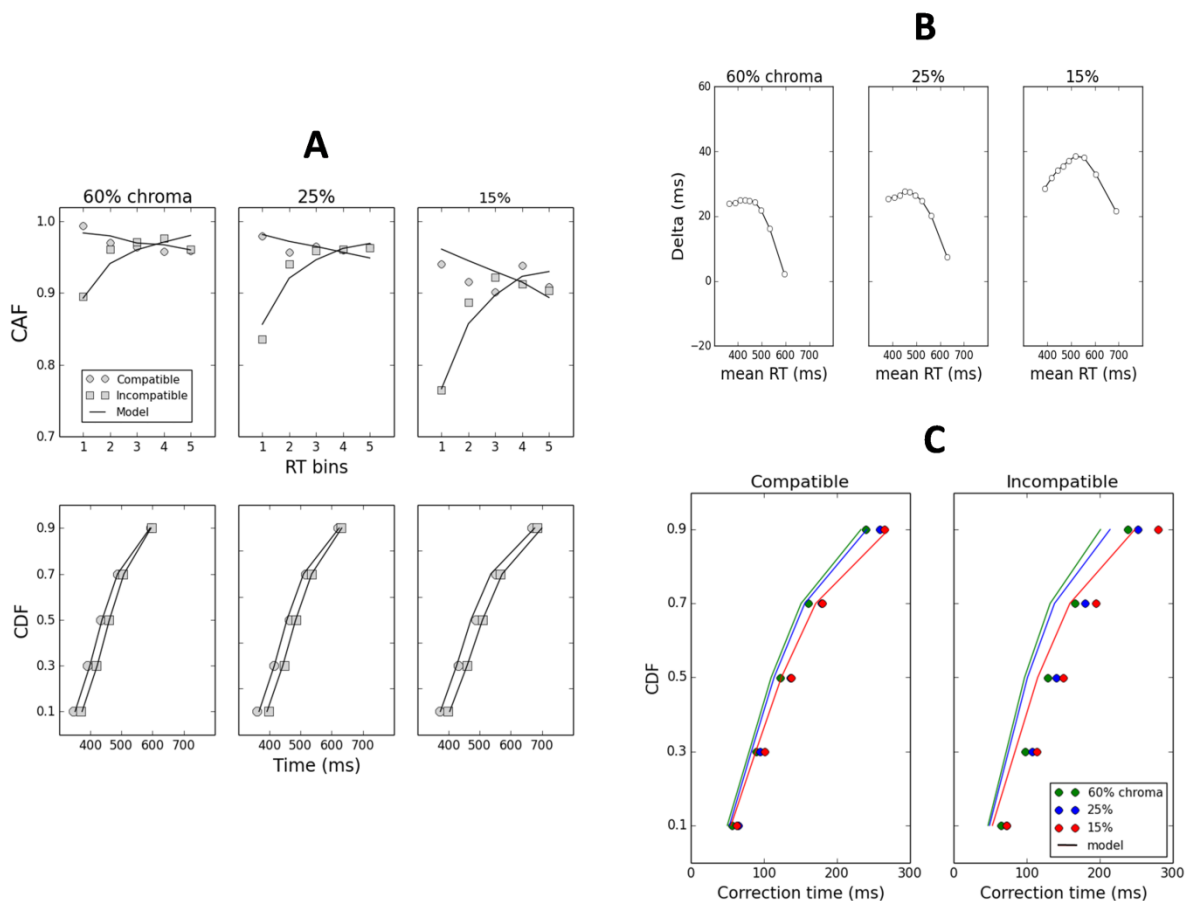


**Figure 14.** **A)** Delta plots across chroma levels computed from all correct trials. Delta plots were constructed from RT deciles to examine the dynamics of the Simon effect in more detail. **B)** Contralateral M1 activation slope for each condition measured by linear regression in a 100 ms time window starting 180 ms after stimulus onset (see Figure 8, second shaded area).

We fit this simpler DDM to our behavioral data averaged across subjects (see Appendix D, supplementary material, for details about the model implementation and fitting method). In line with EEG results, we let the drift rate  $\mu$  free to vary across compatibility and chroma conditions. To account for the location-based motor priming, we incorporated an additional parameter  $z'$  such that the starting point  $z = z'$  in the compatible condition and  $z = -z'$  in the incompatible condition. Similar to the DMC, we let the mean of nondecisional

*Exploring decision-making dynamics in conflict tasks: a model-based cognitive neuroscience study in humans*

components  $\mu_r$  free to vary between chroma levels, and incorporated some variability in starting point (uniformly distributed with range  $\sigma_z$ ) and nondecision time (normally distributed with mean  $\mu_R$  and variance  $\sigma_r$ ). Figure 15A shows that the fit quality of the model is rather good. In particular, the DDM approximates the observed delta plot dynamics across chroma levels (Figure 15B), and the underlying changes in RT variance. Best-fitting parameters are shown in Table 4. As expected, the drift rate decreases as chroma decreases; it is also higher for the incompatible compared with the compatible condition. The magnitude of the compatibility effect on drift rate reduces for the 15% chroma level, which straightens the delta plot.



**Figure 15.** Performance of the DDM. **A)** Observed (points) versus predicted (plain lines) conditional accuracy function (CAF) and cumulative response time function of correct trials (CDF) for each condition. **B)** Predicted delta plots for each chroma level. **C)** Observed (points) versus predicted (plain lines) cumulative correction time function for each condition.



The DDM tends to predict an increase of the Simon effect on mean RT as chroma decreases (Figures 15A and 15B), at odds with observed data. We previously demonstrated the statistical robustness of additive effects between compatibility and chroma thanks to Bayes factors in a similar task design (Servant et al., 2014). Such additivity, however, appears difficult to reconcile with the observed modulations in delta plot shape across chroma levels. The Simon effect might increase as chroma decreases, but the main effect of chroma in our experiments might be too small for the interaction to emerge (main effect of chroma: 52 ms in the present work, 55 ms in Servant et al., 2014). Further work is necessary to determine whether this hypothesis is valid or not.

**Table 4**

Best-fitting DDM parameters to behavioral data for each compatibility condition and chroma level.

Condition	Chroma levels (%)		
	60	25	15
<i>DDM parameters</i>			
$b$	0.047		
$\mu_c$	0.315	0.290	0.222
$\mu_i$	0.404	0.363	0.271
$z'$	$\pm 0.0091$		
$\sigma_z$	0.031		
$\mu_r$	343	357	359
$\sigma_r$	43		

*Note.* The DDM was simulated with an integration constant  $dt = 0.001$  s and a diffusion coefficient  $\sigma = 0.1$ .  $b$ : upper (correct) decision termination bound (incorrect decision termination bound is at  $-b$ );  $\mu_c$ : drift rate for compatible trials;  $\mu_i$ : drift rate for incompatible trials;  $z'$ : starting point shift due to the location-based motor priming (positive in compatible trials, negative in incompatible trials);  $\sigma_z$ : variability in starting point;  $\mu_r$ : mean nondecision time;  $\sigma_r$ : variability in nondecision time.

The performance of the DDM with regard to EMG partial error rate, latency, and correction time across conditions is very similar to that of the DMC (Table 5). In particular, the model predicts faster correction times in the incompatible compared with the compatible

condition, contrary to observed data<sup>33</sup>. This failure points to a conundrum: a higher drift rate in the incompatible than the compatible condition seems necessary to capture the decrease of the Simon effect over time, but this scheme cannot explain the correction time data. However, inspection of observed and predicted correction time cumulative distributions reveals that the DDM systematically underestimates each correction time quantile in the incompatible condition by an approximately constant latency (Figure 15C), similar to the DMC. This result strengthens the hypothesis that a nondecisional processing stage contributes to the correction process in the incompatible condition. We conjecture that this nondecisional stage corresponds to the deployment of additional attentional resources toward the task-relevant color information to overcome the location-based priming of the incorrect response. If so, partial errors should be mainly driven by a mechanism operating *before* evidence accumulation starts. Consistent with this hypothesis, we found that partial errors were not associated with a developing inhibition at the M1 level, suggesting that they are mainly driven by the starting point shift (MN150), not the drift rate.

The DDM also explains the effect of chroma on partial error EMG surfaces in the incompatible condition. Because the incorrect response priming is counteracted with less strength as the drift rate decreases, predicted partial error surfaces necessarily increase as chroma decreases. The model also captures the chroma effect on correct EMG surfaces. However, it predicts a higher EMG surface for the incompatible than the compatible condition, at least for 60 % and 25% chroma levels. Although we didn't find a significant interaction between compatibility and chroma on correct EMG bursts, averaged surface values were numerically higher for the incompatible than the compatible condition in the 60% and 25% chroma levels only, at least for pure correct trials (Figure 7B). This effect mirrors that observed on M1 activation ramping slopes (Figure 14B), making us confident in the

---

<sup>33</sup> The model also fails to capture the interactions between compatibility and chroma on partial error rates and latencies.

proposed DDM architecture. Importantly, these results refute the refined DMC, because the temporal delay between automatic and controlled processes would prevent any compatibility effect on M1 activation ramping slopes and EMG surface of correct bursts, whatever the chroma level.

**Table 5**

Observed and predicted partial error rate (%), latency (ms), and correction time (%) for each compatibility condition and chroma level.

	Chroma levels (%)					
	60		25		15	
	EMG	DDM	EMG	DDM	EMG	DDM
<i>Partial error rate</i>						
Comp	11.9	8.4	14.3	9.4	18.7	12.1
Incomp	22.6	24.9	25.7	26.0	26.7	28.9
<i>Partial error latency</i>						
Comp	277	81	279	88	295	99
Incomp	245	29	259	33	280	43
<i>Correction time</i>						
Comp	136	129	149	134	154	148
Incomp	141	114	153	120	166	137

*Note.* The best-fitting incorrect EMG bound parameter ( $-m$ ) to partial error rates was  $-0.0252$ . Predicted partial error latencies do not contain a sensory encoding time. Predicted partial error latencies and correction times are not a fit to data. Comp: compatible trials; Incomp: incompatible trials.

### ***Limitations and perspectives***

The combination of formal decision-making models, EMG partial errors and CSD-converted EEG signals over M1 offers a new and powerful methodology to study decision-making processes in humans with high temporal and spatial resolution. The method allowed us to elaborate a novel theory of the Simon effect. Our theory, however, critically depends on linking propositions between behavior, cognitive processes and neural states (Schall, 2004). Based on previous findings (Burle et al., 2004; Kelly & O'Connell, 2013), we hypothesized that M1 activation/inhibition ramping activities index sensory evidence accumulation. The

present EEG results support this hypothesis: we found that M1 activation/inhibition ramping slopes scale with chroma levels. A follow-up distributional analysis revealed high correlations between RT and M1 ramping slopes. These results, however, are based on averaged signals. Latimer, Yates, Meister, Huk, and Pillow (2015) have recently demonstrated that single-trial neuronal responses in the macaque lateral intraparietal area (LIP) show a sudden jump from one discharge rate to the other. Variability in the onset of the jump generates an artifactual quasi-linear ramp of firing rate at the trial-averaged level. However, raster plots of M1 neurons show pretty clear acceleration of discharge rate (e.g., Riehle, 2005; Riehle, Kornblum, & Requin, 1997; Riehle & Requin, 1993; Zhang, Riehle, Requin, & Kornblum, 1997). M1 neurons might read out the population of stepping neuron ensembles from upstream structures (Zandbelt, Purcell, Palmeri, Logan, & Schall, 2014), hence representing the ramping outcome.

Another important linking proposition concerns the functional significance and neural implementation of hypothesized EMG bounds (Servant et al., 2015). The very existence of covert motor activity during the decision process (partial errors) coupled with chroma effects on covert and overt EMG bursts demonstrate that the decision process transmits partial outputs to the motor execution stage. The transmission, however, is not purely continuous: EMG bursts exhibit a discrete onset, suggesting that a mechanism gates the flow of information. Incorporation of EMG bounds into a diffusion model framework is a simple realization of this idea. The dynamics of EEG signals time-locked to covert versus overt EMG burst onsets support this model extension: the activation of the motor command associated with partial errors peaks at EMG onset, whereas that associated with overt responses shows an overshoot after EMG onset which duration scales with the decision variable. Nonetheless, how and why the brain implements such gating of information remains an open question. Electrophysiological and microstimulation studies with behaving monkeys have revealed that

the very same neurons that encode the decision variable also encode a confidence signal (Fetsch, Kiani, Newsome, & Shadlen, 2014; Kiani & Shadlen, 2009). We previously hypothesized that the brain might engage motor activity in an adaptive way, i.e. when the decision variable reaches a sufficiently high degree of confidence for a particular response alternative (Servant et al., 2015). Indeed, a simple Bayesian framework links confidence to the standard diffusion model. Confidence corresponds to the log posterior odds of a correct response, and can be derived from the diffusion process using Fokker-Planck equation and Bayes' rule. However, log odds cannot be expressed in closed form if the diffusion is continuously time-inhomogeneous (Ratcliff, 1980). While isometric log odds lines are parallel to decision bounds for a standard diffusion model (Gardiner, 1985), marginalization over conditions that affect the drift rate introduces non-linearity (Kiani & Shadlen, 2009). Such non-linearity might explain two empirical observations not captured by tested diffusion models: (i) the interactions between compatibility and chroma on partial error rates and latencies and (ii) the increase of the contralateral M1 activation peak amplitude as chroma decreases. Further work is necessary to understand the relationship between decision-making, confidence, and motor engagement.

Zhang, Riehle, Requin and Kornblum (1997) recorded from M1 neurons while monkeys performed a stimulus-response spatial compatibility task. In each trial, a colored light-emitting diode was presented either to the left or to the right of a central reference point. Monkeys had to point directly at or to the opposite side of the diode, depending of its color. At a population level, M1 neurons discharge rates were first correlated with the side of the diode, then when its color as well as trial compatibility, and finally with the representation of the behavioral response. Our results extend these findings in providing a detailed modeling of each processing phase. This modeling effort raises new questions. The brain seems to engage additional attentional resources toward the task-relevant information to overcome the

location-based incorrect response priming in incompatible trials, but the structure mediating this top-down control is unknown. Two likely candidates are the pre-supplementary motor area (pre-SMA) and the right inferior frontal cortex (rIFG). Virtual lesions of pre-SMA by TMS in the flanker task have proven to increase the so-called "Gratton dip", a preferential activation of the incorrect response in the incompatible condition inferred from the LRP (Taylor, Nobre, & Rushworth, 2007). Because the LRP is a differential measure (see introduction), the TMS effect might be attributable to an increase of the MN150 amplitude or to a decrease in the slope of the activation of the correct response. While the role of rIFG in top-down control is well established (reviewed by Mars, Neubert, & Rushworth, 2011), it is also unclear whether rIFG implements control via an amplification of the task-relevant information (e.g., Hampshire, Chamberlain, Monti, Duncan, & Owen, 2010), or via an inhibition of unwanted actions (e.g., Aron, Robbins, & Poldrack, 2004). In the Simon task, Forstmann, van den Wildenberg, & Ridderinkhof (2008) found that a steeper slope of the first CAF segment in the incompatible condition was associated with enhanced BOLD signal in the right pre-SMA. Interestingly, the reduction of the Simon effect over time, indexed by the delta plot, was correlated with the BOLD signal in rIFG: the more negative-going the delta plot, the higher the rIFG activation. Consequently, pre-SMA might participate in the regulation of the location-based motor impulse, whereas rIFG might mediate the following engagement of additional attentional resources toward the task-relevant information in the incompatible condition. Future work combining computational modeling, TMS, and Laplace-transformed EEG over M1 might clarify the respective roles of pre-SMA and rIFG.

## References

- Albantakis, L., & Deco, G. (2009). The encoding of alternatives in multiple-choice decision making. *Proc Natl Acad Sci USA*, *106*(25), 10308-10313. doi:10.1073/pnas.0901621106
- Aron, A. R., Robbins, T. W., & Poldrack, R. A. (2004). Inhibition and the right inferior frontal cortex. *Trends Cogn Sci*, *8*(4), 170-177. doi:10.1016/j.tics.2004.02.010
- Bogacz, R., Brown, E., Moehlis, J., Holmes, P., & Cohen, J. D. (2006). The physics of optimal decision making: a formal analysis of models of performance in two-alternative forced-choice tasks. *Psychol Rev*, *113*(4), 700-765. doi:10.1037/0033-295x.113.4.700
- Burle, B., Roger, C., Allain, S., Vidal, F., & Hasbroucq, T. (2008). Error negativity does not reflect conflict: a reappraisal of conflict monitoring and anterior cingulate cortex activity. *J Cogn Neurosci*, *20*(9), 1637-1655. doi:10.1162/jocn.2008.20110
- Burle, B., Spieser, L., Roger, C., Casini, L., Hasbroucq, T., & Vidal, F. (2015). Spatial and temporal resolutions of EEG: Is it really black and white? A scalp current density view. *Int J Psychophysiol*. doi:10.1016/j.ijpsycho.2015.05.004
- Burle, B., Vidal, F., Tandonnet, C., & Hasbroucq, T. (2004). Physiological evidence for response inhibition in choice reaction time tasks. *Brain Cogn*, *56*(2), 153-164. doi:10.1016/j.bandc.2004.06.004
- Busemeyer, J. R., & Townsend, J. T. (1993). Decision field theory: a dynamic-cognitive approach to decision making in an uncertain environment. *Psychol Rev*, *100*(3), 432-459.
- Chatrjian, G. E., Lettich, E., & Nelson, P. L. (1988). Modified nomenclature for the "10%" electrode system. *J Clin Neurophysiol*, *5*(2), 183-186.
- Churchland, A. K., Kiani, R., & Shadlen, M. N. (2008). Decision-making with multiple alternatives. *Nat Neurosci*, *11*(6), 693-702. doi:10.1038/nn.2123
- De Clercq, W., Vergult, A., Vanrumste, B., Van Paesschen, W., & Van Huffel, S. (2006). Canonical correlation analysis applied to remove muscle artifacts from the electroencephalogram. *IEEE Trans Biomed Eng*, *53*(12 Pt 1), 2583-2587. doi:10.1109/tbme.2006.879459
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *J Neurosci Methods*, *134*(1), 9-21. doi:10.1016/j.jneumeth.2003.10.009
- Ditterich, J. (2010). A Comparison between Mechanisms of Multi-Alternative Perceptual Decision Making: Ability to Explain Human Behavior, Predictions for Neurophysiology, and Relationship with Decision Theory. *Front Neurosci*, *4*, 184. doi:10.3389/fnins.2010.00184
- Donkin, C., Brown, S., Heathcote, A., & Wagenmakers, E. J. (2011). Diffusion versus linear ballistic accumulation: different models but the same conclusions about psychological processes? *Psychon Bull Rev*, *18*(1), 61-69. doi:10.3758/s13423-010-0022-4
- Duque, J., Olivier, E., & Rushworth, M. (2013). Top-down inhibitory control exerted by the medial frontal cortex during action selection under conflict. *J Cogn Neurosci*, *25*(10), 1634-1648. doi:10.1162/jocn\_a\_00421
- Fetsch, C. R., Kiani, R., Newsome, W. T., & Shadlen, M. N. (2014). Effects of cortical microstimulation on confidence in a perceptual decision. *Neuron*, *83*(4), 797-804. doi:10.1016/j.neuron.2014.07.011
- Fisher, R. (1925). *Statistical Methods for Research Workers*. Edinburgh: Oliver & Boyd.

*Exploring decision-making dynamics in conflict tasks: a model-based cognitive neuroscience study in humans*

- Forstmann, B. U., Wagenmakers, E. J., Eichele, T., Brown, S., & Serences, J. T. (2011). Reciprocal relations between cognitive neuroscience and formal cognitive models: opposites attract? *Trends Cogn Sci*, *15*(6), 272-279. doi:10.1016/j.tics.2011.04.002
- Gardiner, C. W. (1985). *Handbook of stochastic methods*. New York: Springer.
- Gevins, A. S., Morgan, N. H., Bressler, S. L., Cutillo, B. A., White, R. M., Illes, J., . . . Zeitlin, G. M. (1987). Human neuroelectric patterns predict performance accuracy. *Science*, *235*(4788), 580-585.
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. (2000). Representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *Nature*, *404*(6776), 390-394. doi:10.1038/35006062
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. (2007). The neural basis of decision making. *Annu Rev Neurosci*, *30*, 535-574. doi:10.1146/annurev.neuro.29.051605.113038
- Gratton, G., Coles, M. G., Sirevaag, E. J., Eriksen, C. W., & Donchin, E. (1988). Pre- and poststimulus activation of response channels: a psychophysiological analysis. *J Exp Psychol: Hum Percept Perform*, *14*(3), 331-344.
- Greenhouse, S., & Geisser, S. (1959). On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika*, *24*, 95-112.
- Hampshire, A., Chamberlain, S. R., Monti, M. M., Duncan, J., & Owen, A. M. (2010). The role of the right inferior frontal gyrus: inhibition and attentional control. *Neuroimage*, *50*(3), 1313-1319. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.12.109
- Hawkins, G., Brown, S. D., Steyvers, M., & Wagenmakers, E. J. (2012). Context effects in multi-alternative decision making: empirical data and a Bayesian model. *Cogn Sci*, *36*(3), 498-516. doi:10.1111/j.1551-6709.2011.01221.x
- Heekeren, H. R., Marrett, S., & Ungerleider, L. G. (2008). The neural systems that mediate human perceptual decision making. *Nat Rev Neurosci*, *9*(6), 467-479. doi:10.1038/nrn2374
- Hommel, B. (1993). The relationship between stimulus processing and response selection in the Simon task: Evidence for a temporal overlap. *Psychol Res*, *55*(4), 280- 290. doi:10.1007/BF00419688
- Hommel, B. (2011). The Simon effect as tool and heuristic. *Acta Psychol*, *136*(2), 189- 202. doi:10.1016/j.actpsy.2010.04.011
- Hübner, R., Steinhauser, M., & Lehle, C. (2010). A dual-stage two-phase model of selective attention. *Psychol Rev*, *117*(3), 759-784. doi:10.1037/a0019471
- Jones, M., & Dzhafarov, E. N. (2014). Unfalsifiability and mutual translatability of major modeling schemes for choice reaction time. *Psychol Rev*, *121*(1), 1-32. doi:10.1037/a0034190
- Kayser, J., & Tenke, C. E. (2015). Issues and considerations for using the scalp surface Laplacian in EEG/ERP research: A tutorial review. *Int J Psychophysiol*, *97*(3), 189-209. doi:10.1016/j.ijpsycho.2015.04.012
- Kelly, S. P., & O'Connell, R. G. (2013). Internal and external influences on the rate of sensory evidence accumulation in the human brain. *J Neurosci*, *33*(50), 19434-19441. doi:10.1523/jneurosci.3355-13.2013
- Keuken, M. C., Van Maanen, L., Bogacz, R., Schafer, A., Neumann, J., Turner, R., & Forstmann, B. U. (2015). The subthalamic nucleus during decision-making with multiple alternatives. *Hum Brain Mapp*. doi:10.1002/hbm.22896
- Kiani, R., & Shadlen, M. N. (2009). Representation of confidence associated with a decision by neurons in the parietal cortex. *Science*, *324*(5928), 759-764. doi:10.1126/science.1169405
- Koessler, L., Maillard, L., Benhadid, A., Vignal, J. P., Felblinger, J., Vespignani, H., & Braun, M. (2009). Automated cortical projection of EEG sensors: anatomical



- correlation via the international 10-10 system. *Neuroimage*, 46(1), 64-72. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.02.006
- Laming, D. R. J. (1968). *Information theory of choice reaction time*. New York: Wiley.
- Latimer, K. W., Yates, J. L., Meister, M. L., Huk, A. C., & Pillow, J. W. (2015). NEURONAL MODELING. Single-trial spike trains in parietal cortex reveal discrete steps during decision-making. *Science*, 349(6244), 184-187. doi:10.1126/science.aaa4056
- Leite, F. P., & Ratcliff, R. (2010). Modeling Reaction Time and Accuracy of Multiple-Alternative Decisions. *Atten Percept Psychophys*, 72(1), 246-273. doi:10.3758/app.72.1.246
- Link, S. W. (1975). The relative judgment theory of two choice response time. *Journal of Mathematical Psychology*, 12(1), 114-135. doi:10.1016/0022-2496(75)90053-X
- Liu, Y. S., Holmes, P., & Cohen, J. D. (2008a). A neural network model of the Eriksen task: Reduction, analysis, and data fitting. *Neural Comput*, 20(2), 345-373. doi:10.1162/neco.2007.08-06-313
- Luce, R. D. (1986). *Response Times*. New York: Oxford University Press.
- Mars, R. B., Neubert, F.-X., & Rushworth, M. F. S. (2011). Top-down control over the motor cortex. In R. B. Mars, J. Sallet, M. F. S. Rushworth, & N. Yeung (Eds.), *Neural basis of motivational and cognitive control*. Cambridge: MIT Press.
- Mauchly, J. W. (1940). Significance Test for Sphericity of a Normal n-Variate Distribution. *The Annals of Mathematical Statistics*, 11(2), 204-209.
- Mazurek, M. E., Roitman, J. D., Ditterich, J., & Shadlen, M. N. (2003). A role for neural integrators in perceptual decision making. *Cereb Cortex*, 13(11), 1257-1269.
- Meckler, C., Allain, S., Carbonnell, L., Hasbroucq, T., Burle, B., & Vidal, F. (2010). Motor inhibition and response expectancy: a Laplacian ERP study. *Biol Psychol*, 85(3), 386-392. doi:10.1016/j.biopsycho.2010.08.011
- Nelder, J. A., & Mead, R. (1965). A Simplex Method for Function Minimization. *The Comput J*, 7, 308-313. doi:10.1093/comjnl/7.4.308
- Niwa, M., & Ditterich, J. (2008). Perceptual decisions between multiple directions of visual motion. *J Neurosci*, 28(17), 4435-4445. doi:10.1523/jneurosci.5564-07.2008
- O'Connell, R. G., Dockree, P. M., & Kelly, S. P. (2012). A supramodal accumulation-to-bound signal that determines perceptual decisions in humans. *Nat Neurosci*, 15(12), 1729-1735. doi:10.1038/nn.3248
- Peirce, J. W. (2007). PsychoPy--Psychophysics software in Python. *J Neurosci Methods*, 162(1-2), 8-13. doi:10.1016/j.jneumeth.2006.11.017
- Perrin, F., Bertrand, O., & Pernier, J. (1987). Scalp current density mapping: value and estimation from potential data. *IEEE Trans Biomed Eng*, 34(4), 283-288.
- Piéron, H. (1913). Recherches sur les lois de variation des temps de latence sensorielle en fonction des intensités excitatrices. *Année Psychologique*, 22, 17-96. doi:10.3406/psy.1913.4294
- Pratte, M. S., Rouder, J. N., Morey, R. D., & Feng, C. (2010). Exploring the differences in distributional properties between Stroop and Simon effects using delta plots *Atten Percept Psychophys* (Vol. 72, pp. 2013-2025). United States.
- Purcell, B. A., Heitz, R. P., Cohen, J. Y., Schall, J. D., Logan, G. D., & Palmeri, T. J. (2010). Neurally constrained modeling of perceptual decision making. *Psychol Rev*, 117(4), 1113-1143. doi:10.1037/a0020311
- Purcell, B. A., Schall, J. D., Logan, G. D., & Palmeri, T. J. (2012). From salience to saccades: multiple-alternative gated stochastic accumulator model of visual search. *J Neurosci*, 32(10), 3433-3446. doi:10.1523/jneurosci.4622-11.2012
- Ratcliff, R. (1978). A theory of memory retrieval. *Psychol Rev*, 85, 59-108.

- Ratcliff, R. (1980). A note on modeling accumulation of information when the rate of accumulation changes over time. *J Math Psychol*, *21*, 178-184.
- Ratcliff, R., & McKoon, G. (2008). The diffusion decision model: theory and data for two-choice decision tasks. *Neural Comput*, *20*(4), 873-922. doi:10.1162/neco.2008.12-06-420
- Ratcliff, R., & Smith, P. L. (2004). A comparison of sequential sampling models for two-choice reaction time. *Psychol Rev*, *111*(2), 333-367. doi:10.1037/0033-295x.111.2.333
- Ratcliff, R., & Starns, J. J. (2013). Modeling confidence judgments, response times, and multiple choices in decision making: recognition memory and motion discrimination. *Psychol Rev*, *120*(3), 697-719. doi:10.1037/a0033152
- Ridderinkhof, K. R. (2002). Activation and suppression in conflict tasks: Empirical clarification through distributional analyses. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Common mechanisms in perception and action. Attention and Performance, XIX*. (pp. 494-519). Oxford: Oxford University Press.
- Riehle, A. (2005). Preparation for action : one of the key functions of motor cortex. In A. Riehle & E. Vaadia (Eds.), *Motor cortex in voluntary movements : a distributed system for distributed functions* (pp. 213-240). Boca Raton: CRC Press.
- Riehle, A., Kornblum, S., & Requin, J. (1997). Neuronal correlates of sensorimotor association in stimulus–response compatibility. *J Exp Psychol: Hum Percept Perform*, *23*(6), 1708. doi:10.1037/0096-1523.23.6.1708
- Riehle, A., & Requin, J. (1993). The predictive value for performance speed of preparatory changes in neuronal activity of the monkey motor and premotor cortex. *Behav Brain Res*, *53*(1-2), 35-49.
- Romo, R., & de Lafuente, V. (2013). Conversion of sensory signals into perceptual decisions. *Prog Neurobiol*, *103*, 41-75. doi:10.1016/j.pneurobio.2012.03.007
- Sadja, P., Philiastides, M. G., Heekeren, H., & Ratcliff, R. (2011). Linking neuronal variability to perceptual decision making via neuroimaging. In M. Ding & D. L. Glanzman (Eds.), *The dynamic brain: An exploration of neuronal variability and its functional significance* (pp. 214-232). New York: Oxford University Press.
- Schall, J. D. (2004). On building a bridge between brain and behavior. *Annu Rev Psychol*, *55*, 23-50. doi:10.1146/annurev.psych.55.090902.141907
- Schwarz, W., & Miller, J. (2012). Response time models of delta plots with negative-going slopes. *Psychonom Bull Rev*, *19*(4), 555-574. doi:10.3758/s13423-012-0254-6
- Selen, L. P., Shadlen, M. N., & Wolpert, D. M. (2012). Deliberation in the motor system: reflex gains track evolving evidence leading to a decision. *J Neurosci*, *32*(7), 2276-2286. doi:10.1523/jneurosci.5273-11.2012
- Servant, M., Montagnini, A., & Burle, B. (2014). Conflict tasks and the diffusion framework: Insight in model constraints based on psychological laws. *Cogn Psychol*, *72*, 162-195. doi:10.1016/j.cogpsych.2014.03.002
- Servant, M., White, C., Montagnini, A., & Burle, B. (2015). Using Covert Response Activation to Test Latent Assumptions of Formal Decision-Making Models in Humans. *J Neurosci*, *35*(28), 10371-10385. doi:10.1523/jneurosci.0078-15.2015
- Simon, J. R., & Small, A. M., Jr. (1969). Processing auditory information: interference from an irrelevant cue. *J Applied Psychol*, *53*(5), 433-435.
- Smith, P. L., & Ratcliff, R. (2009). An integrated theory of attention and decision making in visual signal detection *Psychol Rev* (Vol. 116, pp. 283-317). United States: 2009 APA, all rights reserved.
- Taylor, P. C., Nobre, A. C., & Rushworth, M. F. (2007). Subsecond changes in top down control exerted by human medial frontal cortex during conflict and action selection: a

- combined transcranial magnetic stimulation electroencephalography study. *J Neurosci*, 27(42), 11343-11353. doi:10.1523/jneurosci.2877-07.2007
- Townsend, J. T. (1976). Serial and within-stage independent parallel model equivalence on the minimum completion time. *J Math Psychol*, 14(3). doi:10.1016/0022-2496(76)90003-1
- Townsend, J. T. (1990). Serial vs. Parallel Processing: Sometimes They Look Like Tweedledum and Tweedledee but They Can (and Should) Be Distinguished. *Psychol Sci* 1, 46-54. doi:10.1111/j.1467-9280.1990.tb00067.x
- Tsetsos, K., Usher, M., & McClelland, J. L. (2011). Testing multi-alternative decision models with non-stationary evidence. *Front Neurosci*, 5, 63. doi:10.3389/fnins.2011.00063
- Ulrich, R., Schroter, H., Leuthold, H., & Birngruber, T. (2015). Automatic and controlled stimulus processing in conflict tasks: Superimposed diffusion processes and delta functions. *Cogn Psychol*, 78, 148-174. doi:10.1016/j.cogpsych.2015.02.005
- Usher, M., & McClelland, J. L. (2001). The time course of perceptual choice: the leaky, competing accumulator model. *Psychol Rev*, 108(3), 550-592.
- Usher, M., & McClelland, J. L. (2004). Loss aversion and inhibition in dynamical models of multialternative choice. *Psychol Rev*, 111(3), 757-769. doi:10.1037/0033-295x.111.3.757
- Van Boxtel, G. J., Geraats, L. H., Van den Berg-Lenssen, M. M., & Brunia, C. H. (1993). Detection of EMG onset in ERP research. *Psychophysiology*, 30(4), 405-412.
- van Maanen, L., Grasman, R. P., Forstmann, B. U., Keuken, M. C., Brown, S. D., & Wagenmakers, E. J. (2012). Similarity and number of alternatives in the random-dot motion paradigm. *Atten Percept Psychophys*, 74(4), 739-753. doi:10.3758/s13414-011-0267-7
- Vidal, F., Burle, B., Grapperon, J., & Hasbroucq, T. (2011). An ERP study of cognitive architecture and the insertion of mental processes: Donders revisited. *Psychophysiology*, 48(9), 1242-1251. doi:10.1111/j.1469-8986.2011.01186.x
- Vidal, F., Grapperon, J., Bonnet, M., & Hasbroucq, T. (2003). The nature of unilateral motor commands in between-hand choice tasks as revealed by surface Laplacian estimation. *Psychophysiology*, 40(5), 796-805.
- Wagenmakers, E.-J., & Brown, S. (2007). On the linear relation between the mean and the standard deviation of a response time distribution. *Psychol Rev*, 114(3), 830-841. doi:10.1037/0033-295X.114.3.830
- Wagenmakers, E.-J., Grasman, R. P. P., & Molenaar, P. C. M. (2005). On the relation between the mean and the variance of a diffusion model response time distribution. *J Math Psychol*, 49(3), 195-204. doi:10.1016/j.jmp.2005.02.003
- White, C. N., Brown, S., & Ratcliff, R. (2011). A test of Bayesian observer models of processing in the Eriksen flanker task. *J Exp Psychol: Hum Percept Perform*, 38(2), 489-497. doi:10.1037/a0026065
- White, C. N., Ratcliff, R., & Starns, J. J. (2011). Diffusion models of the flanker task: discrete versus gradual attentional selection. *Cogn Psychol*, 63(4), 210-238. doi:10.1016/j.cogpsych.2011.08.001
- Winer, B. J. (1971). *Statistical principles in experimental design: Design and analysis of factorial experiments*. New York: McGraw-Hill.
- Wylie, S. A., Claassen, D. O., Huizenga, H. M., Schewel, K. D., Ridderinkhof, K. R., Bashore, T. R., & van den Wildenberg, W. P. (2012). Dopamine agonists and the suppression of impulsive motor actions in Parkinson disease. *J Cogn Neurosci*, 24(8), 1709-1724. doi:10.1162/jocn\_a\_00241

*Exploring decision-making dynamics in conflict tasks: a model-based cognitive neuroscience study in humans*

- Zandbelt, B., Purcell, B. A., Palmeri, T. J., Logan, G. D., & Schall, J. D. (2014). Response times from ensembles of accumulators. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *111*(7), 2848-2853. doi:10.1073/pnas.1310577111
- Zhang, J., Riehle, A., Requin, J., & Kornblum, S. (1997). Dynamics of single neuron activity in monkey primary motor cortex related to sensorimotor transformation. *J Neurosci*, *17*(6), 2227-2246.

## Supplementary material

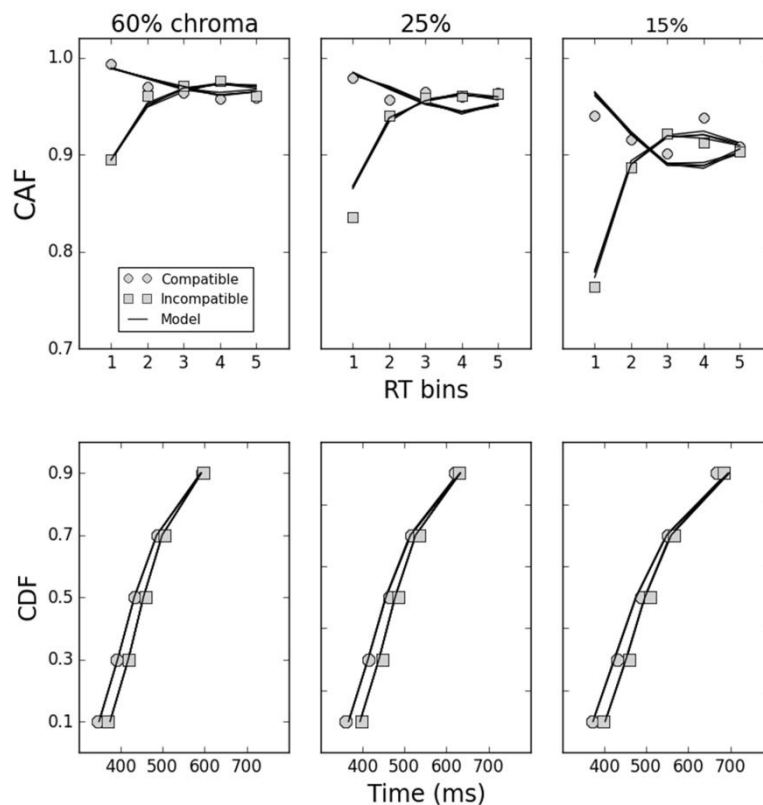
### Exploring decision-making dynamics in conflict tasks: a model-based cognitive neuroscience study in humans

Mathieu Servant, Corey White, Anna Montagnini, & Borís Burle

#### Appendix A

Ulrich et al. (2015) suggested that the diffusion noise  $\sigma$  might not be regarded as scaling parameter within DMC. If so, multiplying the diffusion noise and DMC parameters (except the mean ( $\mu_r$ ) and variability ( $\sigma_r$ ) in nondecision time, the shape ( $a$ ) and peak latency ( $\tau$ ) of the gamma function) by the same quantity should modify the predictions of the model.

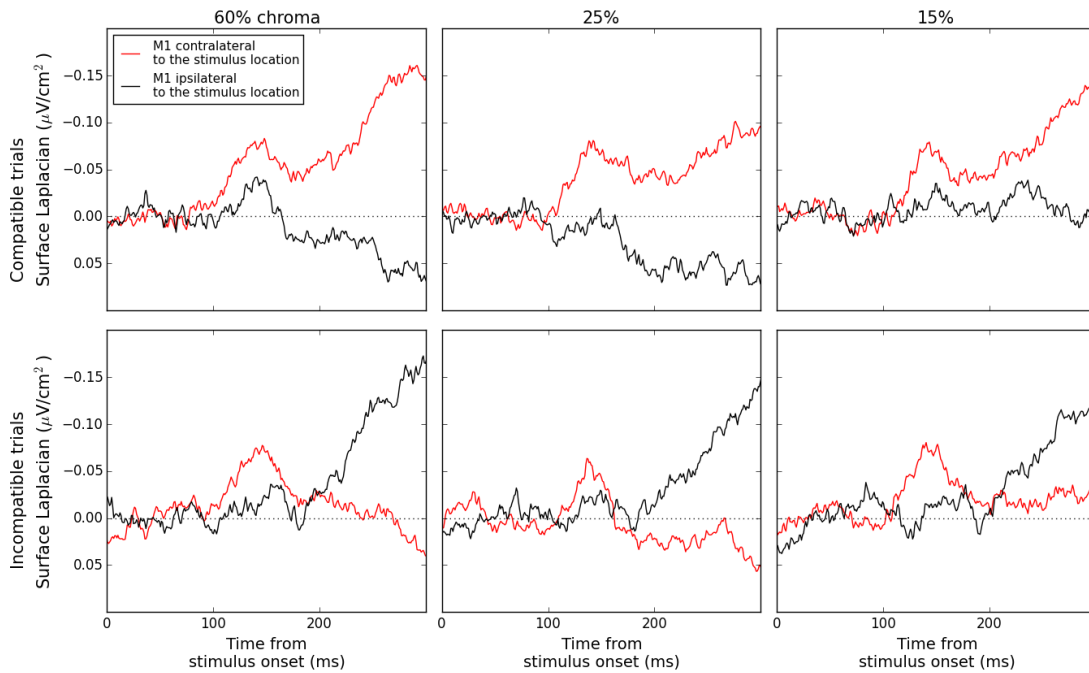
The plot below displays DMC predictions (plain lines) when the diffusion noise ( $\sigma = 4$ ) and best-fitting DMC parameters to behavioral data are multiplied by 1, 10, 100 and 1000. 80,000 trials were simulated for each diffusion noise value. The predictions are similar, demonstrating a mathematical scaling property of the model.



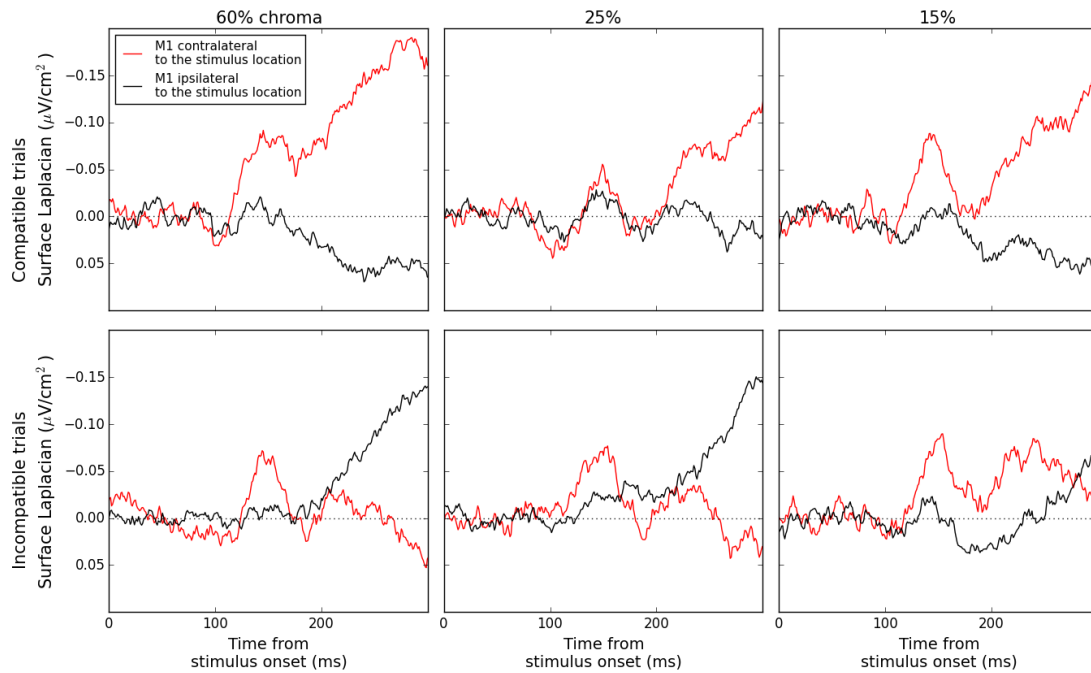
## Appendix B

In the main text, (symmetrical) surface Laplacian (SL) signals elicited by left and right hand responses were merged together. The plots below display averaged SL over each motor cortex elicited by *right and left stimuli* for each condition in all correct trials. Signals are time-locked to stimulus onset, and baseline-corrected relative to the 100 ms interval starting at stimulus onset. The amplitude of the MN150 is systematically higher over M1 *contralateral to the stimulus location* (red traces), whatever the condition.

### Right stimuli



### Left stimuli

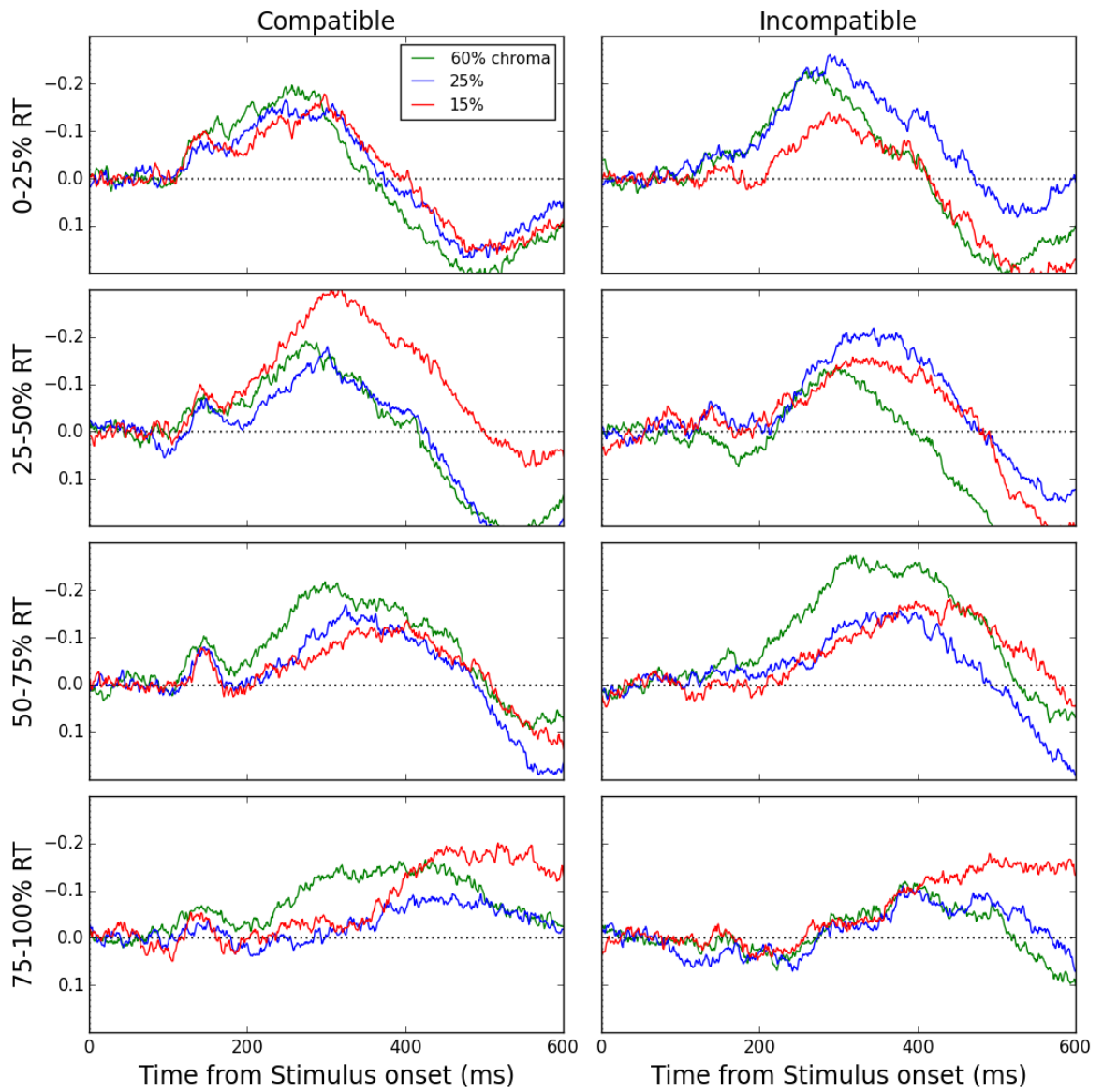


### Appendix C

The plots below display averaged SL in the 6 experimental conditions for each of 4 equal-size RT bins. The first plot represents SL over M1 contralateral to the responding hand whereas the second plot represents SL over M1 ipsilateral to the responding hand. Notice the anticorrelation between contralateral activation/ipsilateral inhibition ramping slopes. Although the data is noisy, ramping slopes generally scale with RT. One exception concerns the 25-50% RT bin in the compatible condition: the contralateral activation in the 15% chroma condition is steeper than other chroma levels. This outlier is likely responsible for the relatively high contralateral activation ramping slope observed in this condition on average (see Figure 8).

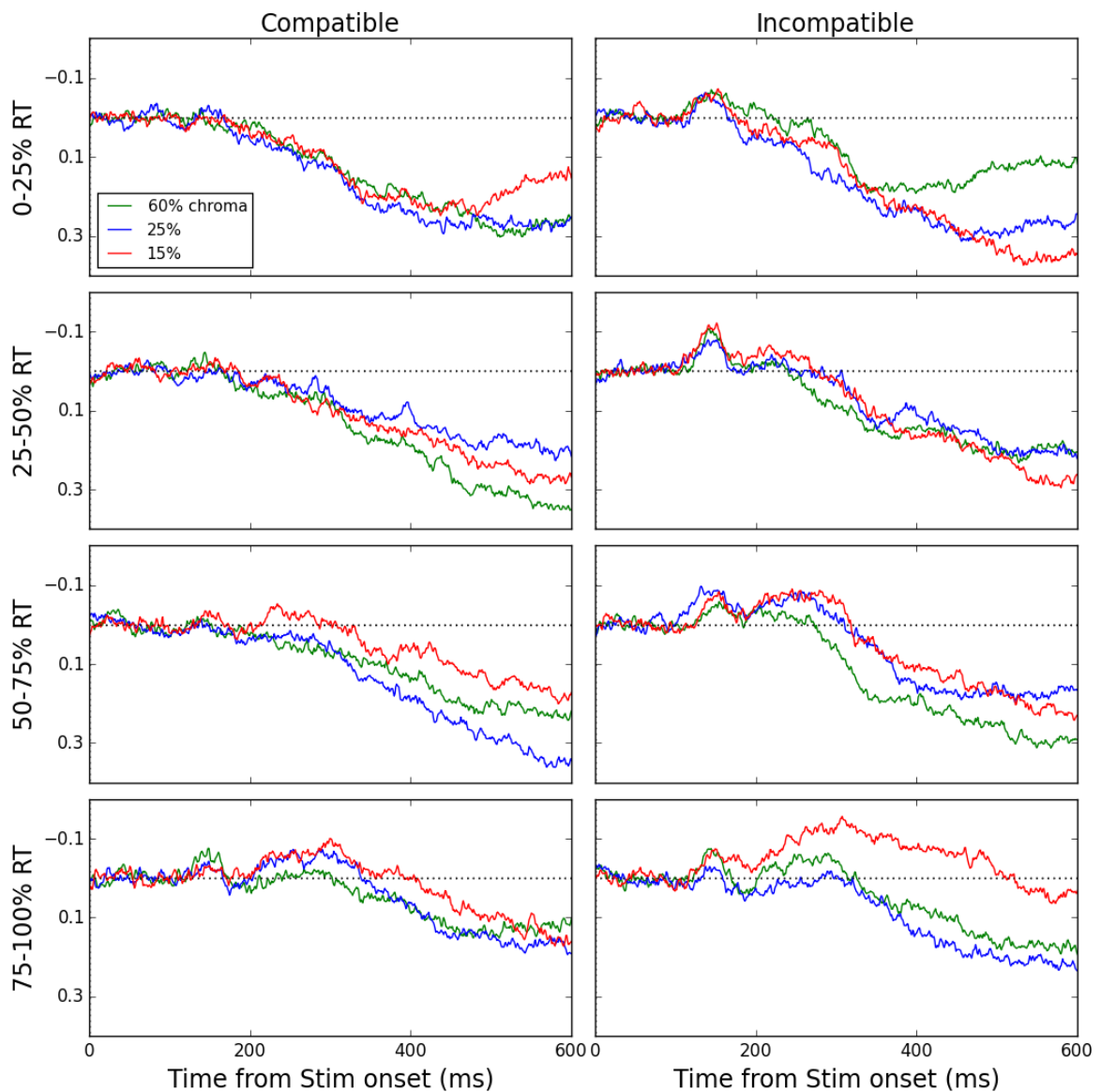
The amplitude of the MN150 is systematically higher in the M1 hemisphere contralateral to the stimulus location, whatever the RT bin. It also appears relatively constant across RT bins.

**EEG over M1 contralateral to the responding hand**





### EEG over M1 ipsilateral to the responding hand



#### Appendix D

Predictions from the DDM were obtained by running Monte-Carlo simulations using an integration constant  $dt = 0.001$  s and a diffusion noise  $\sigma$  fixed at 0.1, as commonly done with this model (e.g., Ratcliff & McKoon, 2008; Ratcliff & Smith, 2004). The scaling property of the DDM is well established (e.g., Donkin, Brown, & Heathcote, 2009), so setting  $\sigma$  at 0.1 or 4 would not change the model predictions. The model was simultaneously fit to the quantiles (0.1, 0.3, 0.5, 0.7, 0.9) of the RT distributions of correct responses and to the conditional accuracy functions averaged over participants using the method described in the

main text. Some variability in starting point (uniformly distributed with range  $\sigma_z$ ) and nondecision time (normally distributed with mean  $\mu_R$  and variance  $\sigma_r$ ) was incorporated. The model we fit had 13 parameters: one drift rate for each experimental condition, upper decision termination bound ( $b$ ; lower bound =  $-b$ ), starting point offset in the compatible condition  $z'$  (starting point offset =  $-z'$  in the incompatible condition), starting point variability ( $\sigma_z$ ), nondecision time for each chroma level, and nondecision time variability ( $\sigma_r$ ).

## References

- Donkin, C., Brown, S. D., & Heathcote, A. (2009). The overconstraint of response time models: rethinking the scaling problem. *Psychon Bull Rev*, *16*(6), 1129-1135. doi:10.3758/pbr.16.6.1129
- Ratcliff, R., & McKoon, G. (2008). The diffusion decision model: theory and data for two-choice decision tasks. *Neural Comput*, *20*(4), 873-922. doi:10.1162/neco.2008.12-06-420
- Ratcliff, R., & Smith, P. L. (2004). A comparison of sequential sampling models for two-choice reaction time. *Psychol Rev*, *111*(2), 333-367. doi:10.1037/0033-295x.111.2.333

## 5 Discussion générale

Les trois études présentées dans les chapitres précédents fournissent des éléments empiriques et théoriques permettant une meilleure compréhension des mécanismes décisionnels dans des environnements conflictuels. Elles offrent ainsi une première tentative de réconciliation entre deux domaines de recherche ayant largement évolué en parallèle: la prise de décision et le contrôle cognitif. Au delà de leur portée théorique, ces études introduisent de nouvelles méthodes pour étudier les mécanismes décisionnels chez l'homme. En particulier, les contraintes réciproques entre EMG et modèles computationnels, couplés à une analyse de densité de courant EEG au niveau des cortex moteur primaires (M1s) apparaissent comme une méthode heuristique efficace. Les sections qui suivent offrent une analyse critique de nos principaux résultats couplée à une tentative de théorisation.

### 5.1 *Vers une nouvelle taxonomie des tâches de conflit inspirée par le couplage entre modèles computationnels et neurophysiologie*

Le DDM offre un cadre théorique suffisamment flexible pour modéliser les données comportementales et neurophysiologiques issues de différentes tâches de conflit. Le locus de l'interférence semble toutefois varier en fonction de la tâche. Ces variations pourraient être à l'origine d'une nouvelle taxonomie.

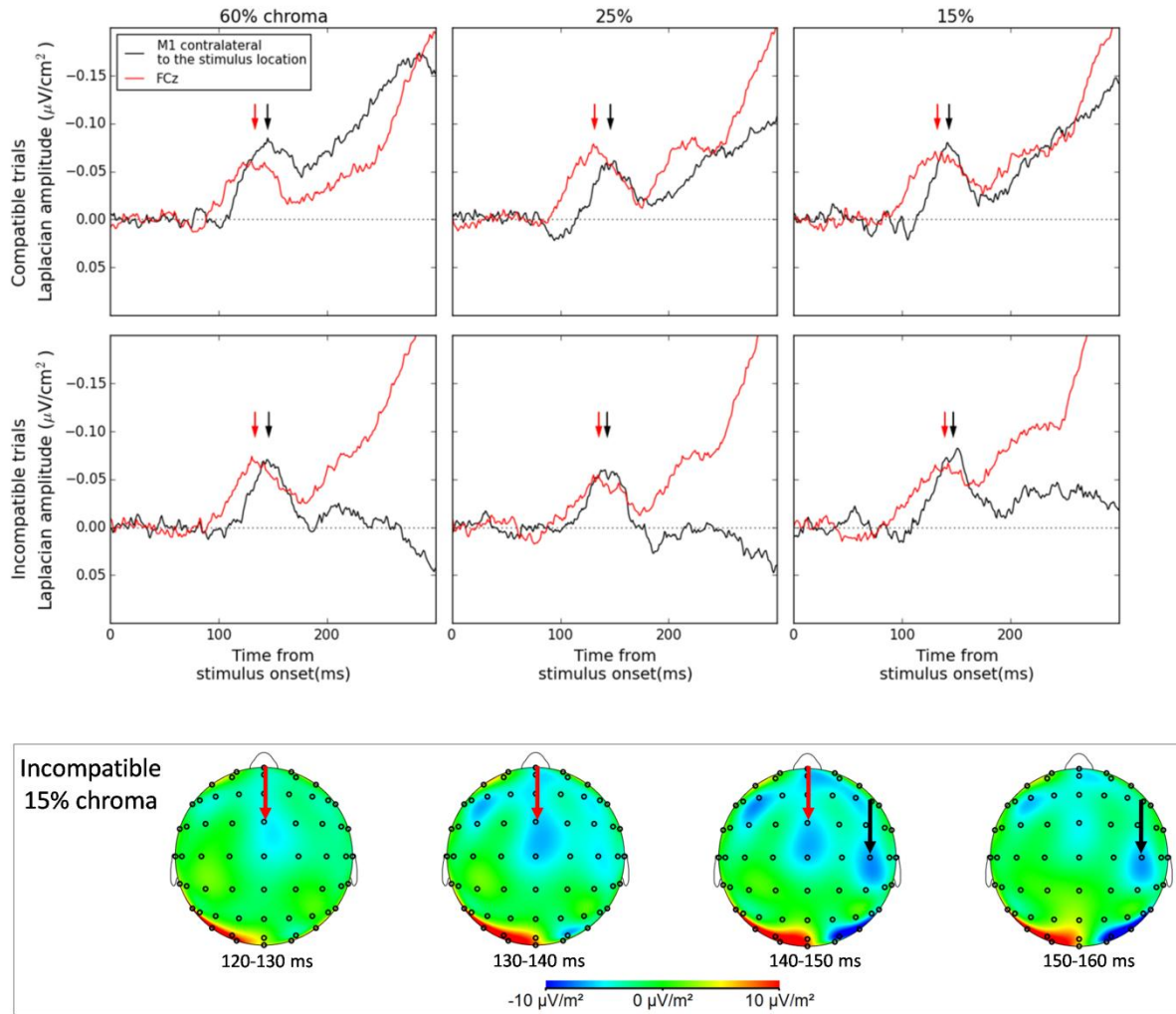
#### 5.1.1 *Tâche de Simon*

##### 5.1.1.1 *Modélisation*

Notre effort de modélisation associé à l'analyse de densité de courant EEG dans la tâche de Simon (chapitre 4) suggère que l'effet d'interférence est dû à une activation précoce de M1 controlatéral à la position du stimulus. Cette activation prend la forme d'une onde négative phasique atteignant son pic ~150 ms en moyenne après l'apparition du stimulus (MN150). Ce résultat fait écho aux enregistrements unitaires obtenus dans M1 chez le primate pour des tâches de compatibilité spatiale (avec présentation latérale du stimulus), démontrant une population de neurones répondant sélectivement et précocement à la position du stimulus (Riehle et al., 1997; Zhang et al., 1997). Selon Riehle et al. (1997), "the population of neurons sensitive to stimulus side may be considered as expressing the automatic activation of the consistent but incorrect response in the incongruent mapping condition" (p. 1724). Cette

interprétation, issue du modèle de double route de Kornblum et al. (1990), apparaît encore dans Zhang et al. (1997): "One might argue that the early, stimulus-related representation is in fact an "automatically" activated response representation (motor program) that always accompanies the presentation of the primary stimulus and that is only being aborted later if it is not congruent with the correct movement" (p. 2241). Ulrich et al. (2015) ont formalisé cette activation automatique comme un processus de diffusion. Toutefois, l'absence d'anticorrélation entre les deux M1s au niveau de la MN150 (i.e., absence d'une "MP150" au niveau de M1 ipsilatéral à la position du stimulus) couplée à l'absence d'inhibition motrice associée à une ébauche d'erreur réfutent ce formalisme. Nous avons fait l'hypothèse que l'activation automatique avait lieu *avant* le début de la phase décisionnelle, générant un offset dans le processus d'accumulation d'évidence (similaire à une modulation du point de départ). Ce découplage explique l'absence d'anticorrélation entre les deux M1s au niveau de la MN150, ainsi que l'absence d'effet de chroma sur cette onde.

Pourquoi la position du stimulus dans la tâche de Simon génère une activation motrice précoce controlatérale reste une question à élucider. En particulier, nous ne savons pas si cette activation est déterminée par les instructions de la tâche, ou si elle est générale à n'importe quel type de stimulus latéralisé dans n'importe quel type de contexte (Valle-Inclan & Redondo, 1998). Dans une perspective évolutionniste, une préparation motrice en direction d'un stimulus semble adaptative uniquement si celui-ci constitue une proie; si c'est un prédateur, elle représente un sérieux handicap. De même, l'amorçage de M1 controlatéral au stimulus dans la tâche de Simon est avantageux dans seulement 50 % des essais. Forstmann et al (2008) ont mis en évidence une corrélation inter-sujets entre le pourcentage d'erreurs rapides en incompatible (indexé par la pente du premier segment des CAFs) et le signal BOLD dans pré-SMA droite: plus le nombre d'erreurs rapides était élevé, plus le signal BOLD dans pré-SMA était important. Un approfondissement des données EEG du chapitre 4 montre que la MN150 au niveau de M1 est précédée par une onde de polarité et forme similaire au niveau des aires motrices du mur médian, incluant pré-SMA (Figure 26). pré-SMA réalise-t-elle une opération de routage de l'information de telle sorte qu'un stimulus dans le champ visuel gauche amorce le cortex moteur de l'hémisphère droit? La présence d'une petite MN150 au niveau du cortex ipsilatéral au stimulus dans la tâche de Simon (voir chapitre 4, Figure 8) semble cohérente avec une opération de routage imparfaite. Alternativement, pré-SMA implémente-t-elle une inhibition de l'activation automatique, comme l'ont proposé Taylor et al. (2007)?



**Figure 26.** Moyenne du Laplacien de surface (*surface Laplacian SL*) dans chacune des 6 conditions expérimentales du chapitre 4. Les signaux sont synchronisés sur l'apparition du stimulus. Les traces noires représentent SL en regard de M1 controlatéral à la position du stimulus. Les traces rouges représentent SL en regard des aires motrices du mur médian (électrode FCz). Les flèches noires indiquent le pic d'amplitude de la MN150 pour chaque condition (pic estimé après application d'un filtre Butterworth 30Hz low-pass). La MN150 est systématiquement précédée par une déflexion négative de forme similaire au niveau des aires motrices du mur médian. Les flèches rouges indiquent le pic d'amplitude de cette déflexion. Le panneau inférieur affiche le dérouls temporel de la topographie SL à partir de 120 ms jusqu'à 160 ms après l'apparition du stimulus dans la condition incompatible/15% chroma. Chaque carte représente une période temporelle de 10 ms. La MN150 (flèches noires) est clairement précédée par une activité au niveau des aires motrices du mur médian (flèches rouges).

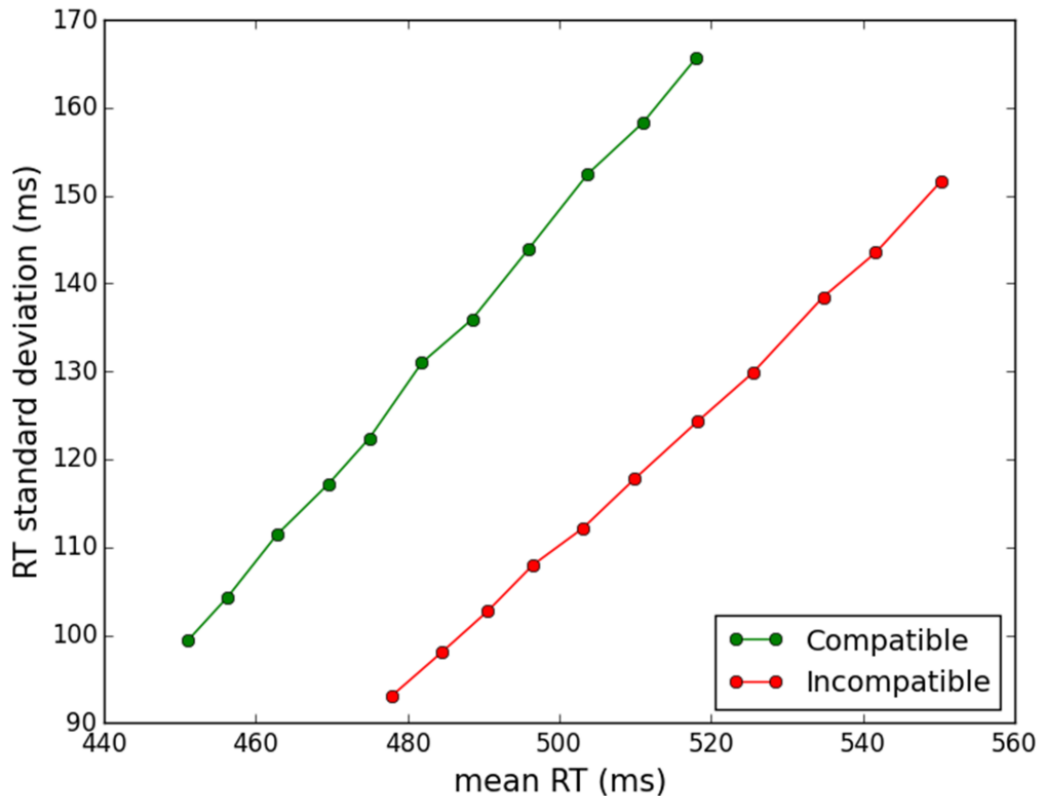
Les données EEG du chapitre 4 montrent le patron classique d'activation/inhibition au niveau de M1 (e.g., Vidal et al., 2003) après la MN150. Activation et inhibition apparaissent comme des rampes dont la pente est fonction de la qualité de l'évidence sensorielle et plus généralement du TR, en accord avec un processus d'accumulation d'évidence. De manière

surprenante, la pente de l'activation était plus élevée en condition incompatible lorsque la qualité de l'évidence sensorielle était relativement bonne (60% et 25% chroma). Nos explorations de cet effet à l'aide d'un DDM ont démontré qu'il explique la décroissance du delta plot (i.e., le déclin progressif de l'effet Simon en fonction du temps) et l'inversion de l'ordre des moments du TR associée (Schwarz & Miller, 2012; Speckman et al., 2008). Le système semble donc engager plus de ressources attentionnelles vers la dimension pertinente du stimulus en condition incompatible, résultant en un taux de dérive de l'accumulation d'évidence plus élevé. Nous avons fait l'hypothèse que ces ressources additionnelles étaient engagées pour contrer l'activation de la réponse incorrecte par la position. La mise en jeu d'un processus nondécisionnel après l'activation motrice automatique en condition incompatible est cohérente avec nos analyses et modélisations du processus de correction d'une ébauche d'erreur. Un médiateur possible de cet effet est le gyrus frontal inférieur droit (rIFG). Bien que le rôle de rIFG soit actuellement débattu (e.g., Mars et al., 2011), plusieurs données suggèrent que cette structure permet une amplification du traitement des informations pertinentes pour la tâche. Par exemple, Hampshire et al. (2010) ont montré que rIFG s'active lorsqu'un stimulus pertinent pour la tâche est détecté, que cette détection soit suivie par une inhibition de la réponse ou non. Dans la tâche de Simon, Fortsmann et al. (2008) ont mis en évidence une corrélation positive entre la pente du dernier segment du delta plot et l'activation de rIFG: plus la pente du delta plot était négative, plus l'activation de rIFG était importante. Ce résultat est en accord avec notre hypothèse.

La tâche de Simon se modélise ainsi par un DDM avec taux de dérive constant dans le temps. La compatibilité affecte le point de départ de l'accumulation: elle génère un offset en faveur de la réponse correspondante à la position du stimulus. Computationnellement, si  $z'$  représente cet offset et  $a$  la distance entre les deux barrières décisionnelles, alors le point de départ  $z = a/2 + z'$  pour un stimulus compatible et  $z = a/2 - z'$  pour un stimulus incompatible. La compatibilité affecte également le taux de dérive  $v$  de l'accumulation d'évidence, avec  $v$  (incompatible)  $> v$  (compatible), générant une diminution de l'effet d'interférence au cours du temps. Pour l'instant, le modèle n'incorpore pas d'explication quant au mécanisme conduisant à un taux de dérive plus important en condition incompatible, ce qui représente une limitation.

Un problème important à élucider concerne la relation entre ce nouveau modèle inspiré par la neurophysiologie et les données comportementales du chapitre 2. Contrairement au DMC, l'additivité des effets de compatibilité et de chroma sur la moyenne du TR n'est pas une prédiction naturelle du modèle. D'un côté, le redressement du delta plot avec la désaturation

colorée observé dans le chapitre 4 semble difficilement conciliable avec l'additivité<sup>34</sup>. D'un autre côté, la grande quantité de données expérimentales démontrant des effets additifs entre une variable de compatibilité et une variable perceptive dans des designs randomisés (pour une revue, voir chapitre 2) tend à réfuter notre modèle. Ces questions doivent donc être approfondies. Notre modèle capture toutefois un résultat clé du chapitre 2: la violation de la loi de Wagenmakers-Brown par la compatibilité (Figure 27).



**Figure 27.** Relation entre moyenne et écart-type des distributions de TR prédite par le DDM inspiré par la neurophysiologie proposé dans le chapitre 4 pour la tâche de Simon. Le modèle a été simulé 80000 fois pour chaque condition avec une constante d'intégration  $dt = 0.001$  s et un coefficient de diffusion  $\sigma = 0.1$ . Le taux de dérive pour la condition compatible a été varié de 0.2 à 0.4 par pas de 0.02. Le taux de dérive pour la condition incompatible a été varié de 0.13 à 0.34 par pas de 0.02. Les autres paramètres du modèle sont identiques à ceux obtenus en ajustant le modèle aux données comportementales du chapitre 4:  $z' = 0.0091$  (offset dans l'accumulation d'évidence, positif en compatible, négatif en incompatible),  $b = 0.047$  (barrière décisionnelle supérieure; la barrière inférieure =  $-b$ ),  $\mu_r = 343$  ms (moyenne des latences résiduelles),  $\sigma_r = 43$  ms (variabilité des latences résiduelles).

<sup>34</sup> Une réanalyse des données comportementales du chapitre 2 dans la tâche de Simon montre un redressement similaire du delta plot lorsque le chroma décroît (80% chroma: SD incompatible - SD compatible = 8.5; 15% chroma: SD incompatible - SD compatible = 1.4).

### 5.1.2 Tâche d'Eriksen flanker

Nos données empiriques des chapitres 2 et 3 soutiennent l'architecture du modèle DSTP pour la tâche d'Eriksen flanker. Le DSTP capture les distributions de TR et taux d'erreur lorsque la saturation colorée de la cible centrale est manipulée (chapitre 2). Le modèle capture également les patrons EMG (chapitre 3). Il doit maintenant être comparé avec l'activité EEG au niveau des cortex moteurs. Il semble peu probable que la MN150 soit latéralisée dans la tâche de flanker, dans la mesure où le stimulus est présenté de manière centrale. La MN150 devrait soit être bilatérale (i.e., d'amplitude similaire entre les deux cortex moteurs), soit absente. La présence ou l'absence de MN150 devrait nous informer un peu plus sur la signification fonctionnelle de cette onde.

L'effet de compatibilité observé sur la latence des ébauches d'erreur dans la tâche de flanker (i.e., des ébauches plus rapide en condition compatible par rapport à la condition incompatible) est opposé à celui observé dans la tâche de Simon. Nous avons simulé beaucoup d'architectures (y compris le DMC): seul le DSTP génère des ébauches d'erreur plus rapides en condition compatible, grâce à sa seconde phase de sélection de réponse. Ce résultat corrobore l'architecture du modèle pour la tâche de flanker. L'effet d'interférence ne serait donc pas causé par une modulation du point de départ de l'accumulation d'évidence (comme dans la tâche de Simon), mais par un taux de dérive variable dans le temps, sous influence du filtrage attentionnel. Le DSTP génère alors une prédiction particulière: contrairement à la tâche de Simon, l'activation de M1 aboutissant à une ébauche d'erreur dans la tâche de flanker devrait être associée à une inhibition de M1 dans l'hémisphère opposé<sup>35</sup>. Burle et al. (2008) ont examiné les signaux EEG synchronisés sur les ébauches d'erreur dans la tâche de flanker. Leurs données montrent très clairement un pattern d'activation/inhibition associé aux ébauches (Figure 28). Nous ré-analisons actuellement ces signaux en les synchronisant sur l'apparition du stimulus.

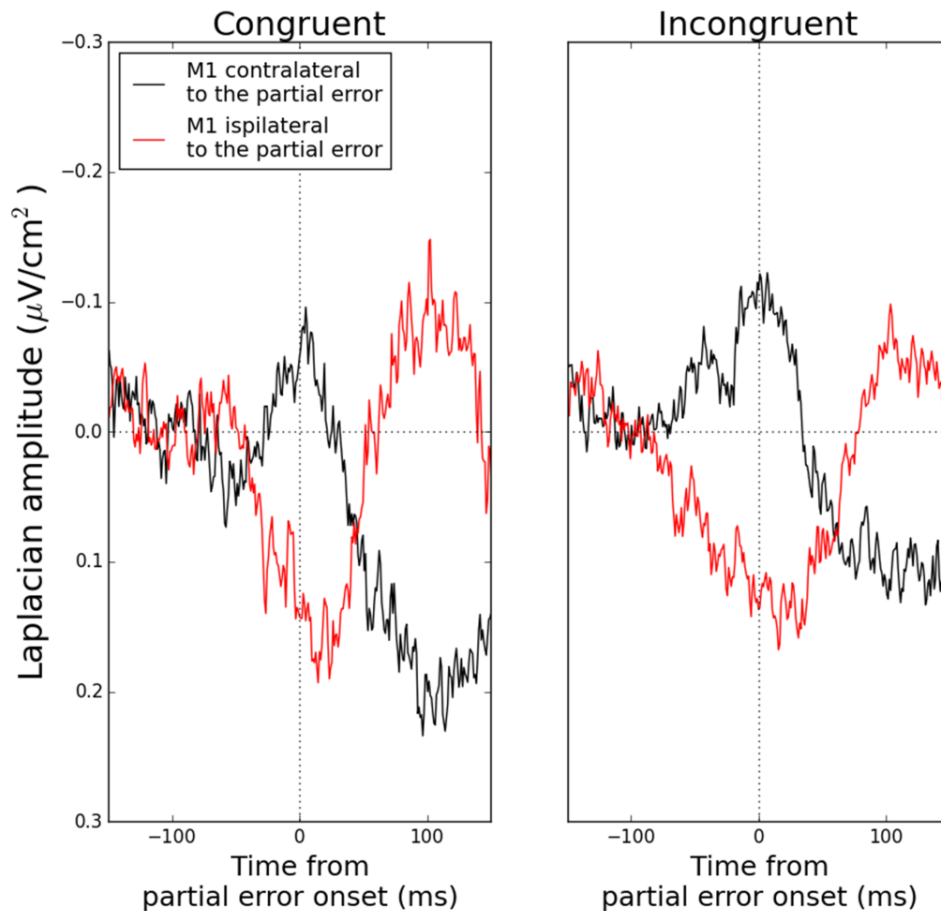
Nous pensons que l'excellente performance du DSTP vient du fait que la tâche de flanker est relativement proche des tâches de recherche visuelle. Comme détaillé dans l'introduction générale (section 1.3.2), Purcell et al. (2010) ont mis en évidence un mécanisme d'accumulation d'évidence à deux étapes dans les tâches de recherche visuelle. Dans les

---

<sup>35</sup> Pour mieux comprendre cette prédiction (et plus généralement, la nature différente de l'interférence entre les tâches de Simon et Eriksen flanker), considérons à nouveau les études de microstimulation chez le singe dans la tâche RDK (voir la Figure 12 de l'introduction générale). L'effet d'interférence dans la tâche de flanker est comparable à l'effet de la microstimulation de neurones de MT générant une modulation d'évidence sensorielle. L'effet d'interférence dans la tâche de Simon est comparable à l'effet de la microstimulation de neurones de LIP générant un offset additif de la variable de décision.



champs oculomoteurs frontaux (*frontal eye fields* FEF), les neurones mouvement accumulent l'information provenant de neurones visuels lorsque le taux de décharge de ces derniers atteint un seuil d'activation (gate). Cette dynamique ressemble à celle implémentée dans le DSTP (voir section 1.4.2.1). Il serait intéressant de réaliser des enregistrements des deux types de neurones dans FEF pendant la réalisation d'une tâche de flanker avec réponses oculomotrices.



**Figure 28.** Moyenne du SL pour les conditions congruente et incongruente d'une tâche de flanker standard (données issues de Burle et al., 2008). Les signaux sont synchronisés sur le début de l'ébauche d'erreur. Les traces noires représentent SL en regard de M1 contralatéral à l'ébauche d'erreur. Les traces rouges représentent SL en regard de M1 ipsilatéral à l'ébauche d'erreur. L'activation (négativité) est clairement accompagnée d'une inhibition (positivité). L'expérience de Burle et al. (2008) ne comportant que 10 sujets, nous avons réalisé un *t*-test des pentes de l'inhibition contre 0 en fusionnant les deux conditions de congruence pour augmenter le rapport signal/bruit. La pente de l'inhibition a été estimée par régression linéaire dans une fenêtre débutant 50 ms avant l'apparition de l'EMG de l'ébauche. Ces pentes étaient significativement supérieures à 0,  $t(9) = -2.4, p < .05$ .

### *5.1.3 Autres tâches de conflit*

Les architectures proposées pour les tâches de Simon et Eriksen flanker pourraient représenter deux pôles autour desquels d'autres types de tâches de conflit s'articulent. Dans la tâche de compatibilité stimulus-réponse, parfois appelée "tâche de Fitts" (e.g., Fitts & Deininger, 1954; Fitts & Posner, 1967), un stimulus est présenté à gauche ou à droite d'un point de fixation central. Les sujets doivent produire une réponse ipsilatérale au stimulus (condition compatible) ou une réponse contralatérale (condition incompatible). Lorsque les deux conditions sont mixées, il est nécessaire d'indiquer la règle à chaque essai, soit par une amorce au début de l'essai, soit par un attribut du stimulus (e.g., la couleur). Cette tâche génère un effet d'interférence sur les TR et les taux d'erreur (e.g., Proctor & Vu, 2002; Proctor, Yamaguchi, Dutt & Gonzalez, 2012). Nous pensons que la MN150 dans la tâche de Fitts est distribuée de la même manière que dans la tâche de Simon. L'effet d'interférence proviendrait donc d'une modulation du point de départ de l'accumulation d'évidence. A l'inverse, l'effet d'interférence dans la tâche de Stroop (voir section 1.4.1 de l'introduction générale) devrait être dû à un taux de dérive variable dans le temps, comme dans la tâche de flanker. Dans la mesure où le mot coloré est présenté de manière centrale, il n'y a aucune raison d'anticiper une différence d'amplitude de la MN150 (si MN150 il y a) entre les deux hémisphères cérébraux. Contrairement à la tâche de Fitts, l'activation motrice aboutissant à une ébauche d'erreur dans la tâche de Stroop devrait donc être associée à une inhibition motrice dans l'hémisphère opposé.

Pour conclure, nos travaux suggèrent que les effets d'interférence peuvent être catégorisés selon que l'interférence provient (i) d'un amorçage moteur pré-décisionnel créant un offset dans l'accumulation d'évidence ou (ii) d'un taux de dérive de l'accumulation d'évidence variable dans le temps, sous influence du filtrage attentionnel dynamique. La catégorisation n'est pas nécessairement stricte, et certains effets d'interférence pourraient provenir d'une mixture des deux influences. Que se passe-t-il par exemple dans la tâche de Simon lorsque les stimuli et les réponses varient sur le plan vertical (i.e., en haut et en bas du point de fixation central)? Cette configuration génère un effet d'interférence sur les moyennes des TR plus important que pour la configuration horizontale (e.g., Vallesi, Mapelli, Schiff, Amodio, & Umiltà, 2005), et un delta plot *croissant* dans le temps (e.g., Wiegand & Wascher, 2005). Un stimulus présenté sur le plan vertical génère-t-il une MN150 latéralisée, comme dans une tâche de Simon horizontale? Affecte-t-il le taux de dérive de l'accumulation d'évidence?

## 5.2 *Prise de décision et exécution motrice: une histoire de confiance?*

### 5.2.1 *Transformation continue, transmission hybride*

La présence d'activité motrice partielle (ébauche d'erreur) pendant le processus décisionnel ainsi que les modulations de surface EMG des ébauches d'erreur et des bouffées correctes par les conditions de compatibilité et de chroma en accord avec les prédictions des modèles de diffusion (chapitres 3 et 4) démontrent que le processus décisionnel transmet des outputs partiels à l'étape d'exécution motrice. La transmission ne peut pas être purement continue: chaque bouffée EMG (peu importe sa nature) apparaît comme un évènement musculaire discret, suggérant qu'un mécanisme neuronal bloque la transmission jusqu'à un niveau seuil d'activation de la variable de décision (*gating mechanism*). Le modèle sous-jacent semble donc un hybride entre modèle discret et continu.

Selon Miller (1988), définir une architecture comme sérielle ou continue n'a pas beaucoup de sens si l'on ne dissocie pas la *transformation* de la *transmission* d'information pour chaque processus de traitement. Miller argumente que transformation et transmission peuvent être de nature discrète ou continue, aboutissant à 4 combinaisons possibles: (i) transformation continue, transmission continue; (ii) transformation discrète, transmission continue; (iii) transformation continue, transmission discrète; (iv) transformation discrète, transmission discrète. Par exemple, le processus décisionnel du DDM standard est de type (iii): l'accumulation d'évidence est une transformation continue, mais aboutit à un choix binaire. Toutefois, notre extension du DDM introduite dans les chapitres 3 et 4 ne rentre pas dans les catégories hybrides (ii et iii) proposées par Miller. Bien que la transformation d'information soit fondamentalement continue (accumulation d'évidence), la transmission n'est ni purement continue (l'EMG n'apparaît pas sous forme de rampes se développant lentement dans le temps), ni purement discrète (l'EMG reflète des outputs partiels provenant de la variable de décision). Le processus décisionnel apparaît donc comme une transformation continue associée à une transmission hybride.

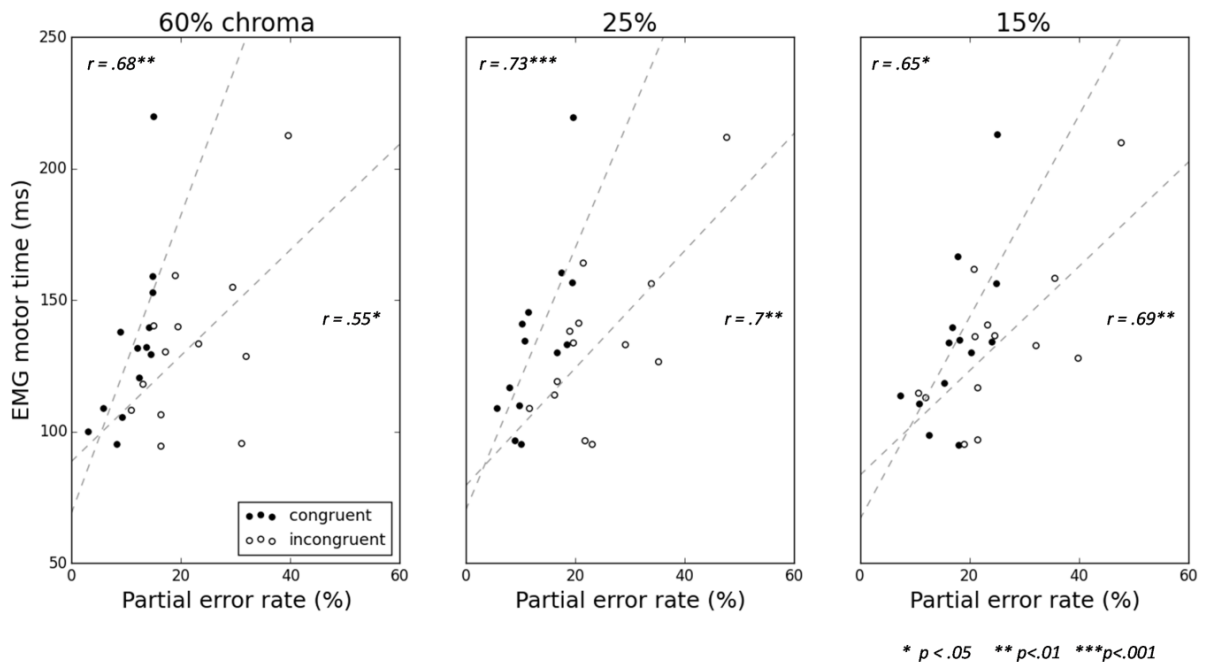
### 5.2.2 *Mécanisme(s) régulant la transmission hybride*

#### 5.2.2.1 *Seuils décisionnels et seuils EMG*

Une question fondamentale concerne la nature du (des) mécanisme(s) régulant la transmission hybride. L'incorporation de seuils EMG (*EMG bounds*) à l'intérieur d'un accumulateur décisionnel permet d'implémenter ce type de transmission (chapitres 3 et 4).

Ces seuils déclenchent de l'activité EMG à partir d'un certain niveau d'activation de la variable de décision, mais ne terminent pas le processus d'accumulation d'évidence. L'accumulation continue jusqu'au franchissement d'un seuil décisionnel standard, permettant une révision potentielle de l'activité EMG incorrecte.

Après avoir ajusté les modèles SSP et DSTP (ainsi que des versions LCA de ces modèles) à chaque jeu de données individuelles dans une tâche de flanker (chapitre 3), nous avons ajusté le seuil déclenchant de l'activité EMG incorrecte aux taux d'ébauches d'erreur. Les modèles capturaient les variations de taux d'ébauches d'erreur à travers les deux conditions de congruence grâce à un seuil EMG identique et constant au cours du temps. Des simulations subséquentes ont montré que le DSTP prédisait les latences des ébauches d'erreur ainsi que les temps de correction. Plus généralement, l'incorporation de seuils EMG dans un accumulateur décisionnel génère une prédiction particulière: pour chaque condition de congruence, le taux d'ébauches d'erreur et le temps moteur des réponses correctes (i.e., latence entre le début de l'EMG correct et la réponse mécanique) devraient corrélérer positivement entre les sujets. Cette prédiction a été vérifiée expérimentalement (voir chapitre 3), validant notre hypothèse. Nous l'avons également vérifiée dans les données EMG du chapitre 4 (Figure 29).



**Figure 29.** Moyenne des temps moteurs des réponses correctes (ms) versus taux d'ébauche d'erreur pour chaque participant et condition expérimentale de l'expérience du chapitre 4. Les traits pointillés représentent les droites de meilleur ajustement. Les données EMG d'un sujet outlier présentant des taux d'ébauches d'erreur élevés ainsi que des temps moteurs particulièrement courts ont été enlevées.

Nos données EEG du chapitre 4 apportent des informations neurophysiologiques supplémentaires sur la transmission hybride entre prise de décision et exécution motrice. Pour des réponses correctes, l'activation de M1 controlatéral à la réponse n'atteignait pas son pic au moment du début de l'activité EMG (ou ~25 ms avant si l'on prend en compte le délai de conduction cortico-musculaire), comme l'aurait prédit la majorité des modélisateurs, mais entre le début de l'EMG et la réponse mécanique. La latence de ce pic était fonction du taux de dérive de la variable de décision. Par contraste, l'activation de M1 associée à une ébauche d'erreur atteignait son pic au moment de l'apparition de l'EMG<sup>36</sup>. Ces résultats sont en accord avec notre hypothèse de seuils EMG: dans la mesure où l'activation associée aux ébauches d'erreur n'atteint pas un seuil décisionnel (elle atteint seulement un seuil EMG), son pic d'amplitude est nécessairement plus précoce et plus faible et que celui associé aux réponses mécaniques.

D'un point de vue computationnel, les seuils EMG autorisent n'importe quel type de transmission d'information entre prise de décision et exécution motrice. Si les seuils EMG sont très proches du point de départ de l'accumulation d'évidence, la transmission s'approche d'une transmission purement continue. A l'inverse, si les seuils EMG sont très proches des seuils décisionnels, la transmission s'approche d'une transmission purement discrète. Cette flexibilité invite à s'interroger sur les facteurs pouvant réguler ces seuils, ainsi que leur implémentation neurophysiologique.

#### 5.2.2.2 *Seuils décisionnels, seuils EMG et neurophysiologie*

Le concept de seuil décisionnel pose un problème pour le neurophysiologiste (e.g., Gold & Shadlen, 2007; Wang, 2008). Comment le cerveau implémente-t-il un seuil sur l'accumulation d'évidence? Cette question a fait couler beaucoup d'encre ces dernières années, mais n'a toujours pas reçu de réponse définitive (e.g., Lo & Wang, 2006; Simen, 2012; Smith & McKenzie, 2011; Wang, 2008; Wong & Wang, 2006; Zhang, 2012). Deux hypothèses sont actuellement envisagées. (i) L'hypothèse locale (*local hypothesis*) considère que les seuils décisionnels émergent naturellement de l'activité des neurones accumulateurs. Ces seuils proviendraient d'excitations synaptiques récurrentes au niveau de récepteurs NMDA générant de multiples attracteurs auto-soutenus (*self-sustained attractor states*) au niveau populationnel, agissant comme des limites décisionnelles implicites (Wong & Wang, 2006). (ii) L'hypothèse *centrale* suggère que les seuils décisionnels sont implémentés et régulés par

---

<sup>36</sup> Les données EEG de Burle et al. (2008) dans la tâche d'Eriksen montrent également un pic d'activation M1 associé aux ébauches d'erreur synchronisé avec le début de l'activité EMG (voir Figure 28).

un circuit neuronal à l'extérieur des populations d'accumulateurs. Plusieurs chercheurs ont proposé les ganglions de la base (*basal ganglia* BG) comme substrat neuronal de ce circuit superviseur (e.g., Franck, Seeberger, & O'Reilly, 2004; Lo & Wang, 2006; Ratcliff & Franck, 2012; Wiecki & Franck, 2013). BG reçoivent des inputs provenant de multiples régions corticales comme FEF, SEF, DLPFC, pre-SMA, M1 (DeLong, 2000). Les régions motrices des BG (essentiellement le putamen chez l'homme) présentent une organisation somatotopique similaire à celle de M1, permettant une régulation de réponses motrices complexes (e.g., Nambu, 2011). Plus généralement les noyaux des BG sont organisés en circuits parallèles réalisant des boucles cortico-striato-thalamo-corticales autorisant une intégration et régulation d'informations motrices, limbiques, et cognitives (Albin, Young, & Penney, 1989). BG semblent donc présenter les caractéristiques anatomo-fonctionnelles requises pour implémenter et réguler des seuils décisionnels en fonction des buts, coûts/bénéfices associés à chaque alternative, échange vitesse/précision, etc. Si BG implémentent des seuils décisionnels, ils pourraient également implémenter des seuils EMG.

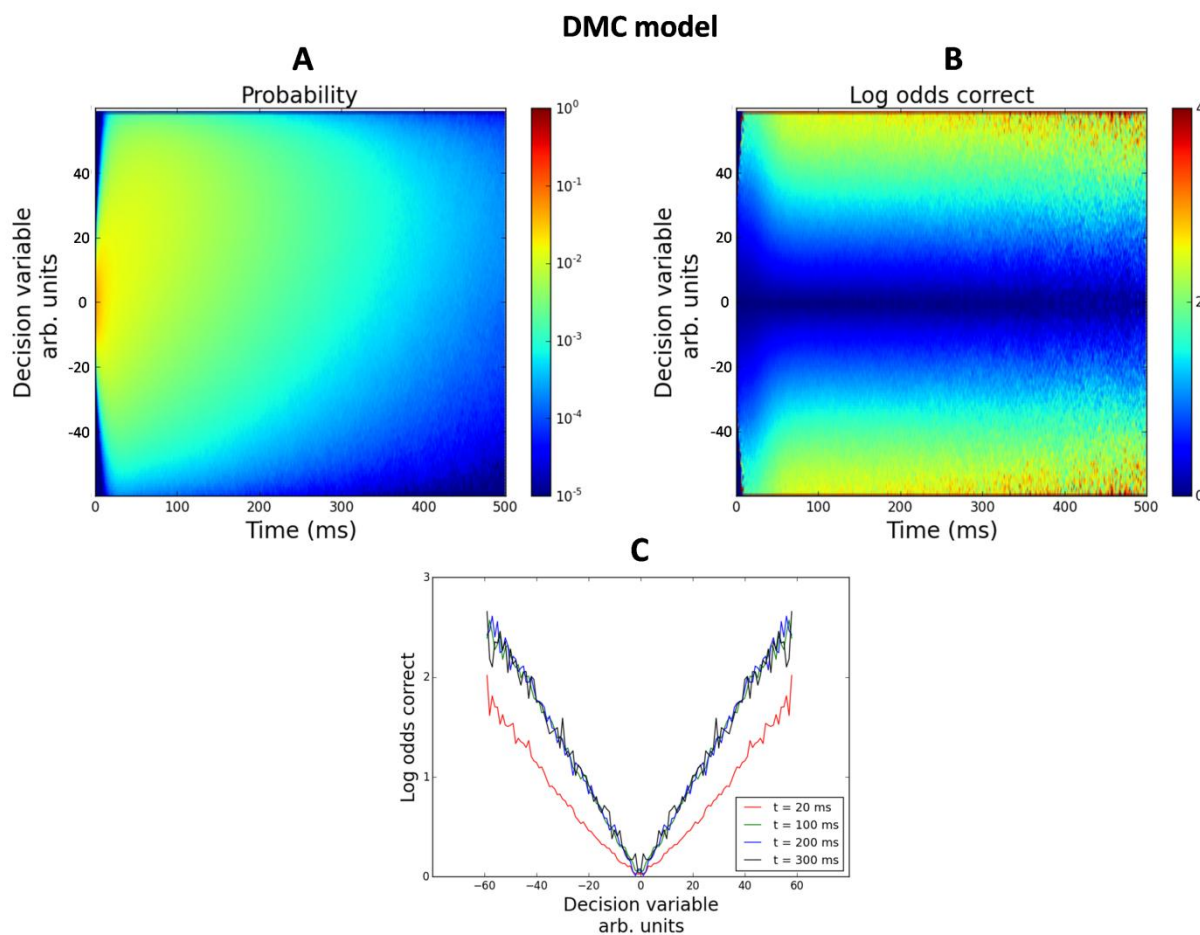
#### 5.2.2.3 *Seuils EMG et signal de confiance*

Les seuils EMG peuvent-ils être régulés de façon stratégique? Si c'est le cas, seuils EMG et seuils décisionnels sont-ils régulés de manière indépendante? Il semble difficile de répondre à ces questions sur la base des données expérimentales exposées dans cette thèse. Des études récentes ont montré que taux d'ébauches d'erreur et taux d'erreur ne sont pas modulés de la même manière. Par exemple, une manipulation de l'échange vitesse/précision dans une tâche d'Eriksen génère des profils d'interaction avec la congruence opposés sur les ébauches (interaction sous-additive) et les erreurs (interaction sur-additive; Burle et al., 2014). La stimulation transcrânienne à courant constant (*transcranial direct current stimulation* tDCS) de pré-SMA dans une tâche de Fitts diminue le taux d'erreurs rapides en condition incompatible mais n'affecte pas le taux d'ébauches (Spieser, van den Wildenberg, Hasbroucq, Ridderinkhof, & Burle, 2015). Ces résultats suggèrent que seuils EMG et seuils décisionnels peuvent être modulés de manière indépendante.

Dans les chapitres 3 et 4, nous avons fait l'hypothèse que les ébauches d'erreur étaient déclenchées par un seuil EMG constant sur l'évidence sensorielle accumulée. Alternativement, les ébauches d'erreur pourraient être déclenchées au moment où la variable de décision franchit un *seuil de confiance*. Comme exposé dans la section 1.2.5 de l'introduction générale, il existe un mapping implicite dans un modèle de diffusion entre la

probabilité d'une réponse correcte et la valeur de la variable de décision  $x(t)$ . Le cerveau semble avoir une connaissance de ce mapping (Fetsch et al., 2014; Kiani & Shadlen, 2009). La confiance en une réponse est définie comme le log posterior odds pour cette réponse (voir équation 17). Une expression analytique de ce ratio peut être obtenue pour un DDM standard, en utilisant l'équation de Fokker-Planck (équation 9) et le théorème de Bayes (équation 16). Toutefois, il n'existe pas de solutions analytiques pour la propagation de la densité de probabilité de la variable de décision lorsque son taux de dérive est variable dans le temps (Ratcliff, 1980). Le log posterior odds pour les modèles DSTP, SSP, et DMC peut donc uniquement être approximé par simulation. La Figure 30A représente la propagation de la densité de probabilité de la variable de décision  $x(t)$  du DMC (approximée par simulation) pour la présentation d'une couleur associée à une réponse droite, moyennée à travers toutes les conditions de compatibilité et de chroma de l'expérience du chapitre 4 (tâche de Simon, trois niveaux de chroma). Les valeurs positives (négatives) de  $x(t)$  représentent l'évidence accumulée en faveur de la réponse droite (gauche). La Figure 30B représente la carte de log odds pour une réponse correcte (estimée à partir de la carte de propagation de  $x(t)$  et de l'équation 16 adaptée à notre étude). La relation entre évidence accumulée et confiance apparaît linéaire, sauf pour les trajectoires décisionnelles les plus rapides (temps de décision  $TD < 50$  ms; Figure 30C). Notons que cette carte de log odds ne montre pas de diminution de la confiance au cours du temps, contrairement au DDM standard (Kiani & Shadlen, 2009). De plus, une "déformation" de la régularité de la confiance est visible (voir l'expansion bleue initiale) pour des  $TD < 50$  ms. Nous avons obtenu des résultats similaires pour les modèles SSP et DSTP. Un seuil de confiance prédit donc moins d'ébauches d'erreur rapides par rapport à un seuil constant sur l'évidence accumulée. Le contraste de ces deux hypothèses paraît difficile dans la mesure où les latences des ébauches d'erreur incorporent des latences non-décisionnelles (voir chapitre 3).

De manière générale, l'hypothèse selon laquelle le cerveau engage de l'activité motrice lorsque la variable de décision  $x(t)$  atteint un seuil de confiance présente néanmoins un problème conceptuel. Une représentation du log posterior odds à partir de  $x(t)$  nécessite un très grand nombre d'essais dans toutes les conditions expérimentales. Le raisonnement de Kiani et Shadlen (2009) semble pertinent dans la mesure où les singes ont réalisé des milliers d'essais pendant la phase d'entraînement. Dans nos tâches, les sujets ont réalisé 96 essais d'entraînement. Dans la vie réelle, les décisions sont généralement associées à des situations nouvelles. Comment le cerveau élabore-t-il une représentation de confiance associée à une décision prise dans un nouveau contexte?



**Figure 30.** **A)** Propagation de la densité de probabilité de la variable de décision  $x(t)$  du DMC pour toutes les conditions expérimentales de l'expérience du chapitre 4, lorsqu'un stimulus associé à une réponse droite est présenté. Les valeurs positives (négatives) de  $x(t)$  représentent l'évidence accumulée en faveur de la réponse droite (gauche). La propagation de la densité de probabilité de  $x(t)$  a été estimée en simulant 80000 essais par condition avec les paramètres de meilleur ajustement du DMC aux données comportementales du chapitre 4. **B)** Log posterior odds pour une réponse correcte estimée à partir de A. **C)** Log posterior odds pour une réponse correcte en fonction de l'évidence accumulée pour des temps  $t = 20$  ms, 100 ms, 200 ms, et 300 ms.

#### 5.2.2.4 Généralisation

Nous ne savons pas si la transmission hybride d'information entre prise de décision et exécution motrice est spécifique aux tâches de conflit, où si elle est généralisable à tout type de tâche de choix dans tout type de contexte. Nous proposons deux expériences pour commencer à apporter des éléments de réponse à ces questions. (i) La première tâche est une version à réponse libre de la tâche RDK contenant les cohérences traditionnellement utilisées (0%, 3.2%, 6.4%, 12.8%, 25.6%, 51.2%). Les réponses sont communiquées manuellement (pression d'un bouton droit [gauche] si les points se dirigent globalement vers la droite [gauche]), et l'activité EMG des muscles effecteurs est enregistrée. Si le processus décisionnel



transmet des outputs partiels aux effecteurs dans cette tâche, alors le taux d'ébauches d'erreur devrait augmenter avec la baisse de la cohérence, et la surface EMG des bouffées correctes devrait diminuer. Une question importante concerne la forme des bouffées EMG. Dans la mesure où l'évidence sensorielle est distribuée dans le temps, cette configuration va-t-elle favoriser une transmission d'information continue entre prise de décision et exécution motrice? En d'autres termes, les bouffées EMG vont-elles apparaître comme des rampes se développant lentement dans le temps? (ii) Dans la deuxième tâche, un cercle de couleur rouge versus bleu est présenté à des sujets de manière centrale. Les sujets doivent appuyer sur le bouton droit (gauche) si le cercle est bleu (rouge). Dans certains blocs d'essais (essais réguliers), réponses gauches et droites sont équiprobables. Dans d'autres blocs d'essais, une des deux réponses est biaisée. Cette tâche est intéressante car sa modélisation s'approche de la tâche de Simon (le point de départ de l'accumulation d'évidence est modulé par le biais de réponse; e.g., Ratcliff & McKoon, 2008) sans contenir de dimension non pertinente du stimulus. Si le processus décisionnel transmet des outputs partiels aux effecteurs, alors le taux d'ébauches d'erreur devrait être plus important en condition improbable par rapport à la condition contrôle, et plus important dans la condition contrôle par rapport à la condition probable. Les ébauches devraient être plus rapides en condition improbable par rapport aux deux autres conditions.

Nous ne savons pas non plus si la transmission hybride est spécifique au système manuel segmentaire ou si elle est généralisable à d'autres systèmes moteurs. Plusieurs études ont mis en évidence des erreurs de direction (*direction error*) dans la tâche d'antisaccade (e.g. Nieuwenhuis, Ridderinkhof, Blom, Band, & Kok, 2001; Nieuwenhuis, Ridderinkhof, de Jong, Kok, & van der Molen, 2000). Dans cette tâche, un stimulus est présenté à droite ou à gauche d'un point de fixation central à chaque essai. Les sujets doivent produire une saccade vers la direction opposée au stimulus (i.e., *une antisaccade*). Une erreur de direction est une petite saccade dans la direction du stimulus suivie par une large saccade corrective. Le temps de correction d'une erreur de direction est défini comme la latence entre le début de la saccade incorrecte et le début de la saccade corrective. Ebauches d'erreur et erreurs de direction présentent des similarités. Leur prévalence se situe autour de 15-25% (e.g., Nieuwenhuis et al., 2001; Mokler & Fischer, 1999), et elles échappent souvent à une détection consciente (détection consciente dans 30 à 50% des cas; Mokler & Fischer, 1999; Nieuwenhuis et al., 2001; Rochet, Spieser, Casini, Hasbroucq, & Burle, 2014). De plus, leur temps de correction est plus rapide lorsqu'elle ne sont pas détectées consciemment (Nieuwenhuis et al., 2001;

Rochet et al., 2014). Les erreurs de direction reflètent-elles des outputs partiels du processus décisionnel? Notre extension du DDM est-elle applicable aux tâches d'antisaccade?

Dans les études de Shadlen et collaborateurs, un contrôle de la fixation oculaire est systématiquement effectué. Si la fixation s'écarte du point central de  $\pm 0.5^\circ$  ou  $1.5^\circ$  (en fonction des singes) sans être associé à une saccade vers une des deux cibles, alors le stimulus RDK disparaît et l'essai n'est pas comptabilisé. Ce contrôle compromet l'étude des erreurs de direction. Toutefois, Roitman et Shadlen (2002) soulignent que "Breaks in fixation that were not associated with an intermediate saccade to a choice target were rare" (p. 9476). S'il n'y a pas d'erreurs de direction dans la tâche RDK, d'autres paramètres oculomoteurs pourraient refléter la variable de décision. Par exemple, il serait intéressant d'étudier les mouvements oculaires pendant la fixation (*fixational eye movements*; pour une revue, voir Rolfs, 2009). Ces mouvements sont principalement caractérisés par une dérive lente (*drift*) suivant un mouvement brownien. Toutefois, les dérives sont parfois interrompues par de petits déplacements rapides, appelés microsaccades. Le rôle des dérives et des microsaccades est débattu. Elles semblent contribuer au contrôle de la fixation ainsi qu'à la prévention d'une atténuation perceptive (*perceptual fading*). De manière intéressante, des études ont montré une corrélation positive entre direction des microsaccades et déplacements attentionnels induits par des amorces spatiales informatives (e.g., Engbert & Kliegl, 2003; Hafed & Clark, 2002). Variable de décision et microsaccades pourraient également être corrélées. Nous avons enregistré les mouvements oculaires dans une tâche de Simon standard à l'aide d'un eye tracker à haute résolution. Les taux de microsaccades étaient très faibles, compromettant une analyse fiable. La raison est très probablement liée à la variation du taux de microsaccades au cours du temps. À partir de la présentation du stimulus jusqu'à  $\sim 300/400$  ms, le taux de microsaccades baisse considérablement (phase d'inhibition). Il s'élève ensuite bien au delà de la ligne de base pré-stimulus. Cette signature du taux de microsaccades est relativement stéréotypée, et a été retrouvée dans un grand nombre de paradigmes (Rolfs, 2009). Dans la mesure où notre TR moyen était de 361 ms en compatible et 380 ms en incompatible, il n'est pas étonnant d'avoir obtenu des taux très faibles de microsaccades, puisque nous étions dans la période d'inhibition microsaccadique.

### *5.3 Mimétisme entre modèles computationnels: le rôle de la neurophysiologie*

L'ajustement de modèles computationnels à des données comportementales afin de décomposer et quantifier les processus cognitifs latents est une pratique qui se développe en

psychologie expérimentale (voir section 1.2.2, introduction générale). Elle commence également à être appliquée dans le domaine clinique à des fins diagnostiques ou pour mieux comprendre certains troubles (e.g., Geddes et al., 2010; Ratcliff et al., 2004; Ratcliff et al., 2001; Ratcliff & Van Dongen, 2009; White, Ratcliff, Vasey, & McKoon, 2009; White, Ratcliff, Vasey, & McKoon, 2010a, 2010b). Cette pratique peut néanmoins être dangereuse si le modèle est erroné. Beaucoup de psychologues considèrent qu'un bon ajustement d'un modèle à des données comportementales est une condition suffisante pour démontrer sa validité (Roberts & Pashler, 2000). Pourtant, des architectures différentes peuvent générer des prédictions comportementales indissociables (e.g., Bogacz, Brown, Moehlis, Holmes, & Cohen, 2006; Donkin, Brown, Heathcote, & Wagenmakers, 2011; Forstmann, Wagenmakers, Eichele, Brown, & Serences, 2011; Hübner & Töbel, 2012; Jones & Dzhafarov, 2014; Ratcliff & Smith, 2004; Townsend, 1976, 1990; Wagenmakers, Ratcliff, Gomez, & Iverson, 2004; White et al., 2011).

Nos travaux démontrent qu'un bon ajustement des données comportementales est une condition nécessaire mais non suffisante pour démontrer la validité d'un modèle. Dans le chapitre 3, les modèles DSTP, SSP, et SSP-LCA capturaient la performance comportementale dans la tâche de flanker avec un mimétisme important. Pourtant, seul le DSTP pouvait expliquer les données EMG. De même, les données EEG du chapitre 4 ont réfuté l'architecture du DMC, alors que le modèle capturait parfaitement les données comportementales. Ces résultats démontrent qu'il est nécessaire de tester les modèles contre des données neurophysiologiques (e.g., Forstmann et 2011; Heitz & Schall, 2012; O'Connell et al., 2012; Purcell et al., 2010; White et al., 2012). Un modèle doit être capable d'expliquer les données comportementales *et* la neurophysiologie. Ce but met au défi le critère de parcimonie adopté par les psychologues (et les outils statistiques de sélection de modèle associés; e.g., indice BIC): le modèle capable d'expliquer les deux types de données n'est pas nécessairement le plus parcimonieux en termes de degrés de liberté.

Le but ci-dessus pose néanmoins de nouveaux problèmes. Les neurosciences sont fondamentalement associées à différents niveaux d'analyse: le niveau biochimique, cellulaire, puis celui des systèmes (assemblées neuronales et dynamiques de réseau). Quel niveau de profondeur un modèle doit-il atteindre? Nos travaux ont tenté de réconcilier les modèles cognitifs avec le niveau systémique. Certains chercheurs essaient actuellement de faire le lien entre modèles cognitifs, neurosciences cellulaires et neurosciences des systèmes. C'est le cas par exemple du modèle *e pluribus unum* de Zandbelt et al. (2014; voir section 1.3.3,

introduction générale). Je poursuivrai cet effort de recherche dans mon post-doctorat auprès de Schall, Logan, et Palmeri, à l'université de Vanderbilt.

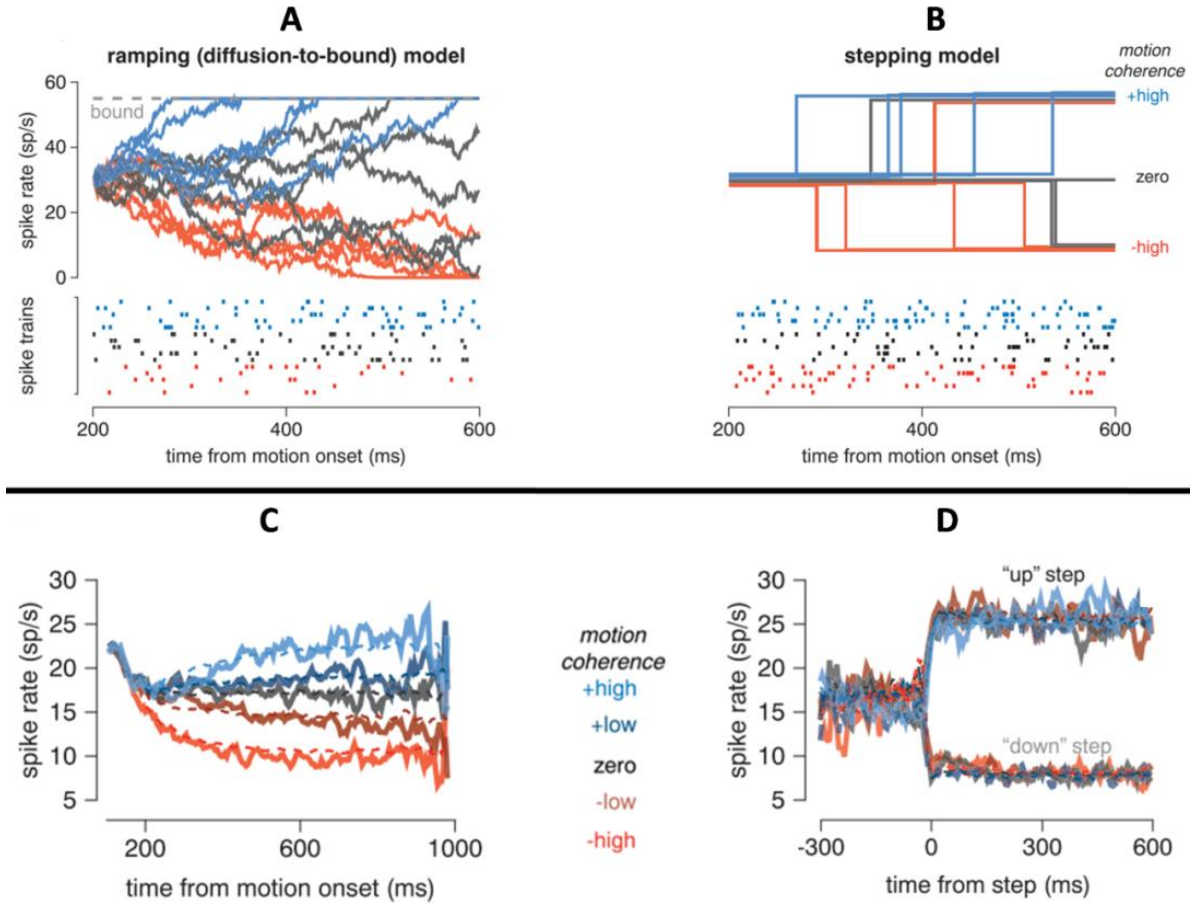
#### *5.4 Mécanismes neuronaux d'accumulation d'évidence: un artefact de moyennage?*

Latimer, Yates, Meister, Huk, et Pillow (2015) ont utilisé de nouvelles méthodes statistiques pour modéliser *essai par essai* les trains de décharges de 40 neurones dans LIP enregistrés par Roitman et Shadlen (2002; voir section 1.2.3). Rappelons que les décharges neuronales alignées sur l'apparition du stimulus et moyennées à travers tous les essais montrent des rampes quasi-linéaires dont la pente est fonction de la cohérence du mouvement (voir la Figure 11 de l'introduction générale). Toutefois, nul ne savait jusque là si les taux de décharge suivent une rampe quasi-linéaire dans chaque essai.

Latimer et al. (2015) ont comparé deux modèles. Selon le modèle à rampe (*ramping model*, Figure 31A), le taux de décharge de chaque neurone dans chaque essai est gouverné par un DDM standard. Selon le modèle à pas (*stepping model*, Figure 31B), le taux de décharge de chaque neurone dans chaque essai augmente ou diminue de manière *discrète*; l'amplitude de la modulation ne dépend pas de la cohérence. La probabilité d'une augmentation versus diminution du taux de décharge ainsi que la latence de la modulation sont déterminées par la cohérence. La variabilité dans la latence de la modulation génère une rampe quasi-linéaire lorsque les essais sont moyennés.

Les deux modèles sont doublement stochastiques: pour chaque essai, la probabilité d'un train de décharge observé sachant le stimulus dépend du modèle régissant le taux de décharge (modèle à rampe versus à pas) ainsi que de la variabilité naturelle des décharges suivant une loi de Poisson. Chaque modèle a été ajusté aux trains de décharge de chaque neurone essai par essai. La Figure 31C représente les réponses neuronales observées pour chaque niveau de cohérence, alignées sur l'apparition du stimulus et moyennées à travers tous les neurones et tous les essais. Ces réponses montrent les rampes traditionnelles quasi-linéaires dont la pente est fonction de la cohérence et de la direction du mouvement. Les traits pointillés représentent des données simulées à partir du modèle à pas, moyennées à travers tous les neurones et tous les essais. Le modèle capture parfaitement la dynamique des rampes. La Figure 31D représente les réponses neuronales observées pour chaque niveau de cohérence, alignées sur la latence de la modulation discrète du taux de décharge prédite par le modèle à pas et triées en fonction de la nature de la modulation (augmentation versus diminution). En accord avec le

modèle, elles montrent une augmentation ou une diminution brutale dont l'amplitude ne dépend pas de la cohérence. Une comparaison statistique des deux modèles confirmera la supériorité du modèle *stepping* pour 78% des neurones LIP analysés.



**Figure 31.** **A)** Modèle à rampe. La barrière supérieure représente une réponse droite. Les trajectoires bleues (rouges) de taux de décharge ont été générées à partir d'un DDM pour un mouvement de points vers la droite (gauche) avec cohérence élevée. Les trajectoires grises ont été générées à partir d'une cohérence nulle. Le panneau inférieur représente les trains de décharge associés suivant une loi de Poisson. **B)** Modèle à pas. Pour chaque essai, les taux de décharge augmentent ou diminuent de manière discrète à une latence variable (voir le texte pour les détails). Les codes couleur sont similaires à (A). Le panneau inférieur représente les trains de décharges associés suivant une loi de Poisson. **C)** Réponses neuronales observées pour chaque niveau de cohérence, alignées sur l'apparition du stimulus et moyennées à travers tous les neurones et tous les essais. Les traits pointillés représentent des données simulées à partir du modèle à pas, moyennées à travers tous les neurones et tous les essais. **D)** Réponses neuronales observées pour chaque niveau de cohérence, alignées sur la latence de la modulation discrète du taux de décharge prédite par le modèle à pas et triées en fonction de la nature de la modulation (augmentation versus diminution).

A première vue, cette conclusion semble remettre en cause le cadre théorique de mon travail de thèse. Je pense toutefois qu'elle n'est pas incompatible avec les hypothèses d'accumulation d'évidence développées jusqu'ici pour plusieurs raisons<sup>37</sup>. (i) Latimer et collègues ont démontré une supériorité du modèle à pas pour 78% des neurones. L'activité de 22% des neurones est donc mieux expliquée par un modèle à rampe. Comment expliquer cette mixture? (ii) Que se passe-t-il au niveau populationnel? L'activité systémique des neurones LIP présente-t-elle des transitions discrètes à chaque essai? Considérons l'architecture du modèle *e pluribus unum* de Zandbelt et al. (2014; voir section 1.3.3) pour apporter un premier élément de réponse à cette question. Selon ce modèle, chaque neurone projette vers une entité évaluant la proportion de neurones ayant atteint un seuil de décharge (mécanisme de "polling"), ou le taux de décharge moyen de l'ensemble neuronal (mécanisme de "pooling"). Lorsque cette entité enregistre une proportion critique d'accumulateurs ayant franchi un seuil ou un taux de décharge moyen critique, une réponse est déclenchée. Si un mécanisme de pooling est réellement implémenté, alors les modèles à rampe versus à pas sont tous les deux valides pour expliquer l'activité neuronale essai par essai, mais capturent des niveaux de traitement différents (système versus neurone individuel). (iii) Plusieurs structures cérébrales contiennent des neurones dont les taux de décharge moyens montrent des rampes quasi-linéaires en accord avec les prédictions du DDM (e.g., de Lafuente, Jazayeri, & Shadlen, 2015; Ding & Gold, 2010; Hanks et al., 2015; Filimon et al., 2014; Znamensky & Zador, 2013). Cette redondance est mystérieuse (Cisek, 2006; Hanks et al., 2015; Wang et al., 2008). Existe-t-il des zones dans lesquelles les taux de décharge des neurones à chaque essai sont générés par un modèle à rampe et d'autres par un modèle à pas? (iv) Les points (ii) et (iii) peuvent être combinés. Imaginons une assemblée de neurones régulés par un modèle à pas projetant vers une autre assemblée implémentant un mécanisme de pooling. Lorsque les essais sont moyennés, les deux structures montrent des rampes similaires. Pourtant, ces structures implémentent des mécanismes différents. Ce type d'architecture expliquerait la redondance apparente de la "variable de décision". Ces questions méritent un approfondissement.

---

<sup>37</sup> Dans une conférence récente (Aspen Brain Forum, July 2015), Shadlen a annoncé qu'il avait détecté un sérieux problème statistique dans les analyses de Latimer et al. (2015), remettant profondément en question leur conclusion. Un rebuttal est en préparation, et sera soumis dans les prochaines semaines dans *Science*.

## 5.5 Perspectives, travaux futurs et applications

### 5.5.1 N-40 et CPP: autres marqueurs électrophysiologiques du processus décisionnel?

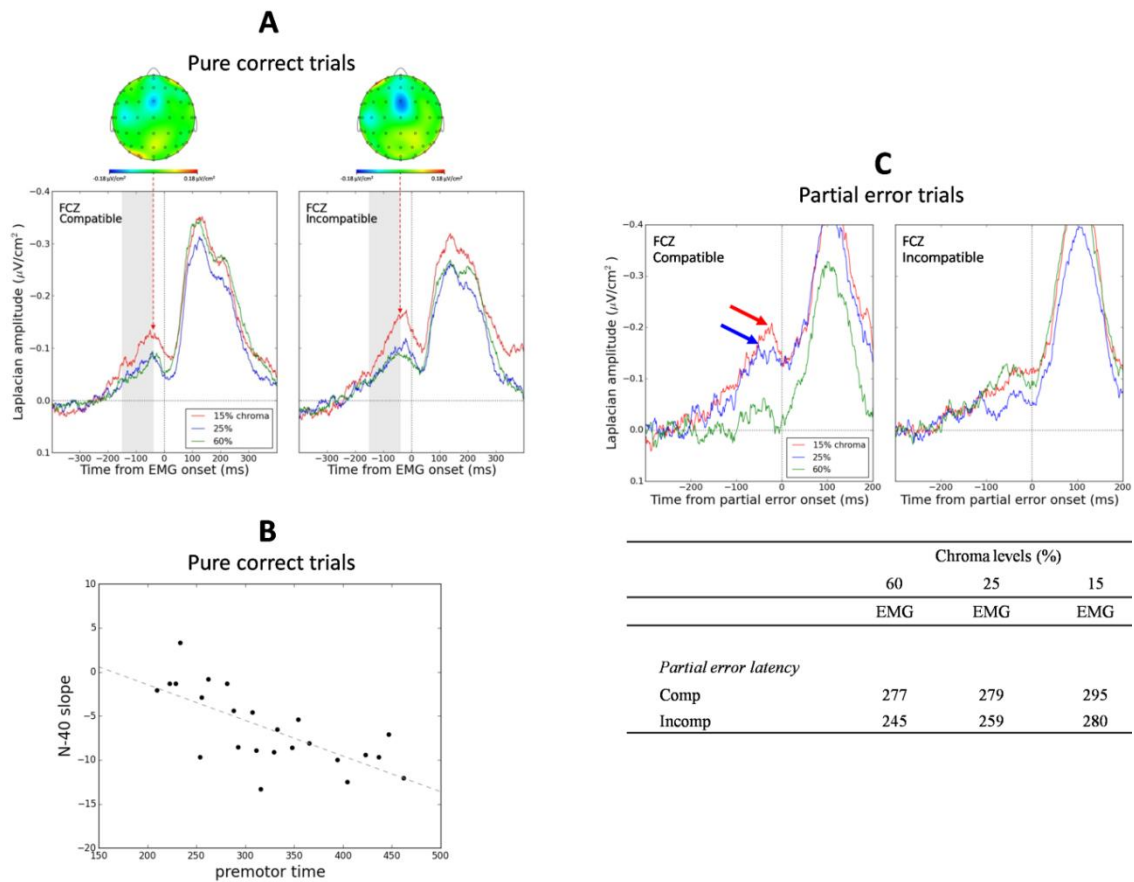
Nos analyses EEG du chapitre 4 se sont limitées aux signaux en regard des cortex moteurs. Comme détaillé dans la section 1.3.4 de l'introduction générale, deux autres potentiels EEG ont récemment été interprétés comme des marqueurs électrophysiologiques du processus décisionnel: la N-40 (e.g., Vidal et al., 2011) et la CPP (Kelly & O'Connell, 2013; O'Connell et al., 2012).

#### 5.5.1.1 N-40

Rappelons que la N-40 est un potentiel de polarité négative au niveau de l'électrode fronto-centrale FCz, atteignant son maximum environ 40 ms avant le début de l'EMG. Une récente analyse de source suggère que le générateur de la N-40 se situe au niveau des SMAs (Carbonnell et al., 2013). Plusieurs résultats empiriques ont conduit Vidal et collaborateurs à interpréter la N-40 comme un processus décisionnel. (i) La N-40 est présente lorsque un choix entre deux réponses est requis, mais absente dans le cas contraire (e.g., tâche Go/No-go; Vidal et al., 2011). (ii) Dans une tâche de choix associée à une manipulation de biais de réponse, la N-40 est large lorsqu'une réponse est inattendue, et disparaît lorsque la réponse est attendue (Meckler et al., 2010). (iii) Enfin, dans une tâche de Simon standard, la N-40 est plus large en condition incompatible par rapport à la condition compatible. Une autre interprétation de la N-40 a toutefois été proposée. Selon Burle et al. (2004), la N-40 reflèterait l'agent de l'inhibition implémentée au niveau de M1 ipsilatéral à la réponse.

Nous avons estimé la pente de la N-40 dans les données EEG du chapitre 4 par régression linéaire dans une fenêtre temporelle allant de -150 ms à -40 ms avant le début de l'activité EMG de la réponse correcte (voir Figure 32A, aire ombrée). Seuls les essais corrects purs (i.e., sans ébauche d'erreur) ont été pris en compte, pour éviter une potentielle contamination de la N-40 par des signaux post-erreur fronto-centraux associés aux ébauches (e.g., onde d'erreur Ne; Burle et al., 2008). Une ANOVA sur ces pentes a révélé un effet principal de la compatibilité,  $F(1,13) = 4.6$ ,  $p = .05$ . La N-40 était plus large en condition incompatible par rapport à la condition compatible, répliquant les résultats de Carbonnell et al. (2013). L'ANOVA a également révélé un effet de chroma,  $F(1,13) = 4.8$ ,  $p < .05$ , démontrant que la valeur absolue de la pente de la N-40 augmente de façon monotone au fur et à mesure que le chroma décroît (Figure 32A).

Afin d'approfondir ces effets, nous avons réalisé une analyse de distribution de la pente de la N-40. Pour chaque sujet et chaque condition, les essais corrects purs ont été triés par ordre croissant de temps pré moteur (TPM; latence entre l'apparition du stimulus et le début de l'EMG de la réponse correcte), puis divisés en 4 classes de TPM de même taille. Pour chaque classe dans chaque condition, nous avons estimé la pente de la N-40 par régression linéaire dans une fenêtre temporelle allant de -150 ms à -40 ms avant le début de l'activité EMG de la réponse correcte. La corrélation entre ces pentes et le TPM était élevée,  $r = -.71$ ,  $p < .001$ , indiquant que la valeur absolue de la pente de la N-40 augmente avec le TPM (Figure 32B).



**Figure 32.** Analyses de la N-40 dans les données EEG du chapitre 4. **A)** Moyenne du Laplacien de surface (SL) dans chacune des 6 conditions expérimentales en prenant seulement en compte les essais corrects purs. Les signaux sont synchronisés sur le début de la bouffée EMG correcte. L'aire ombrée illustre la fenêtre temporelle utilisée pour estimer la pente de la N-40. Les cartes montrent la distribution topographique du SL 40 ms avant le début de l'EMG de la réponse correcte dans la condition 15% chroma. La N-40 est focalisée sur l'électrode fronto-centrale FCz. **B)** Corrélation entre la pente de la N-40 et le TPM dans les essais corrects purs. Voir le texte pour les détails. **C)** Panneau supérieur: SL moyen dans chacune des 6 conditions expérimentales dans les essais corrects contenant une ébauche d'erreur. Les signaux sont synchronisés sur le début de l'ébauche d'erreur. Une N-40 apparaît clairement dans les conditions compatible/25% (flèche bleue) et compatible/15% chroma (flèche rouge). Panneau inférieur: Moyenne de la latence des ébauches d'erreur pour chaque condition expérimentale.



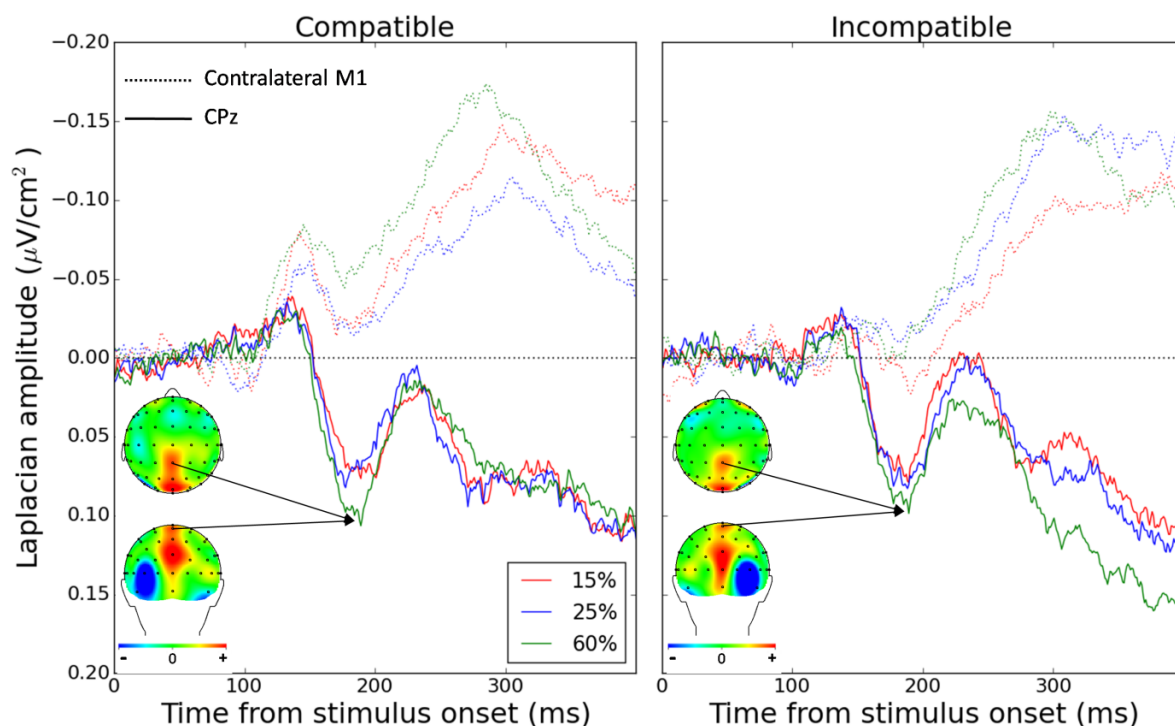
Ces résultats sont difficilement conciliables avec les interprétations usuelles de la N-40. (i) Si la N-40 indexe un processus d'accumulation d'évidence, la valeur absolue de sa pente devrait diminuer lorsque le TPM augmente, contrairement à l'effet observé. (ii) Si la N-40 indexe l'agent de l'inhibition implémentée au niveau de M1 ipsilatéral à la réponse, pourquoi cette inhibition dépend-elle du TPM, en non pas du risque d'erreur? Afin d'approfondir cette question, nous avons analysé la N-40 avant le début de l'activité EMG des ébauches d'erreur. Rappelons que les ébauches d'erreur dans la tâche de Simon ne sont pas associées à une inhibition motrice (voir chapitre 4). Si l'interprétation proposée par Burle et al. (2004) est valide, nous ne devrions pas observer de N-40 juste avant une ébauche d'erreur. La Figure 32C montre que ce n'est pas le cas: une N-40 apparaît très clairement dans les conditions compatible/15% et 25% chroma, conditions dans lesquelles les latences des ébauches d'erreur sont les plus lentes.

L'amplitude de la N-40 semble donc dépendre de la latence entre l'apparition du stimulus et le début du premier EMG (peu importe que cet EMG soit une ébauche d'erreur ou une réponse correcte). Cette dynamique explique les résultats empiriques observés précédemment (Vidal et al., 2011: le TPM est beaucoup plus court dans une tâche Go/No-Go par rapport à une tâche de choix; Meckler et al., 2010: le TPM est plus court en condition attendue par rapport à la condition inattendue). Nous réfléchissons actuellement à la signification fonctionnelle de la N-40 à la lumière de ces nouveaux résultats.

#### *5.5.1.2 CPP*

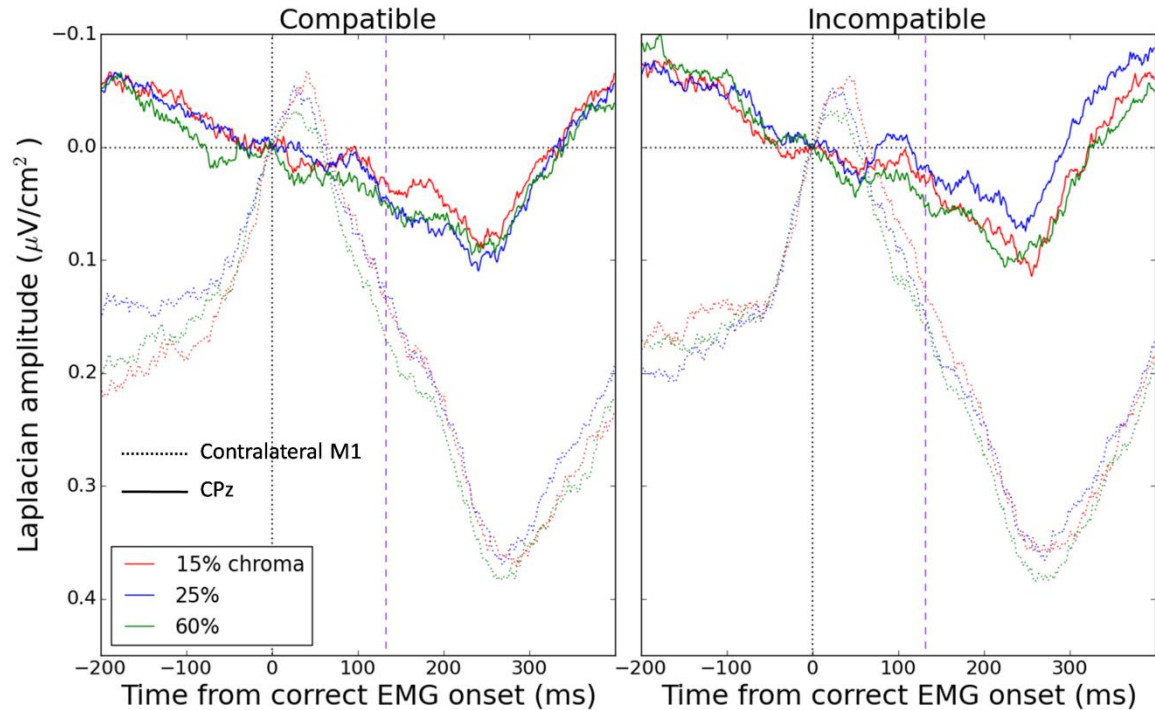
La Figure 33 illustre la CPP dans chacune des conditions expérimentales du chapitre 4 au niveau de l'électrode centro-pariétale CPz (similaire à Kelly & O'Connell, 2013 et O'Connell et al., 2012) pour tous les essais corrects. Les signaux sont synchronisés sur l'apparition du stimulus. Nous avons superposé l'activation M1 controlatérale à la réponse sur la CPP pour faciliter la comparaison. L'électrode CPz montre un patron d'activité particulier, différent de celui observé au niveau des cortex moteurs. Un potentiel phasique de polarité positive débute à ~140 ms et atteint son pic à ~190 ms. La signification fonctionnelle de cette "P190" n'est pas claire et doit être approfondie. Les cartes topographiques du SL 190 ms après apparition du stimulus (Figure 33) ne permettent pas de réfuter avec certitude l'hypothèse d'une interprétation de la P190 en terme d'effet de conduction volumique d'activités provenant du cortex visuel. La P190 est suivie par une positivité se développant sous la forme d'une

rampe. La pente de cette rampe semble être modulée par le chroma dans la condition incompatible seulement. Nous analysons actuellement ces activités.



**Figure 33.** SL moyen dans chacune des 6 conditions expérimentales du chapitre 4 en prenant en compte tous les essais corrects. Les signaux sont synchronisés sur l'apparition du stimulus. Les traits pleins représentent les activités centro-pariétales (électrode CPz), les traits pointillés représentent les activités au niveau de M1 controlatéral à la réponse. Les cartes montrent la distribution topographique du SL 190 ms après l'apparition du stimulus pour la condition 60% chroma.

La Figure 34 illustre la CPP synchronisée sur le début de l'EMG de la réponse correcte. La CPP atteint son pic à ~230 ms après apparition de l'EMG, bien après la réponse mécanique (ligne pointillée violette). Ce résultat inattendu complexifie encore plus l'interprétation fonctionnelle de la CPP dans nos données. Une autre difficulté concerne la topographie centrale de la CPP. Selon Kelly et O'Connell (2015), "supramodal accumulator neurons co-inhabit the same region(s) in the brain and race against each other in the way posited by accumulator models" (p. 8). La CPP représenterait alors la somme pondérée des activités électriques provenant des deux accumulateurs. Notons que cette interprétation est incompatible avec un DDM, puisque l'anticorrélation parfaite entre les deux accumulateurs génèreraient un potentiel électrique global nul. Ces questions importantes doivent être approfondies.



**Figure 34.** SL moyen dans chacune des 6 conditions expérimentales du chapitre 4 en prenant en compte tous les essais corrects. Les signaux sont synchronisés sur le début de l'EMG de la réponse correcte. Les traits pleins représentent les activités centro-pariétales (électrode CPz), les traits pointillés représentent les activités au niveau de M1 controlatéral à la réponse. Les lignes pointillées violettes représentent la moyenne du temps moteur pour chaque condition.

Contrairement au paradigme utilisé par O'Connell et collaborateurs (voir section 1.3.4 de l'introduction générale), nos stimuli ont été présentés de manière discrète. Que se passe-t-il lorsque les stimuli d'une tâche de conflit sont présentés de manière progressive? L'attribut non pertinent du stimulus produit-il un effet d'interférence? Les bouffées EMG apparaissent-elles comme des événements discrets? Comment se distribuent la CPP et le pattern M1 activation/inhibition? Nous avons récemment acquis des données EMG/EEG dans une tâche de flanker dans laquelle les stimuli étaient présentés de manière continue, similaire à O'Connell et al. (2012). Chaque stimulation consistait en une série de 5 flèches (> ou <) présentées sur le plan horizontal d'un fond gris (RGB = 0,0,0) de taille  $12.18^\circ \times 9.15^\circ$ . La flèche cible était toujours positionnée au centre de l'écran. La distance entre chaque flèche était de  $0.6^\circ$ . Les flèches apparaissaient progressivement, sous la forme d'un incrément linéaire de contraste de 25% sur 1600 ms (suivi d'un retour progressif à la ligne de base par décrétement linéaire de contraste sur 800 ms). Les sujets devaient presser un bouton droit ou un bouton gauche en fonction de la direction indiquée par la flèche centrale. L'intervalle temporel entre chaque essai était issu d'une distribution exponentielle tronquée à 1.5 s et 10 s

(espérance de la distribution exponentielle tronquée: 2.5 s). Seize sujets ont réalisé 10 blocs de 80 essais.

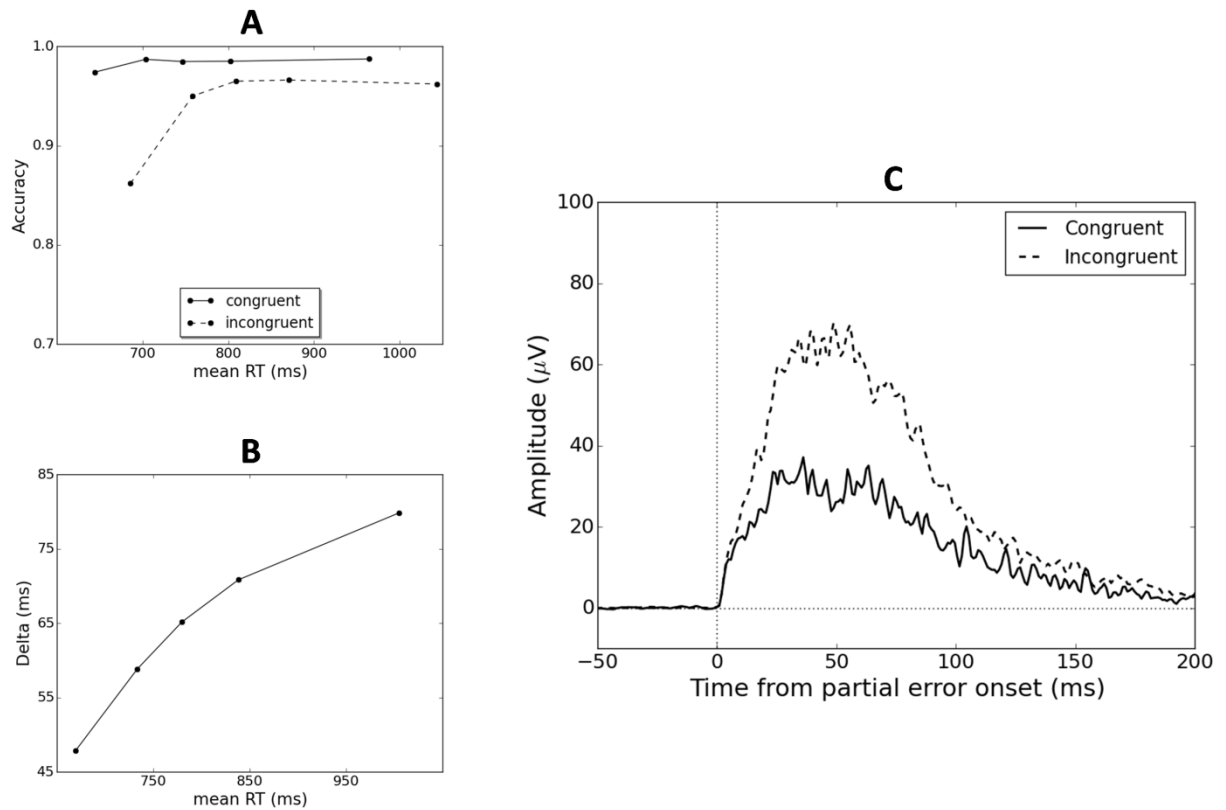
Les données comportementales montrent un effet d'interférence classique sur les moyennes des TR ainsi que sur les taux d'erreur,  $F(1, 15) = 97.8, p < .001$  et  $F(1, 15) = 22.1, p < .001$  respectivement (Table 1). Les formes des CAFs (Figure 35A) et du delta plot (Figure 35B) sont similaires à celles d'une tâche de flanker standard. Les patrons EMG (Table 1) sont également similaires à ceux précédent observés (Servant et al., 2015; voir chapitre 3): (i) les bouffées EMG apparaissent de façon discrète, et non pas sous forme de rampes. (ii) Le taux d'ébauches d'erreur est plus important en condition incongruente,  $F(1, 15) = 53.6, p < .001$ . (iii) Les ébauches sont plus rapides en condition congruente,  $F(1, 15) = 21.4, p < .001$ . (iv) La surface EMG des ébauches est plus importante en condition incongruente (Figure 35C). Contrairement à nos précédentes observations, le temps de correction est plus rapide en condition incongruente, bien que la différence ne soit pas significative ( $p = .24$ ).

**Table 1**

Behavioral and EMG performance in a continuous version of the flanker task.

	<i>Congruent</i>	<i>Incongruent</i>
<i>Behavior</i>		
Mean RT (ms)	773	838
Error %	1.6	5.9
<i>EMG</i>		
Partial error %	5.9	21.1
Partial error latency (ms)	511	592
Correction time (ms)	173	159

Ces résultats démontrent une transmission hybride entre prise de décision et exécution motrice, même lorsque l'évidence sensorielle est distribuée dans le temps. Toutefois, l'effet de congruence sur la surface EMG des ébauches d'erreur (Figure 35C) est beaucoup plus important que celui observé pour une tâche de flanker standard (voir Figure 5 dans Servant et al., 2015), suggérant un rapprochement des seuils EMG vers le point de départ de l'accumulation d'évidence. Nous analysons actuellement la CPP et le patron M1 activation/inhibition dans cette tâche.

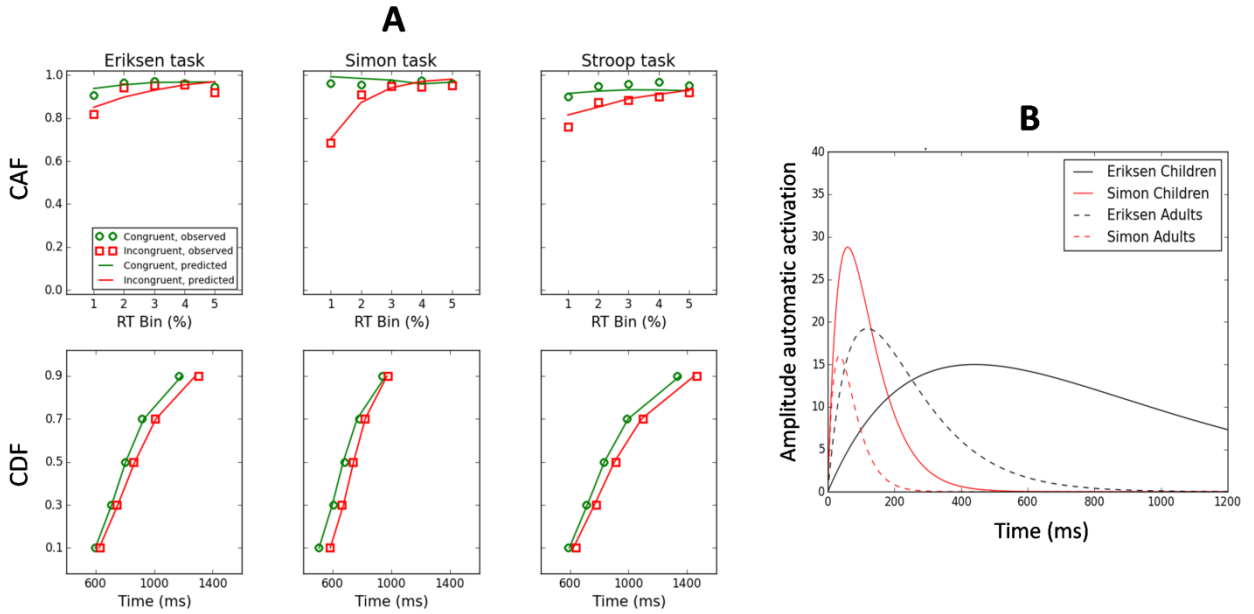


**Figure 35.** CAF pour chaque condition de congruence (A) et delta plot (B) moyens observés dans une version continue de la tâche de flanker. C) Grand moyennage d'activités EMG rectifiées et synchronisées sur l'apparition des ébauches d'erreur pour chaque condition de congruence.

### 5.5.2 Application des nouvelles extensions du DDM au développement

En collaboration avec Agnès Blaye, professeur de psychologie du développement, nous nous sommes demandés si les jeunes enfants présentent des dynamiques d'effet d'interférence dans les tâches de conflit similaires à celles observées chez les adultes. Cinquante-trois enfants de 5 ou 6 ans ont réalisé 96 essais (48 essais par condition de congruence) dans des tâches de Simon, Eriksen flanker et Stroop (versions adaptées pour les enfants). La Figure 36A montre les CAFs et les distributions cumulées de TR pour les essais corrects obtenus pour chaque tâche. L'effet Simon diminue au cours du temps, alors que les effets flanker et Stroop augmentent, comme chez l'adulte. Les formes des CAFs apparaissent également similaires à celles observées chez l'adulte.

## 5-6 years old children



**Figure 36.** A) Ajustements du DMC aux données comportementales d'enfants de 5 ou 6 ans dans les tâches d'Eriksen flanker, Simon, et Stroop. Les symboles représentent les observations empiriques, les traits pleins représentent les prédictions du modèle. B) Décours temporel de l'activation automatique reconstitué à partir des paramètres de meilleur ajustement chez les enfants (traits pleins) et les adultes (traits pointillés; paramètres rapportés par Ulrich et al., 2015) dans les tâches de Simon (traits rouges) et Eriksen flanker (traits noirs).

Nous avons ajusté le DMC à ces données afin de décomposer et analyser les processus latents. La qualité d'ajustement du modèle était remarquable (Figure 36A, traits pleins), peu importe la tâche. Comme chez l'adulte, le modèle explique les différences chronométriques entre les tâches de Simon et Eriksen flanker par une variation de la latence du pic de l'activation automatique (voir Table 2, paramètre  $\tau$ ). De manière intéressante, le pic de l'activation automatique est systématiquement plus tardif chez les enfants par rapport aux adultes (Figure 36B). Si un mécanisme d'inhibition régule cette latence, alors l'inhibition apparaît beaucoup moins efficace chez les enfants.

D'autres variations paramétriques sont intéressantes. En particulier, le taux de dérive du processus contrôlé est considérablement plus faible que celui observé chez les adultes (voir Ulrich et al., 2015, leur Table 2), et les seuils décisionnels sont considérablement plus élevés. Ces résultats s'opposent à une hypothèse traditionnelle en psychologie du développement, soutenant que les enfants répondent de manière plus impulsive que les adultes (e.g., Jonkman, 2006). Ils suggèrent au contraire que les enfants appliquent une stratégie décisionnelle plus

conservative que celle des adultes, pour compenser une évidence sensorielle de faible qualité. Nous approfondissons actuellement ces résultats, et réalisons une analyse des données issues de la tâche de Simon avec notre nouveau modèle.

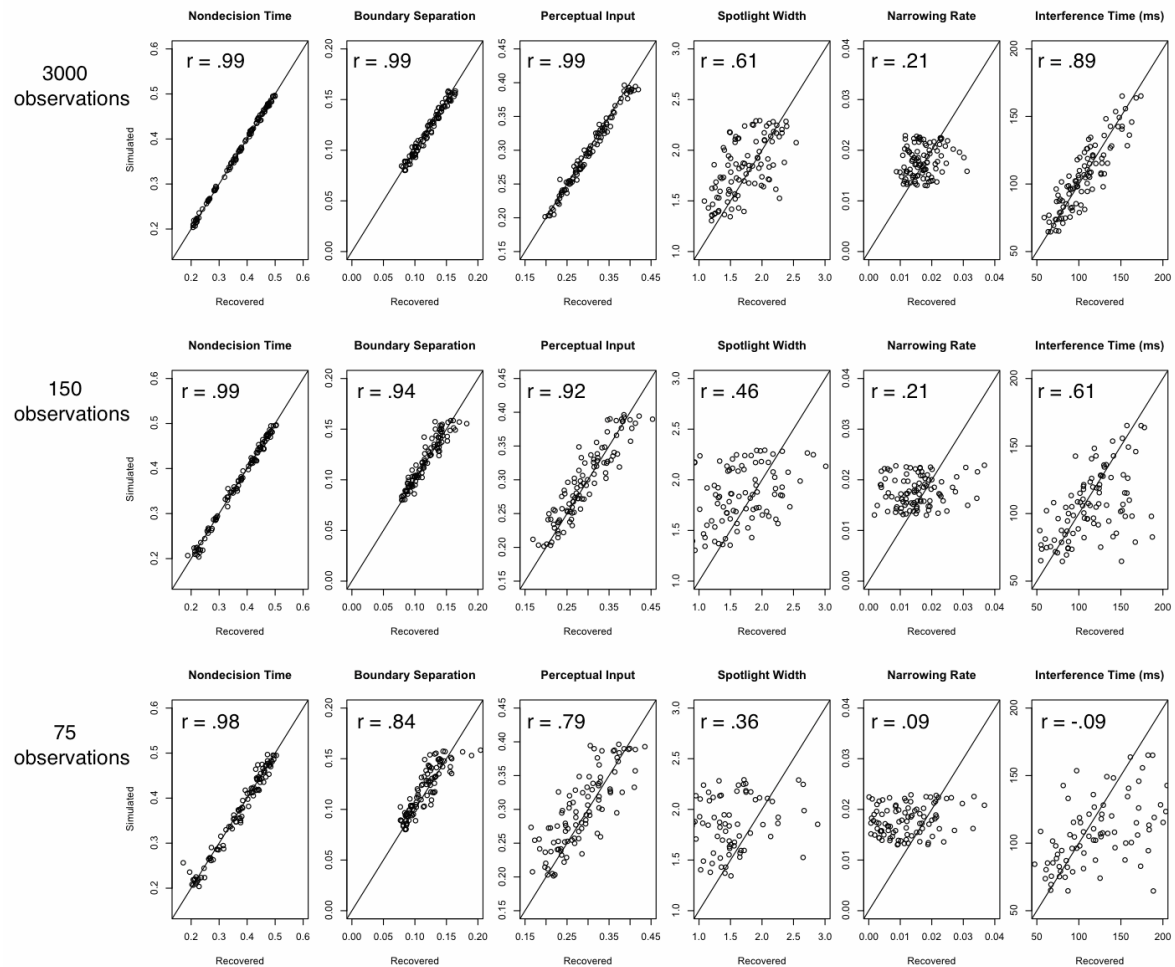
**Table 2**  
Fits of the DMC to behavioral data averaged across children.

5-6 years old children	Conflict task		
	Eriksen	Simon	Stroop
<i>Model parameters</i>			
$b_I$	99.8	80.6	100.4
$\mu_R$	555.7	532.4	525.6
$\sigma_R$	88.3	89.6	88.8
$A$	15.0	28.8	12.6
$\mu_c$	0.276	0.358	0.199
$\tau$	441.8	59.4	504.2
$\sigma_z$	123.9	85.7	102.1

*Note:* The DMC was simulated with an integration constant  $dt = 1\text{ms}$  and a diffusion coefficient  $\sigma = 4$ .  $b$ : upper (correct) decision termination bound (incorrect decision termination bound is at  $-b$ );  $\mu_c$ : drift rate of the controlled process;  $A$ : peak amplitude of the automatic impulse (positive in compatible trials, negative in incompatible trials);  $\tau$ : peak latency of the automatic impulse;  $\sigma_z$ : variability in starting point;  $\mu_r$ : mean nondecision time;  $\sigma_r$ : variability in nondecision time.

### 5.5.3 Application des nouvelles extensions du DDM à la clinique

Les modèles qualitatifs de traitement de l'information dans les tâches de conflit (e.g., modèle de double route, Kornblum et al., 1990; modèle activation/suppression, Ridderinkhof, 2002; voir la section 1.4.1 de l'introduction générale) sont très utilisés dans la recherche clinique pour détecter des problèmes d'impulsivité et de contrôle (e.g., Wylie et al., 2007), évaluer l'effet de psychotropes (e.g., Fluchère et al., 2014; Ridderinkhof et al., 2005) ou de la stimulation cérébrale profonde (Wylie et al., 2010), contribuer au diagnostic différentiel (e.g., Wylie et al., 2010), etc.



**Figure 37.** Etude de recouvrement de paramètres du modèle SSP. Voir le texte pour les détails.

Corey White et moi envisageons d'utiliser les nouveaux modèles de diffusion pour les tâches de conflit à des fins de recherche clinique. Un problème important concerne le nombre d'essais requis pour une analyse individuelle fiable, car il est souvent difficile de recueillir beaucoup d'essais chez les patients. Nous avons commencé une étude de recouvrement de paramètres (*parameter recovery study*) pour résoudre cette question. Cent jeux de données ont été simulés avec des paramètres issus de distributions uniformes délimitées par les bornes inférieures et supérieures des valeurs de meilleur ajustement rapportés dans nos articles (Servant et al., 2014, 2015; White et al., 2011). Trois situations ont été comparées: 75 essais simulés/condition de congruence versus 150 essais/condition versus 3000 essais/condition. Nous avons ajusté le modèle SSP à chaque jeu de données. La Figure 37 illustre la corrélation entre valeur simulée et valeur recouvrée pour chaque paramètre en fonction du nombre d'essais simulés. La récupération est de bonne qualité pour les paramètres  $T_{er}$  (Nondecision Time),  $a$  (Boundary Separation), et  $p$  (Perceptual Input), quel que soit le nombre d'essais



simulés. Il existe toutefois un échange important entre  $sd_a$  (Spotlight Width) et  $r_d$  (Narrowing Rate). En combinant ces deux paramètres en un paramètre d'interférence (Interference Time = Spotlight Width/ Narrowing Rate), la récupération était de meilleure qualité à partir de 150 simulés.

Ces résultats démontrent qu'une analyse de données comportementales individuelles avec le SSP peut être effectuée à partir de 150 essais/condition de congruence en regroupant les paramètres  $sd_a$  et  $r_d$  sous la forme d'un ratio. Nous étendons actuellement notre étude aux modèles DSTP, DMC et DDM.

# Annexe 1

1.1 Le code Python ci-dessous approxime un processus de diffusion par l'implémentation d'une marche aléatoire selon 2 méthodes. Pour des détails supplémentaires sur ces méthodes, voir Ratcliff & Turlinckx (2002).

```
from __future__ import division
import numpy as np
import matplotlib.pyplot as plt

#Variables
a = .2#barrière décisionnelle supérieure
b = 0#barrière décisionnelle inférieure
z = a/2#point de départ de l'accumulation non biaisé
v = .3#taux de dérive
s = .1#coefficient de diffusion
dt = 0.001#constante d'intégration (en secondes)

nPaths = 5 #nombre de sample paths
nSteps = 300 #nombre de pas de temps

#Générons maintenant la matrice des pas en y de la variable de décision.
#Chaque pas en y est issu d'une distribution normale
#avec pour moyenne v*dt et écart-type s*np.sqrt(dt). Pourquoi np.sqrt(dt)?
#Simplement parce que la variance augmente de façon linéaire avec le temps.
dy = v*dt + s*np.sqrt(dt)*np.random.randn(nPaths, nSteps)

#la marche aléatoire est la somme cumulée des dy:
walks = []
for i in dy:
    walks.append(np.cumsum(i))
walks = np.array(walks)
walks = walks + z

#Traçons les 5 sample paths
t = np.arange (dt, dt*nSteps+dt,dt)
plt.figure (1)
plt.subplot(1,2,1)
#traçons d'abord les seuils:
plt.hlines (z,0, dt*nSteps, 'k', 'dashed')
plt.hlines (a, 0, dt*nSteps, 'r', 'dashed')
plt.hlines (b, 0, dt*nSteps, 'r', 'dashed')
plt.ylim(-0.2, 0.4)
for i in walks:
    plt.step(t, i)
plt.xlabel('RT (s)')
plt.ylabel ('Decision variable')
plt.title('Unequal step size')
```

```

#####
#Une deuxième manière d'implémenter un processus de diffusion
#consiste à fixer la magnitude des pas en y de la variable
#de décision, puis tirer à pile ou face
#(pour savoir si dy augmente ou diminue) avec
#une pièce biaisée (par le taux de dérive).
#La magnitude des pas en y = s*np.sqrt(dt):
yStep = s*np.sqrt(dt)

#La pièce est biaisée par le taux de dérive.
#Si p est la probabilité de la variable de décision
#d'augmenter, l'espérance de dy = yStep*p -yStep(1-p)
# = yStep*(2p-1) = s*np.sqrt(dt)*(2p-1)
#Cette valeur doit être égale au taux de dérive v*dt:
#s*np.sqrt(dt)*(2p-1) = u*dt
#La probabilité p de dy d'augmenter est donc:
p = .5*(np.sqrt(dt)*v/s + 1)
#Générons maintenant la matrice des pas en y
#de la variable de décision, puis traçons les sample paths:
dy = yStep*np.sign(np.random.rand(nPaths, nSteps)-(1-p))
walks = []
for i in dy:
    walks.append(np.cumsum(i))
walks = np.array(walks)
walks = walks + z
plt.subplot(1,2,2)
plt.hlines (z,0, dt*nSteps, 'k', 'dashed')
plt.hlines (a, 0, dt*nSteps, 'r', 'dashed')
plt.hlines (b, 0, dt*nSteps, 'r', 'dashed')
plt.ylim(-0.2, 0.4)
for i in walks:
    plt.step(t, i)
plt.xlabel('RT (s)')
plt.title('Equal step size')

```

## 1.2 Le code Python ci-dessous implémente le modèle DMC d'Ulrich et al. (2015).

```
from __future__ import division
import numpy as np
import matplotlib.pyplot as plt

def DMC (congruency, b_1,s_z, mu_r,s_r,A,mu_c, tau, ntrials):
    #congruency: 1 if compatible, -1 if incompatible
    #b_1:upper decision termination bound
    #s_z: starting point variability
    #mu_r: mean of nondecisional components
    #s_r: nondecision time variability
    #A: peak amplitude of the automatic activation
    #mu_c: drift rate of the controlled process
    #tau: peak latency of the automatic activation
    #ntrials: number of simulated trials per condition
    sigma = 4#diffusion coefficient
    dt = 1#integration constant (in millisecond)
    Anna = 2#shape of the scaled gamma function

    Boris = 5000#decision time limit (arbitrary)
    t = np.linspace (dt, Boris, Boris/dt)
    A = A*congruency#so that the gamma impluse favors
    #the correct response in compatible trials and
    #the incorrect response in incompatible trials

    #compute drift rate of the superimposed process for each time step:
    mu = A*np.exp(-t/tau)* np.power((np.exp(1)*t/(Anna-1)/tau), Anna-
1)*((Anna-1)/t-1/tau)+ mu_c

    b_2 = -b_1 #lower decision termination bound
    unbiased_starting_point = 0

    RT = []
    response = []

    for i in range (0,ntrials):#loop until all walks are terminated
        X = np.random.uniform(unbiased_starting_point -
s_z/2,unbiased_starting_point + s_z/2 )
        time = 0
        for j in range (0, Boris):
            time = time + dt
            dX = mu[j]*dt + sigma*np.sqrt(dt)*np.random.randn()
            X = X + dX
            if X >= b_1:#correct decision!
                residual = np.random.normal(mu_r,s_r)
                RT.append(time+residual)
                response.append(1)
                break
            if X <= b_2:#incorrect decision!
                residual = np.random.normal(mu_r, s_r)
                RT.append(time+residual)
                response.append(0)
                break

    RT = np.array(RT)
    response = np.array (response)

    return RT, response
```

## Bibliographie

- Babiloni, F., Cincotti, F., Carducci, F., Rossini, P. M., & Babiloni, C. (2001). Spatial enhancement of EEG data by surface Laplacian estimation: the use of magnetic resonance imaging-based head models. *Clin Neurophysiol*, *112*(5), 724-727.
- Bennur, S., & Gold, J. I. (2011). Distinct representations of a perceptual decision and the associated oculomotor plan in the monkey lateral intraparietal area. *J Neurosci*, *31*(3), 913-921. doi:10.1523/jneurosci.4417-10.2011
- Blatt, G. J., Andersen, R. A., & Stoner, G. R. (1990). Visual receptive field organization and cortico-cortical connections of the lateral intraparietal area (area LIP) in the macaque. *J Comp Neurol*, *299*, 421-445. doi:10.1002/cne.902990404
- Bogacz, R., Brown, E., Moehlis, J., Holmes, P., & Cohen, J. D. (2006). The physics of optimal decision making: a formal analysis of models of performance in two-alternative forced-choice tasks. *Psychol Rev*, *113*(4), 700-765. doi:10.1037/0033-295x.113.4.700
- Braver, T. S. (2012). The variable nature of cognitive control: a dual mechanisms framework. *Trends Cogn Sci*, *16*(2), 106-113. doi:10.1016/j.tics.2011.12.010
- Britten, K. H., Newsome, W. T., Shadlen, M. N., Celebrini, S., & Movshon, J. A. (1996). A relationship between behavioral choice and the visual responses of neurons in macaque MT. *Vis Neurosci*, *13*(1), 87-100.
- Britten, K. H., Shadlen, M. N., Newsome, W. T., & Movshon, J. A. (1992). The analysis of visual motion: a comparison of neuronal and psychophysical performance. *J Neurosci*, *12*(12), 4745-4765.
- Broadbent, D. E. (1958). *Perception and communication*. London, England: Pergamon Press.
- Brown, S. D., & Heathcote, A. (2008). The simplest complete model of choice response time: Linear ballistic accumulation. *Cogn Psychol*, *57*, 153-178.
- Brunton, B. W., Botvinick, M. M., & Brody, C. D. (2013). Rats and humans can optimally accumulate evidence for decision-making. *Science*, *340*(6128), 95-98. doi:10.1126/science.1233912
- Burle, B., Possamai, C. A., Vidal, F., Bonnet, M., & Hasbroucq, T. (2002). Executive control in the Simon effect: an electromyographic and distributional analysis. *Psychol Res*, *66*(4), 324-336. doi:10.1007/s00426-002-0105-6
- Burle, B., Roger, C., Allain, S., Vidal, F., & Hasbroucq, T. (2008). Error negativity does not reflect conflict: a reappraisal of conflict monitoring and anterior cingulate cortex activity. *J Cogn Neurosci*, *20*(9), 1637-1655. doi:10.1162/jocn.2008.20110
- Burle, B., Spieser, L., Roger, C., Casini, L., Hasbroucq, T., & Vidal, F. (2015). Spatial and temporal resolutions of EEG: Is it really black and white? A scalp current density view. *Int J Psychophysiol*. doi:10.1016/j.ijpsycho.2015.05.004
- Burle, B., Spieser, L., Servant, M., & Hasbroucq, T. (2014). Distributional reaction time properties in the Eriksen task: marked differences or hidden similarities with the Simon task? *Psychon Bull Rev*, *21*(4), 1003-1010. doi:10.3758/s13423-013-0561-6
- Burle, B., Vidal, F., Tandonnet, C., & Hasbroucq, T. (2004). Physiological evidence for response inhibition in choice reaction time tasks. *Brain Cogn*, *56*(2), 153-164. doi:10.1016/j.bandc.2004.06.004
- Carbonnell, L., Hasbroucq, T., Grapperon, J., & Vidal, F. (2004). Response selection and motor areas: a behavioural and electrophysiological study. *Clin Neurophysiol*, *115*(9), 2164-2174. doi:10.1016/j.clinph.2004.04.012
- Carbonnell, L., Ramdani, C., Meckler, C., Burle, B., Hasbroucq, T., & Vidal, F. (2013). The N-40: an electrophysiological marker of response selection. *Biol Psychol*, *93*(1), 231-236. doi:10.1016/j.biopsycho.2013.02.011
- Carpenter, R. H. S., Reddi, B. A. J., & Anderson, A. J. (2009). A simple two-stage model predicts response time distributions. *J Physiol*, *587*(Pt 16), 4051-4062. doi:10.1113/jphysiol.2009.173955
- Carpenter, R. H., & Williams, M. L. (1995). Neural computation of log likelihood in control of saccadic eye movements. *Nature*, *377*(6544), 59-62. doi:10.1038/377059a0
- Cesare, P., Moriondo, A., Vellani, V., & McNaughton, P. A. (1999). Ion channels gated by heat. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *96*(14), 7658-7663.
- Churchland, A. K., Kiani, R., Chaudhuri, R., Wang, X. J., Pouget, A., & Shadlen, M. N. (2011). Variance as a signature of neural computations during decision making. *Neuron*, *69*(4), 818-831. doi:10.1016/j.neuron.2010.12.037
- Churchland, A. K., Kiani, R., & Shadlen, M. N. (2008). Decision-making with multiple alternatives. *Nat Neurosci*, *11*(6), 693-702. doi:10.1038/nn.2123
- Cisek, P. (2006). Integrated neural processes for defining potential actions and deciding between them: a computational model. *J Neurosci*, *26*(38), 9761-9770. doi:10.1523/jneurosci.5605-05.2006

- Cisek, P., & Kalaska, J. F. (2010). Neural mechanisms for interacting with a world full of action choices. *Annu Rev Neurosci*, *33*, 269-298. doi:10.1146/annurev.neuro.051508.135409
- Cohen, J. Y., Heitz, R. P., Woodman, G. F., & Schall, J. D. (2009). Neural basis of the set-size effect in frontal eye field: timing of attention during visual search. *J Neurophysiol*, *101*(4), 1699-1704. doi:10.1152/jn.00035.2009
- Cohen, M. R., & Kohn, A. (2011). Measuring and interpreting neuronal correlations. *Nat Neurosci*, *14*(7), 811-819. doi:10.1038/nn.2842
- Coles, M. G., Gratton, G., Bashore, T. R., Eriksen, C. W., & Donchin, E. (1985). A psychophysiological investigation of the continuous flow model of human information processing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *11*(5), 529-553.
- Corrado, G., & Doya, K. (2007). Understanding neural coding through the model-based analysis of decision making. *J Neurosci*, *27*(31), 8178-8180. doi:10.1523/jneurosci.1590-07.2007
- DasGupta, S., Ferreira, C. H., & Miesenbock, G. (2014). FoxP influences the speed and accuracy of a perceptual decision in *Drosophila*. *Science*, *344*(6186), 901-904. doi:10.1126/science.1252114
- Dayan, P., & Daw, N. D. (2008). Decision theory, reinforcement learning, and the brain. *Cogn Affect Behav Neurosci*, *8*(4), 429-453. doi:10.3758/cabn.8.4.429
- De Jong, R., Liang, C. C., & Lauber, E. (1994). Conditional and unconditional automaticity: a dual-process model of effects of spatial stimulus-response correspondence. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *20*(4), 731-750.
- Deutsch, J. A., & Deutsch, D. (1963). Attention: Some theoretical considerations. *Psychol Rev*, *70*, 80-90.
- Ding, L., & Gold, J. I. (2012). Separate, causal roles of the caudate in saccadic choice and execution in a perceptual decision task. *Neuron*, *75*(5), 865-874. doi:10.1016/j.neuron.2012.07.021
- Ditterich, J. (2006). Evidence for time-variant decision making. *Eur J Neurosci*, *24*(12), 3628-3641. doi:10.1111/j.1460-9568.2006.05221.x
- Ditterich, J., Mazurek, M. E., & Shadlen, M. N. (2003). Microstimulation of visual cortex affects the speed of perceptual decisions. *Nat Neurosci*, *6*(8), 891-898. doi:10.1038/nn1094
- Donders, F. C. (1868). Over de snelheid van psychische processen [On the speed of mental processes]. *Onderzoekingen gedaan in het Physiologisch Laboratorium der Utrechtsche Hoogeschool, 1868-1869, Tweede reeks*, II, 92-120. (Transl. by W. G. Koster (1969), In W. G. Koster, Attention and performance II. *Acta Psychologica*, *30*, 412-431).
- Donkin, C., Brown, S., Heathcote, A., & Wagenmakers, E. J. (2011). Diffusion versus linear ballistic accumulation: different models but the same conclusions about psychological processes? *Psychon Bull Rev*, *18*(1), 61-69. doi:10.3758/s13423-010-0022-4
- Donkin, C., Brown, S. D., & Heathcote, A. (2009). The overconstraint of response time models: rethinking the scaling problem. *Psychon Bull Rev*, *16*(6), 1129-1135. doi:10.3758/pbr.16.6.1129
- Donner, T. H., Siegel, M., Fries, P., & Engel, A. K. (2009). Buildup of choice-predictive activity in human motor cortex during perceptual decision making. *Curr Biol*, *19*(18), 1581-1585. doi:10.1016/j.cub.2009.07.066
- Drugowitsch, J., Moreno-Bote, R., Churchland, A. K., Shadlen, M. N., & Pouget, A. (2012). The cost of accumulating evidence in perceptual decision making. *J Neurosci*, *32*(11), 3612-3628. doi:10.1523/jneurosci.4010-11.2012
- Dubner, R., & Zeki, S. M. (1971). Response properties and receptive fields of cells in an anatomically defined region of the superior temporal sulcus in the monkey. *Brain Res*, *35*(2), 528-532.
- Dyer, F. N. (1971). The duration of word meaning responses: Stroop interference for different preexposures of the word. *Psychonom Science*, *25*(4), 229-231.
- Engbert, R., & Kliegl, R. (2003). Microsaccades uncover the orientation of covert attention. *Vision Res*, *43*(9), 1035-1045.
- Eriksen, B. A., & Eriksen, C. W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Percept Psychophys*, *16*, 143-149. doi:10.3758/BF03203267
- Eriksen, C. W., Coles, M. G. H., Morris, L. R., & O'Hara, W. P. (1985). An electromyographic examination of response competition. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *23*, 165-168.
- Eriksen, C. W., & St James, J. D. (1986). Visual attention within and around the field of focal attention: a zoom lens model. *Percept Psychophys*, *40*(4), 225-240.
- Feller, W. (1968). *An introduction to probability theory and its applications*. New York: Wiley.
- Fetsch, C. R., Kiani, R., Newsome, W. T., & Shadlen, M. N. (2014). Effects of cortical microstimulation on confidence in a perceptual decision. *Neuron*, *83*(4), 797-804. doi:10.1016/j.neuron.2014.07.011
- Filimon, F., Philiastides, M. G., Nelson, J. D., Kloosterman, N. A., & Heekeren, H. R. (2013). How embodied is perceptual decision making? Evidence for separate processing of perceptual and motor decisions. *J Neurosci*, *33*(5), 2121-2136. doi:10.1523/jneurosci.2334-12.2013
- Fisher, R. (1925). *Statistical Methods for Research Workers*. Edinburgh: Oliver & Boyd.

- Fitts, P. M., & Deininger, R. L. (1954). S-R compatibility: correspondence among paired elements within stimulus and response codes. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 48(6), 483-492.
- Fitts, P. M., & Posner, M. I. (1967). *Human performance*. Belmont, CA: Brooks/Cde.
- Fluchere, F., Deveaux, M., Burle, B., Vidal, F., van den Wildenberg, W. P., Witjas, T., . . . Hasbroucq, T. (2014). Dopa therapy and action impulsivity: subthreshold error activation and suppression in Parkinson's disease. *Psychopharmacol (Berl)*. doi:10.1007/s00213-014-3805-x
- Forstmann, B. U., van den Wildenberg, W. P., & Ridderinkhof, K. R. (2008). Neural mechanisms, temporal dynamics, and individual differences in interference control. *J Cogn Neurosci*, 20(10), 1854-1865. doi:10.1162/jocn.2008.20122
- Forstmann, B. U., Wagenmakers, E. J., Eichele, T., Brown, S., & Serences, J. T. (2011). Reciprocal relations between cognitive neuroscience and formal cognitive models: opposites attract? *Trends Cogn Sci*, 15(6), 272-279. doi:10.1016/j.tics.2011.04.002
- Frank, M. J., Seeberger, L. C., & O'Reilly R, C. (2004). By carrot or by stick: cognitive reinforcement learning in parkinsonism. *Science*, 306(5703), 1940-1943. doi:10.1126/science.1102941
- Freedman, D. J., & Assad, J. A. (2011). A proposed common neural mechanism for categorization and perceptual decisions. *Nat Neurosci*, 14(2), 143-146. doi:10.1038/nn.2740
- Fries, W. (1984). Cortical projections to the superior colliculus in the macaque monkey: a retrograde study using horseradish peroxidase. *J Comp Neurol*, 230, 55-76.
- Gardiner, C. W. (1985). *Handbook of stochastic methods*. New York: Springer.
- Gevens, A. S., Morgan, N. H., Bressler, S. L., Cutillo, B. A., White, R. M., Illes, J., . . . Zeitlin, G. M. (1987). Human neuroelectric patterns predict performance accuracy. *Science*, 235(4788), 580-585.
- Gnadt, J. W., & Andersen, R. A. (1988). Memory related motor planning activity in posterior parietal cortex of macaque. *Exp Brain Res*, 70(1), 216-220.
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. (2000). Representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *Nature*, 404(6776), 390-394. doi:10.1038/35006062
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. (2001). Neural computations that underlie decisions about sensory stimuli. *Trends Cogn Sci*, 5(1), 10-16.
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. (2003). The influence of behavioral context on the representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *J Neurosci*, 23(2), 632-651.
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. (2007). The neural basis of decision making. *Annu Rev Neurosci*, 30, 535-574. doi:10.1146/annurev.neuro.29.051605.113038
- Gratton, G., Coles, M. G., Sirevaag, E. J., Eriksen, C. W., & Donchin, E. (1988). Pre- and poststimulus activation of response channels: a psychophysiological analysis. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 14(3), 331-344.
- Geddes, J., Ratcliff, R., Allerhand, M., Childers, R., Wright, R. J., Frier, B. M., & Deary, I. J. (2010). Modeling the effects of hypoglycemia on a two-choice task in adult humans. *Neuropsychol*, 24(5), 652-660. doi:10.1037/a0020074
- Green, D. M., & Swets, J. A. (1966). *Signal Detection Theory and Psychophysics*. New York: John Wiley and Sons Inc.
- Hafed, Z. M., & Clark, J. J. (2002). Microsaccades as an overt measure of covert attention shifts. *Vision Res*, 42(22), 2533-2545.
- Hampshire, A., Chamberlain, S. R., Monti, M. M., Duncan, J., & Owen, A. M. (2010). The role of the right inferior frontal gyrus: inhibition and attentional control. *Neuroimage*, 50(3), 1313-1319. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.12.109
- Hanes, D. P., Patterson, W. F., 2nd, & Schall, J. D. (1998). Role of frontal eye fields in countermanding saccades: visual, movement, and fixation activity. *J Neurophysiol*, 79(2), 817-834.
- Hanes, D. P., & Schall, J. D. (1996). Neural control of voluntary movement initiation. *Science*, 274(5286), 427-430.
- Hanks, T. D., Ditterich, J., & Shadlen, M. N. (2006). Microstimulation of macaque area LIP affects decision-making in a motion discrimination task. *Nat Neurosci*, 9(5), 682-689. doi:10.1038/nn1683
- Hanks, T. D., Kiani, R., & Shadlen, M. N. (2014). A neural mechanism of speed-accuracy tradeoff in macaque area LIP. *Elife*, 3. doi:10.7554/eLife.02260
- Hanks, T. D., Kopec, C. D., Brunton, B. W., Duan, C. A., Erlich, J. C., & Brody, C. D. (2015). Distinct relationships of parietal and prefrontal cortices to evidence accumulation. *Nature*, 520(7546), 220-223. doi:10.1038/nature14066
- Hasbroucq, T., Possamai, C. A., Bonnet, M., & Vidal, F. (1999). Effect of the irrelevant location of the response signal on choice reaction time: an electromyographic study in humans. *Psychophysiology*, 36(4), 522-526.

- Hawkins, G. E., Forstmann, B. U., Wagenmakers, E. J., Ratcliff, R., & Brown, S. D. (2015). Revisiting the evidence for collapsing boundaries and urgency signals in perceptual decision-making. *J Neurosci*, *35*(6), 2476-2484. doi:10.1523/jneurosci.2410-14.2015
- Heekeren, H. R., Marrett, S., Bandettini, P. A., & Ungerleider, L. G. (2004). A general mechanism for perceptual decision-making in the human brain. *Nature*, *431*(7010), 859-862. doi:10.1038/nature02966
- Heekeren, H. R., Marrett, S., & Ungerleider, L. G. (2008). The neural systems that mediate human perceptual decision making. *Nat Rev Neurosci*, *9*(6), 467-479. doi:10.1038/nrn2374
- Hernandez, A., Nacher, V., Luna, R., Zainos, A., Lemus, L., Alvarez, M., . . . Romo, R. (2010). Decoding a perceptual decision process across cortex. *Neuron*, *66*(2), 300-314. doi:10.1016/j.neuron.2010.03.031
- Hernandez, A., Zainos, A., & Romo, R. (2002). Temporal evolution of a decision-making process in medial premotor cortex. *Neuron*, *33*(6), 959-972.
- Hommel, B. (1997). Toward an action-concept model of stimulus-response compatibility. In B. Hommel & W. Prinz (Eds.), *Theoretical issues in stimulus-response compatibility*. (pp. 281-320). Amsterdam: Elsevier.
- Hommel, B. (2011). The Simon effect as tool and heuristic. *Acta Psychol*, *136*(2), 189-202. doi:10.1016/j.actpsy.2010.04.011
- Hommel, B., Musseler, J., Aschersleben, G., & Prinz, W. (2001). The Theory of Event Coding (TEC): a framework for perception and action planning. *Behavioral and Brain Sciences*, *24*(5), 849-878; discussion 878-937.
- Hübner, R., Steinhauser, M., & Lehle, C. (2010). A dual-stage two-phase model of selective attention. *Psychol Rev*, *117*(3), 759-784. doi:10.1037/a0019471
- Hübner, R., & Töbel, L. (2012). Does Attentional Selectivity in the Flanker Task Improve Discretely or Gradually? *Front Psychol*, *3*, 1-11. doi:10.3389/fpsyg.2012.00434
- Jones, M., & Dzhafarov, E. N. (2014). Unfalsifiability and mutual translatability of major modeling schemes for choice reaction time. *Psychol Rev*, *121*(1), 1-32. doi:10.1037/a0034190
- Jonkman, L. M. (2006). The development of preparation, conflict monitoring and inhibition from early childhood to young adulthood: a Go/Nogo ERP study. *Brain Res*, *1097*(1), 181-193. doi:10.1016/j.brainres.2006.04.064
- Kelly, S. P., & O'Connell, R. G. (2013). Internal and external influences on the rate of sensory evidence accumulation in the human brain. *J Neurosci*, *33*(50), 19434-19441. doi:10.1523/jneurosci.3355-13.2013
- Kelly, S. P., & O'Connell, R. G. (2015). The neural processes underlying perceptual decision making in humans: Recent progress and future directions. *J Physiol Paris*, *109*(1-3), 27-37. doi:10.1016/j.jphysparis.2014.08.003
- Kiani, R., Corthell, L., & Shadlen, M. N. (2014). Choice certainty is informed by both evidence and decision time. *Neuron*, *84*(6), 1329-1342. doi:10.1016/j.neuron.2014.12.015
- Kiani, R., Hanks, T. D., & Shadlen, M. N. (2008). Bounded integration in parietal cortex underlies decisions even when viewing duration is dictated by the environment. *J Neurosci*, *28*(12), 3017-3029. doi:10.1523/jneurosci.4761-07.2008
- Kiani, R., & Shadlen, M. N. (2009). Representation of confidence associated with a decision by neurons in the parietal cortex. *Science*, *324*(5928), 759-764. doi:10.1126/science.1169405
- Kira, S., Yang, T., & Shadlen, M. N. (2015). A neural implementation of Wald's sequential probability ratio test. *Neuron*, *85*(4), 861-873. doi:10.1016/j.neuron.2015.01.007
- Kornblum, S., Hasbroucq, T., & Osman, A. (1990). Dimensional overlap: cognitive basis for stimulus-response compatibility--a model and taxonomy. *Psychol Rev*, *97*(2), 253-270.
- Krajbich, I., Armel, C., & Rangel, A. (2010). Visual fixations and the computation and comparison of value in simple choice. *Nat Neurosci*, *13*(10), 1292-1298. doi:10.1038/nn.2635
- Krajbich, I., & Rangel, A. (2011). Multialternative drift-diffusion model predicts the relationship between visual fixations and choice in value-based decisions. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *108*(33), 13852-13857. doi:10.1073/pnas.1101328108
- Kutas, M., & Donchin, E. (1980). Preparation to respond as manifested by movement-related brain potentials. *Brain Res*, *202*(1), 95-115.
- LaBerge, D. A. (1962). A recruitment theory of simple behavior. *Psychometrika*, *27*, 375-396. doi:10.1007/BF02289645
- Laming, D. R. J. (1968). *Information theory of choice reaction time*. New York: Wiley.
- Larsen, T., & Bogacz, R. (2010). Initiation and termination of integration in a decision process. *Neural Netw*, *23*(3), 322-333. doi:10.1016/j.neunet.2009.11.015
- Lewis, J. W., & Van Essen, D. C. (2000). Corticocortical connections of visual, sensorimotor, and multimodal processing areas in the parietal lobe of the macaque monkey. *J Comp Neurol*, *428*(1), 112-137.
- Link, S. W. (1992). *The Wave Theory of Difference and Similarity*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.



- Lo, C. C., & Wang, X. J. (2006). Cortico-basal ganglia circuit mechanism for a decision threshold in reaction time tasks. *Nat Neurosci*, *9*(7), 956-963. doi:10.1038/nn1722
- Logan, G. D. (2002). An instance theory of attention and memory. *Psychol Rev*, *109*(2), 376-400.
- Luce, R. D. (1986). *Response Times*. New York: Oxford University Press.
- Mars, R. B., Neubert, F.-X., & Rushworth, M. F. S. (2011). Top-down control over the motor cortex. In R. B. Mars, J. Sallet, M. F. S. Rushworth, & N. Yeung (Eds.), *Neural basis of motivational and cognitive control*. Cambridge: MIT Press.
- Mattler, U. (2003). Delayed flanker effects on lateralized readiness potentials. *Exp Brain Res*, *151*(2), 272-288. doi:10.1007/s00221-003-1486-5
- Mazurek, M. E., Roitman, J. D., Ditterich, J., & Shadlen, M. N. (2003). A role for neural integrators in perceptual decision making. *Cereb Cortex*, *13*(11), 1257-1269.
- McClelland, J. L. (1979). On the time relations between of mental processes: an examination of systems of processes in cascade. *Psychol Rev*, *86*, 287-330.
- McClelland, J. L. (1993). Towards a theory of information processing in graded, random, interactive networks. In M. D. E. & S. Kornblum (Eds.), *Attention & Performance XIV: Synergies in experimental psychology, artificial intelligence and cognitive neuroscience* (pp. 655-688). Cambridge, MA: MIT Press.
- Meckler, C., Allain, S., Carbonnell, L., Hasbroucq, T., Burle, B., & Vidal, F. (2010). Motor inhibition and response expectancy: a Laplacian ERP study. *Biol Psychol*, *85*(3), 386-392. doi:10.1016/j.biopsycho.2010.08.011
- Miller, J. (1982). Discrete versus continuous stage models of human information processing: in search of partial output. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *8*(2), 273-296.
- Miller, J. (1988). Discrete and continuous models of human information processing: Theoretical distinctions and empirical results. *Acta Psychol*, *67*(3), 191-257. doi:10.1016/0001-6918(88)90013-3
- Miller, P., & Katz, D. B. (2010). Stochastic transitions between neural states in taste processing and decision-making. *J Neurosci*, *30*(7), 2559-2570. doi:10.1523/jneurosci.3047-09.2010
- Milosavljevic, M., Malmaud, J., Huth, A., Koch, C., & Rangel, A. (2010). The Drift Diffusion Model can account for the accuracy and reaction time of value-based choices under high and low time pressure. *Judgment and Decision Making*, *5*, 437-449.
- Mouret, I., & Hasbroucq, T. (2000). The chronometry of single neuron activity: testing discrete and continuous models of information processing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *26*(5), 1622-1638.
- Nambu, A. (2011). Somatotopic Organization of the Primate Basal Ganglia. *Front Neuroanat*, *5*. doi:10.3389/fnana.2011.00026
- Neri, P., Parker, A. J., & Blakemore, C. (1999). Probing the human stereoscopic system with reverse correlation. *Nature*, *401*(6754), 695-698. doi:10.1038/44409
- Newsome, W. T., Britten, K. H., & Movshon, J. A. (1989). Neuronal correlates of a perceptual decision. *Nature*, *341*(6237), 52-54. doi:10.1038/341052a0
- Neyman, J., & Pearson, E. S. (1933). On the problem of the most efficient tests of statistical hypotheses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series A*, *231*, 289-337.
- Nieuwenhuis, S., Ridderinkhof, K. R., de Jong, R., Kok, A., & van der Molen, M. W. (2000). Inhibitory inefficiency and failures of intention activation: age-related decline in the control of saccadic eye movements. *Psychol Aging*, *15*(4), 635-647.
- Nieuwenhuis, S., Ridderinkhof, K. R., Blom, J., Band, G. P., & Kok, A. (2001). Error-related brain potentials are differentially related to awareness of response errors: evidence from an antisaccade task. *Psychophysiology*, *38*(5), 752-760.
- O'Connell, R. G., Dockree, P. M., & Kelly, S. P. (2012). A supramodal accumulation-to-bound signal that determines perceptual decisions in humans. *Nat Neurosci*, *15*(12), 1729-1735. doi:10.1038/nn.3248
- O'Reilly, J. X., & Mars, R. B. (2011). Computational neuroimaging: localising Greek letters? Comment on Forstmann et al. *Trends Cogn Sci*, *15*(10), 450. doi:10.1016/j.tics.2011.07.012
- Okamoto, H., Isomura, Y., Takada, M., & Fukai, T. (2007). Temporal integration by stochastic recurrent network dynamics with bimodal neurons. *J Neurophysiol*, *97*(6), 3859-3867. doi:10.1152/jn.01100.2006
- Palmer, J., Huk, A. C., & Shadlen, M. N. (2005). The effect of stimulus strength on the speed and accuracy of a perceptual decision. *J Vis*, *5*(5), 376-404. doi:10.1167/5.5.1
- Pare, M., & Wurtz, R. H. (2001). Progression in neuronal processing for saccadic eye movements from parietal cortex area lip to superior colliculus. *J Neurophysiol*, *85*(6), 2545-2562.
- Piéron, H. (1913). Recherches sur les lois de variation des temps de latence sensorielle en fonction des intensités excitatrices. *Année Psychologique*, *22*, 17-96. doi:10.3406/psy.1913.4294
- Pins, D., & Bonnet, C. (1996). On the relation between stimulus intensity and processing time: Pieron's law and choice reaction time. *Percept Psychophys*, *58*(3), 390-400.

- Pouget, P., Stepniewska, I., Crowder, E. A., Leslie, M. W., Emeric, E. E., Nelson, M. J., & Schall, J. D. (2009). Visual and motor connectivity and the distribution of calcium-binding proteins in macaque frontal eye field: implications for saccade target selection. *Front Neuroanat*, 3, 2. doi:10.3389/neuro.05.002.2009
- Pratte, M. S., Rouder, J. N., Morey, R. D., & Feng, C. (2010). Exploring the differences in distributional properties between Stroop and Simon effects using delta plots *Atten Percept Psychophys* (Vol. 72, pp. 2013-2025). United States.
- Purcell, B. A., Heitz, R. P., Cohen, J. Y., Schall, J. D., Logan, G. D., & Palmeri, T. J. (2010). Neurally constrained modeling of perceptual decision making. *Psychol Rev*, 117(4), 1113-1143. doi:10.1037/a0020311
- Purcell, B. A., Schall, J. D., Logan, G. D., & Palmeri, T. J. (2012). From salience to saccades: multiple-alternative gated stochastic accumulator model of visual search. *J Neurosci*, 32(10), 3433-3446. doi:10.1523/jneurosci.4622-11.2012
- Rae, B., Heathcote, A., Donkin, C., Averell, L., & Brown, S. (2014). The hare and the tortoise: emphasizing speed can change the evidence used to make decisions. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn*, 40(5), 1226-1243. doi:10.1037/a0036801
- Ratcliff, R. (1978). A theory of memory retrieval. *Psychol Rev*, 85, 59-108.
- Ratcliff, R. (1980). A note on modeling accumulation of information when the rate of accumulation changes over time. *J Math Psychol*, 21, 178-184.
- Ratcliff, R. (2001). Diffusion and random walk models. *International encyclopedia of the social and behavioral sciences* (Vol. 6, pp. 3668-3673). Oxford, England: Elsevier.
- Ratcliff, R. (2013). Response time: Data and theory. In Z. L. Lu (Ed.), *Progress in cognitive sciences: From cellular mechanisms to computational theories* (pp. 31-62): Peking University Press.
- Ratcliff, R., Cherian, A., & Segraves, M. (2003). A comparison of macaque behavior and superior colliculus neuronal activity to predictions from models of two-choice decisions. *J Neurophysiol*, 90(3), 1392-1407. doi:10.1152/jn.01049.2002
- Ratcliff, R., & Frank, M. J. (2012). Reinforcement-based decision making in corticostriatal circuits: mutual constraints by neurocomputational and diffusion models. *Neural Comput*, 24(5), 1186-1229. doi:10.1162/NECO\_a\_00270
- Ratcliff, R., Hasegawa, Y. T., Hasegawa, R. P., Smith, P. L., & Segraves, M. A. (2007). Dual diffusion model for single-cell recording data from the superior colliculus in a brightness-discrimination task. *J Neurophysiol*, 97(2), 1756-1774. doi:10.1152/jn.00393.2006
- Ratcliff, R., & McKoon, G. (2008). The diffusion decision model: theory and data for two-choice decision tasks. *Neural Comput*, 20(4), 873-922. doi:10.1162/neco.2008.12-06-420
- Ratcliff, R., & Rouder, J. N. (1998). Modeling Response Times for Two-Choice Decisions. *Psychol Sci*, 9, 347-356. doi:10.1111/1467-9280.00067
- Ratcliff, R., & Rouder, J. N. (2000). A diffusion model account of masking in two-choice letter identification. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 26(1), 127-140.
- Ratcliff, R., & Smith, P. L. (2004). A comparison of sequential sampling models for two-choice reaction time. *Psychol Rev*, 111(2), 333-367. doi:10.1037/0033-295x.111.2.333
- Ratcliff, R., & Starns, J. J. (2013). Modeling confidence judgments, response times, and multiple choices in decision making: recognition memory and motion discrimination. *Psychol Rev*, 120(3), 697-719. doi:10.1037/a0033152
- Ratcliff, R., Thapar, A., Gomez, P., & McKoon, G. (2004). A diffusion model analysis of the effects of aging in the lexical-decision task. *Psychol Aging*, 19(2), 278-289. doi:10.1037/0882-7974.19.2.278
- Ratcliff, R., Thapar, A., & McKoon, G. (2001). The effects of aging on reaction time in a signal detection task. *Psychol Aging*, 16(2), 323-341.
- Ratcliff, R., Thapar, A., & McKoon, G. (2003). A diffusion model analysis of the effects of aging on brightness discrimination. *Percept Psychophys*, 65(4), 523-535.
- Ratcliff, R., & Tuerlinckx, F. (2002). Estimating parameters of the diffusion model: approaches to dealing with contaminant reaction times and parameter variability. *Psychon Bull Rev*, 9(3), 438-481.
- Ratcliff, R., & Van Dongen, H. P. (2009). Sleep deprivation affects multiple distinct cognitive processes. *Psychon Bull Rev*, 16(4), 742-751. doi:10.3758/pbr.16.4.742
- Ratcliff, R., Van Zandt, T., & McKoon, G. (1999). Connectionist and diffusion models of reaction time. *Psychol Rev*, 106(2), 261-300.
- Ray, S., Pouget, P., & Schall, J. D. (2009). Functional distinction between visuomovement and movement neurons in macaque frontal eye field during saccade countermanding. *J Neurophysiol*, 102(6), 3091-3100. doi:10.1152/jn.00270.2009
- Ridderinkhof, K. R. (2002). Activation and suppression in conflict tasks: Empirical clarification through distributional analyses. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Common mechanisms in perception and action. Attention and Performance, XIX*. (pp. 494-519). Oxford: Oxford University Press.

- Ridderinkhof, K. R., Scheres, A., Oosterlaan, J., & Sergeant, J. A. (2005). Delta plots in the study of individual differences: new tools reveal response inhibition deficits in AD/Hd that are eliminated by methylphenidate treatment *J Abnorm Psychol* (Vol. 114, pp. 197-215). United States: 2005 APA, all rights reserved.
- Ridderinkhof, K. R., van der Molen, M. W., & Bashore, T. R. (1995). Limits on the application of additive factors logic: Violations of stage robustness suggest a dual-process architecture to explain flanker effects on target processing. *Acta Psychol*, 90(Issues 1–3), 29–48. doi:10.1016/0001-6918(95)00031-O
- Riehle, A. (2005). Preparation for action : one of the key functions of motor cortex. In A. Riehle & E. Vaadia (Eds.), *Motor cortex in voluntary movements : a distributed system for distributed functions* (pp. 213-240). Boca Raton: CRC Press.
- Riehle, A., Kornblum, S., & Requin, J. (1997). Neuronal correlates of sensorimotor association in stimulus–response compatibility. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 23(6), 1708. doi:10.1037/0096-1523.23.6.1708
- Roberts, S., & Pashler, H. (2000). How persuasive is a good fit? A comment on theory testing. *Psychol Rev*, 107(2), 358-367.
- Roitman, J. D., & Shadlen, M. N. (2002). Response of neurons in the lateral intraparietal area during a combined visual discrimination reaction time task. *J Neurosci*, 22(21), 9475-9489.
- Rolfs, M. (2009). Microsaccades: small steps on a long way. *Vision Res*, 49(20), 2415-2441. doi:10.1016/j.visres.2009.08.010
- Romo, R., Brody, C. D., Hernandez, A., & Lemus, L. (1999). Neuronal correlates of parametric working memory in the prefrontal cortex. *Nature*, 399(6735), 470-473. doi:10.1038/20939
- Romo, R., & de Lafuente, V. (2013). Conversion of sensory signals into perceptual decisions. *Prog Neurobiol*, 103, 41-75. doi:10.1016/j.pneurobio.2012.03.007
- Romo, R., Hernandez, A., & Zainos, A. (2004). Neuronal correlates of a perceptual decision in ventral premotor cortex. *Neuron*, 41(1), 165-173.
- Romo, R., Hernandez, A., Zainos, A., Brody, C. D., & Lemus, L. (2000). Sensing without touching: psychophysical performance based on cortical microstimulation. *Neuron*, 26(1), 273-278.
- Romo, R., Hernandez, A., Zainos, A., Lemus, L., & Brody, C. D. (2002). Neuronal correlates of decision-making in secondary somatosensory c... - PubMed - NCBI. *Nat Neurosci*.
- Romo, R., Hernandez, A., Zainos, A., & Salinas, E. (1998). Somatosensory discrimination based on cortical microstimulation. *Nature*, 392(6674), 387-390. doi:10.1038/32891
- Rumelhart, D. E., & McClelland, J. L. (1986). *Parallel distributed processing: Explorations in the microstructure of cognition* (Vol. 1). Cambridge, MA: MIT Press.
- Salzman, C. D., Murasugi, C. M., Britten, K. H., & Newsome, W. T. (1992). Microstimulation in visual area MT: effects on direction discrimination performance. *J Neurosci*, 12(6), 2331-2355.
- Sanders, A. F. (1990). Some issues and trends in the debate on discrete vs. continuous processing of information. *Acta Psychol*, 74, 123-167.
- Sato, T. R., Murthy, A., Thompson, K. G., & Schall, J. D. (2001). Search efficiency but not response interference affects visual selection in frontal eye field. *Neuron*, 30(2), 583-591.
- Sato, T. R., & Schall, J. D. (2003). Effects of stimulus-response compatibility on neural selection in frontal eye field. *Neuron*, 38(4), 637-648.
- Schall, J. D. (2001). Neural basis of deciding, choosing and acting. *Nat Rev Neurosci*, 2(1), 33-42. doi:10.1038/35049054
- Schall, J. D. (2013). Macrocircuits: decision networks. *Curr Opin Neurobiol*, 23(2), 269-274. doi:10.1016/j.conb.2012.11.009
- Schall, J. D., Sato, T. R., Thompson, K. G., Vaughn, A. A., & Juan, C. H. (2004). Effects of search efficiency on surround suppression during visual selection in frontal eye field. *J Neurophysiol*, 91(6), 2765-2769. doi:10.1152/jn.00780.2003
- Schlag, J., Dassonville, P., & Schlag-Rey, M. (1998). Interaction of the two frontal eye fields before saccade onset. *J Neurophysiol*, 79(1), 64-72.
- Schwarz, G. (1978). Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics*, 6, 461-464.
- Schwarz, W., & Miller, J. (2012). Response time models of delta plots with negative-going slopes. *Psychon Bull Rev*, 19(4), 555-574. doi:10.3758/s13423-012-0254-6
- Segraves, M. A. (1992). Activity of monkey frontal eye field neurons projecting to oculomotor regions of the pons. *J Neurophysiol*, 68(6), 1967-1985.
- Segraves, M. A., & Goldberg, M. E. (1987). Functional properties of corticotectal neurons in the monkey's frontal eye field. *J Neurophysiol*, 58(6), 1387-1419.
- Selen, L. P., Shadlen, M. N., & Wolpert, D. M. (2012). Deliberation in the motor system: reflex gains track evolving evidence leading to a decision. *J Neurosci*, 32(7), 2276-2286. doi:10.1523/jneurosci.5273-11.2012

- Servant, M., Montagnini, A., & Burle, B. (2014). Conflict tasks and the diffusion framework: Insight in model constraints based on psychological laws. *Cogn Psychol*, *72*, 162-195. doi:10.1016/j.cogpsych.2014.03.002
- Servant, M., White, C., Montagnini, A., & Burle, B. (2015). Using Covert Response Activation to Test Latent Assumptions of Formal Decision-Making Models in Humans. *J Neurosci*, *35*(28), 10371-10385. doi:10.1523/jneurosci.0078-15.2015
- Shadlen, M. N., & Gold, J. I. (2004). The neurophysiology of decision-making as a window on cognition. In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (3<sup>rd</sup> Edition ed.). Cambridge: MIT Press.
- Shadlen, M. N., & Kiani, R. (2013). Decision making as a window on cognition. *Neuron*, *80*(3), 791-806. doi:10.1016/j.neuron.2013.10.047
- Shadlen, M. N., Kiani, R., Hanks, T. D., & Churchland, A. K. (2008). Neurobiology of decision-making: An intentional framework. In C. Engel & W. Singer (Eds.), *Better than conscious? Decision-making, the human mind, and implications for institutions*. Cambridge: MIT Press.
- Shadlen, M. N., & Newsome, W. T. (1996). Motion perception: seeing and deciding. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *93*(2), 628-633.
- Shadlen, M. N., & Newsome, W. T. (2001). Neural basis of a perceptual decision in the parietal cortex (area LIP) of the rhesus monkey. *J Neurophysiol*, *86*(4), 1916-1936.
- Sigman, M., & Dehaene, S. (2005). Parsing a Cognitive Task: A Characterization of the Mind's Bottleneck. *PLoS Biol*, *3*(2). doi:10.1371/journal.pbio.0030037
- Simen, P. (2012). Evidence Accumulator or Decision Threshold - Which Cortical Mechanism are We Observing? *Front Psychol*, *3*, 183. doi:10.3389/fpsyg.2012.00183
- Simon, J. R., & Small, A. M., Jr. (1969). Processing auditory information: interference from an irrelevant cue. *J Appl Psychol*, *53*(5), 433-435.
- Smid, H. G., Mulder, G., & Mulder, L. J. (1990). Selective response activation can begin before stimulus recognition is complete: a psychophysiological and error analysis of continuous flow. *Acta Psychol*, *74*(2-3), 169-201.
- Smith, P. L., & McKenzie, C. R. (2011). Diffusive information accumulation by minimal recurrent neural models of decision making. *Neural Comput*, *23*(8), 2000-2031. doi:10.1162/NECO\_a\_00150
- Smith, P. L., & Ratcliff, R. (2004). Psychology and neurobiology of simple decisions. *Trends Neurosci*, *27*(3), 161-168. doi:10.1016/j.tins.2004.01.006
- Smith, P. L., & Ratcliff, R. (2009). An integrated theory of attention and decision making in visual signal detection *Psychol Rev* (Vol. 116, pp. 283-317). United States: 2009 APA, all rights reserved.
- Smith, P. L., Ratcliff, R., & Wolfgang, B. J. (2004). Attention orienting and the time course of perceptual decisions: response time distributions with masked and unmasked displays. *Vision Res*, *44*(12), 1297-1320. doi:10.1016/j.visres.2004.01.002
- Smith, P. L., & Vickers, D. (1988). The accumulator model of two-choice discrimination. *J Math Psychol*, *32*(2), 135-168. doi:10.1016/0022-2496(88)90043-0
- Speckman, P. L., Rouder, J. N., Morey, R. D., & Pratte, M. S. (2008). Delta plots and coherent distribution ordering. *American Statistician*, *62*, 262-266.
- Spieser, L., van den Wildenberg, W., Hasbroucq, T., Ridderinkhof, K. R., & Burle, B. (2015). Controlling your impulses: electrical stimulation of the human supplementary motor complex prevents impulsive errors. *J Neurosci*, *35*(7), 3010-3015. doi:10.1523/jneurosci.1642-14.2015
- Stafford, T., Ingram, L., & Gurney, K. N. (2011). Pierson's Law holds during stroop conflict: insights into the architecture of decision making. *Cogn Sci*, *35*(8), 1553-1566. doi:10.1111/j.1551-6709.2011.01195.x
- Stanford, T. R., Shankar, S., Massoglia, D. P., Costello, M. G., & Salinas, E. (2010). Perceptual decision making in less than 30 milliseconds. *Nat Neurosci*, *13*, 379-385. doi:doi:10.1038/nn.2485
- Sternberg, S. (1969). The discovery of processing stages: Extensions of Donders' method. *Acta Psychol*, *30*, 276-315. doi:10.1016/0001-6918(69)90055-9
- Sternberg, S. (2001). Separate modifiability, mental modules, and the use of pure and composite measures to reveal them. *Acta Psychol (Amst)*, *106*(1-2), 147-246.
- Sternberg, S. (2011). Modular processes in mind and brain. *Cogn Neuropsychol*, *28*(3-4), 156-208. doi:10.1080/02643294.2011.557231
- Stone, M. (1960). Models for choice-reaction time. *Psychometrika*, 251-260. doi:10.1007/BF02289729
- Stroop, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *J Exp Psychol Gen*, *18*, 643-662. doi:10.1037/h0054651
- Townsend, J. T. (1976). Serial and within-stage independent parallel model equivalence on the minimum completion time. *J Math Psychol*, *14*(3). doi:10.1016/0022-2496(76)90003-1
- Townsend, J. T. (1990). Serial vs. Parallel Processing: Sometimes They Look Like Tweedledum and Tweedledee but They Can (and Should) Be Distinguished. *Psychol Sci*, *1*, 46-54. doi:10.1111/j.1467-9280.1990.tb00067.x

- Thura, D., Beauregard-Racine, J., Fradet, C. W., & Cisek, P. (2012). Decision making by urgency gating: theory and experimental support. *J Neurophysiol*, *108*(11), 2912-2930. doi:10.1152/jn.01071.2011
- Turner, B. M., van Maanen, L., & Forstmann, B. U. (2015). Informing cognitive abstractions through neuroimaging: the neural drift diffusion model. *Psychol Rev*, *122*(2), 312-336. doi:10.1037/a0038894
- Ulrich, R., Schroter, H., Leuthold, H., & Birngruber, T. (2015). Automatic and controlled stimulus processing in conflict tasks: Superimposed diffusion processes and delta functions. *Cogn Psychol*, *78*, 148-174. doi:10.1016/j.cogpsych.2015.02.005
- Usher, M., & McClelland, J. L. (2001). The time course of perceptual choice: the leaky, competing accumulator model. *Psychol Rev*, *108*(3), 550-592.
- Valle-Inclan, F., & Redondo, M. (1998). On the automaticity of ipsilateral response activation in the Simon effect. *Psychophysiology*, *35*(4), 366-371.
- Vallesi, A., Mapelli, D., Schiff, S., Amodio, P., & Umiltà, C. (2005). Horizontal and vertical Simon effect: different underlying mechanisms? *Cognition*, *96*(1), B33-43. doi:10.1016/j.cognition.2004.11.009
- Van den Wildenberg, W. P., Wylie, S. A., Forstmann, B. U., Burle, B., Hasbroucq, T., & Ridderinkhof, K. R. (2010). To head or to heed? Beyond the surface of selective action inhibition: a review. *Front Hum Neurosci*, *4*, 222. doi:10.3389/fnhum.2010.00222
- van Maanen, L., Brown, S. D., Eichele, T., Wagenmakers, E. J., Ho, T., Serences, J., & Forstmann, B. U. (2011). Neural correlates of trial-to-trial fluctuations in response caution. *J Neurosci*, *31*(48), 17488-17495. doi:10.1523/jneurosci.2924-11.2011
- Van Maanen, L., Grasman, R. P., Forstmann, B. U., & Wagenmakers, E. J. (2012). Pieron's Law and Optimal Behavior in Perceptual Decision-Making. *Front Neurosci*, *5*, 143. doi:10.3389/fnins.2011.00143
- Vandekerckhove, J., & Tuerlinckx, F. (2007). Fitting the Ratcliff diffusion model to experimental data. *Psychon Bull Rev*, *14*(6), 1011-1026.
- Verbruggen, F., McLaren, I. P. L., & Chambers, C. D. (2014). Banishing the Control Homunculi in Studies of Action Control and Behavior Change. *Perspect Psychol Sci*, *9*(5), 497-524. doi:10.1177/1745691614526414
- Vickers, D. (1970). Evidence for an accumulator model of psychophysical discrimination. *Ergonomics*, *13*(1), 37-58. doi:10.1080/00140137008931117
- Vickers, D. (1979). *Decision Processes in Visual Perception*. New York: Academic Press.
- Vickers, D., & Smith, P. (1985). Accumulator and random-walk models of psychophysical discrimination: a counter-evaluation. *Perception*, *14*(4), 471-497.
- Vidal, F., Burle, B., Grapperon, J., & Hasbroucq, T. (2011). An ERP study of cognitive architecture and the insertion of mental processes: Donders revisited. *Psychophysiology*, *48*(9), 1242-1251. doi:10.1111/j.1469-8986.2011.01186.x
- Vidal, F., Grapperon, J., Bonnet, M., & Hasbroucq, T. (2003). The nature of unilateral motor commands in between-hand choice tasks as revealed by surface Laplacian estimation. *Psychophysiology*, *40*(5), 796-805.
- Voss, A., Rothermund, K., & Voss, J. (2004). Interpreting the parameters of the diffusion model: an empirical validation. *Mem Cognit*, *32*(7), 1206-1220.
- Taylor, P. C., Nobre, A. C., & Rushworth, M. F. (2007). Subsecond changes in top down control exerted by human medial frontal cortex during conflict and action selection: a combined transcranial magnetic stimulation electroencephalography study. *J Neurosci*, *27*(42), 11343-11353. doi:10.1523/jneurosci.2877-07.2007
- Wagenmakers, E.-J. (2009). Methodological and empirical developments for the Ratcliff diffusion model of response times and accuracy. *Eur J Cogn Psychol*, *21*, 641-671.
- Wagenmakers, E.-J., & Brown, S. (2007). On the linear relation between the mean and the standard deviation of a response time distribution. *Psychol Rev*, *114*(3), 830-841. doi:10.1037/0033-295X.114.3.830
- Wagenmakers, E.-J., Grasman, R. P. P. P., & Molenaar, P. C. M. (2005). On the relation between the mean and the variance of a diffusion model response time distribution. *J Math Psychol*, *49*(3), 195-204. doi:10.1016/j.jmp.2005.02.003
- Wagenmakers, E.-J., Ratcliff, R., Gomez, P., & Iverson, G. J. (2004). Assessing model mimicry using the parametric bootstrap. *J Math Psychol*, *48*, 28-50.
- Wagenmakers, E.-J., Ratcliff, R., Gomez, P., & McKoon, G. (2008). A Diffusion Model Account of Criterion Shifts in the Lexical Decision Task. *J Mem Lang*, *58*(1), 140-159. doi:10.1016/j.jml.2007.04.006
- Wald, A. (1947). *Sequential analysis*. New York: Wiley.
- Wald, A., & Wolfowitz, J. (1948). Optimum character of the sequential probability ratio test. *Annals of Mathematical Statistics*, *19*, 326-339.
- Wang, X. J. (2008). Decision making in recurrent neuronal circuits. *Neuron*, *60*(2), 215-234. doi:10.1016/j.neuron.2008.09.034

- White, C. N., Congdon, E., Mumford, J. A., Karlsgodt, K. H., Sabb, F. W., Freimer, N. B., . . . Poldrack, R. A. (2014). Decomposing decision components in the stop-signal task: a model-based approach to individual differences in inhibitory control. *J Cogn Neurosci*, 26(8), 1601-1614. doi:10.1162/jocn\_a\_00567
- White, C. N., Mumford, J. A., & Poldrack, R. A. (2012). Perceptual criteria in the human brain. *J Neurosci*, 32(47), 16716-16724. doi:10.1523/jneurosci.1744-12.2012
- White, C. N., Ratcliff, R., & Starns, J. J. (2011). Diffusion models of the flanker task: discrete versus gradual attentional selection. *Cogn Psychol*, 63(4), 210-238. doi:10.1016/j.cogpsych.2011.08.001
- White, C. N., Ratcliff, R., Vasey, M., & McKoon, G. (2009). Dysphoria and memory for emotional material: A diffusion-model analysis. *Cogn Emot*, 23(1), 181-205. doi:10.1080/02699930801976770
- White, C. N., Ratcliff, R., Vasey, M. W., & McKoon, G. (2010a). Anxiety enhances threat processing without competition among multiple inputs: a diffusion model analysis. *Emotion*, 10(5), 662-677. doi:10.1037/a0019474
- White, C. N., Ratcliff, R., Vasey, M. W., & McKoon, G. (2010b). Using diffusion models to understand clinical disorders. *J Math Psychol*, 54(1), 39-52. doi:10.1016/j.jmp.2010.01.004
- Wiecki, T. V., & Frank, M. J. (2013). A computational model of inhibitory control in frontal cortex and basal ganglia. *Psychol Rev*, 120(2), 329-355. doi:10.1037/a0031542
- Wiegand, K., & Wascher, E. (2005). Dynamic aspects of stimulus-response correspondence: evidence for two mechanisms involved in the Simon effect. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 31(3), 453-464. doi:10.1037/0096-1523.31.3.453
- Wong, K. F., & Wang, X. J. (2006). A recurrent network mechanism of time integration in perceptual decisions. *J Neurosci*, 26(4), 1314-1328. doi:10.1523/jneurosci.3733-05.2006
- Woodman, G. F., Kang, M. S., Thompson, K., & Schall, J. D. (2008). The effect of visual search efficiency on response preparation: neurophysiological evidence for discrete flow. *Psychol Sci*, 19(2), 128-136. doi:10.1111/j.1467-9280.2008.02058.x
- Wylie, S. A., Claassen, D. O., Huizenga, H. M., Schewel, K. D., Ridderinkhof, K. R., Bashore, T. R., & van den Wildenberg, W. P. (2012). Dopamine agonists and the suppression of impulsive motor actions in Parkinson disease. *J Cogn Neurosci*, 24(8), 1709-1724. doi:10.1162/jocn\_a\_00241
- Wylie, S. A., Ridderinkhof, K. R., Bashore, T. R., & van den Wildenberg, W. P. (2010). The effect of Parkinson's disease on the dynamics of on-line and proactive cognitive control during action selection. *J Cogn Neurosci*, 22(9), 2058-2073. doi:10.1162/jocn.2009.21326
- Wylie, S. A., Ridderinkhof, K. R., Eckerle, M. K., & Manning, C. A. (2007). Inefficient response inhibition in individuals with mild cognitive impairment. *Neuropsychol*, 45(7), 1408-1419. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.11.003
- Wylie, S. A., van den Wildenberg, W. P., Ridderinkhof, K. R., Bashore, T. R., Powell, V. D., Manning, C. A., & Wooten, G. F. (2009a). The effect of Parkinson's disease on interference control during action selection. *Neuropsychol*, 47(1), 145-157. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.08.001
- Wylie, S. A., van den Wildenberg, W. P., Ridderinkhof, K. R., Bashore, T. R., Powell, V. D., Manning, C. A., & Wooten, G. F. (2009b). The effect of speed-accuracy strategy on response interference control in Parkinson's disease *Neuropsychologia*, 47, 1844-1853.
- Zandbelt, B., Purcell, B. A., Palmeri, T. J., Logan, G. D., & Schall, J. D. (2014). Response times from ensembles of accumulators. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 111(7), 2848-2853. doi:10.1073/pnas.1310577111
- Zhang, J. (2012). The Effects of Evidence Bounds on Decision-Making: Theoretical and Empirical Developments. *Front Psychol*, 3. doi:10.3389/fpsyg.2012.00263
- Zhang, J., Riehle, A., Requin, J., & Kornblum, S. (1997). Dynamics of single neuron activity in monkey primary motor cortex related to sensorimotor transformation. *J Neurosci*, 17(6), 2227-2246.
- Znamenskiy, P., Zador, A. M. (2013). Corticostriatal neurons in auditory cortex drive decisions during auditory discrimination. *Nature*, 497, 482-485. doi:doi:10.1038/nature12077
- Zohary, E., Shadlen, M. N., & Newsome, W. T. (1994). Correlated neuronal discharge rate and its implications for psychophysical performance. *Nature*, 370(6485), 140-143. doi:10.1038/370140a0
- Zylberberg, A., Fernandez Slezak, D., Roelfsema, P. R., Dehaene, S., & Sigman, M. (2010). The brain's router: a cortical network model of serial processing in the primate brain. *PLoS Comput Biol*, 6(4), e1000765. doi:10.1371/journal.pcbi.1000765



## Summary

A perceptual decision is a deliberative process that aims to choose a categorical proposition or course of action from a set of alternatives on the basis of available sensory information. Since the late '60s, perceptual decision-making has been modeled by sequential sampling mechanisms (e.g., drift diffusion model, ballistic accumulator, etc.). According to these models, sensory information is accumulated to some threshold level, from where the decision terminates in a choice and the response is executed. The recent discovery of neural correlates of these functional models in the non-human primate brain has reinforced their validity.

Neurophysiological studies of sensory evidence accumulation in humans are relatively scarce. Moreover, perceptual decision-making research has focused on simple and feebly ecological tasks contexts. Such tendency has recently been reversed by the release of new sequential sampling models able to capture behavioral performance in tasks representative of everyday life experiences, requiring filtering of irrelevant information. The present work tests this new generation of models through behavioral (experiment 1) and electrophysiological studies (experiments 2 and 3) in humans.

The first experiment aimed to determine whether chronometric laws traditionally observed in simple choice tasks remain valid in more ecological experimental contexts, and whether new formal decision-making models predict these laws. The second experiment used covert electromyographic response activation to test latent assumptions of the models at the single trial level. The last experiment extended this methodology with a current source density analysis of electroencephalographic signals over the motor cortices. The three studies validate general assumptions of new formal decision-making models. However, they demonstrate some architectural problems, particularly on the links between evidence accumulation and sensorimotor control. We propose some theoretical and computational extensions able to explain our empirical findings. This work thus contributes to a nascent field, model-based cognitive neuroscience, defined by a reciprocal relationship between cognitive neuroscience and behavioral mathematical modeling.