

## L'effort, tant physique que mental, est plus motivé par l'attrait de gagner que par la peur de perdre

### II.1 Introduction

Dans la première partie, nous nous sommes intéressés aux bases cérébrales du compromis coûts/bénéfices dans le cas de situations fictives impliquant des récompenses de diverses natures, comme des items alimentaires ou des objets, et des efforts fictifs de nature physique ou mentale. Nous avons ainsi pu voir que, non seulement l'activité du vmPFC, l'une des composantes principales du réseau des valeurs, augmentait linéairement avec la valeur appetitive des récompenses, mais elle diminuait aussi linéairement avec la valeur aversive du coût des efforts, et ce, au travers de différentes tâches effectuées par les mêmes participants (voir **Figure 27**). Dans cette partie, nous allons nous intéresser à l'autre composante principale du réseau des valeurs : le striatum ventral. L'activité du striatum ventral a en effet été corrélée à l'anticipation d'une récompense monétaire de valeur plus élevée depuis les débuts de l'IRMf chez l'homme (Breiter et al., 1996, 2001; Knutson et al., 2001a, 2001b). Ce lien entre l'activité du striatum ventral et l'anticipation d'une récompense de valeur subjective plus élevée a depuis été confirmé par plusieurs méta-analyses (Bartra et al., 2013; Clithero and Rangel, 2014; Sescousse et al., 2013).

De plus, les ganglions de la base, un réseau cérébral dont le striatum fait partie, jouent un rôle fondamental dans l'intensité et la rapidité d'exécution d'un mouvement (Dudman and Krakauer, 2016; Turner and Desmurget, 2010; Turner et al., 2003; Yttri and Dudman, 2016).

## Études expérimentales

Dans le cas d'un effort physique, comme d'un effort mental, des récompenses plus élevées motivent aussi une performance plus élevée que ce soit en termes d'intensité d'un effort physique ou de rapidité d'exécution d'un effort mental. En IRMf, cela correspond aussi à des situations où l'activité du striatum est plus élevée (Pessiglione et al., 2007; Schmidt et al., 2012). Il a d'ailleurs été prouvé qu'une lésion des ganglions de la base chez l'homme faisait perdre toute capacité de moduler l'intensité d'un effort physique en fonction de la valeur des enjeux monétaires (Schmidt et al., 2008). En résumé, non seulement le striatum réagit proportionnellement à la valeur subjective de la récompense en jeu, mais son activité pourrait déterminer l'intensité de l'effort physique, ou mental, effectué en vue d'obtenir cette récompense.

Qu'en est-il dans le domaine des pertes ? D'un côté, l'activité du réseau des valeurs diminue avec la perspective de punitions plus importantes, comme la perspective d'une perte monétaire conséquente (Park et al., 2011; Shapiro and Grafton, 2020; Talmi et al., 2009; Tom et al., 2007). D'un autre côté, l'activité du striatum ventral a été associée à la fois à l'encodage de la valeur subjective signée et de la valeur subjective non-signée (Bartra et al., 2013). De plus, dans des tâches de choix probabilistes, il a été montré qu'il existe une aversion à la perte (Kahneman and Tversky, 1984). Cette aversion s'exprime notamment par le fait que l'équivalent de la perspective de subir une perte d'un certain montant serait de 1.5 à 2.5 fois plus important pour une perspective d'obtenir un gain (Kahneman, 2012). Daniel Kahneman propose que ce type de biais soit ancré dans l'évolution. Les animaux auraient des chances de survie accrues en traitant les menaces, c'est-à-dire les punitions potentielles, de manière plus urgente que les opportunités en termes de récompenses éventuelles. Ce type de biais a cependant été très peu exploré dans des tâches impliquant d'effectuer un effort physique ou mental en fonction des enjeux chez l'homme.

Le dmPFC a été identifié comme une aire cérébrale faisant partie d'un réseau neural d'alarme (Eisenberger and Lieberman, 2004). Son activité augmente en effet dans des situations associées à un signal de saillance plus important (Litt et al., 2011; Seeley et al., 2007). L'activité du dmPFC a été associée au calcul de la valeur attendue d'allouer du contrôle cognitif à une tâche en cours (Shenhav et al., 2013). Il pourrait ainsi détecter des situations saillantes et « décider » d'allouer une certaine quantité de contrôle cognitif à la tâche en cours en vue de gérer la situation au mieux. Plus les enjeux monétaires non-signés d'une tâche seraient importants, plus on pourrait s'attendre à ce que son activité augmente en vue d'allouer plus de contrôle cognitif. D'un autre côté, l'activité du dmPFC augmente à mesure que la valeur

## Études expérimentales

subjective signée diminue (Bartra et al., 2013). Il se pourrait ainsi qu'il soit plus sensible dans l'anticipation de pertes que dans l'anticipation de gains. L'interaction de ce système de contrôle cognitif avec une éventuelle aversion à la perte n'est d'ailleurs pas clairement définie. Est-ce que des situations impliquant des pertes impliquent l'allocation d'une quantité plus importante de contrôle cognitif ?

Ainsi, nous avons adapté le paradigme de Schmidt *et al.* qui impliquait de demander à des participants d'effectuer un effort physique ou mental en vue d'obtenir des gains monétaires proportionnellement à la performance effectuée (Schmidt et al., 2012), en introduisant des pertes à éviter, en plus des gains à obtenir. Cette étude visait à :

- 1) Voir s'il existait une aversion à la perte dans des tâches impliquant d'effectuer une performance physique ou mentale et non pas seulement de faire un choix ;
- 2) Etudier le comportement du striatum et des aires associées au contrôle cognitif en lien avec les enjeux signés ou non-signés et vérifier comment ces différentes aires cérébrales réagissent en rapport avec une éventuelle aversion à la perte.

## II.2 Méthodes

### II.2.a Participants

Pour cette étude en IRMf, nous avons recruté 24 participants (13 femmes / 11 hommes) de  $25.9 \pm 3.7$  ans (moyenne  $\pm$  écart-type). Les participants ont été recrutés en ligne via la plateforme du RISC (Relais d'Information en Sciences de la Cognition, <https://www.risc.cnrs.fr/>). Les critères d'inclusion étaient d'être droitier, de parler couramment le français, d'avoir entre 20 et 39 ans, de ne pas porter de tatouage, de piercing ou tout objet métallique, de ne pas être enceinte (vérifié avec un test de grossesse effectué avant l'expérience) et de ne pas avoir de problèmes de vue. Nous avons aussi évalué les antécédents médicaux, en particulier neurologiques ou psychiatriques, et la consommation éventuelle de substances psychotropes des participants afin de les exclure le cas échéant. Enfin, les participants devaient aussi indiquer leurs traitements en cours afin de les exclure au cas où leurs traitements pourraient avoir un impact sur leur comportement et/ou leur activité neurale.

Nous avons exclu un participant qui a eu des performances déplorables dans la tâche d'effort physique. Il a en effet obtenu un décompte final négatif à la fin de chaque session de la tâche d'effort physique.

## Études expérimentales

Pour les données d'IRMf, nous avons exclu 3 participants car ils bougeaient trop (mouvement supérieur à 5 mm). Ces participants ont cependant été inclus dans les études de comportement. Les données d'IRMf sont donc basées sur 20 participants au total (11 femmes / 9 hommes).

Tous les participants ont signé une fiche de consentement. Les instructions indiquaient aux participants qu'ils obtiendraient un montant fixe de 50€ pour avoir participé à l'étude et qu'ils pourraient obtenir un bonus monétaire allant de 0 à 25€ en fonction de leurs performances cumulées au cours des différentes sessions de chacune des tâches effectuées dans le scanner. En pratique, tous les participants ont été payés un montant fixe de 75€ quelques mois après l'expérience.

### II.2.b Tâches

- **Points communs aux deux tâches**

Les deux tâches ont été programmées dans la toolbox Psychtoolbox (<http://psychtoolbox.org/>) au sein du logiciel Matlab 2012 (The MathWorks, Inc., USA). Les participants ont reçu des instructions pour chaque tâche à l'écrit et à l'oral. Le principe des deux tâches tel qu'il était indiqué aux participants était de maximiser leurs gains. Les deux tâches ont été programmées afin de minimiser autant que possible les différences entre elles qui n'étaient pas liées à la nature de l'effort (effort physique ou effort mental) à effectuer dans chaque tâche. Les deux tâches effectuées par les participants correspondent à des variantes de tâches qui ont largement été étudiées par le passé dans notre équipe (Meyniel et al., 2013; Pessiglione et al., 2007; Schmidt et al., 2008, 2009, 2012).

Dans les deux cas, un essai démarrait par la présentation d'une croix de fixation pour une durée fixe de 500 millisecondes (ms). Ensuite, le montant en jeu pour l'essai en cours apparaissait sur l'écran (voir **Figure 29**) pour une durée variant aléatoirement entre 1 et 4 secondes (s). Cet enjeu était présenté à l'écran sous la forme d'une pièce de monnaie ou d'un billet en haut à gauche de l'écran. Si une croix rouge se superposait à l'image du montant en jeu accompagnée du texte « A PERDRE », le participant savait qu'il jouait pour ne pas perdre de l'argent à cet essai. Plus sa performance serait élevée, moins il allait perdre d'argent proportionnellement au montant en jeu. Dans le cas contraire, dans les essais sans croix rouge et avec le texte « A GAGNER », le participant savait, d'après les instructions, que plus sa performance serait élevée, plus il obtiendrait une proportion importante du montant en jeu à cet essai. Ensuite, les participants voyaient une échelle graduée au milieu de l'écran qui leur

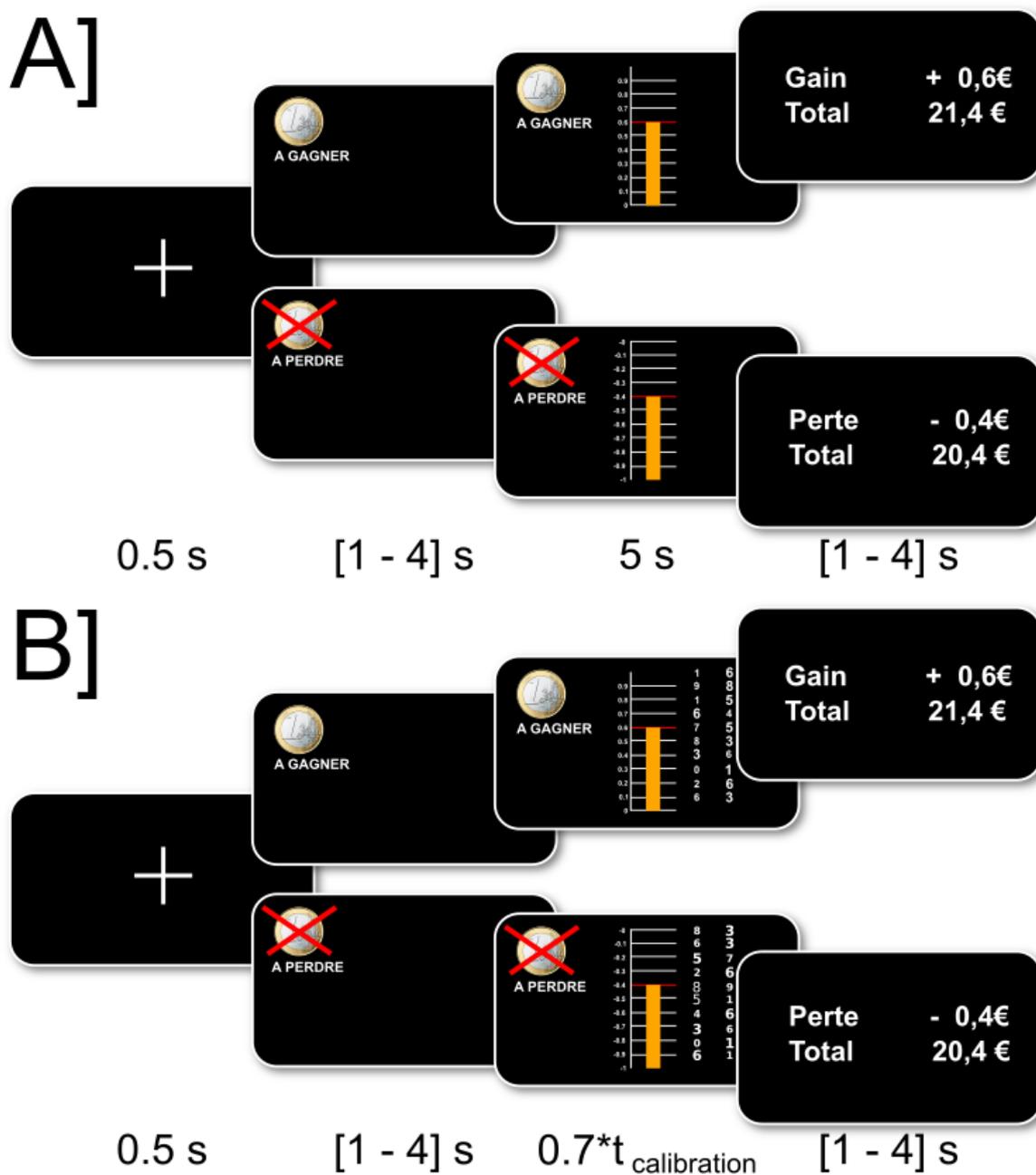
## Études expérimentales

indiquait leur niveau de performance maximale atteint pour l'essai en cours. Ce niveau de performance était indiqué par une barre orange surplombée d'un trait rouge. Le niveau de performance affiché était continuellement actualisé au cours de l'essai en fonction de la performance du participant. Le haut de l'échelle correspondait à obtenir 100% du gain présenté, ou à ne rien perdre dans le cas des pertes. Le bas de l'échelle correspondait à ne rien obtenir dans le cas des gains ou à perdre l'intégralité du montant présenté dans le cas des pertes. Chaque barre de l'échelle correspondait à un pas de 10% sur l'échelle. Le montant correspondant à chaque barre de l'échelle était, de plus, indiqué à gauche de l'échelle. Une fois que l'échelle apparaissait à l'écran, les participants pouvaient commencer à effectuer la tâche pour l'essai en cours. Cette période était toujours d'une durée fixe au cours d'une session. Enfin, les participants recevaient un feedback. Ce feedback consistait en deux nombres (voir **Figure 29**). Le premier nombre indiquait aux participants le montant obtenu, ou perdu le cas échéant, lors de l'essai en cours. Le deuxième nombre informait les participants du montant total accumulé au cours des essais et des sessions de la tâche en cours après l'avoir actualisé en fonction de l'essai en cours. Ce montant était indépendant pour chaque tâche. Lors de la deuxième session d'une des deux tâches, les participants démarraient ainsi avec le cumul des gains obtenus lors de la première session de la tâche en question. Le feedback était présenté pendant une durée variant aléatoirement entre 1 et 4 secondes.

Les instructions informaient les participants qu'ils auraient à effectuer 2 sessions de chacune des tâches, mais pas du nombre d'essais correspondant à chaque session. Chaque session contenait 60 essais pour chacune des tâches. Sans que les participants en soient informés, les essais, pour une session donnée, étaient organisés en 5 mini-blocs. L'organisation des essais en mini-blocs n'était en effet pas spécifiée dans les instructions et aucune séparation concrète ne permettait de voir qu'un mini-bloc était achevé. Chaque mini-bloc était constitué de 12 essais correspondants aux 12 montants possibles dans la tâche : perdre 20.00€, 5.00€, 1.00€, 0.50€, 0.20€ ou 0.01€ ou gagner 0.01€, 0.20€, 0.50€, 1.00€, 5.00€ ou 20.00€. Ces 12 niveaux d'enjeux étaient présentés de manière aléatoire au sein de chaque mini-bloc. L'ordre de passation des tâches était fixé pour un sujet donné. Autrement dit, si la tâche d'effort physique précédait la tâche d'effort mental pour la première session, il en était de même lors de la seconde session. L'ordre des tâches était cependant contrebalancé à travers les participants. Nous avons dit aux participants que leur rémunération finale consistait en un paiement fixe de 50€ pour avoir participé à l'expérience et à un bonus monétaire allant de 0€ à 25€. Il était

## Études expérimentales

indiqué que ce bonus monétaire dépendrait de leurs performances au sein de chacune des 3 tâches.



**Figure 29 : Tâche d'effort physique (A) et d'effort mental (B).** Un essai démarrait toujours par 0.5 secondes (s) d'affichage d'une croix de fixation au milieu de l'écran. Ensuite, le montant en jeu pour l'essai en cours apparaissait à l'écran sous la forme d'une pièce de monnaie (0.01€, 0.20€, 0.50€ ou 1€) ou d'un billet (5€ ou 20€). Le texte en dessous leur indiquait s'ils jouaient pour gagner le montant en jeu (« A GAGNER ») ou pour ne pas le perdre (« A PERDRE »). Pour souligner la différence entre ces deux conditions, nous avons aussi rajouté une croix rouge superposée au montant en jeu. Cette période d'affichage des enjeux avait une durée aléatoire allant de 1 à 4 secondes. Ensuite, une échelle apparaissait au milieu de l'écran leur indiquant qu'ils pouvaient commencer à effectuer la tâche. Une barre orange ainsi qu'un trait rouge leur indiquait le niveau de performance atteint jusqu'à maintenant au cours de l'essai. A] Pour la

## Études expérimentales

tâche d'effort physique, la performance dépendait de l'intensité maximale de force effectuée au cours d'une période fixe de 5s. B] Pour la tâche d'effort mental, la performance dépendait du nombre de paires de Stroop numérique correctement résolues au cours du temps imparti. La barre augmentait d'un cran pour chaque paire résolue. D'un essai à l'autre, les paires présentées étaient toujours les mêmes. Cependant, l'ordre de présentation des paires sur l'échelle variait d'un essai sur l'autre. La moitié des paires était congruente. Dans ce cas, le chiffre le plus grand numériquement était aussi le plus grand en taille d'affichage. L'autre moitié des paires était incongruente. Dans ce cas, le chiffre le plus grand numériquement avait une taille plus petite sur l'écran que l'autre chiffre de la même paire. Les paires variaient aussi par la distance entre les chiffres au sein d'une même paire. L'écart allait de 1 à 5 entre 2 chiffres d'une même paire. Le temps de cette période pour une session donnée dépendait du temps minimum effectué lors de la calibration qui précédait chaque session. Enfin, pour les deux tâches, un feedback permettait au sujet de savoir quelle proportion du montant en jeu il avait obtenu, pour les gains, ou perdu, pour les pertes. Au cours de cette période, le montant accumulé pour chacune des tâches était aussi mis à jour et présenté à l'écran pour permettre aux participants de suivre leur performance. Ce feedback était affiché pour une durée aléatoire allant de 1 à 4 secondes.

- **Spécificités de la tâche d'effort physique**

Pour mesurer la force effectuée par les participants dans la tâche d'effort physique, nous avons utilisé une poignée de force IRM-compatible construite au laboratoire. Cette poignée a déjà été utilisée lors d'études précédentes (Meyniel et al., 2013; Schmidt et al., 2009). Elle était composée de 2 cylindres en plastique au sein desquels se trouvait un tube en plastique. Serrer la poignée de force et, ainsi les 2 cylindres qu'elle contenait, revenait à compresser le tube d'air qui y était inséré. Le tube en question était relié à une salle hors de l'IRM où la pression de l'air était convertie en voltage à l'aide d'un transducteur. Toute compression de la poignée de force avait ainsi pour conséquence la production d'un signal linéaire, sous forme de voltage. Ce signal était proportionnel à la force exercée sur la poignée de force. Ce signal était ensuite envoyé à l'ordinateur de mesure via un conditionneur de signal (CED 1401; Cambridge Electronic Design). Ce signal était enfin lu par Matlab (The MathWorks, Inc., USA) pour les besoins de la tâche.

Contrairement aux poignées de force qui permettent de mesurer la force exercée directement en Newtons, notre poignée de force ne permettait d'obtenir qu'une mesure relative. Ces poignées de force fonctionnent en effet avec des matériaux incompatibles avec l'IRM. Une calibration était donc nécessaire afin que le gain utilisé soit le mieux adapté aux capacités de chaque individu. Pour ce faire, avant chaque session de la tâche d'effort physique, nous demandions aux participants de serrer la poignée de force avec divers degrés de force afin d'adapter le gain du transducteur à leurs capacités. Une fois le gain réglé, nous leur demandions d'essayer de serrer la poignée de force avec leur force maximale sur une durée de 5 secondes. Cette durée correspondait à la durée pendant laquelle ils auraient à effectuer un effort au cours

## Études expérimentales

d'un essai de la tâche. Cela nous permettait d'obtenir la valeur de la contraction maximale volontaire (*maximum voluntary contraction force*, MVC) pour un sujet donné. Cette calibration était opérée au cours de 3 essais successifs non-rémunérés avec leur main droite. Pour motiver les participants à serrer de leur mieux, bien que ces essais ne soient pas rémunérés, nous affichions les valeurs en volts correspondant à la force exercée à chaque instant en vue de les pousser à atteindre le score le plus élevé possible. De plus, à la fin de chaque essai, un message indiquant le record de force effectuée à travers les 3 essais était affiché, toujours en volts, afin de les pousser à battre leur record d'un essai sur l'autre et, ainsi, à effectuer leur vraie force maximale. Le maximum atteint au cours des 3 essais de calibration était ensuite utilisé comme MVC pour la session. Cependant, dans certains cas, les participants parvenaient néanmoins à effectuer une force plus importante au cours de la tâche, ce qui indiquait qu'ils n'avaient pas effectué leur vraie force maximale au cours de la calibration. Lorsque cela se produisait, nous remplaçons la MVC initiale par cette nouvelle valeur pour les essais suivants. La MVC, pour un essai  $i$  donné ( $i > 1$ ), était calculée ainsi :

$MVC(i) = \max(MVC(i-1), PF(i-1) - bF(i-1))$  où  $PF(i)$  est le pic de force maximal exercé lors de l'essai précédent et  $bF(i-1)$  est la moyenne de la force en volts au cours des 500 millisecondes de l'affichage de la croix de fixation à l'écran, juste avant le début de l'essai précédent, c'est-à-dire la baseline de force (bF). Les participants n'étaient pas informés de cette mise à jour de la MVC dans les instructions.

L'échelle était calibrée de sorte à ce que, pour un essai  $i$  donné, effectuer une force égale à  $MVC(i)$  revenait à atteindre 75% du haut de l'échelle. Le but de cette procédure était de pousser les participants à prendre en compte les enjeux au moment de faire leur effort plutôt que d'essayer d'atteindre le haut de l'échelle à chaque essai. Si la tâche avait été trop facile, nous avons peur en effet qu'ils ne proportionnent pas l'effort fourni en fonction des enjeux. Les participants n'étaient cependant pas informés de la manière dont la correspondance entre la force effectuée et l'échelle observée était effectuée. Le haut de l'échelle,  $F_{max_{top}}$ , était ainsi défini selon la formule :

$$F_{max_{top}}(i) = \frac{MVC(i)}{\frac{75}{100}}$$

Seul le pic de force, c'est-à-dire l'intensité maximale au cours d'un essai, et non sa durée était pris en compte pour le calcul de la performance. Les participants en étaient informés dans les instructions et pouvaient de toute façon l'observer visuellement comme la barre orangée se

## Études expérimentales

mettait à jour en direct pendant qu'ils effectuaient la tâche (voir **Figure 29**). La hauteur de la barre orangée à l'écran à un instant  $t$  de l'essai, et donc la performance au cours d'un essai, variait selon la formule :

$$P(i, t) = \begin{cases} \frac{PF(i, t) - bF(i)}{Fmax_{top}(i)}, & \text{si } PF(i, t) - bF(i) \leq Fmax_{top}(i) \\ 1, & \text{si } PF(i, t) - bF(i) > Fmax_{top}(i) \end{cases} \quad \text{où } P(i, t) \text{ est la performance au}$$

moment  $t$  au cours de l'essai  $i$ ,  $PF(i, t)$  le pic de force maximal exercé jusqu'au moment  $t$  de l'essai  $i$ ,  $bF(i)$  la moyenne de la force en volts au cours des 500 millisecondes pendant l'affichage de la croix de fixation à l'écran juste avant le début de l'essai, c'est-à-dire la baseline de force ( $bF$ ), et  $Fmax_{top}(i)$  correspond à la force à effectuer pour atteindre le haut de l'échelle. Nous avons pris en compte la baseline de force dans nos mesures de force au cas où il y ait une déviation du signal traduisant la force exercée en voltage au cours du temps.

Seuls les efforts effectués pendant que l'échelle apparaissait à l'écran étaient pris en compte dans la mesure de la force effectuée. Si les participants serraient la poignée de force avant ou après que l'échelle apparaisse l'effort effectué n'était pas pris en compte dans la mesure de la performance. Ils avaient 5 secondes pour serrer la poignée lorsque l'échelle apparaissait à l'écran.

Avant d'effectuer la tâche dans le scanner, les participants ont pu se familiariser avec la tâche au cours de 12 essais (1 par niveau d'enjeu) à l'aide d'un ordinateur portable et d'un appareil similaire à celui utilisé dans le scanner pour mesurer la force exercée.

Dans le scanner, les participants ont effectué 2 sessions contenant 60 essais de cette tâche. Avant la première session de cette tâche, les participants effectuaient systématiquement une session d'une tâche d'apprentissage (voir *L'apprentissage par renforcement implique de l'effort mental*) et parfois aussi une session de la tâche d'effort mental selon l'ordre de passation des tâches pour chaque sujet. Entre les 2 sessions de la tâche d'effort physique, les participants effectuaient systématiquement une session de la tâche d'apprentissage et une session de la tâche d'effort mental. Ces deux tâches requérant l'utilisation d'un boîtier de réponse avec la même main que celle utilisée pour la tâche d'effort physique, l'expérimentateur rentrait dans la salle à chaque fois qu'une transition était nécessaire afin de remplacer le boîtier de réponse par la poignée de force et réciproquement. Cela nous permettait d'éviter que le sujet bouge entre 2 sessions pour faire l'échange entre le boîtier de réponse et la poignée de force. Nous voulions nous assurer que les participants utilisent leur main droite pour effectuer toutes les tâches

puisque'ils étaient droitiers et aussi afin d'éviter toute différence de latéralité entre les deux tâches.

- **Spécificités de la tâche d'effort mental**

L'échelle d'effort dans la tâche d'effort mental a été définie pour ressembler autant que possible à celle utilisée dans la tâche d'effort physique. Chaque graduation en traits blancs de l'échelle correspondait à 10% du montant en jeu et était associée à une paire de chiffres. La hauteur de la barre orangée sur l'échelle indiquait la performance atteinte, en direct, au cours de l'essai et correspondait au nombre de paires résolues. Dès qu'une paire était correctement résolue, la barre montait ainsi d'un cran sur l'échelle. Résoudre une paire de Stroop numérique correspondait à choisir le chiffre le plus haut numériquement au sein d'une paire. Les chiffres variaient cependant en termes de valeur numérique, entre 0 et 9, et en termes de taille de police Arial. Un des deux chiffres d'une paire apparaissait ainsi en taille 24 et l'autre en taille 40. Au sein d'une paire donnée, un des deux chiffres était toujours supérieur à l'autre numériquement. Il y avait donc toujours une réponse correcte et une réponse incorrecte pour chaque paire de chiffres (voir **Figure 29**). Pour la moitié des paires, le chiffre le plus grand numériquement était aussi le chiffre qui apparaissait avec la taille la plus grande (paires congruentes). Pour l'autre moitié des paires, le chiffre le plus grand numériquement au sein d'une paire était celui qui était affiché avec la taille la plus petite (paires incongruentes). La différence entre les 2 chiffres d'une paire variait de 1 à 5 selon les paires.

Chaque essai contenait 10 paires de Stroop numérique à résoudre. Ces paires étaient toujours les mêmes. Cependant l'ordre d'affichage des paires du bas vers le haut de l'échelle et la position, au sein de chaque paire, de chaque chiffre entre la gauche et la droite variaient aléatoirement d'un essai à l'autre. Les participants ne pouvaient ainsi pas anticiper l'ordre des paires qu'ils allaient rencontrer ni la localisation de la bonne réponse pour chaque paire avant que l'échelle d'effort ainsi que les paires associées apparaissent à l'écran.

Avant chaque session, les participants devaient effectuer 3 essais de calibration. Un essai de calibration consistait à résoudre 10 paires de Stroop numérique le plus vite possible sans rémunération monétaire. Cependant, pour les motiver, nous avons affiché leur record temporel au cours des essais de calibration précédents. Là non plus, nous ne leur disions pas que ces essais seraient déterminants pour la suite de la tâche. Le temps minimum pour résoudre ces 10 paires était ensuite utilisé comme temps de référence pour l'ensemble de la session (*t<sub>calibration</sub>*). La durée de la période pendant laquelle les participants pouvaient effectuer un effort mental

## Études expérimentales

était ainsi définie selon la formule :  $T_{essai} = \frac{70}{100} * t_{calibration}$  secondes. Ce temps était fixe pour une session donnée d'un participant donné. Il pouvait cependant varier d'une session à l'autre d'un même sujet et aussi d'un sujet à l'autre en fonction de la calibration.

Au sein d'une paire, lorsque le participant sélectionnait la mauvaise réponse, les deux chiffres de la paire concernée étaient affichés en rouge pendant une durée de  $0.1 * T_{essai}$ . Pendant cette période, toute réponse du sujet était ignorée. Toute mauvaise réponse était ainsi pénalisée par un malus temporel. Le but de ce malus temporel était de décourager les participants d'adopter une stratégie où ils répondraient le plus vite possible mais aléatoirement pour chaque paire en vue de maximiser leurs gains. Nous voulions ainsi les forcer à maximiser aussi bien leur vitesse que leur précision pour chaque réponse.

Comme pour la tâche d'effort physique, avant d'effectuer la tâche dans le scanner, les participants ont pu se familiariser avec la tâche au cours de 12 essais à l'aide d'un ordinateur portable. Chacun de ces 12 essais était associé à l'un des 12 niveaux d'enjeux auxquels ils seraient confrontés dans les différents essais de la tâche. Pour répondre sur l'ordinateur portable, ils pouvaient utiliser les flèches gauche/droite du clavier qui servaient d'équivalent aux boutons gauche/droite du boîtier de réponse.

### II.2.c Analyse comportementale

Toutes nos analyses ont été effectuées avec le logiciel Matlab 2017a (The MathWorks, Inc., USA).

- **Tests de l'efficacité de la tâche de Stroop numérique**

Nous avons d'abord voulu voir si les paires incongruentes induisaient bien plus d'effort cognitif que les paires congruentes dans la tâche de Stroop numérique. Pour cela, nous avons d'abord regardé le nombre moyen de paires de chaque type correctement résolues par les participants à travers les sessions. Nous avons comparé si ce nombre différait entre les deux types de paires à l'aide d'un t.test apparié.

Ensuite, nous avons regardé le nombre moyen d'erreurs commises pour chaque essai pour chaque type de paire pour chaque participant. Une erreur était comptabilisée lorsque le participant n'avait pas donné la réponse correcte du premier coup pour une paire donnée. Si le participant avait donné plusieurs fois la même réponse incorrecte pour une paire donnée, nous ne comptabilisions cela que comme une seule erreur. Nous avons ensuite effectué un t.test apparié pour voir si le nombre de paires résolues après avoir commis une erreur était plus élevé

## Études expérimentales

dans le cas des paires incongruentes que dans le cas des paires congruentes. Nous avons ensuite fait le même test en remplaçant le nombre de paires résolues avec au moins une erreur par les temps de réaction. Le temps de réaction, pour une paire donnée autre que la première d'un essai, était calculé comme la différence entre le moment de la première réponse pour cette paire et le moment de la dernière réponse pour la paire précédente. Pour la première paire, il s'agissait simplement de la différence entre le moment de la première réponse pour cette paire et le moment où les paires apparaissaient à l'écran. Au sein de chaque type de paire, nous avons aussi cherché à voir s'il existait une différence dans les temps de réaction entre les essais où une réponse incorrecte a été donnée par rapport aux essais résolus sans aucune erreur.

Enfin, nous avons aussi regardé si la distance entre les chiffres au sein d'une paire donnée avait un impact sur le fait d'effectuer ou non une erreur pour chaque paire et sur le temps de réaction. Nous avons pour cela testé la corrélation linéaire entre le nombre moyen d'erreurs

### • **Modèle linéaire de la performance**

Nous avons effectué un premier modèle linéaire pour expliquer la performance, en termes de pourcentage du haut de la barre atteint, dans les deux tâches. Pour cela, nous avons utilisé un modèle bayésien à l'aide la VBA toolbox (Daunizeau et al., 2014). Le modèle a été inversé en utilisant l'approche variationnelle bayésienne avec une approximation de Laplace. Nous avons ainsi modélisé la performance selon l'équation :

$$Perf = \beta_0 + \beta_{|E|} * |E| + \beta_E * E + \beta_{NE} * NE$$

(Équation 3)

$\beta_0$  est une constante permettant d'exprimer la performance basale des participants à tous les essais,  $\beta_{|E|}$  est une constante exprimant la sensibilité aux enjeux,  $|E|$  correspond aux enjeux monétaires exprimés en euros en valeur absolue,  $\beta_E$  est une constante permettant d'exprimer la sensibilité aux montants en jeu en fonction de leur valence,  $E$  représente les enjeux monétaires exprimés en euros signés,  $\beta_{NE}$  est une constante exprimant une sensibilité au temps passé à faire la tâche et  $NE$  est le numéro d'essai. Nous avons mis un *a priori* avec une moyenne à zéro et un écart-type de 1 pour chacun de ces paramètres. Les paramètres étaient libres. Nous avons regroupé l'ensemble des données de chaque participant à travers les deux sessions à l'aide de l'option « multisession » de la VBA toolbox. Cette option permet d'ajuster la variance du bruit pour chaque session. Pour un participant donné, nous avons ainsi modélisé les deux sessions d'une même tâche avec le même set de paramètres, mais les deux tâches étaient modélisées

## Études expérimentales

indépendamment. La VBA\_toolbox nous a ainsi permis d'obtenir, pour un participant donné, le set de paramètres  $\beta_0$ ,  $\beta_{|E|}$ ,  $\beta_E$  et  $\beta_{NE}$  qui permet de maximiser l'énergie libre du modèle selon l'approche variationnelle bayésienne. Nous avons ainsi obtenu un set de paramètres pour chaque participant pour chaque tâche.

Par la suite, nous avons effectué des t.tests sur chacun de ces paramètres pour voir s'ils étaient significativement différents de zéros à travers tous les participants.

- **Modèle computationnel de la performance en fonction d'une ressource X**

Nous avons effectué un second modèle de la performance dans les deux tâches à l'aide de la VBA\_toolbox (Daunizeau et al., 2014). Le modèle a aussi été inversé en utilisant l'approche variationnelle bayésienne avec une approximation de Laplace. Ce second modèle était une adaptation d'un modèle qui a déjà été publié pour modéliser la performance dans des tâches d'effort physique (Le Bouc and Pessiglione, 2018; Le Bouc et al., 2016; Pessiglione et al., 2018). Ce modèle partait du principe qu'à chaque essai les participants cherchaient à maximiser un rapport bénéfices/coûts. En effet, d'un côté, les participants cherchaient à maximiser leurs profits en obtenant ou en évitant de perdre le plus d'argent que possible à chaque essai. De l'autre côté, nous considérons que nos deux tâches impliquent un coût que nous avons exprimé à l'aide d'une variable  $X$ . Ce coût peut aussi bien correspondre au coût d'effectuer une action physique qu'au coût d'engager des ressources au niveau neural. Les participants devaient ainsi chercher à minimiser cette variable subjective de coût  $X$  à chaque essai tout en maximisant leurs gains monétaires. Nous avons ainsi défini que la valeur attendue (*expected value – EV*) à un essai  $i$  donné dépendait d'un côté d'un terme de bénéfices  $B_i$  et de l'autre d'un terme de coût  $C_i$  selon la formule :

$$EV(X_i) = B_i * P(X_i) - C_i * X_i$$

(Équation 4)

$X_i$  est la ressource dépensée à l'essai  $i$ ,  $P(X_i)$  correspond à la performance espérée, en termes de hauteur sur le thermomètre entre 0 (bas de l'échelle) et 1 (haut de l'échelle) en fonction de de la quantité  $X_i$  de ressources allouées pour l'essai. Le terme de bénéfice  $B_i$  se décomposait selon la formule :

$$B_i = 1 + k_{|E|} * |E|_i + k_E * E_i$$

(Équation 5)

## Études expérimentales

$k_{|E|}$  représente la sensibilité aux enjeux,  $|E|/i$  représente l'enjeu en euros pour l'essai  $i$  en valeur absolue,  $k_E$  est la sensibilité représente la sensibilité aux enjeux en fonction de leur valence et  $E_i$  représente l'enjeu en euros pour l'essai  $i$  en valeur signée. Le terme de coût  $C_i$  se décomposait selon la formule :

$$C_i = k_C * (1 + k_{NE} * NE_i)$$

(Équation 6)

$k_C$  est une constante représentant la sensibilité aux coûts,  $k_{NE}$  est une constante représentant l'augmentation du coût au fur et à mesure des essais et  $NE_i$  est le numéro de l'essai  $i$  dans la session. Nous avons posé que la performance variait en fonction de la quantité de ressources  $X$  selon la formule :

$$P(X) = \frac{X}{k_X + X}$$

(Équation 7)

où  $k_X$  est une constante représentant le montant de ressources nécessaires pour atteindre le haut de l'échelle que nous contraignons à être positive. En d'autres termes, cette équation implique que la performance s'approche du haut de l'échelle lorsque les ressources  $X$  investies sont maximales et, à l'inverse, qu'elle est nulle lorsqu'aucune ressource n'est investie.

Pour trouver la quantité optimale de ressources  $X$  à allouer à chaque essai, nous sommes partis du principe que le cerveau chercherait, à chaque essai, la quantité de ressources  $X$  pour laquelle la dérivée  $\frac{dEV}{dX}$  de la valeur attendue  $EV$  en fonction de  $X$  serait égale à zéro. Cette équation n'avait qu'une seule solution cohérente avec le fait que la quantité de ressources  $X$  à allouer soit positive. Pour chaque essai, la quantité optimale de ressources à allouer, d'après notre modèle, pouvait ainsi s'écrire selon la formule :

$$X_i = k_X * \left( \sqrt{\frac{B_i}{k_X * C_i}} - 1 \right)$$

(Équation 8)

De cette (Équation 8), découle l'équation de la performance optimale à chaque essai  $i$  suivante:

$$P_i = 1 - \sqrt{k_X * \frac{C_i}{B_i}}$$

(Équation 9)

A part  $k_X$  que nous avons forcé à être positif, les autres paramètres étaient libres. Cependant, nous avons forcé le terme  $B_i$  et le terme  $C_i$  à être positifs puisque, si ce n'était pas le cas, la formule de (Équation 9) n'aurait pas de sens. La VBA\_toolbox nous a ainsi permis d'obtenir, pour un participant donné, le set de paramètres  $k_{|E|}$ ,  $k_E$ ,  $k_C$ ,  $k_{NE}$  et  $k_X$  qui fait correspondre au mieux cette performance optimale qui serait calculée par le cerveau, d'après notre modèle, à la performance réellement effectuée à chaque essai. Ce set de paramètres est obtenu de sorte à maximiser l'énergie libre du modèle selon l'approche variationnelle bayésienne. Pour chaque participant, nous avons modélisé les données des deux sessions d'une tâche avec les mêmes paramètres. Nous avons utilisé l'option « multissession » de la VBA toolbox pour prendre en compte les différences éventuelles entre les 2 sessions au niveau du bruit des données. Nous avons modélisé les données indépendamment pour chaque tâche. Nous avons ainsi obtenu un set de paramètres pour chaque participant pour chaque tâche.

- **Comparaison des modèles**

Pour vérifier que notre second modèle computationnel basé sur l'idée d'une ressource  $X$  à maximiser était plus pertinent pour expliquer les données que le première modèle linéaire un peu plus simpliste, nous avons effectué une comparaison de modèles. Pour ce faire nous avons utilisé une approche bayésienne en utilisant la fonction VBA\_groupBMC de la VBA toolbox<sup>24</sup>. Cette fonction permet d'estimer la fréquence respective de chaque modèle sur la base de l'énergie libre qui y est associée, ainsi que la probabilité d'excédance de chaque modèle. La probabilité d'excédance consiste à estimer la probabilité qu'un modèle donné soit plus fréquent que les autres modèles du set de modèles qui sont comparés. Le seuil utilisé nous permettait de limiter le nombre de faux positifs à 5%.

- **Analyse des temps de réaction**

Le temps de réaction n'était instrumental que dans la tâche d'effort mental, mais il pourrait refléter des mécanismes neuraux plus généraux qui faciliteraient une approche plus rapide face à des gains et plus lente face à des pertes. Nous avons ainsi effectué un GLM pour

---

<sup>24</sup> <http://mbb-team.github.io/VBA-toolbox/wiki/BMS-for-group-studies/#rfx-bms>

## Études expérimentales

voir si le temps de réaction dans chacune de nos tâches était impacté par les variables affectant la performance. Dans le cas de la tâche d'effort physique, nous avons défini le temps de réaction comme la différence entre le moment d'apparition de l'échelle d'effort à l'écran et le moment où la force mesurée dans Matlab en volts était supérieure à 1% de la force nécessaire pour atteindre le haut de l'échelle. Nous avons choisi ce seuil parce qu'il semblait suffisant pour éliminer les oscillations liées au bruit de la mesure par rapport à la force réellement exercée par les participants. Dans le cas de la tâche d'effort mental, nous avons pris en compte le temps de réaction pour la première paire, c'est-à-dire la différence entre le moment de la première réponse donnée au cours d'un essai et le moment d'affichage de l'échelle d'effort à l'écran.

Pour ce faire, nous avons défini un GLM dans Matlab où la variable à expliquer était le temps de réaction dans les deux sessions de chaque tâche. Les variables explicatives incluaient une constante par session pour prendre en compte les différences moyennes éventuelles d'une session à l'autre, les enjeux monétaires en euros signés, les enjeux monétaires en euros non-signés et le numéro d'essai.

Nous avons effectué ce GLM indépendamment pour chaque participant dans chacune des tâches. Ensuite, pour vérifier si nos variables avaient un impact significatif sur le temps de réaction nous avons testé, avec un t.test, si l'ensemble des betas des participants pour chacune des variables étaient significativement différents de zéro.

### II.2.d IRM

- **Acquisition**

Les données d'IRM ont été acquises au Centre de Neuro-Imagerie de Recherche (CENIR, Institut du Cerveau, ICM, Paris) avec un scanner 3 Teslas de modèle Siemens Magnetom Prisma et avec une antenne de tête Siemens à 64 canaux.

Les images d'IRM anatomique ont été obtenues avant de démarrer l'expérience. Les paramètres d'acquisition de ces images anatomiques sont détaillés dans le tableau ci-dessous (voir **Tableau 4**).

Temps de répétition (TR) (secondes)	Temps d'écho (millisecondes)	Angle de bascule (°C)	Nombre de coupes	Epaisseur de coupes (millimètres)	Taille des voxels (mm <sup>3</sup> )
2.3	4.18	9	176	1	1

**Tableau 4 : Paramètres d’acquisition de l’IRM anatomique pour les participants de la deuxième et de la troisième étude.**

Les images d’IRM fonctionnelle ont été obtenues au cours de 7 sessions d’acquisition. La durée d’un essai dans la tâche d’effort mental dépendait du temps calibré au début de chaque session. De ce fait, le nombre de volumes par session et par sujet variait d’une session et d’un sujet à l’autre.

Les paramètres utilisés pour l’acquisition des données d’imagerie fonctionnelle sont détaillés dans le tableau ci-dessous.

Temps de répétition (TR) (secondes)	Temps d’écho (millisecondes)	Angle de bascule (°C)	Nombre de coupes	Épaisseur de coupe (millimètres)	Facteur d’accélération multi-bandes
1.10	25	60	54	2.0	3

**Tableau 5 : Paramètres d’acquisition de l’IRM fonctionnelle pour la tâche d’effort physique, la tâche d’effort mental et la tâche d’apprentissage.**

- **Pré-traitement**

Les données d’IRMf ont été prétraitées et analysées avec la toolbox SPM12 (Wellcome Trust Center for NeuroImaging, Institute Of Neurology, Londres, Royaume-Uni) dans Matlab 2017a (The MathWorks, Inc., USA). Les images fonctionnelles ont d’abord été réalignées. Par la suite, elles ont été co-enregistrées avec l’image anatomique de chaque sujet. Enfin, elles ont été normalisées dans l’espace MNI (*Montreal Neurological Institute*) et lissées avec un facteur de 8mm.

- **Analyse des données d’IRMf : les modèles utilisés**

Après le prétraitement, nous avons analysé les données à l’aide de modèles linéaires généralisés (*general linear model*, GLM) dans SPM12 au premier niveau pour chaque sujet. Pour chaque sujet et chaque session, 6 paramètres de mouvement étaient directement estimés par SPM12 et rajoutés au sein du GLM. Ensuite, nous avons effectué une analyse au second niveau en regardant la significativité des paramètres issus du premier niveau au niveau du groupe.

Nous avons effectué un premier GLM, le GLM1, similaire entre les deux tâches, qui incluait les variables expliquant la performance. Dans ce GLM, nous avons modélisé séparément les 3 étapes de chaque essai. Nous avons modélisé le moment d’apparition des

## Études expérimentales

enjeux et le moment d'apparition du feedback avec une fonction delta. Le moment d'apparition de l'échelle d'effort était modélisé à l'aide d'une fonction boxcar qui englobait toute la période où il était possible d'effectuer un effort. La fonction delta modélisant l'apparition des enjeux était aussi modulée par les 3 régresseurs paramétriques qui expliquaient la performance : 1) les enjeux monétaires signés, 2) les enjeux monétaires non-signés et 3) le numéro d'essai.

Nous avons effectué un second GLM, le **GLM2**, qui était similaire au GLM1. La seule différence était basée sur le fait que nous avons remplacé les modulateurs paramétriques au moment de l'apparition des enjeux à l'écran par la variable X représentant la quantité de ressources allouée à chaque essai d'après notre modèle computationnel (voir *Modèle computationnel de la performance en fonction d'une ressource X*).

- **Régions d'intérêt**

Nous avons utilisé 3 régions d'intérêt basée sur la plateforme en ligne Neurosynth. Nous avons d'un côté employé une région d'intérêt dans le striatum ventral liée au mot « *incentive* » (enjeux) dans Neurosynth. De l'autre, nous avons défini deux régions d'intérêt, une région dans le cortex préfrontal dorsomédian (dmPFC) et une région bilatérale dans le cortex préfrontal dorsolatéral (dlPFC), en lien avec le terme « *cognitive control* » (contrôle cognitif). Chacune de ces cartes a été extraite sur la base du test uniforme de Neurosynth et nous avons extrait les clusters après avoir filtré les cartes pour ne garder que les voxels survivant avec une t.value > 12 dans chaque cas.

## II.3 Résultats

### II.3.a Résultats comportementaux

- **Contrôle de l'effet Stroop dans la tâche d'effort mental**

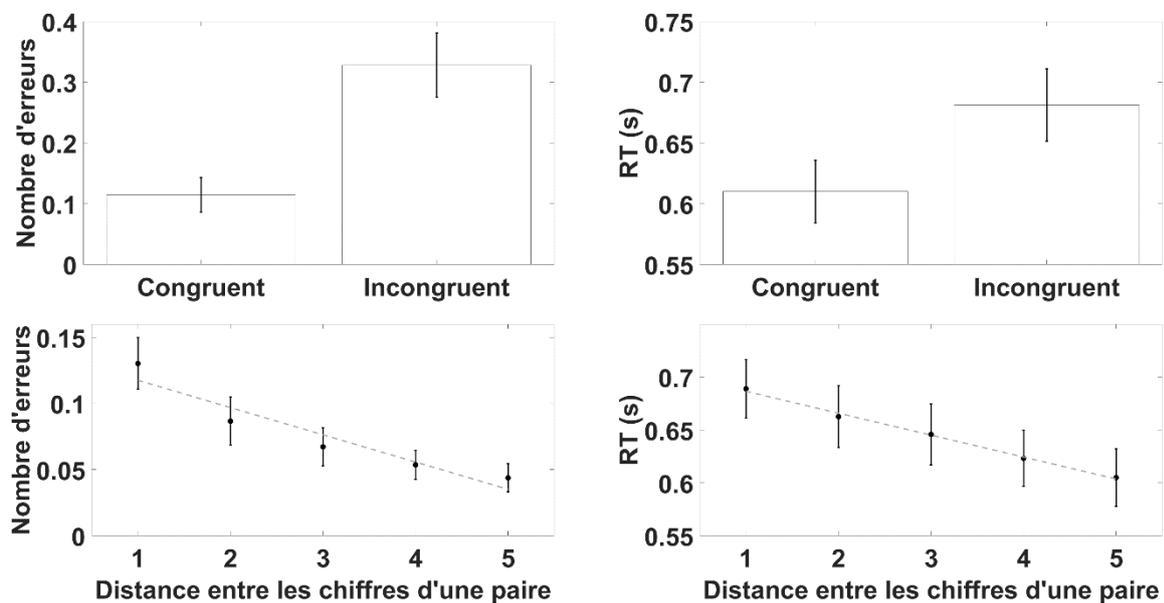
En premier lieu, nous avons vérifié que la tâche de Stroop numérique donnait bien des résultats en accord avec la littérature, suggérant qu'elle impliquait d'employer du contrôle cognitif.

Les participants ont, en moyenne, résolu 3.0 paires congruentes par essai contre 2.9 paires incongruentes par essai. Cette différence est certes minime, mais elle était significativement différente (p.value = 0.006). Les participants ont aussi commis plus d'erreurs (p.value =  $1 \cdot 10^{-6}$ ) lorsque les paires à résoudre étaient incongruentes ( $n = 0.33 \pm 0.05$  paires incongruentes résolues avec au moins une erreur par essai, moyenne  $\pm$  erreur type de la moyenne) que lorsqu'elles étaient congruentes ( $n = 0.11 \pm 0.03$  paires avec au moins une erreur

## Études expérimentales

par essai) (voir **Figure 30**). Les participants ont, en moyenne, mis  $0.61 \pm 0.03$  secondes (moyenne  $\pm$  erreur type de la moyenne) pour répondre aux paires congruentes contre  $0.68 \pm 0.03$  secondes pour répondre aux paires incongruentes (voir **Figure 30**). Leur temps de réaction moyen était ainsi plus lent pour les paires incongruentes que pour les paires congruentes ( $p.value = 5 \cdot 10^{-8}$ ).

La distance entre les deux chiffres d'une paire avait aussi un impact sur le nombre d'erreurs commises et sur le temps de réaction (voir **Figure 30**). Les participants commettaient en effet de moins en moins d'erreurs à mesure que la distance entre les chiffres augmentait ( $b = -0.021 \pm 0.003$  ;  $p.value = 1 \cdot 10^{-6}$ ). Leur temps de réaction était aussi de plus en plus rapide à mesure que la distance entre les chiffres augmentait ( $b = -0.021 \pm 0.002$  ;  $p.value = 2 \cdot 10^{-11}$ ).



**Figure 30 : Différents niveaux de difficulté en fonction du type de paire dans la tâche d'effort mental.** En haut, le nombre moyen d'erreurs par essai, à gauche, et le temps de réaction moyen, à droite, est représenté en fonction du type de paires. En bas, les figures représentent le nombre moyen d'erreurs par essai, à gauche, et le temps de réaction moyen, à droite, en fonction de la différence numérique entre les deux chiffres de chaque paire. Sur les deux figures du bas, les points avec les barres d'erreur représentent la moyenne ainsi que l'erreur type de la moyenne à travers les participants du nombre d'erreurs par essai à gauche et du temps de réaction à droite après avoir séparé les données en fonction de la distance entre les chiffres de chaque paire. Les traits en pointillés représentent la moyenne au travers des participants des données estimées par le GLM pour chaque niveau de distance entre les chiffres d'une paire. Toutes les figures sont basées sur les 23 participants ayant correctement effectué les tâches au niveau comportemental.

Notre tâche d'effort mental nécessitait de résoudre, au plus vite, les 10 paires présentées à chaque essai. Les paires, au sein d'un essai, variaient en difficulté principalement du fait de leur nature congruente ou incongruente et de la distance entre les deux chiffres qui les

## Études expérimentales

constituaient. Même si les paires étaient fixes à travers les essais, les participants ne pouvaient pas anticiper leur ordre d'apparition. Au cours d'un essai, ils devaient donc constamment adapter leur niveau d'effort mental pour répondre aux difficultés de chaque paire rencontrée et inhiber les biais automatiques dans la réponse donnée.

- **Ce qui détermine la performance et le temps de réaction**

Dans nos tâches, les participants étaient confrontés à des essais où ils jouaient pour augmenter leurs gains et à d'autres essais où ils jouaient pour ne pas perdre une partie des gains déjà accumulés. L'augmentation des gains ou la réduction des pertes impliquaient cependant exactement le même type d'effort : serrer une poignée de force pour la tâche d'effort physique et résoudre un nombre maximal de paires de Stroop numérique dans le temps imparti pour la tâche d'effort mental. Les participants pouvaient adapter leur niveau de performance en fonction de la valeur absolue des enjeux monétaires en vue de ne pas dépenser inutilement des ressources lorsque les montants étaient faibles. Nous avons ainsi décidé de modéliser la performance en fonction des enjeux monétaires non-signés. Aussi bien dans la tâche d'effort physique ( $\beta_{|E|} = 0.0118 \pm 0.0012$  (moyenne  $\pm$  erreur type de la moyenne à travers les participants) ; p.value =  $2 \cdot 10^{-9}$ ), que dans la tâche d'effort mental ( $\beta_{|E|} = 0.0019 \pm 5 \cdot 10^{-4}$  ; p.value = 0.0012), nous avons alors constaté que la performance augmentait en effet en fonction des enjeux monétaires non-signés, c'est-à-dire que les participants adaptaient leur niveau d'effort en fonction des enjeux (voir **Figure 33**).

De plus, l'aversion à la perte suppose une asymétrie entre le traitement d'une perspective de gains et le traitement d'une perspective de pertes. Nous avons ainsi inclus, dans notre modèle linéaire de la performance, en plus des enjeux non-signés, une variable correspondant aux enjeux signés en vue de capter toute asymétrie éventuelle qui serait liée à un traitement différent entre les gains et les pertes du fait d'un impact linéaire des enjeux signés sur la performance. Nous avons alors constaté que, contrairement à ce qu'une aversion à la perte aurait prédit, la performance des participants augmentait linéairement avec les enjeux monétaires signés ( $\beta_E = 8 \cdot 10^{-4} \pm 2 \cdot 10^{-4}$  ; p.value = 0.0013) dans la tâche d'effort physique et dans la tâche d'effort mental ( $\beta_E = 8 \cdot 10^{-4} \pm 3 \cdot 10^{-4}$  ; p.value = 0.030).

Enfin, ce type de tâche est réputé entraîner une certaine fatigue, que ce soit au niveau musculaire ou au niveau mental. Nous avons ainsi décidé de rajouter une variable correspondant au numéro d'essai dans notre modèle linéaire en vue de capter toute baisse de la performance qui pourrait être liée à de la fatigue. Nous avons alors observé en effet que la performance

## Études expérimentales

chutait au fur et à mesure des essais (voir **Figure 33**) dans la tâche d'effort physique ( $\beta_{NE} = -0.0013 \pm 3 \cdot 10^{-4}$ ; p.value =  $6 \cdot 10^{-4}$ ) et dans la tâche d'effort mental ( $\beta_{NE} = -7 \cdot 10^{-4} \pm 2 \cdot 10^{-4}$ ; p.value = 0.0035).

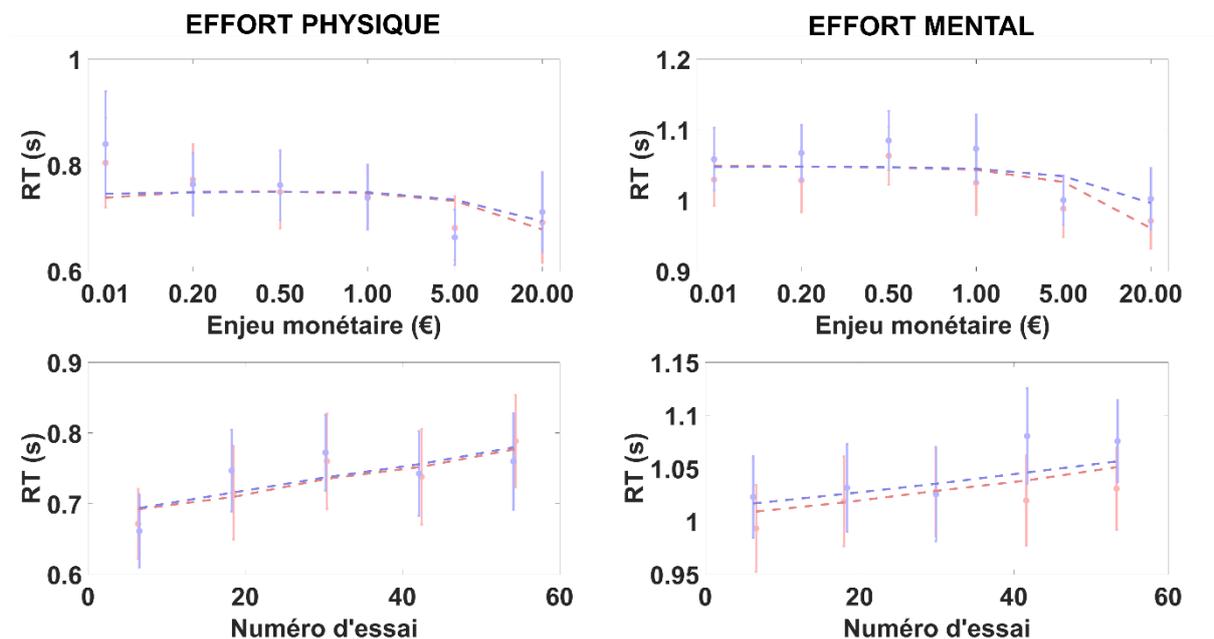
Le  $R^2$  du modèle qui permet de voir dans quelle mesure le modèle s'ajuste bien aux données était de  $0.373 \pm 0.031$  (moyenne  $\pm$  erreur type de la moyenne à travers les participants) dans la tâche d'effort physique et de  $0.061 \pm 0.006$  dans la tâche d'effort mental. Il faut noter que la performance avait une variance nettement plus faible dans la tâche d'effort mental par rapport à la tâche d'effort physique (voir **Figure 33**) ce qui explique, au moins en partie, pourquoi les facteurs testés avaient une incidence plus faible dans la tâche d'effort mental en comparaison à la tâche d'effort physique et aussi pourquoi les  $R^2$  sont aussi différents entre ces deux tâches. En résumé, dans les deux tâches, la performance augmentait aussi bien avec les enjeux signés qu'avec les enjeux non-signés et elle baissait avec le temps.

Nous avons constaté que, contrairement à ce que l'aversion à la perte prédit, la performance avait plutôt tendance à augmenter dans le domaine des gains que dans le domaine des pertes. Nous avons pensé que cet effet pourrait être lié à un effet pavlovien consistant à avoir une réponse de vigueur et de vitesse plus importantes en réponse à des gains appétitifs par rapport à des pertes aversives. Pour vérifier si un effet de cette nature était impliqué dans nos tâches, nous avons regardé si le temps de réaction dans chacune des tâches variait avec les variables que nous avons identifiées en lien avec la performance, en particulier avec les enjeux monétaires signés. Pour la tâche d'effort physique, nous avons considéré le temps de réaction comme la différence entre le moment d'apparition de l'échelle d'effort à l'écran et le moment où le participant commençait à serrer la poignée de force. Pour la tâche d'effort mental, nous nous sommes concentrés sur le temps mis pour répondre à la première paire de chaque essai, à partir de l'apparition des paires à l'écran. Nous avons alors constaté que le temps de réaction était significativement plus rapide lorsque les enjeux non-signés étaient plus élevés dans la tâche d'effort mental ( $\beta = -0.0035 \pm 9 \cdot 10^{-4}$ ; p.value =  $5 \cdot 10^{-4}$ ). Cette corrélation n'était pas significative dans la tâche d'effort physique où les temps de réaction suivaient cependant la même tendance ( $\beta = -0.0032 \pm 0.0029$ ; p.value = 0.276). De plus, nous avons constaté que le temps de réaction dans la tâche d'effort mental affichait une tendance non-significative à diminuer linéairement avec les enjeux monétaires signés ( $\beta = -9 \cdot 10^{-4} \pm 0.009$ ; p.value = 0.083). La tendance était similaire dans la tâche d'effort physique, mais elle n'était pas significative là non plus ( $\beta = -4 \cdot 10^{-4} \pm 5 \cdot 10^{-4}$ ; p.value = 0.370). Enfin, au fur et à mesure des essais, les participants répondaient de plus en plus lentement (voir **Figure 31**) dans la tâche d'effort mental

## Études expérimentales

( $\beta = 8 \cdot 10^{-4} \pm 4 \cdot 10^{-4}$ ; p.value = 0.044) et dans la tâche d'effort physique ( $\beta = 0.0018 \pm 7 \cdot 10^{-4}$ ; p.value = 0.021).

En résumé, on voit que la plupart des variables impactant la performance n'avait un effet significatif sur les temps de réaction que dans le cas de la tâche d'effort mental. Il faut d'ailleurs préciser que le temps de réaction avait un rôle instrumental dans la tâche d'effort mental. Répondre plus vite et correctement à la première paire d'un essai permet en effet, *a priori*, d'avoir une meilleure performance globale puisqu'il reste alors plus de temps pour répondre aux paires suivantes. A l'inverse, dans la tâche d'effort physique, seule la force maximale mais pas la vitesse de réaction importait pour la performance. Nous n'avons donc pas pu observer d'effet significatif des enjeux monétaires signés, qui auraient pu refléter un effet pavlovien, sur les temps de réaction dans aucune de nos deux tâches. Par contre, il semblerait que le numéro d'essai qui pourrait refléter une augmentation de la fatigue ou un désintérêt croissant des participants pour la tâche en cours avait un impact dans les deux tâches. Les temps de réaction avaient en effet tendance à être de plus en plus lent à mesure que les participants progressaient dans la tâche.

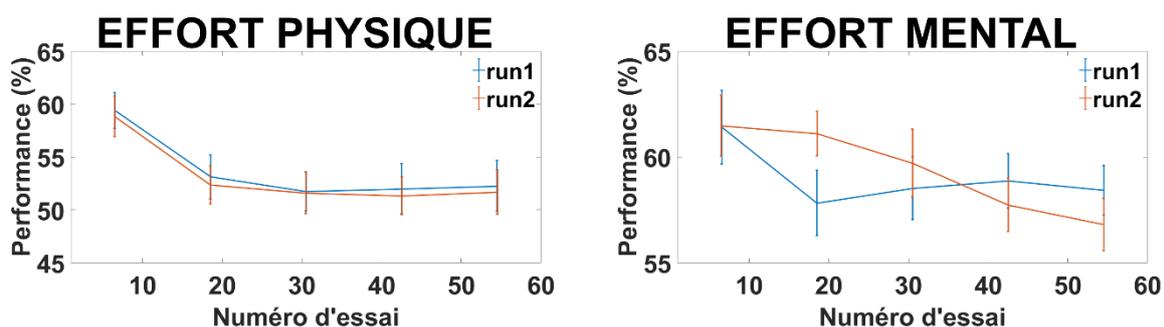


**Figure 31 : Temps de réaction en fonction des enjeux monétaires (en haut) et du numéro d'essai (en bas) dans la tâche d'effort physique (à gauche) et dans la tâche d'effort mental (à droite).** Les données ont été séparées en fonction du type d'essai. En rouge, on peut voir les courbes correspondant aux essais où les participants jouaient pour gagner une partie du montant en jeu. En bleu, les données correspondent aux essais où les participants jouaient pour ne pas perdre une partie du montant en jeu sur leur total accumulé au fil des essais. Les points ainsi que les barres d'erreur représentent la moyenne ainsi que l'erreur type de la moyenne à travers les participants de la performance pour chaque enjeu monétaire (en haut) et pour chaque bin moyennant 5 essais en fonction du numéro d'essai (en bas). Les traits en pointillés représentent

## Études expérimentales

la moyenne correspondante à travers les participants de l'estimation par notre GLM du temps de réaction pour chacune des conditions. Les données des figures sont basées sur les 23 participants inclus dans l'étude. Notez que l'échelle des abscisses, pour les enjeux monétaires, est définie de sorte à ce que la distance entre chaque montant soit uniforme et pas en fonction de la valeur réelle.

Voyant que la performance et les temps de réaction étaient impactés par le numéro d'essai, c'est-à-dire le temps passé à faire la tâche, nous avons pensé qu'il pourrait s'agir là du reflet d'une baisse de motivation lié soit 1) à une augmentation de la fatigue au cours de la tâche soit 2) à une baisse de l'aspect appétitif (ou aversif) relatif des enjeux au cours de la tâche une fois qu'une certaine somme a déjà été accumulée. Ce deuxième point refléterait en quelque sorte une évolution dynamique du point de référence des participants au cours de la tâche. Le cas échéant, un décalage du point de référence qui sert à définir l'aversion à la perte pourrait en partie expliquer pourquoi nous ne constatons pas d'aversion à la perte dans nos tâches, mais plutôt un biais dans le sens inverse (performance plus élevée pour des gains équivalents que pour des pertes). Pour tester ces deux hypothèses, nous avons voulu vérifier si cette baisse de performance et l'augmentation du temps de réaction étaient liées au fait que les participants accumulaient des gains au fur et à mesure du temps, ou s'il s'agissait plutôt d'un effet lié à la fatigue au cours d'une session. Nous avons ainsi décidé de regarder la performance en fonction du numéro d'essai séparément dans chaque session (voir **Figure 32**). Comme on peut le voir sur la figure, la performance démarrait toujours au même niveau au début de chaque session et baissait au cours de chacune des sessions suggérant que la baisse de la performance et l'augmentation des temps de réaction au cours du temps relevait plus d'un effet de fatigue au sein d'une session que d'un changement du point de référence des participants.



**Figure 32 : Performance en fonction du numéro d'essai au sein de chaque session** de la tâche d'effort physique, à gauche, et de la tâche d'effort mental, à droite. La figure représente la moyenne ainsi que l'erreur type de la moyenne à travers les participants de la performance divisée en 5 bins en fonction du numéro d'essai pour chaque session. Les traits relient les points entre eux mais ne correspondent pas à un fit de la performance. A gauche, on peut voir les résultats pour la tâche d'effort physique et à droite de même pour la tâche d'effort mental. Les

## Études expérimentales

données de la première session sont représentées en bleu et celles de la deuxième session en rouge. Les données des figures sont basées sur les 23 participants inclus dans l'étude.

- **Le modèle computationnel basé sur l'allocation d'une ressource X**

L'effort correspond à une sensation aversive qui accompagne l'exécution d'une action musculaire ou d'une action requérant l'utilisation du système neural exécutif. Cette sensation va de pair avec l'idée de la dépense de ressources physiologiques (ATP, glucides, lipides) et éventuellement aussi de l'accumulation de déchets (lactate, protéine amyloïde beta) à éliminer. Si cette sensation d'effort n'existait pas, nos participants auraient pu chercher à effectuer une performance maximale à chaque essai indépendamment des enjeux. Or, comme nous l'avons vu, leur performance était modulée par le montant des récompenses ou des punitions en jeu. C'est donc qu'ils cherchaient à optimiser l'effort alloué à chaque essai. Pour modéliser la quantité de ressources allouée par nos participants à chaque essai, sans chercher aucunement à définir la nature de cette ressource, nous avons ainsi défini un modèle computationnel basé sur l'idée de l'optimisation d'une ressource X. L'idée de ce modèle était que les participants cherchaient à la fois d'un côté à maximiser leurs gains monétaires et, de l'autre, à minimiser la dépense de cette ressource X inférée par le modèle mais que nous ne pouvions mesurer ne sachant pas quelle est sa nature précise.

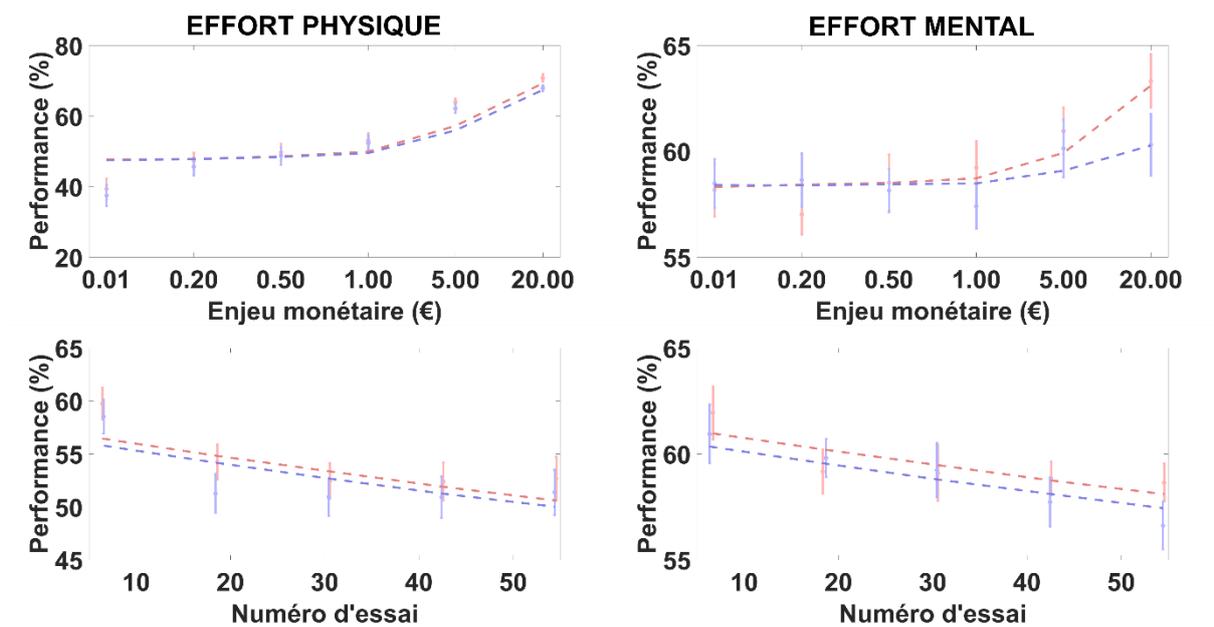
Dans les deux tâches effectuées par nos participants, notre comparaison de modèle nous a permis de voir que le modèle incluant la notion d'une ressource X à maximiser avait une probabilité de dépassement (*exceedance probability*) nettement plus importante ( $p = 1$  dans les deux tâches) que le modèle linéaire ( $p = 0$ ). De même, la fréquence du modèle linéaire n'était que de 2% dans chacune des deux tâches contre 98% pour le second modèle. Ce modèle permet donc non seulement d'inférer la quantité de ressources X qui ne peut être directement mesurée, mais aussi de mieux rendre compte des données.

Dans ce modèle, la sensibilité moyenne aux enjeux monétaires était de  $k_{|E|} = 1.842 \pm 0.190$  (moyenne  $\pm$  erreur type de la moyenne à travers les participants) dans la tâche d'effort physique et de  $k_{|E|} = 0.240 \pm 0.052$  dans la tâche d'effort mental. La sensibilité aux enjeux monétaires signés était de  $k_E = 0.166 \pm 0.044$  dans la tâche d'effort physique et de  $k_E = 0.089 \pm 0.038$  dans la tâche d'effort mental. Dans le terme de coût, la sensibilité moyenne aux coûts était de  $k_C = 0.225 \pm 0.017$  dans la tâche d'effort physique et de  $k_C = 0.155 \pm 0.008$  dans la tâche d'effort mental. La sensibilité au numéro d'essai était de  $k_{NE} = 0.431 \pm 0.094$  dans la tâche d'effort physique et de  $k_{NE} = 0.240 \pm 0.062$  dans la tâche d'effort mental. Enfin, le terme  $k_X$  était de  $1.059 \pm 0.010$  dans la tâche d'effort physique et de  $1.026 \pm 0.003$  dans la tâche d'effort

## Études expérimentales

mental. Le  $R^2$  du modèle qui permet de voir dans quelle mesure le modèle s'ajuste bien aux données était de  $0.416 \pm 0.033$  (moyenne  $\pm$  erreur type de la moyenne à travers les participants) dans la tâche d'effort physique et de  $0.061 \pm 0.006$  dans la tâche d'effort mental.

En résumé, la performance augmentait avec les enjeux, elle était sensible au fait de jouer pour gagner ou pour ne pas perdre de l'argent et elle diminuait avec le numéro d'essai (voir **Figure 33**).



**Figure 33 : Performance en fonction des enjeux monétaires (en haut) et du numéro d'essai (en bas) dans la tâche d'effort physique (à gauche) et dans la tâche d'effort mental (à droite).** Les données ont été séparées en fonction du type d'essai. En rouge, on peut voir les courbes correspondant aux essais où les participants jouaient pour gagner une partie du montant en jeu. En bleu, les données correspondent aux essais où les participants jouaient pour ne pas perdre une partie du montant en jeu sur leur total accumulé au fil des essais. Les points ainsi que les barres d'erreur représentent la moyenne ainsi que l'erreur type de la moyenne à travers les participants de la performance pour chaque enjeu monétaire (en haut) et pour chaque bin moyennant 5 essais en fonction du numéro d'essai (en bas). Les traits en pointillés représentent la moyenne correspondante à travers les participants de l'estimation par notre second modèle computationnel de la performance pour chacune des conditions. Les données des figures sont basées sur les 23 participants inclus dans l'étude. Notez que l'échelle des abscisses, pour les enjeux monétaires, est définie de sorte à ce que la distance entre chaque montant soit uniforme et pas en fonction de la valeur réelle.

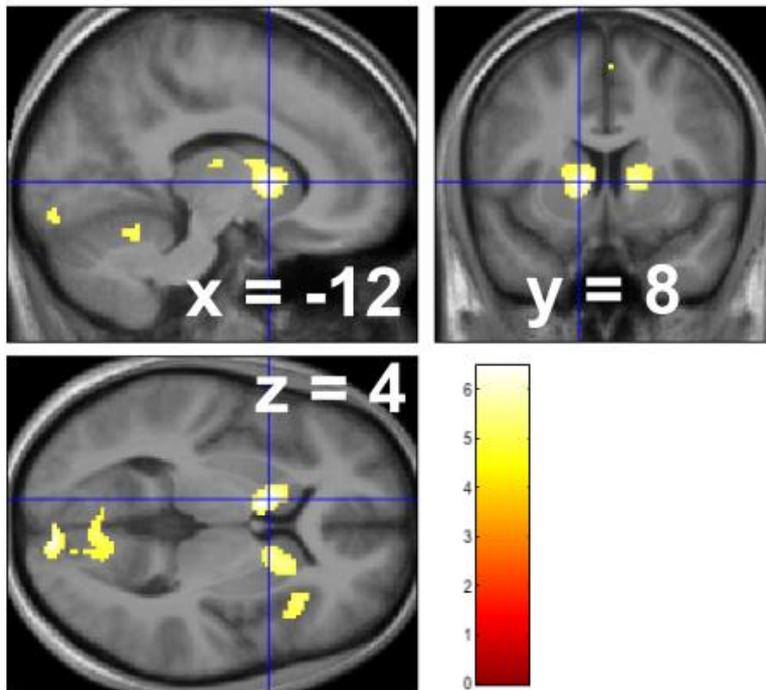
### II.3.b Résultats neuraux

Ayant identifié les variables qui expliquaient la performance, nous avons voulu voir si nous pouvions identifier des corrélats cérébraux pour chacune de ces variables. Nous nous sommes concentrés sur ce qui était commun aux deux tâches, c'est-à-dire les variables modulant la performance indépendamment du type d'effort qui devait être exécuté. Aussi, nous avons

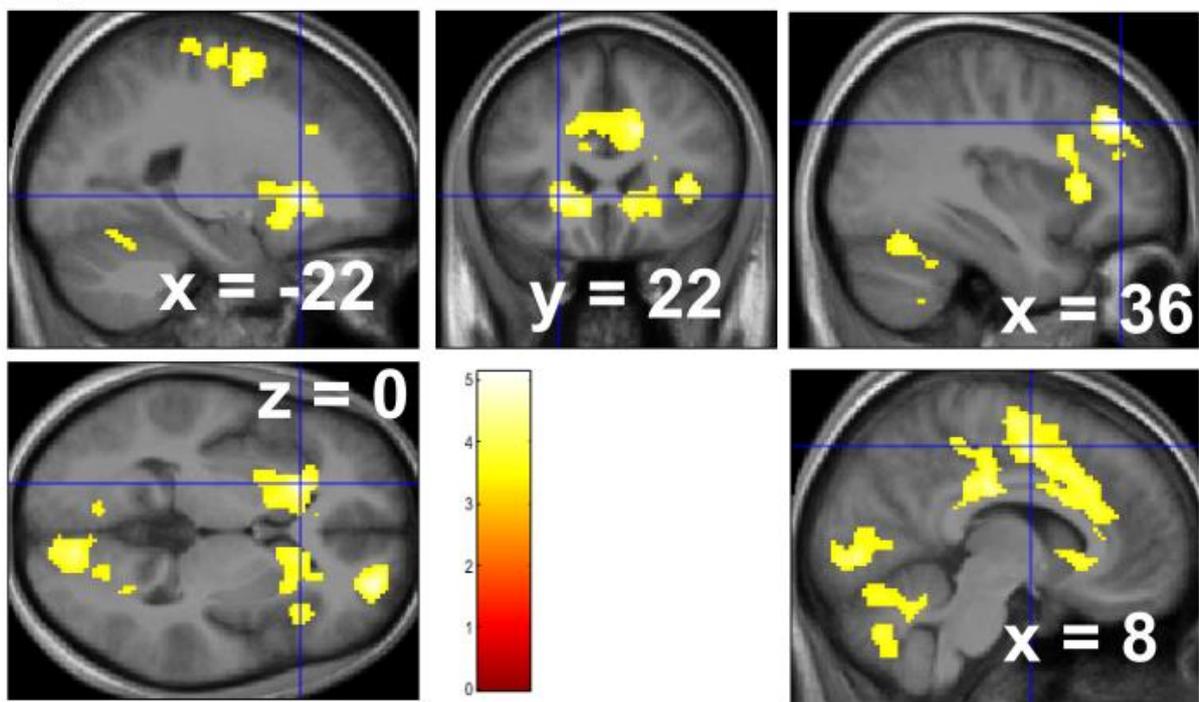
## Études expérimentales

systematiquement utilisé des conjonctions entre nos deux tâches pour être sûrs que nous ne voyions que ce qui était commun aux deux tâches. La seule carte permettant d'observer des corrélats cérébraux significatifs après correction pour les comparaisons multiples, que ce soit au niveau des voxels ou au niveau des clusters, en observant des corrélats positifs ou négatifs de chacune des variables était la variable représentant les enjeux monétaires non-signés. Cette carte révélait un cluster bilatéral au niveau du striatum (voir **Figure 34**). En d'autres termes, l'activité du striatum, au moment de l'apparition des enjeux, augmentait avec l'importance des enjeux, indépendamment de la valence de ceux-ci. On peut aussi noter des clusters dans des aires ayant été associée avec l'anticipation des coûts d'un effort avec, entre autres, un cluster au niveau de l'insula antérieure droite avec un pic aux coordonnées MNI (34 ; 22 ; 6) ainsi que trois clusters autour du dmPFC et de l'aire supplémentaire motrice avec des pics aux coordonnées MNI (2 ; 18 ; 36), (4 ; -2 ; 60) et (8 ; -22 ; 36).

## A) |Enjeux monétaires|



## B) Ressource X



**Figure 34 : Résultats neuraux.** Les cartes représentent le résultat d'une conjonction entre la tâche d'effort physique et la tâche d'effort mental. Les cartes sont superposées à la moyenne des scans anatomiques des 20 cerveaux inclus dans l'étude après le pré-traitement, en particulier après normalisation dans l'espace MNI. Les barres colorées indiquent la correspondance entre les couleurs de la carte et les valeurs T pour chaque voxel. A) Carte représentant les corrélats cérébraux des enjeux monétaires non-signés dans le GLM1. La conjonction représentée sur la

## Études expérimentales

carte est seuillée à  $p < 0.05$  corrigée au niveau des voxels pour les comparaisons multiples au niveau de la famille. La carte est zoomée sur le cluster situé dans le striatum gauche au niveau du pic d'activation (-12 ; 8 ; 4). On peut aussi voir son symétrique du côté droit dont le pic est situé aux coordonnées (14 ; 10 ; 6). B] Carte représentant les corrélats cérébraux de la ressource X dans le GLM2. La conjonction représentée sur la carte est seuillée à  $p < 0.05$  corrigée au niveau des clusters pour les comparaisons multiples au niveau de la famille. La carte montre trois images différentes : à gauche, on peut observer une corrélation avec le striatum légèrement plus antérieure à l'autre carte avec un zoom sur le pic d'activation situé aux coordonnées MNI (-22 ; 22 ; 0) ; à droite, la carte montre deux zones incluses dans le même cluster qui englobe à la fois le cortex préfrontal dorsolatéral droit, visible en haut, avec un pic aux coordonnées (36 ; 40 ; 34) et le cortex préfrontal dorsomédian, visible en bas. À  $p < 0.05$  corrigée au niveau des voxels pour les comparaisons multiples, seul un cluster situé spécifiquement dans le cortex préfrontal dorsolatéral droit (pic en 36 ; 40 ; 34) survit.

Ensuite, nous avons voulu voir s'il était possible d'identifier des aires cérébrales positivement corrélées avec la quantité optimale de ressources X allouées à chaque essai d'après notre modèle computationnel. Nous espérons ainsi éventuellement découvrir des aires cérébrales nous permettant de déduire indirectement la nature de la/des ressource(s) qui étaient optimisées dans nos tâches. Cette carte a permis d'observer quatre grands clusters (voir **Table 2**) qui incluaient notamment le cortex préfrontal dorsomédian, le cortex préfrontal dorsolatéral, l'insula antérieure et le striatum (voir **Figure 34**). Il est intéressant de noter qu'en utilisant un seuil corrigé au niveau des voxels au lieu des clusters, on pouvait alors voir que le seul cluster survivant à ce seuil était situé dans le cortex dorsolatéral préfrontal, une aire régulièrement associée à l'utilisation du contrôle cognitif.

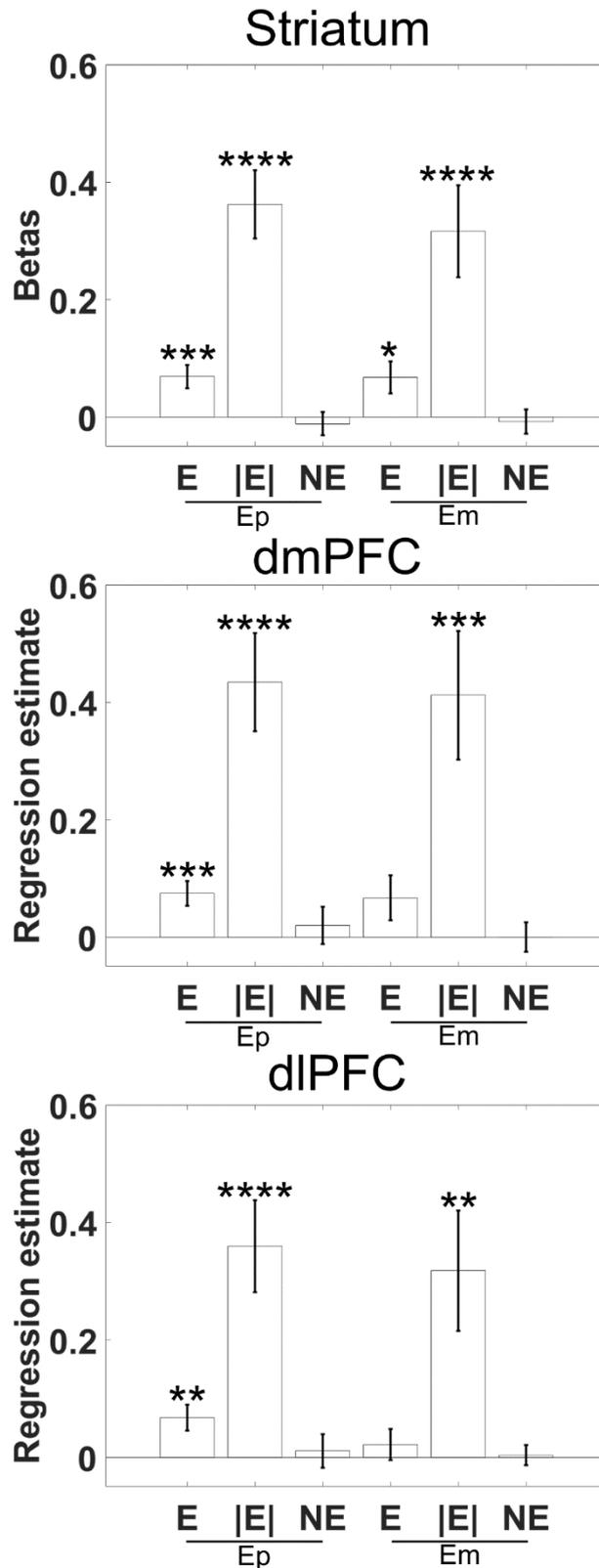
Nom (d'après l'atlas AAL)	x	y	z	Nombre de voxels
Gyrus Frontal Milieu droit	36	40	34	6348
Putamen gauche	-22	22	0	764
Gyrus lingual droit	10	-80	-2	4139
Gyrus précentral gauche	-30	-12	64	1167

**Table 2 : Table d'activation en lien avec la quantité de ressources allouées X.** La table correspond aux clusters issus de la conjonction entre la tâche d'effort physique et la tâche d'effort mental pour le contraste correspondant à la ressource X seuillée à  $p < 0.05$  corrigée au niveau des clusters pour les comparaisons multiples au niveau de la famille (*Family Wise Error Rate*). Les appellations des différentes aires ont été établies sur la base des coordonnées correspondantes dans l'atlas AAL (Automated Anatomical Labeling). Elles sont données à titre indicatif bien que, étant donné la taille des clusters, plusieurs autres aires anatomiques étaient englobées par chacun de ces clusters.

Enfin, nous avons voulu préciser les résultats observés à l'aide des cartes. En premier lieu, nous avons voulu vérifier si le striatum réagissait aussi aux autres variables impactant la performance, en particulier les enjeux monétaires signés puisqu'il a déjà été associé à la fois à

## Études expérimentales

la valeur subjective signée et non-signée. En second lieu, nous voulions aussi vérifier si les aires cérébrales associées à l'exercice de contrôle cognitif, le dmPFC et le dlPFC, réagissaient aussi aux différentes variables impactant la performance ou si leur activité n'était principalement liée qu'à la saillance des enjeux monétaires non-signés. Nous avons ainsi défini trois régions d'intérêt : le striatum a été défini sur la base du mot « incentive » (enjeux) et le dmPFC et le dlPFC ont été définis sur la base du mot « cognitive control » (contrôle cognitif) à l'aide de la plateforme en ligne Neurosynth. Nous avons alors constaté que l'activité du striatum corrélait positivement avec les enjeux monétaires non-signés dans chacune de nos tâches comme nous l'avons déjà vu avec notre conjonction (tâche d'effort physique (Ep) :  $\beta_{|E|} = 0.362 \pm 0.058$ ,  $p = 6 \cdot 10^{-6}$ ; tâche d'effort mental (Em) :  $\beta_{|E|} = 0.316 \pm 0.078$ ,  $p = 0.0007$ ). Son activité augmentait aussi avec les enjeux monétaires signés (voir **Figure 35**) dans chacune de nos tâches (Ep :  $\beta_E = 0.069 \pm 0.020$ ,  $p = 0.002$  ; Em :  $\beta_E = 0.068 \pm 0.027$ ,  $p = 0.022$ ). Cependant, son activité n'était pas significativement impactée par le numéro d'essai (Ep :  $\beta_{NE} = -0.011 \pm 0.020$ ,  $p = 0.571$  ; Em :  $\beta_{NE} = -0.008 \pm 0.021$ ,  $p = 0.709$ ) ce qui suggère une fois de plus que la baisse de performance n'était pas liée à une réduction de l'aspect appétitif des récompenses monétaires envisagées mais plutôt à un effet de fatigue. De plus, nous avons vu que les aires liées au contrôle cognitif voyaient aussi leur activité augmenter avec les enjeux monétaires non-signés (voir **Figure 35**). L'activité du dmPFC augmentait en effet avec les enjeux monétaires non-signés (Ep :  $\beta_{|E|} = 0.434 \pm 0.084$ ,  $p = 0.0001$ ; Em :  $\beta_{|E|} = 0.412 \pm 0.110$ ,  $p = 0.001$ ) et de même pour le dlPFC (Ep :  $\beta_{|E|} = 0.359 \pm 0.079$ ,  $p = 0.0002$  ; Em :  $\beta_{|E|} = 0.318 \pm 0.103$ ,  $p = 0.006$ ). Les enjeux monétaires signés étaient aussi corrélés avec l'activité du dmPFC (Ep :  $\beta_E = 0.074 \pm 0.021$ ,  $p = 0.002$  ; Em :  $\beta_E = 0.067 \pm 0.039$ ,  $p = 0.099$ ) et du dlPFC (Ep :  $\beta_E = 0.068 \pm 0.022$ ,  $p = 0.006$  ; Em :  $\beta_E = 0.022 \pm 0.026$ ,  $p = 0.414$ ) dans la tâche d'effort physique mais cette relation n'était pas significative dans la tâche d'effort mental. Enfin, aucune des deux aires liées au contrôle cognitif que nous avons étudié n'était impactée par le numéro d'essai, que ce soit le dmPFC (Ep :  $\beta_{NE} = 0.020 \pm 0.032$ ,  $p = 0.543$  ; Em :  $\beta_{NE} = 4 \cdot 10^{-5} \pm 0.025$ ,  $p = 0.999$ ) ou le dlPFC (Ep :  $\beta_{NE} = 0.011 \pm 0.029$ ,  $p = 0.710$  ; Em :  $\beta_{NE} = 0.003 \pm 0.017$ ,  $p = 0.846$ ).



**Figure 35 : Décomposition de l'activité du striatum (en haut), du dmPFC (au milieu) et du dIPFC (en bas) au moment de l'apparition des enjeux en fonction des variables impactant la performance.** Les régions d'intérêt ont été définies à partir de la plateforme Neurosynth avec le mot « *incentive* » pour le striatum et l'expression « *cognitive control* » pour le dmPFC et le dIPFC. Le sens des abréviations est le suivant : Ep pour la tâche d'effort

physique, Em pour la tâche d'effort mental, E pour les enjeux monétaires signés, |E| pour les enjeux monétaires non-signés et NE pour le numéro d'essai. N = 20 participants. Le sens des symboles est le suivant : \*p.value<0.05 ; \*\*p.value < 0.01 ; \*\*\*p.value < 0.005 ; \*\*\*\*p.value < 0.001. Les contrastes qui ne sont pas surplombés d'une étoile n'étaient pas significatives.

## II.4 Discussion

### II.4.a Différence entre gains et pertes

Le réseau des valeurs réagit différemment en fonction de si la situation implique un montant qu'on peut gagner ou un montant qu'on risque de perdre (Bartra et al., 2013; Tom et al., 2007). La théorie des perspectives suggère que, pour une valeur monétaire équivalente, le cerveau donne plus de poids à une valeur dans le cas de pertes potentielles que dans le cas de gains potentiels (voir **Figure 2**). Ce phénomène a été identifié comme une aversion à la perte (Kahneman and Tversky, 1984). Nos résultats semblent contradictoires avec cette proposition puisque nos participants avaient plutôt tendance à afficher une meilleure performance face à des gains équivalents (voir **Figure 33**). Plusieurs résultats expérimentaux remettent d'ailleurs aussi en question l'existence d'une aversion à la perte (Ert and Erev, 2007; Gal and Rucker, 2018; Walasek and Stewart, 2015, 2019; Yechiam and Hochman, 2013). Il a par exemple été proposé que cette aversion à la perte soit principalement le reflet d'une activité accrue du système autonome et de l'allocation de plus d'attention à la tâche en cours dans le cas des pertes (Yechiam and Hochman, 2013). Une autre étude a montré que le pattern s'inverse en fonction de la magnitude des enjeux et que les participants présentent une aversion à la perte uniquement lorsque les enjeux monétaires sont très élevés (Mukherjee et al., 2017). Il est de ce fait possible que les enjeux relativement modestes que nous avons employé dans nos tâches (0.01 à 20€) aient été dans l'ordre de grandeur où le pattern était inversé. Enfin, une autre théorie propose que l'aversion à la perte n'existe pas en tant que telle, mais qu'elle dépende des expériences précédentes du sujet et du rang des valeurs disponibles (Walasek and Stewart, 2015). Dans tous les cas, l'aversion à la perte semble dépendre des conditions de l'expérience et ne pas être ancrée comme un biais universel du comportement des Mammifères comme Daniel Kahneman l'avait initialement proposé.

Il a aussi été proposé que l'aversion à la perte, dans des tâches impliquant une performance, ne s'exprime pas par une meilleure performance, mais, au contraire, par une réduction de la performance lorsque les gains potentiels sont conséquents. Cette peur de ne pas réussir à obtenir une récompense élevée, c'est-à-dire en quelque sorte de la perdre, renvoie à un phénomène rendu par l'expression « *choking under pressure* » en anglais qui exprime l'idée

## Études expérimentales

plus générale que la performance baisse sous la pression (Chib et al., 2012). Selon cette logique, les participants, dans nos tâches, verraient leur performance baisser dans le cas des pertes en comparaison aux gains, non pas parce qu'ils donneraient une valeur plus élevée aux gains, mais justement parce qu'ils donnent plus d'importance aux pertes qu'aux gains. Dans la tâche de Chib *et al.*, la performance augmentait avec les enjeux jusqu'à ce que les gains potentiels soient tellement importants que la performance, et l'activité du striatum, baissent, dans la condition difficile. En d'autres termes, la transformation des enjeux en performance n'était pas linéaire mais dépendait de la magnitude des enjeux et de la difficulté de la tâche, mais un seul système motivationnel pourrait assurer cette transformation simple des enjeux en performance. Dans notre tâche cependant, ce raisonnement implique l'existence, à la fois d'un système motivationnel capable d'augmenter linéairement la performance en fonction des enjeux non-signés, indépendamment de leur valence, et d'un autre système, sensible à l'aversion à la perte, qui ferait baisser la performance dans le cas des pertes par rapport aux gains. Cela n'est pas impossible, mais cela paraît peu parcimonieux. Même si on acceptait cette hypothèse, elle impliquerait que l'aversion à la perte, dans une tâche de performance, s'exprime, paradoxalement, à la fois par une performance moindre dans le domaine des pertes en comparaison aux gains et aussi, par une activité moindre du striatum, qui devrait pourtant signaler la valeur motivationnelle de l'action. Or cette hypothèse part justement du principe que, c'est parce que les individus donnent une importance plus grande aux pertes qu'aux gains, que la performance ait moindre dans le cas des pertes. On s'attendrait donc à ce que le striatum soit moins actif, et non pas plus actif, en réponse aux enjeux monétaires signés, pour signaler que ces enjeux sont plus importants. Or, dans notre tâche, l'activité du striatum augmentait avec les enjeux monétaires signés. Il serait cependant intéressant de voir si, comme dans l'expérience de Chib *et al.*, il existe un lien entre la sensibilité à l'aversion à la perte dans une tâche de choix et la différence de performance entre les gains et les pertes qui puisse s'expliquer par d'autres facteurs que l'aversion à la perte telle qu'elle a initialement été définie par Daniel Kahneman et Amos Tversky.

On pourrait aussi nous rétorquer qu'il est possible que nos participants aient assimilé les deux conditions dans nos tâches. Ils auraient alors dû se comporter de manière strictement équivalente entre la condition où ils jouaient pour gagner une part du montant en jeu et la condition où ils jouaient pour ne pas perdre une part du montant en jeu. Or, ce que nous avons constaté est que les participants affichaient une performance légèrement supérieure lorsqu'ils jouaient pour gagner par rapport à lorsqu'ils jouaient pour ne pas perdre de l'argent (voir **Figure**

**33).** Ce résultat va aussi de pair avec le fait que l'activité du striatum variait linéairement avec les enjeux signés (voir **Figure 35**). L'activité des aires liées au contrôle cognitif et à la détection de situations saillantes et/ou périlleuses que sont le dmPFC et le dlPFC avait aussi tendance à augmenter avec les enjeux monétaires signés (voir **Figure 35**). En d'autres termes, que ce soit au niveau comportemental ou au niveau neural, les conditions étaient bien différenciées et les participants avaient plutôt tendance à donner un poids plus conséquent aux gains qu'aux pertes contrairement à ce que l'aversion à la perte suggère.

Plusieurs études montrent, par ailleurs, que le striatum est plus actif dans le cas du traitement de gains que dans le cas du traitement de pertes (Bartra et al., 2013; Fouragnan et al., 2018; Tom et al., 2007). Ce biais a été identifié à un biais pavlovien. Le cerveau réagirait de manière linéaire en fonction des enjeux afin de promouvoir une réaction d'approche plus rapide et plus intense en réaction à des stimuli appétitifs et au contraire une réaction d'évitement plus lente en réponse à des stimuli aversifs (Boureau and Dayan, 2011; Dayan, 2008; Oudiette et al., 2019; Shadmehr et al., 2019). Plus généralement, il a été proposé que les ganglions de la base permettent la mise en place d'un comportement plus rapide et d'un effort d'intensité plus importante en réponse à des enjeux plus importants (Dudman and Krakauer, 2016; Turner and Desmurget, 2010; Turner et al., 2003; Yttri and Dudman, 2016). Dans le cas de la tâche d'effort physique, ce biais pavlovien pourrait ainsi s'exprimer par un biais à répondre avec un effort plus intense dans le cas des gains par rapport aux pertes. Dans le cas de la tâche d'effort mental, où la performance dépend à la fois de la précision et de la vitesse des réponses, il est possible que cet effet passe par des réponses plus rapides, cependant, nous avons vu que pour la première paire de chaque essai du moins, la tendance à répondre plus vite pour les enjeux signés, bien que présente, était faible (voir **Figure 31**). Une possibilité serait que les ganglions de la base favorisent ainsi l'engagement de plus de ressources neurales afin de répondre à la fois plus rapidement et plus précisément en réponse aux enjeux signés dans le cadre de notre tâche d'effort mental. L'activité du striatum, variant linéairement avec les enjeux signés, pourrait ainsi favoriser la mise en place d'une réponse comportementale engageant plus de ressources, que ce soit au niveau physique ou mental.

### II.4.b Le striatum signale les enjeux

L'activité des ganglions de la base a depuis longtemps été associée à la capacité d'effectuer des mouvements (Neafsey et al., 1978; Turner and Desmurget, 2010; Turner et al., 2003). Plusieurs études montrent en outre que l'activité des ganglions de la base détermine l'intensité d'un effort physique en fonction des enjeux (Pessiglione et al., 2007; Schmidt et al.,

## Études expérimentales

2008, 2012). Il a aussi été montré que leur activité permettait aussi de déterminer l'intensité d'un effort mental en fonction des enjeux (Locke and Braver, 2008; Schmidt et al., 2012). Nous avons vu que le striatum qui fait partie des ganglions de la base s'activait proportionnellement aux enjeux non-signés et aux enjeux signés (voir **Figure 35**). De même, la performance, tant dans la tâche d'effort physique que dans la tâche d'effort mental augmentait proportionnellement aux enjeux non-signés et aux enjeux signés (voir **Figure 33**). De plus, le réseau des valeurs tient son nom de par sa corrélation récurrente avec une mesure de l'estimation de la valeur subjective (Bartra et al., 2013). Il paraît ainsi plausible que le réseau des valeurs calcule, à chaque essai, un rapport entre les bénéfices en termes de gains ou de pertes monétaires et les coûts en termes d'effort physique ou mental à implémenter. Une fois ce calcul effectué au moment de l'affichage des enjeux à l'écran, ce réseau pourrait ainsi envoyer cette valeur nette à d'autres structures cérébrales en vue de les informer sur la quantité de ressources à allouer au moment où il sera possible d'effectuer un effort.

La seule nuance à cette proposition est que, bien que nous ayons constaté que le temps, via le numéro d'essai, impactait la performance (voir **Figure 33**), nous n'avons pas constaté de lien direct entre cette mesure et l'activité des structures du réseau des valeurs (voir **Figure 35**). Une explication possible est que le réseau des valeurs ne calcule que la partie de l'équation dévolue à l'anticipation des bénéfices  $B_i$  mais pas celle liée aux coûts de l'action  $C_i$  (voir (Équation 4)).

En résumé, premièrement, nos résultats sont en accord avec plusieurs études précédentes montrant que le striatum corrèle à la fois avec la valeur subjective non-signée, une variable souvent considérée comme reflétant la saillance des enjeux, et aussi avec la valeur subjective signée (Bartra et al., 2013; Cooper and Knutson, 2008; Cooper et al., 2009; Litt et al., 2011). Ce résultat va à l'encontre de l'idée que les individus donnent plus d'importance aux pertes, ce qui devrait au contraire se refléter par une activité accrue du striatum en réponse à des pertes équivalentes. Deuxièmement, l'activité du striatum dans nos tâches, qui impliquaient d'effectuer une performance de nature physique ou mentale, pourrait influencer la vigueur des efforts effectués de sorte à faciliter une meilleure performance en fonction des enjeux.

### II.4.c Fatigue ou baisse motivationnelle

Nous avons constaté une baisse de la performance au cours des essais dans chacune de nos tâches (voir **Figure 33**).

## Études expérimentales

Dans la tâche d'effort physique, une baisse de la performance au cours du temps aurait pu s'expliquer par la manière dont notre tâche fonctionnait. En effet, dans notre tâche d'effort physique, si, au cours d'un essai, les participants effectuaient une force maximale supérieure à la force pour laquelle ils ont été calibrés au début de chaque session, le seuil de force nécessaire pour atteindre le haut de l'échelle était ajusté pour les essais suivants (voir *Spécificités de la tâche d'effort physique*). De ce fait, la tâche pouvait nécessiter d'exercer une force supérieure pour atteindre un même niveau de performance à la fin par rapport au début de l'expérience. Ainsi, pour atteindre un même niveau de performance, ils devaient, le cas échéant, allouer un effort physique plus important pour compenser la modification de l'échelle. Nous avons en effet pu observer que 22 sur les 23 participants inclus dans l'étude avaient serré la poignée de force au moins une fois dans l'une des deux sessions plus fortement que la force maximale calibrée. La force maximale utilisée lors du dernier essai était, en moyenne, égale à  $129 \pm 5$  % (moyenne  $\pm$  erreur type de la moyenne à travers les participants) à la force maximale calibrée avant le début de la tâche. Il est ainsi difficile de savoir, pour la tâche d'effort physique, si la baisse de performance est due au fait que les participants étaient de plus en plus physiquement épuisés au cours de la tâche ou au fait qu'ils ne parvenaient pas à compenser suffisamment pour le fait que la tâche leur demandait d'effectuer un effort d'intensité croissante au cours du temps. Cependant, cela n'explique pas pourquoi le même effet a pu être observé dans la tâche d'effort mental où la performance des participants diminuait aussi au cours des essais.

Alternativement, si on cherche une explication commune à nos deux tâches, on peut interpréter cette réduction de la performance au cours des essais au moins de deux façons. Premièrement, il est possible que le coût lié à l'exécution d'un effort physique ou mental augmente au cours des essais. Le fait de serrer la poignée de force implique notamment d'effectuer un travail musculaire qui nécessite la consommation de ressources physiologiques comme l'Adénosine TriPhosphate (ATP) et l'accumulation de déchets physiologiques qu'il faut éliminer comme le lactate. Dans le cas de l'effort mental, de même plusieurs théories proposent que le fait d'utiliser du contrôle cognitif implique de consommer des ressources physiologiques et/ou de produire des déchets à nettoyer (Kool and Botvinick, 2018; Shenhav et al., 2017; Zénon et al., 2019). Deuxièmement, il est aussi possible que la perception subjective des montants en jeu varie au cours des essais. Le même montant objectif serait ainsi perçu comme étant de moins en moins intéressant au fur et à mesure des essais. À la fin de chaque essai, les participants pouvaient observer la mise à jour de leur cagnotte qui représentait les gains et les pertes accumulés au cours de tous les essais précédents d'une tâche donnée. Or, nous savons que les

## Études expérimentales

individus évaluent les gains et les pertes en fonction d'un point de référence subjectif (Kahneman, 2012). Il se pourrait ainsi que, au fur et à mesure que leurs gains cumulés augmentaient, la perception relative d'un gain ou d'une perte donnée diminue. Relativement au total déjà accumulé au cours de la tâche, le même montant paraîtrait en effet alors relativement moins important à la fin de la tâche, lorsqu'un certain montant d'argent a déjà été assuré, par rapport au début, lorsque la cagnotte est encore vide.

Pour ce qui est de cette deuxième hypothèse, c'est-à-dire qu'il existe une réduction de l'appétence des récompenses du fait d'une modification du point de référence, deux résultats dans nos données viennent la contredire. Premièrement, les participants ne présentaient pas de différence entre les deux sessions d'une même tâche alors que, lors de la deuxième session, ils avaient déjà en leur possession les gains cumulés lors de la première session (voir **Figure 32**). Deuxièmement, on s'attendrait à ce que le striatum, qui reflétait l'importance des enjeux dans nos tâches, soit impacté par une telle dévaluation. Si les enjeux étaient généralement moins importants au fur et à mesure des essais, l'activité du striatum aurait aussi dû baisser au cours des essais. Or nous n'avons pas constaté de corrélation significative entre le striatum et le numéro d'essai (voir **Figure 35**). Nous n'avons pas non plus observé de corrélation significative entre les aires liées au contrôle cognitif et le numéro d'essai. Une baisse d'activité du dlPFC a pourtant déjà été signalée en relation avec la notion de fatigue cognitive (Blain et al., 2016, 2019). En abaissant les seuils de nos cartes à des p.values très tolérantes ( $p < 0.05$  non-corrigée), les seules aires que nous avons pu voir apparaître sont le putamen ventral gauche dont l'activité diminuait au cours des essais. Nous n'avons ainsi pas vraiment réussi à complètement comprendre les facteurs expliquant la baisse de performance au cours du temps, ni à en trouver des corrélats cérébraux, mais la fatigue cognitive reste une possibilité. Une hypothèse alternative serait simplement que les participants sont moins impliqués dans la tâche au niveau global mais on se serait alors aussi attendu à ce que l'activité du striatum s'en trouve altérée ce qui n'était pas le cas.

### II.4.d Effort physique et effort mental : même combat ?

Notre modèle computationnel nous a permis d'estimer la quantité de ressources investies à chaque essai au sein de chacune de nos tâches. Nous n'avons pas précisé la nature de la ressource investie dans ce modèle. Cependant, il est intéressant de constater que la tâche d'effort physique et la tâche d'effort mental partagent des corrélats cérébraux en lien avec la quantité de ressources investies. En particulier, nous avons pu identifier l'activité du cortex préfrontal dorsolatéral (dlPFC), une zone classiquement considérée comme le siège de

## Études expérimentales

l'exécution du contrôle cognitif (van Belle et al., 2014; Blain et al., 2016; Hare et al., 2009; Wager et al., 2005), en lien avec la quantité de ressources investies à chaque essai (voir **Figure 34**). De plus, nous avons aussi pu observer que l'insula antérieure et le cortex préfrontal dorsomédian (dmPFC) étaient aussi associés à la quantité de ressources allouées à chaque essai. Or, le dmPFC a été associé à l'estimation de l'avantage de recruter du contrôle cognitif via l'activité du dlPFC (Shenhav et al., 2013). Ces résultats sont ainsi compatibles avec l'idée que le dmPFC, l'insula antérieure et le dlPFC sont liés à l'implémentation de contrôle cognitif et à la sensation aversive d'effort mental qui lui est associée.

De plus, la tâche de Stroop est classiquement utilisée pour stimuler l'utilisation de contrôle cognitif dans le cas des paires incongruentes où la réponse automatique n'est pas la réponse correcte. L'utilisation de contrôle cognitif dans cette tâche requiert ainsi l'activité du dlPFC et dmPFC afin de répondre correctement dans le cas des paires incongruentes (Glascher et al., 2012; MacDonald et al., 2000; Roberts and Hall, 2008). Le rôle du dmPFC dans la tâche de Stroop numérique est cependant à nuancer par le fait que des études lésionnelles ont montré que seul le dlPFC, mais pas le dmPFC, était essentiel afin de pouvoir effectuer la tâche de Stroop de manière optimale (Glascher et al., 2012). Quoiqu'il en soit, le fait que l'activité du dmPFC et celle du dlPFC soient corrélées avec la quantité de ressources inférées par notre modèle à chaque essai paraît cohérente avec les besoins de la tâche de Stroop numérique. D'un autre côté, le fait que ces mêmes aires soient aussi activées en réponse à la quantité de ressources inférée par notre modèle dans la tâche d'effort physique, comme le montre la conjonction, peut paraître plus surprenant. Une possibilité est que la tâche d'effort physique implique aussi du contrôle cognitif. Une hypothèse alternative est peut-être que le rôle de ces aires, dans le cas de la tâche d'effort physique au moins, ne soit pas liée à l'implémentation de contrôle cognitif, mais à d'autres formes de ressources physiologiques. L'activité de l'insula antérieure et du dmPFC a par exemple aussi été associée au recrutement du système nerveux autonome, ce qui pourrait globalement faciliter l'activité motrice et mentale, notamment en accélérant le pouls cardiaque (Menon and Uddin, 2010). Cependant, cela ne suffirait pas à expliquer l'augmentation de l'activité du dlPFC en réponse aux enjeux plus importants dans cette tâche. En résumé, nous avons pu voir que l'activité des aires liées au contrôle cognitif, le dmPFC et le dlPFC, était corrélée à l'allocation de plus de ressources, inférée par notre modèle, et donc, indirectement, au fait d'effectuer une meilleure performance, tant dans le cas d'une tâche impliquant un effort de nature physique que dans le cas d'une tâche impliquant un effort de