



HAL
open science

Analyse comportementale et électrophysiologique de l'impact de la fatigue cognitive sur les capacités d'adaptation

Mick Salomone

► **To cite this version:**

Mick Salomone. Analyse comportementale et électrophysiologique de l'impact de la fatigue cognitive sur les capacités d'adaptation. Sciences cognitives. Aix Marseille Université, 2021. Français. NNT : . tel-03355369

HAL Id: tel-03355369

<https://hal.science/tel-03355369>

Submitted on 27 Sep 2021

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

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

UNIVERSITÉ D'AIX-MARSEILLE

Sciences de la vie et de la santé

Laboratoire de Neurosciences Cognitives – AMU
Ingénierie Cognitive et Neurosciences Appliquées - ONERA

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur

soutenue le 11 mars 2021

Spécialité : Neurosciences

Mick SALOMONE

Analyse comportementale et électrophysiologique de l'impact de la fatigue cognitive sur les capacités d'adaptation

Béatrice ALESCIO-LAUTIER
Michel AUDIFFREN
Philippe PEIGNEUX
Alexandra FORT
Alexandre ZENON
Bruno BERBERIAN
Boris BURLE
Ludovic FABRE

Aix Marseille Université
Université de Poitiers
Université Libre de Bruxelles
Université Gustave Eiffel
Université de Bordeaux
ONERA
Aix Marseille Université
Ecole de l'Air

Présidente du jury
Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examinateur
Co-directeur
Co-directeur
Encadrant

Résumé

La fatigue cognitive apparaît lorsque nous exerçons un effort mental prolongé. Cet état est défini comme un processus graduel et cumulatif qui est associé à une réticence à l'effort, une efficacité et une vigilance réduite ainsi qu'à des performances mentales altérées. La fatigue cognitive est reconnue par les institutions du domaine aéronautique comme une source d'erreur humaine et est à l'origine de plusieurs accidents et incidents graves. Malgré le grand nombre d'études menées, ses causes et ses effets, notamment sur les capacités d'adaptations, ne sont pas toujours clairement établies. Au cours de cette thèse, nous avons essayé d'apporter des éclaircissements en manipulant la fatigue cognitive au cours de tâche de laboratoire et en évaluant son impact sur le contrôle cognitif à l'aide de mesures de l'activité électrique cérébrale et musculaire. Nos résultats ont contribué à mieux identifier les mécanismes impactés par la fatigue cognitive sur plusieurs aspects du contrôle cognitif, c'est-à-dire le contrôle de l'action et la flexibilité cognitive, ainsi que ses corrélats cérébraux. Nos expériences ont globalement permis d'ajouter des résultats en accord avec les théories motivationnelles de la fatigue cognitive.

Abstract

Cognitive fatigue occurs when we exert prolonged mental effort. This state is defined as a gradual and cumulative process that is associated with reduced effort, efficiency and alertness, and impaired mental performance. Cognitive fatigue is recognized by aeronautical institutions as a source of human error and is the cause of several accidents and serious incidents. Despite the large number of studies conducted, its causes and effects, particularly on adaptive capabilities, have not yet been clearly established. In this thesis, we wanted to contribute to addressing this issue by manipulating cognitive fatigue during laboratory tasks and assessing its impact on cognitive control using measures of cerebral and muscular electrical activity. Our results contributed to improve the understanding of the mechanisms impacted by cognitive fatigue on several aspects of cognitive control, i.e., action control and cognitive flexibility, and its cerebral correlates. Overall, our experiments provided additional results in line with the motivational theories of cognitive fatigue.

Table des matières

Listes des figures	7
Listes des abréviations	10
I. Problématique opérationnelle	11
II. Contexte théorique	18
La fatigue cognitive	19
1. La fatigue	19
2. Les facteurs à l'origine et contribuant à l'apparition de la fatigue cognitive	24
3. Définition adoptée au cours de cette thèse	33
Le contrôle cognitif	35
1. Définition	35
2. Le réseau cérébral du contrôle cognitif	38
3. Les neurotransmetteurs impliqués dans le contrôle cognitif	40
L'effet de la fatigue cognitive sur le contrôle cognitif	45
Les modèles explicatifs de l'apparition de la fatigue cognitive	47
1. La fatigue cognitive issue d'une diminution des ressources	47
2. La fatigue cognitive : un mécanisme motivationnel	50
Synthèse et objectifs	62
Plan du projet	64
III. Contributions expérimentales	65
Expérience 1 - Analyse électromyographique de l'effet de la fatigue cognitive sur le contrôle de l'action	66
1. Résumé	67
2. Introduction	67
3. Méthode	73
4. Résultats	81
5. Discussion	92

6. Limites et perspectives	100
7. Conclusion	100
Expérience 2 - Évaluation de l'effet de la fatigue cognitive sur différents niveaux de contrôle	102
1. Résumé	103
2. Introduction	103
3. Méthode	107
4. Résultats	114
5. Discussion	120
L'électroencéphalographie	123
1. Bases neurophysiologiques de l'électroencéphalographie	123
2. Les oscillations neuronales et la connectivité fonctionnelle	124
3. Localisation de sources	126
Expérience 3 - Évaluation du poids de la fatigue cognitive sur la balance stabilité-flexibilité cognitive à l'aide d'une analyse de la connectivité fonctionnelle	130
1. Résumé	130
2. Introduction	131
3. Méthode	134
4. Résultats	144
5. Discussion	155
6. Conclusion	163
Expérience 4 – Supervision d'un système automatisé et fatigue cognitive : évaluation de l'impact sur la flexibilité à l'aide d'une analyse de connectivité fonctionnelle	165
1. Résumé	165
2. Introduction	165
3. Méthode	168
4. Résultats	176

5. Discussion	182
IV. Discussion générale	188
Discussion des résultats	189
1. La fatigue cognitive, diminution des ressources cognitive ou de la motivation ?	190
2. Transfert spécifique ou général de la fatigue cognitive ?	192
3. Limites	193
Perspectives	196
1. Prise en compte des différences inter-individuelles	196
2. Analyse de la connectivité locale plutôt que globale	196
3. Expérience 5 : généralisation des résultats en milieu écologique	197
4. Déterminer le temps de récupération	200
Conclusion	203
V. Bibliographie	204
VI. Annexes	254
Annexe 1 : questionnaires	255
1. Echelle de somnolence de Karolinska	255
2. Echelle Samn-Perelli	255
3. Echelle visuelle analogique de fatigue cognitive	256
4. Echelle visuelle analogique de somnolence	256
5. Autres questions	256
6. NASA RTLX	257
7. Reduced Morningness–Eveningness Questionnaire (rMEQ)	258
Annexe 2 : nœuds observés - expérience 3	259
Annexe 3 : nœuds observés - expérience 4	263

Listes des figures

Figure 1. Modèle du « fromage suisse » de Reason (1990)	14
Figure 2. Déroulement sommaire du crash du vol 409	17
Figure 3. Représentation des dommages subis par Phineas Gage	38
Figure 4. Les différentes voies dopaminergiques.....	41
Figure 5. Relation en « U inversée » entre l'activité tonique du Locus Cœruleus et la performance.....	44
Figure 6. Modèle de Kurzban et al. (2013)	51
Figure 7. Le modèle du contrôle compensatoire d'Hockey (2013).....	53
Figure 8. Modèle de Müller et Apps (2019).....	54
Figure 9. Les structures impliquées dans l'apparition de la fatigue et leurs différentes connexions selon le modèle de Boksem et Tops (2008)	56
Figure 10. Représentation schématique du modèle intégratif de contrôle de l'effort (André et al., 2019).....	61
Figure 11. La tâche de Simon.....	75
Figure 12. Procédure de l'expérience 1.....	77
Figure 13. Les mesures chronométriques enregistrées lors de la tâche de Simon	79
Figure 14. (A) TR moyen (en ms) et (B) précision (pourcentage de réponses correctes) en fonction de la charge cognitive pendant la tâche.....	84
Figure 15. (A) Temps prémoteur et (B) temps moteur en fonction de la compatibilité de l'essai, de la charge cognitive et du bloc.....	86
Figure 16. (A) Taux d'activation incorrect et (B) taux de correction en fonction de la compatibilité de l'essai, de la charge cognitive et du bloc	87
Figure 17. Les fonctions d'activations conditionnelles incorrectes des essais compatibles et incompatibles en fonction de la charge cognitive et du bloc.....	88
Figure 18. Temps de réponse (en ms) en fonction de la charge cognitive, de la compatibilité de l'essai, et de la compatibilité de l'essai précédent.....	90
Figure 19. Corrélations entre (x) la différence entre le taux de correction obtenu dans le troisième et le premier bloc et (y) une sous-échelle du NASA RTLX mesurant l'effort subjectif lié à la tâche TLDB.....	91
Figure 20. Tâche de discrimination.	110
Figure 21. Procédure employée lors de l'expérience 2	113

Figure 22. Scores reportés par les participants à l'ensemble des échelles, selon le moment de complétion.....	116
Figure 23. (A) Temps de réponses moyen (en ms), (B) précision (pourcentage de réponses correctes) et (C) coefficient de variation selon le niveau de charge cognitive et le temps passé sur la tâche.. ..	118
Figure 24. (A) Précision (pourcentage de réponses correctes), (B) Temps de réponses moyen (en ms) et (C) coefficient de variation selon le niveau de charge cognitive, le type d'essai et le temps passé sur la tâche	120
Figure 25. (A) représentation d'un dipôle radial et tangentiel, et (B) représentation des courants à l'origine du signal EEG.....	124
Figure 26. Tâche de comparaison différée.....	137
Figure 27. Procédure employée lors de l'expérience 3.....	138
Figure 28. Fonctionnement du système Elpos.....	139
Figure 29. Scores reportés par les participants à l'ensemble des échelles, selon le moment de complétion.....	146
Figure 30. (A) Précision (pourcentage de réponses correctes), (B) temps de réponses moyen (en ms), et (C) coefficient de variation selon le niveau de charge cognitive et le temps passé sur la tâche.	147
Figure 31. (A) Précision (pourcentage de réponses correctes), (B) temps de réponse moyen (en ms) et (C) coefficient de variation selon le niveau de charge cognitive, le temps passé sur la tâche et la similarité avec l'instruction (majuscule ou minuscule) de l'essai précédent	148
Figure 32. Connectivité fonctionnelle au cours de la période d'encodage de l'ensemble des électrodes virtuelles pour chaque bande de fréquence, selon la nature de l'essai (répété ou différent), le type d'essai (cible ou distracteur), le niveau de charge et le moment de passation de la tâche de comparaison différée (pré ou post induction).....	150
Figure 33. Réseaux significatifs issues de l'analyse NBS montrant une augmentation de la connectivité avec le temps (post > pré) au cours des essais cibles répétés chez l'ensemble des participants au niveau des bandes de fréquences (A et B) Thêta, (C et D) Alpha, (E) Bêta.....	152
Figure 34. Réseaux significatifs issues de l'analyse NBS montrant une augmentation de la connectivité avec le temps (post > pré) au cours des essais distracteurs répétés chez l'ensemble des participants au niveau des bandes de fréquences (A) Thêta, (B) Alpha et (C) Bêta.....	154
Figure 35. Réseaux significatifs issues de l'analyse NBS montrant une évolution de la connectivité avec le temps (A et B) lors du traitement des distracteurs au cours des essais différents au niveau de la bande thêta.....	155

Figure 36. Déroulement d'un essai de la tâche de flexibilité cognitive.....	169
Figure 37. Déroulement d'un essai de la tâche de vigilance psychomotrice.....	170
Figure 38. Environnement au cours duquel est effectuée la tâche de supervision d'un pilote automatique.....	172
Figure 39. Déroulement de l'expérience 4.....	173
Figure 40. (A) Précision (pourcentage de réponses correctes) et (B) temps de réponses moyen (en ms) selon le niveau de fatigue, la difficulté de l'essai en cours et précédent.....	180
Figure 41. Réseaux significatifs issues de l'analyse NBS. Les nœuds dont le nom est indiqué sont les hubs, c'est-à-dire les nœuds ayant le plus grand nombre de connexions reliées à d'autres nœuds.....	182

Listes des abréviations

ANOVA	Analyse de variance
B/HCC	Basse/Haute charge cognitive
CPF	Cortex préfrontal
CCA	Cortex cingulaire antérieur
CV	Coefficient de variation
EEG	Électroencéphalographie
EMG	Électromyographie
EVA	Echelle visuelle analogique
IRMf	Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle
LCMV	Linearly Constrained Minimum Variance
LCR	Liquide céphalo-rachidien
MDT	Mémoire de travail
PA	Potentiel d'action
PPS	Potentiel post-synaptique
Pre-SMA	Aire motrice pré-supplémentaire
SMA	Aire motrice supplémentaire
TR	Temps de réponse
VD	Variables dépendantes
wPLI	weighted Phase Lag Index

I. Problématique opérationnelle

Les statistiques sont éloquentes : entre 2013 et 2017, 8,8 accidents fatals ont eu lieu en moyenne par an, c'est-à-dire un accident tous les 559 000 vols. En 2018, un passager aurait dû voyager chaque jour pendant 16 581 années avant de faire l'expérience d'un crash fatal (selon l'*International Air Transport Association*). Ces chiffres permettent de classer l'avion largement en tête des moyens de transports les plus sûrs. Ce niveau de sécurité a pu être atteint en partie grâce à l'important développement technique et technologique dont ont bénéficié les systèmes aéronautiques (e.g. avions, centres de contrôle de l'espace aérien).

Si ces différentes évolutions ont permis d'augmenter considérablement la sécurité des vols, elle n'en reste pas moins perfectible. Le nombre d'accidents s'expliquant par un déficit technique des systèmes ayant considérablement diminué, l'erreur humaine a été propulsée sur le devant de la scène. Ainsi, à l'heure actuelle, on estime que dans l'aviation générale, l'humain est responsable de 50% à 80% des accidents tandis que la proportion inverse était observée au début de l'aéronautique, avec des problèmes techniques/mécaniques prédominants (Wiegmann & Shappell, 2017).

Cette statistique peut paraître élevée tant de nombreuses évolutions ont été destinées à assister l'opérateur humain dans son activité (e.g. aide au pilotage, à la décision). Pour n'en citer qu'une : depuis les années 1980, la majorité des avions commerciaux disposent d'un système d'alerte de trafic et d'évitement de collision (en anglais, Traffic alert and Collision Avoidance System). Ce système a été conçu pour prévenir voire conseiller, c'est-à-dire proposer automatiquement une manœuvre d'évitement (sur le plan vertical) lorsqu'un autre appareil entre dans un volume autour de l'appareil qui est jugé trop proche. Le système d'alerte de trafic et d'évitement de collision n'est qu'un exemple mais il illustre bien la place de la technologie et notamment de l'automatisation, dorénavant omniprésente, et le changement de rôle des opérateurs que cela a impliqué. Les pilotes d'avions de ligne par exemple ont délaissé leur rôle d'acteur pour adopter plutôt un rôle de superviseur de l'activité.

Si l'intégration massive de ces technologies est apparue efficace dans des situations prévues, son incapacité à gérer l'imprévu s'est avérée dramatique. Et c'est précisément au cours de ces situations imprévues que sont observées la majorité des erreurs humaines. Loin d'incriminer seulement le facteur humain, cette augmentation du nombre d'erreur humaine amène plutôt à se questionner sur les aspects de l'activité, notamment la manière dont l'humain interagit avec le système, qui poussent l'opérateur aérien au-delà de ces limites cognitives et le conduisent à l'erreur. L'erreur est humaine, il est vrai, mais l'analyse des rapports d'accidents montrent en effet qu'attribuer entièrement la faute de l'opérateur humain est un mauvais raccourci.

Des modèles visant à comprendre les causes de l'erreur humaine semblent en tout cas aller dans ce sens. Parmi les modèles proposés, certains mettent malgré tout l'emphase sur le rôle direct de l'opérateur (Rasmussen, 1982 ; O'Hare et al., 1994 ; Reinhart, 2007), au risque de parfois laisser penser qu'il est l'élément faible du système. Dans ce cas, la faute est souvent attribuée aux limites de l'opérateur. D'autres incriminent le système dans sa globalité (e.g., interface, communication au sein de l'équipage), voire l'organisation dans lequel il évolue, avec parfois un manque de spécificité dans la détermination des causes (Bird, 1974 ; Edwards, 1988). Mais des modèles intégratifs ont aussi été proposés. Reason (1990) par exemple, à travers son modèle du « fromage suisse » met en avant que différents niveaux, parfois latents, peuvent être à l'origine d'une erreur (*Figure 1*). Ces différents niveaux traitent autant des aspects organisationnels, techniques, qu'individuels et obligent à évaluer l'ensemble des facteurs bien qu'un lien de causalité avec l'accident ne soit pas forcément direct (Reason, 1990). Le crash du vol Rio-Paris en 2009 peut être cité comme un exemple de l'origine multidimensionnelle d'une erreur. Lors de ce vol, les pilotes ont été confrontés à une déconnexion inattendue du pilotage automatique nécessitant la reprise manuelle de l'appareil. Le dysfonctionnement des sondes Pitot, permettant de déterminer la vitesse de l'avion, en était à l'origine. L'incongruence des informations sur lesquelles s'appuyer pour prendre une décision et surtout la méconnaissance des actions du système due à son opacité ne leur a pas permis de comprendre le problème et d'appliquer la procédure nécessaire (Bureau d'Enquêtes et d'Analyses pour la sécurité de l'aviation civile, 2012). Alors qu'il aurait été dans un premier temps facile d'attribuer l'erreur à un déficit d'identification ou de décision, et donc à un déficit d'adaptation de la part de l'équipage, le manque de lisibilité des actions du système a semble-t-il également participé aux comportements inadaptés des opérateurs.

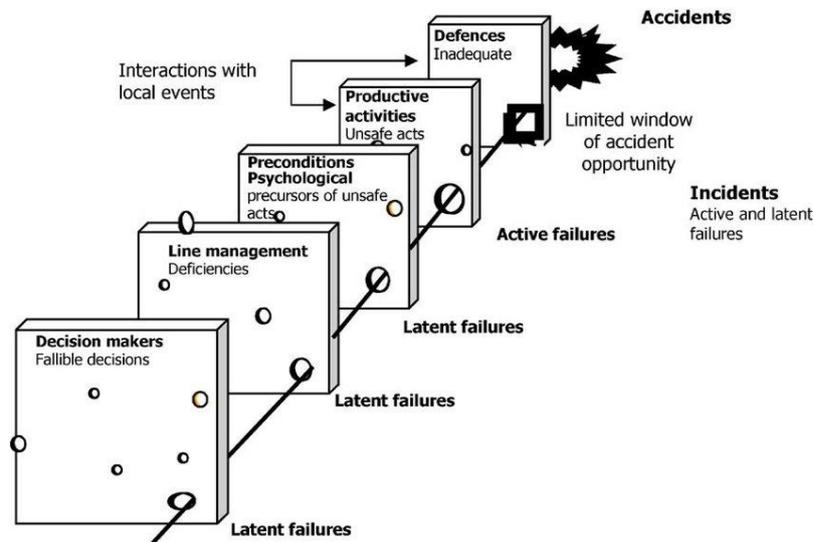


Figure 1. Modèle du « fromage suisse » de Reason (1990)

Parfois, les erreurs générées par l'incompatibilité entre le fonctionnement humain et celui du système pourraient laisser penser que l'éviction de l'opérateur humain pour un système entièrement automatisé serait bénéfique. D'autant plus que le développement de l'aéronautique actuel, qu'il soit civil ou militaire, se dirige vers des systèmes toujours plus automatisés afin de faire face à certaines évolutions telles que l'augmentation de la densité du trafic aérien. Toutefois, ce serait oublier les nombreuses situations démontrant au contraire l'importance des capacités d'adaptations humaines dans les situations imprévues.

Par exemple, en 2010, le moteur d'un Airbus A380 explosa peu après le décollage, lors de la phase de montée de l'appareil. L'explosion endommagea de nombreux systèmes critiques (e.g. approvisionnement en kérosène, les dispositifs hypersustentateurs) et deux réacteurs basculèrent en mode dégradé. Un nombre très important d'alertes (54) était affiché sur l'ordinateur de bord. Bien que la situation fût critique, l'équipage réussit malgré tout à analyser les différentes alertes et à prendre les bonnes décisions afin de déterminer comment atterrir. Aucun blessé n'a été enregistré suite à cet incident.

En 2014 cette fois-ci, en conséquence du gel des sondes d'incidences AOA (*angle of attack*), les pilotes d'un Airbus A321 reliant Bilbao à Munich ont vu l'appareil piqué de plus 1000 m/min en quelques secondes. Le comportement de l'appareil avait été ajusté automatiquement en conséquence de l'angle d'attaque trop important que renvoyaient les sondes. Le dysfonctionnement de ces sondes active une protection qui agit sur les lois de commandes de vol

qui modifient à leur tour le taux de tangage pour que l'appareil effectue un piqué. Lorsque cet incident a eu lieu, le système ne permettait pas que le pilote arrête de lui-même cette manœuvre, en appliquant par exemple un mouvement du manche vers l'arrière. Les pilotes ont en effet dans un premier temps tenté d'agir sur le pilote automatique puis de le désactiver afin de reprendre le contrôle de l'appareil. Après avoir finalement réussi à remonter l'appareil, les pilotes ont tenté des procédures pour rétablir la situation en fonction des informations renvoyées par leurs instruments qu'ils jugeaient justes. Finalement, en désactivant le système renvoyant des informations sur la vitesse et l'altitude de l'appareil (*Air Data Inertial Reference Unit*), les pilotes ont réussi à reprendre le contrôle et à poser l'appareil à destination.

Ces exemples proviennent du domaine civil, mais l'importance des capacités d'adaptations et de reprise en main de l'opérateur humain se vérifie encore davantage dans le domaine militaire. Dans ce cas, la capacité des opérateurs à s'adapter est une condition sine qua non pour le maintien de la sécurité ou la finalisation de la mission. Étant donné le rôle central de l'opérateur humain dans l'adaptation à l'imprévu, il est crucial d'appréhender les facteurs qui altéreraient cette capacité. Parmi eux, de nombreux exemples d'accidents ont mis en exergue le rôle causal de l'état cognitif de l'opérateur (e.g. stress, manque de sommeil, fatigue cognitive). C'est en particulier le cas de la fatigue, et notamment la fatigue cognitive, reconnue par les institutions du domaine aéronautique comme une source possible d'erreur humaine. Le conseil national de la sécurité des transports des États-Unis (anglais : *National Transportation Safety Board*) l'a d'ailleurs classé parmi les 7 « most wanted » et identifié à l'origine de plusieurs accidents et incidents graves (NASA, 1999).

La fatigue est un état cognitif qui affecte essentiellement l'activité mentale, et qui est particulièrement susceptible d'apparaître chez les opérateurs. De nombreux facteurs peuvent générer son apparition tels que le manque de sommeil ou encore les horaires de travail, qui peuvent perturber les rythmes biologiques. L'activité d'un opérateur aérien en elle-même est aussi source de fatigue étant donné sa complexité. Elle nécessite par exemple de maintenir sa concentration pendant de longue durée afin de surveiller des informations ou d'effectuer plusieurs tâches simultanément. Ces différentes tâches sollicitent un effort cognitif soutenu qui peut ainsi générer de la fatigue cognitive. Puis cela est vrai en situation nominale mais encore davantage lors de situations dégradées (e.g. réagir face à une panne).

La fatigue cognitive est reconnue comme cause directe mais aussi comme symptôme de nombreux autres états. Elle peut par exemple être ressentie à la suite d'hypoxie, de déshydratation

ou suite à l'exposition d'un froid prolongé (Reinhart, 2007). Bien que ces états soient moins susceptibles d'être ressentis par des opérateurs du domaine civil, ils le sont davantage dans le domaine militaire. Cela met en avant en tout cas la prévalence élevée de la fatigue chez les opérateurs aériens. De nombreux exemples attestent en tout cas de son effet négatif sur les capacités d'adaptations.

En 2010, le vol 409 de la compagnie « Ethiopian Airlines », qui était au départ de l'aéroport de Beyrouth au Liban en direction de Bole en Ethiopie, s'est abîmé en mer à la suite d'une manœuvre simple de changement de cap visant à contourner la perturbation météorologique qui était proche. Les pilotes avaient rentré de mauvais paramètres avant le décollage, ce qui a généré des comportements inattendus de l'appareil. Les pilotes perdirent le contrôle de l'appareil après seulement 5 minutes en vol, faisant 90 victimes (**Figure 2**). L'analyse détaillée de l'accident permet d'observer que le crash résultait bien d'une altération de l'état cognitif de l'opérateur prenant la forme de la fatigue cognitive. Avant le vol tout d'abord, les pilotes, peu expérimentés sur cet appareil, ayant enchaîné les heures de vol avant cet ultime décollage. Bien que le nombre d'heures de vol restaient dans la limite légale, l'enquête a déterminé qu'étant donné l'effort mental que nécessite l'activité de pilotage sur un nouvel appareil, l'équipage devait dès le départ ressentir une certaine fatigue. Durant le vol, cette fatigue s'est ensuite accentuée dès lors que l'équipage s'est éloigné de la situation nominale de pilotage altérant ainsi les capacités d'adaptations des pilotes. Soumis à cet état, les pilotes ont été plus facilement submergés par la quantité d'information à traiter (e.g. communications avec la tour de contrôle, alarmes) et le nombre d'actions à entreprendre. Le pilotage de l'avion demandant déjà un effort mental conséquent dans des conditions de vol dégradées (i.e. vol de nuit et mauvaises conditions météorologiques), celui-ci a augmenté lorsque se sont ajoutés des comportements de correction (i.e. réglages des paramètres d'altitude, de vitesse...). On s'aperçoit aussi qu'ils n'ont pas eu la capacité de traiter certaines informations pourtant pertinentes pour évaluer la situation. Concentrés sur le pilotage, ils prirent davantage de temps à changer certains paramètres et ne prirent pas toujours les décisions adéquates, en conformité avec la procédure pourtant connue, faisant donc preuve d'une rigidité dans leur comportement et d'une difficulté à récupérer des informations en mémoire. Prises dans leur ensemble, ces conséquences montrent que la fatigue cognitive a empêché l'équipage d'adopter les bons comportements ou a retardé leur mise en place avec à l'issue le crash de l'appareil (Rapport d'enquête sur le crash du vol 409 de la compagnie Ethiopian airline, 2012).

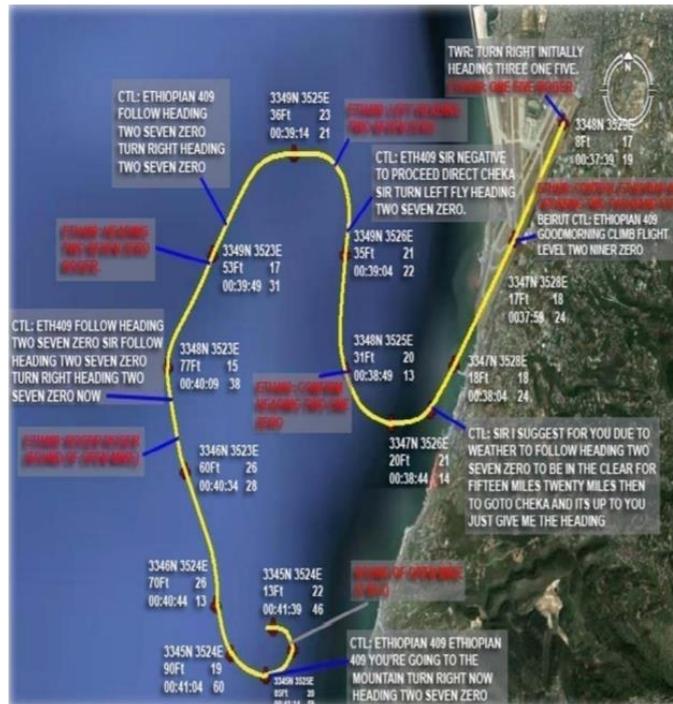


Figure 2. Déroulement sommaire du crash du vol 409. Les communications entre l'appareil et le tour de contrôle montrent bien que les pilotes n'ont pas suivi des actions adaptées à la situation.

Cet exemple illustre bien à quel point la fatigue cognitive peut altérer les processus cognitifs impliqués dans les capacités d'adaptation des opérateurs. Toutefois, nous n'avons pas encore de connaissances précises des processus altérés ou au contraire préservés par la fatigue ni ses corrélats cérébraux. L'objectif de cette thèse est donc d'approfondir ces connaissances afin d'ouvrir la voie à d'éventuelles mesures de compensation mais aussi de développer des systèmes en adéquation avec le fonctionnement cognitif de l'opérateur soumis à cet état de fatigue. Pour répondre à cet objectif, nous avons utilisé l'électroencéphalographie et l'électromyographie, deux outils permettant de distinguer les processus cognitifs que nous sollicitons lors d'une activité cognitive.

Ce manuscrit se décompose en trois parties. La première partie de manuscrit permettra de poser le contexte théorique en définissant plus précisément les concepts de fatigue cognitive, d'effort et de contrôle cognitif, qui sont au centre de ce travail de thèse. Les facteurs générant l'apparition de la fatigue ou encore les rôles qui lui sont attribués seront explicités. Le fonctionnement du contrôle cognitif sera lui aussi décrit. La seconde partie permettra de détailler les différentes contributions expérimentales réalisées au cours de cette thèse. Enfin, la dernière partie permettra de discuter les différents résultats obtenus.

II. Contexte théorique

La fatigue cognitive

1. La fatigue

La fatigue cognitive (ou fatigue mentale), qui est l'objet de cette thèse, est considérée comme l'une des facettes d'un concept plus large qu'est celui de fatigue. Avant donc de définir la fatigue cognitive, il convient de présenter ce à quoi réfère le concept plus large de fatigue dans la littérature scientifique.

Depuis les premières études qui s'y sont consacrées au cours du 19^e siècle (e.g. Scripture, 1896), elle n'a jamais bénéficié d'une définition consensuelle. Déjà, dans le langage courant, le terme fatigue est utilisé de manière indifférenciée pour évoquer autant une fatigue musculaire que l'envie de dormir. Ce flou sur ce à quoi la fatigue réfère est toujours présent au sein même de la littérature scientifique. Hancock et al. (2012) écriront d'ailleurs :

« Tout le monde sait ce qu'est la fatigue. C'est la prise de possession de l'esprit par un sentiment de lassitude. C'est une réduction de la capacité et du désir de réagir. Elle se caractérise par la lassitude et une aversion à la poursuite d'une activité orientée vers un but. Elle s'accompagne d'un fort désir de repos en cessant l'activité en cours ».

Cette définition, qui est en fait un détournement de la définition de l'attention proposée par James en 1890 (James, 1890), montre bien le paradoxe associé à ce concept. Définir la fatigue en piochant dans nos expériences personnelles et en faisant appel à notre sens commun est en effet facile. Mais cette méthode aboutirait à une définition qui resterait à un stade descriptif et ne serait donc pas très informative sur ce qu'est réellement la fatigue. La simplicité de ce concept n'est en effet que d'apparence puisque comme d'autres concepts tels que le stress ou l'attention, la fatigue cache en réalité une grande complexité qui la rend difficile à définir et donc à étudier. De nombreuses définitions ont donc été employées et elles divergent sur de nombreux aspects tels que son origine, son rôle ou encore le changement attendu permettant de classer quelqu'un comme étant fatigué (Hockey, 2013 ; Philipps, 2015).

Pourquoi de telles divergences ? La raison principale est la nature multifactorielle de la fatigue. C'est en effet un concept soumis à l'influence de nombreux facteurs, tant internes (e.g., rythmes circadiens, engagement, émotions, capacités cognitives), qu'externes (e.g. type, durée et complexité de la tâche, processus sollicités, moment de passation), qui rendent sa manipulation

difficilement contrôlable et amènent une certaine hétérogénéité dans les résultats observés. Afin de réduire sa complexité et faciliter la compréhension ainsi que la manipulation de ce concept mal défini, une approche fragmentée de son étude a été adoptée dans la littérature, avec l'idée de chercher à isoler ou mettre en avant certains aspects. L'un de ces aspects est la nature même de la fatigue. Classiquement, la nature de la fatigue est différente selon le contexte (e.g. la nature de l'activité) dans lequel elle apparaît. Ainsi, il a été proposé de distinguer la fatigue cognitive, qui est la cible de cette thèse, de la fatigue physique et de la fatigue issue d'un manque de sommeil dont la principale manifestation est la somnolence. Avant de donner davantage de détails sur la fatigue cognitive, nous allons donc la définir et énumérer ce qui la différencie des autres types de fatigue.

1.1. Différents types de fatigue

Comme la fatigue, la fatigue cognitive ne dispose pas d'une définition consensuelle. Une définition souvent relayée est qu'elle est considérée comme un processus graduel et cumulatif qui serait associé à une réticence à l'effort, une efficacité et une vigilance réduite et à des performances mentales altérées (Grandjean, 1979). Cette fatigue est généralement issue de l'accomplissement prolongé d'une activité mentale qui demande un effort mental soutenu. Un sentiment d'épuisement, de manque d'énergie ou une diminution de la motivation peut être ressentie (Boksem & Tops, 2008 ; Gergelyfi et al., 2015). La fatigue physique apparaît à la suite d'une activité physique intense et prolongée. Ici, c'est donc la répétition de contractions musculaires qui est la cause principale (Lal & Craig, 2001). Comme la fatigue cognitive, elle va limiter la possibilité de continuer l'activité. Elle va notamment diminuer le niveau de force que le muscle peut développer et la possibilité de le solliciter davantage. Les causes de la fatigue physique sont diverses mais son origine est généralement liée à une réduction de l'énergie nécessaire au fonctionnement musculaire (e.g. glucose), un défaut d'oxygénation ou encore à l'accumulation d'ions H⁺ et d'ions phosphates inorganiques (Pi). Cette distinction (cognitive ou physique) fait écho à la dichotomie entre fatigue centrale et périphérique proposée par Chaudhuri et Behan (2000), dont l'effet est observé sur le système nerveux central et périphérique, respectivement (Chaudhuri et Behan, 2000). Enfin, la fatigue cognitive se distingue aussi de la somnolence. La somnolence peut être définie comme reflétant le besoin physiologique de dormir. Son apparition est davantage liée au manque de sommeil et serait dépendante des fluctuations du niveau de vigilance et du cycle veille/sommeil (Balkin & Wesensten, 2011).

Une remarque importante est que la différenciation de la fatigue en différentes natures variant selon l'origine de l'apparition n'est pas une définition totalement partagée. La volonté a été

parfois de les rassembler puisque bien souvent les définitions axant sur une fatigue spécifique peuvent avoir un pouvoir explicatif limité dans certains contextes. Une autre vision, cette fois-ci unitaire, est donc partagée par un certain nombre de chercheurs (voir par exemple Phillips, 2015). Cette approche suppose d'abandonner la division de la fatigue en multiple dimensions, notamment afin d'améliorer la cohérence entre les résultats des différentes études (Enoka & Duchateau, 2016 ; Pattyn et al., 2018). Cette vision unitaire fait aussi sens puisque des parallèles existent entre les différentes fatigues, en plus de s'influencer entre elles.

Evans et collaborateurs (2016) par exemple mettent en avant les similarités entre la fatigue physique et cognitive, notamment l'implication de facteurs motivationnels et physiologiques dans leur apparition (Evans et al., 2016). De même, Boksem et Tops (2008) proposent que des mécanismes cognitifs similaires soient à l'origine de ces deux fatigues. Selon eux, une raison liée à notre évolution pourrait même être avancée. Au cours de son évolution, l'homme a d'abord été confronté à une fatigue essentiellement physique. Notre mode de vie ayant évolué, l'activité physique a progressivement été remplacée par des activités plus cognitives. Afin de s'adapter à cette évolution, les structures cérébrales impliquées dans la fatigue physique le seraient aussi dans la fatigue cognitive (voir aussi Holroyd, 2016 ; Müller et Apps, 2019). Une vision partagée par Hancock et collaborateurs (2012) qui avancent que, comme la fatigue physique apparaît après une privation d'énergie au niveau musculaire, la fatigue cognitive résulterait d'un déséquilibre énergétique cérébral. Une ressource énergétique, telle que le glucose, pourrait selon eux être commune à ces deux fatigues (Hancock et al., 2012). Cependant, comme le font remarquer André et collaborateurs, il existe pour l'instant une distinction importante entre la fatigue physique et mentale. Pour la première, nous savons qu'une limite est présente dans le sens où nous avons déjà observé qu'à un certain point, le muscle n'est plus capable de fonctionner. Alors que pour la seconde, cette limite n'est toujours pas connue (André et al., 2019).

La distinction entre la fatigue cognitive et la somnolence est plus complexe qu'avec la fatigue physique. Ces deux termes, somnolence et fatigue cognitive, sont souvent utilisés de manière indifférenciée, notamment dans les domaines de l'aéronautique ou de l'automobile où elle a été très étudiée (voir Borghini et al., 2014 ; Hu et Lodewijks, 2020, pour une revue). Il y a une raison principale à cela. Comme la fatigue cognitive, la somnolence peut aussi apparaître au cours de l'activité, et ainsi correspondre à une manifestation associée à la fatigue cognitive. Pourtant, il s'agit bien de deux concepts différents pouvant être évalués séparément (Bailes et al., 2006 et Shen et al., 2006, pour une différenciation de ces concepts). Les études actuelles ou encore

L'analyse de l'activité des opérateurs montrent que la somnolence apparaît plutôt lorsque les demandes cognitives associées à la tâche sont faibles ou qu'elle est ennuyante et requiert un faible niveau d'engagement (Connor et al., 2011 ; Shigihara et al., 2013b ; Borrigan et al., 2016). Comme souligné précédemment, le symptôme principal caractérisant la présence de la somnolence est l'envie de dormir. Puis, pour diminuer la somnolence, le sommeil ou le réengagement est nécessaire alors qu'une pause peut suffire à réduire la fatigue cognitive, marquant là une autre différence entre ces concepts (Hockey, 2013).

Enfin, l'induction d'une fatigue spécifique peut aussi induire des effets habituellement provoqués par une fatigue d'une autre nature. En effet, bien que l'activité soit de nature à induire un type de fatigue spécifique, il est souvent observé que plusieurs fatigues peuvent être générées. Par exemple, effectuer une activité cognitive pendant une durée importante peut ensuite altérer la performance physique (Marcora et al., 2009). De même, une variation de la charge cognitive peut induire différemment de la fatigue cognitive et de la somnolence. Shigihara et collaborateurs (2013) ont par exemple opposé deux tâches dont les demandes cognitives étaient faibles ou fortes (tâche 0 back vs. 2 back). Ils observèrent des fluctuations de l'activité alpha et bêta mais pas au sein des mêmes régions cérébrales ainsi qu'un report subjectif différent. Lorsque la tâche était plus complexe (2 back), une augmentation de la fatigue cognitive était surtout reportée alors qu'une augmentation de la somnolence était davantage ressentie après une tâche demandant un très faible effort mental (0 back ; Shigihara et al., 2013a et b).

1.2. Les différentes manifestations de la fatigue cognitive

La fatigue n'a pas été fragmentée seulement selon sa nature (cognitive, physique ou somnolence) mais aussi selon la manière dont elle se manifeste, avec en arrière-plan le débat sur la mesure permettant de catégoriser une personne comme étant fatiguée. La distinction est généralement faite entre les réponses subjectives et objectives. Ces dernières sont aussi divisées entre les réponses comportementales et physiologiques (Bartley & Chute, 1947). Les manifestations subjectives et objectives sont perçues comme étant relativement indépendantes puisqu'une relation entre ces mesures est rarement observée (Kluger et al., 2013).

La fatigue cognitive est tout d'abord une expérience subjective. La fatigue subjective correspond au ressenti, à l'expérience consciente d'une sensation ou d'un sentiment qui peut prendre plusieurs formes. Une augmentation de l'effort ou, au contraire, une diminution est rapportée lors de l'accomplissement d'une activité. Une personne fatiguée signale aussi avoir moins de motivation ainsi qu'un sentiment d'épuisement ou de manque d'énergie (Boksem &

Tops, 2008 ; Gergelyfi et al., 2015). Cette manifestation est évaluée à l'aide de questionnaires ou d'échelles qui peuvent évaluer l'intensité ressentie. La fatigue comportementale correspond à la baisse de performance évaluée au cours de l'activité (e.g. nombre d'erreurs, temps de réaction) ou encore à d'autres comportements observables qui reflètent sa présence (e.g., choix d'une action nécessitant peu d'efforts ; Dora et al., in press). Enfin, la fatigue physiologique peut par exemple correspondre à des modifications de l'activité cérébrale, cardiaque ou oculaire.

L'accent est parfois mis sur l'une de ces manifestations pour définir la fatigue cognitive mais aucun consensus n'existe pour définir quelle est la réponse permettant de catégoriser une personne comme étant fatigué ou non (Hockey, 2013). L'approche acceptée est plutôt de toutes les intégrer puisque chacune renvoie une information spécifique (e.g. Phillips, 2015).

La fatigue est parfois définie avant tout comme une expérience subjective. Pour certains auteurs, l'expérience subjective de la fatigue serait donc suffisante pour conclure à sa présence. Par exemple, Aronson et collaborateurs (1999) définissent la fatigue comme « la conscience d'une capacité réduite pour l'activité physique et/ou mentale [...] » (Aronson et al., 1999). Ce point de vue est en fait appliqué pour d'autres états (e.g. douleur). Cela fait sens puisque l'expérience subjective apparaît parfois précocement, avant une baisse de performance, et reflèterait pour certains la mise en place d'un effort cognitif pour compenser la diminution de performance, qui apparaîtrait donc après (Hockey, 2013). De nombreuses études montrent qu'un déficit de performance n'est pas toujours observé, non pas parce que la fatigue est absente, puisqu'elle est rapportée par les participants, mais au contraire parce que les participants compensent pour maintenir le niveau de performance. Cela peut être observé lorsqu'ils sont motivés par une récompense par exemple (Boksem et al., 2006). Cependant, ce point de vue a ses limites puisque l'inverse est tout aussi observé. Plusieurs études rapportent en effet que les critères objectifs attestent de la présence d'une fatigue sans modulation de l'expérience subjective et qu'elle constituerait donc plutôt un signal d'alarme visant à informer d'arrêter les comportements coûteux en effort ou au moins de les réorienter vers une autre activité. Un point de vue partagé pour la fatigue physique (Tucker & Noakes, 2009 ; Hockey, 2013). Puis la définition de la fatigue est personnelle, dans le sens où un individu peut indiquer en ressentir peu mais ne pas arriver pour autant à accomplir l'activité dans les standards de performance. Le fait que nous ne soyons pas forcément capables d'évaluer justement notre état peut être réellement problématique lorsque la sécurité est primordiale. De plus, dans certains contextes, le report peut être biaisé. Un pilote, s'il indique être fatigué, peut être jugé inapte à voler. Il peut donc ressentir une certaine pression à

indiquer son réel niveau de fatigue. Les comportements évaluablement ont l'avantage d'être nombreux et il peut être en effet logique de penser qu'une personne est fatiguée lorsqu'elle ne peut plus continuer son activité de manière optimale, c'est-à-dire avec un niveau de performance insuffisant. Toutefois, la fatigue cognitive peut aussi faire référence à un état ou un fonctionnement physiologique particulier. L'évaluation des réponses physiologiques a de nombreux avantages en comparaison des manifestations précédentes. Tout d'abord, les outils disponibles, et donc les mesures possibles, sont nombreux, ce qui permet d'obtenir une évaluation plus robuste. De plus, ces outils permettent d'avoir une mesure implicite et moins invasive que les mesures subjectives.

1.3. La temporalité de la fatigue – distinction entre fatigue trait et état

Pour terminer, la fragmentation de la fatigue ne s'arrête pas aux aspects que nous avons déjà évoqués. La fatigue est divisée selon si elle est chronique ou aiguë, c'est-à-dire selon sa temporalité. La fatigue chronique est généralement associée à la présence d'une pathologie et implique donc qu'elle soit présente pendant plusieurs jours. C'est par exemple le cas des personnes souffrant de la maladie d'Alzheimer, du syndrome de fatigue chronique ou encore de la sclérose en plaque, qui rapportent ressentir une fatigue au quotidien (DeLuca, 2005). La fatigue aiguë peut être présente pendant plusieurs heures mais opère le plus souvent sur des échelles de temps relativement courtes. Elle est donc souvent consécutive à une activité et temporaire. Contrairement à la fatigue chronique qui peut être évaluée sur une période non liée à une activité, la fatigue aiguë s'évalue au cours d'une tâche (Enoka & Duchateau, 2016).

2. Les facteurs à l'origine et contribuant à l'apparition de la fatigue cognitive

Les facteurs à l'origine de la fatigue cognitive sont directement liés à l'activité effectuée, comme sa durée ou sa complexité. D'autres facteurs contribuent aussi indirectement en facilitant son apparition. Dans cette section, nous allons effectuer une revue non exhaustive de ces différents facteurs. Mais avant cela, il convient de définir un concept clé dans l'apparition de la fatigue cognitive, l'effort cognitif.

2.1. L'effort cognitif

L'effort cognitif (ou mental) est une notion centrale dès lors qu'il s'agit de définir la fatigue cognitive. Ces deux concepts sont en effet liés puisqu'il est nécessaire d'effectuer un effort pour engendrer une fatigue cognitive. Nous avons d'ailleurs déjà fait référence à ce concept en évoquant une première définition de la fatigue cognitive qui engendrerait une « [...] réticence à l'effort [...] » (Grandjean, 1979) et serait « issue de l'accomplissement prolongée d'une activité mentale qui demande un effort cognitif soutenu ». Le type d'activité qui sollicite un effort cognitif est très large. Cela peut par exemple correspondre au fait de devoir soutenir son attention pendant une longue durée afin de surveiller son environnement ou adapter son comportement aux nombreuses sollicitations de l'environnement. Comme la fatigue cognitive, une définition de l'effort peut venir aisément à l'esprit, mais il est pourtant assez difficile de trouver des définitions claires et consensuelles dans la littérature. Au cours de ce manuscrit, nous allons référer à l'effort cognitif comme l'ensemble des processus qui déterminent le niveau de performance qui sera effectivement atteint par rapport à ce qu'il est possible d'atteindre (Shenhav et al., 2017). L'exercice d'un effort cognitif peut-être vécu comme étant aversif mais il peut aussi être valorisé (voir Inzlicht et al., 2018). Subjectivement, il correspond à l'intensité de l'activité mentale au service de l'atteinte d'un objectif (Eisenberger, 1992). L'effort se différencie donc de la difficulté qui réfère plutôt aux caractéristiques de l'activité, sans tenir compte des capacités. Aussi, l'effort cognitif est coûteux et n'est donc pas exercé de manière illimitée. Étant donné qu'il détermine le niveau de performance, lorsqu'il n'est plus engagé, celui-ci diminue. Comme nous le verrons lorsque nous présenterons les modèles explicatifs de la fatigue cognitive, il n'y a actuellement pas de consensus sur la nature des coûts et les causes de son désengagement. Ces coûts peuvent être catégorisés selon s'ils sont intrinsèques ou d'opportunités (Shenhav et al., 2017, pour une revue). Les coûts intrinsèques peuvent se diviser à nouveau en deux catégories : les coûts métaboliques et les coûts issus des contraintes structurelles ou de représentations, qui limitent nos capacités de traitement de l'information.

2.2. Les facteurs à l'origine de la fatigue cognitive

2.2.1. Le temps passé sur la tâche

Le temps passé sur la tâche est l'un des facteurs qui contribue le plus à l'apparition de la fatigue cognitive. Il est d'ailleurs assez intuitif de penser qu'effectuer une tâche pendant une durée suffisamment longue nécessite un effort cognitif soutenu qui peut induire à terme une fatigue. C'est d'ailleurs depuis les prémises des études sur la fatigue cognitive que ce facteur est manipulé pour l'induire. Dès le début du 19^e siècle, cette méthode a été utilisée afin de déterminer l'évolution de la fatigue au cours du temps durant le travail, i.e. « the work curve » (la courbe du travail ; Kraepelin, 1902 ; Bills, 1937). Le postulat en manipulant ce facteur est que, quel que soit le(s) mécanisme(s) à l'origine de la fatigue cognitive, elle s'accumule et augmente avec le temps (Grandjean, 1979). Les durées des tâches utilisées pour l'induire sont très variées, pouvant aller de quelques minutes à plusieurs heures. Borragàn et al. (2016) ont par exemple évalué l'évolution de la performance au cours d'une tâche durant un peu plus de vingt minutes (Borragàn et al., 2016) alors que pour certains la durée utilisée était de six heures (Blain et al., 2016).

L'évaluation des effets de la fatigue au cours d'une même tâche a parfois été critiquée étant donné la présence de facteurs confondus. L'ennui ou plus globalement la diminution de l'engagement, notamment lorsque la tâche est répétitive, est susceptible d'influencer la performance ou même l'expérience de la fatigue (Charbonnier et al., 2017 ; Raffaelli et al., 2017). L'implication des rythmes circadiens (Aeschbach et al., 1997) ou ultradiens (Lavie, 1989, Maffei & Angrilli, 2018), suivant la longueur de la tâche, a aussi été avancée. En outre, un effet d'entraînement peut parfois masquer la présence de la fatigue cognitive. De même qu'un engagement accru au début ou à la fin de la tâche peut être observé, notamment lorsque sa durée est connue (Mockël et al., 2015).

Afin de limiter l'influence de ces facteurs confondus, une méthode d'induction indirecte est parfois préférée (Posner & Boies, 1971). Contrairement à une évaluation au cours de la même tâche (méthode directe), la méthode indirecte consiste à induire la fatigue cognitive avec une tâche et à évaluer ses effets au sein d'une autre. De fait, les tâches utilisées sont généralement plus courtes, limitant le désengagement des participants ou l'influence d'autres facteurs tels que les rythmes biologiques.

Cette méthode indirecte soulève en revanche d'autres problématiques, notamment celle du transfert de la fatigue. En effet, les deux tâches utilisées ne sollicitent parfois par les mêmes processus cognitifs. La question qui peut être posée est donc dans quelle mesure l'effet de la

fatigue cognitive induite par une tâche se généralise à une autre. Par exemple, Persson et collaborateurs (2007, 2013) ont fait varier la proximité des deux tâches en termes de processus sollicités. Ils démontrèrent que pour que la fatigue cognitive soit aussi observée sur une tâche suivante, celle-ci devait solliciter un processus cognitif commun. Plus précisément, l'utilisation de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) leur a permis de montrer que les structures cérébrales sollicitées devaient aussi être communes (Persson et al., 2013). Toutefois, la réponse n'est pas encore tranchée. Puis, contrairement à la méthode directe, qui conserve la même tâche tout du long, l'utilisation de plusieurs tâches peut engendrer des effets de récupération ou encore d'évolution de l'engagement lors du changement de tâche (Hockey, 2011).

2.2.2. La complexité de la tâche

En plus de la durée de l'activité, la fatigue cognitive induite va être différente selon la complexité de la tâche. Intuitivement, nous pourrions penser que plus la tâche incorpore des sollicitations, plus la fatigue cognitive sera induite rapidement. Or, la littérature montre que cela n'est qu'en partie vrai.

C'est vrai puisque la littérature regorge d'exemples d'études au cours desquelles l'augmentation de la fatigue cognitive se faisait conjointement avec une complexité élevée. Afin d'obtenir deux groupes effectuant une tâche dont le degré de complexité était opposé, Klaassen et collaborateurs (2014) firent passer à un groupe de nombreuses tâches nécessitant un effort cognitif important (e.g. calcul mental ou encore tâche de mémoire de travail - MDT) alors que le 2nd groupe (contrôle) visionnait un documentaire ou lisait un magazine. Ils observèrent que le nombre d'erreurs au cours d'une tâche de mémoire (tâche de Sternberg) était plus faible pour le groupe contrôle et qu'une fatigue cognitive plus faible était aussi rapportée. Des modifications différentes de l'activité cérébrale étaient aussi présentes. Le groupe « fatigue » présentait une augmentation de l'activation du cortex préfrontal (CPF) dorsomédian, qui inclut le cortex cingulaire antérieur dorsal (CCA), dont l'augmentation de l'activité peut refléter une augmentation de l'effort cognitif (Shenhav et al., 2013 ; Klaassen et al., 2014). Avec des conditions plus proches, Wylie et collaborateurs (2017) ont retrouvé un résultat similaire. En manipulant le nombre de lettres à mémoriser (les deux dernières ou aucune) lors d'une tâche sollicitant la MDT (tâche 0 ou 2-back), ils ont observé une augmentation du temps de réaction au cours la tâche la plus difficile (i.e. tâche 2-back), ainsi qu'une activation plus importante du CCA (Wylie et al., 2017). Notons qu'au cours

de cette étude, la complexité, et donc la charge cognitive associée à la tâche, est manipulée en augmentant la quantité d'informations à retenir. Un autre modèle, celui du partage temporel des ressources, propose que la charge cognitive soit fonction du temps disponible pour traiter les informations et non pas de la quantité d'informations à traiter (voir **encadré 1** pour plus de détails). Cette conception de la charge cognitive, comme nous le verrons dans la partie expérimentale, permet de manipuler différemment la fatigue cognitive et présente certains avantages comme la prise en compte de certaines différences individuelles (Borrigan et al., 2017).

Les recherches portant sur la baisse de vigilance permettent de nuancer cette hypothèse. Le but de ces recherches est de comprendre pourquoi une baisse de performance est généralement observée au cours du temps lors de tâches dont la complexité est faible et les sollicitations peu nombreuses. Ces recherches ont débuté à la suite du constat que les opérateurs en charge de la surveillance radar durant la 2nd guerre mondiale n'étaient plus aussi performants pour détecter les ennemis au fil des heures. Mackworth (1948) avait étudié expérimentalement ce phénomène à l'aide de la tâche de l'horloge. Au cours de cette tâche, les participants doivent prêter attention à une aiguille qui se déplace de seconde en seconde comme au sein d'une horloge et détecter lorsque cette aiguille effectue une double avancée, c'est-à-dire lorsqu'elle rate une seconde. La fréquence de cet événement étant rare, il faut donc prêter attention de manière soutenue aux mouvements de l'aiguille. Au cours des premières trente minutes, Mackworth observait déjà une diminution des capacités de détection des participants (Mackworth, 1948). Depuis, de nombreuses études, autant dans un contexte de laboratoire qu'écologique (e.g. conduite automobile), ont observé qu'une fatigue cognitive associée à une baisse de performance pouvait apparaître lors de tâches sollicitant peu d'actions de la part des participants (Lim et al., 2010 ; Kamzanova et al., 2014, 2020 ; Ma et al., 2018). Ces tâches ne sont en effet pas toujours effectuées sans l'investissement d'effort cognitif, au contraire (Grier et al., 2003). La tâche de vigilance psychomotrice a aussi beaucoup été utilisée pour évaluer les effets de la baisse de vigilance. Elle nécessite simplement d'appuyer le plus rapidement possible sur un bouton lorsque survient un stimulus à l'écran. Lim et collaborateurs (2010) ont observé une augmentation du temps de réponse seulement après avoir effectué cette tâche pendant 20 minutes. En plus de cet effet comportemental, les participants rapportaient une augmentation de la fatigue cognitive (Lim et al., 2010). Saxby et collaborateurs (2013) ont aussi montré que la performance au cours d'une tâche de conduite automobile pouvait être plus faible lorsque la complexité était faible plutôt qu'élevée. Pour la manipuler, ils avaient créé plusieurs conditions dans lesquelles les participants devaient soit conduire alors que le vent était important (complexité élevée) soit surveiller une

éventuelle défaillance du système de conduite qui était automatisé (complexité faible). À la fin de la simulation, les participants devaient réagir à un événement imprévu (l'arrêt d'un véhicule). Les résultats démontrèrent que les participants dans la condition de faible complexité avaient mis davantage de temps pour freiner ou réagir à la situation (Saxby et al., 2013).

Toutefois, les résultats des études menées en laboratoire ou dans un contexte écologique (i.e. aéronautique ou automobile) montrent aussi que la baisse de performance implique parfois des facteurs différents selon le niveau de complexité. Les tâches dont la complexité est faible impliquent qu'une certaine monotonie ou que de l'ennui s'installe étant donné que les sollicitations sont faibles. En conséquence, la somnolence est rapportée comme étant plus importante que lorsqu'elle est élevée (Shigihara et al., 2013b) et l'engagement moindre (Matthews & Desmond, 2002 ; Thiffault & Bergeron, 2003 ; Larue et al., 2011). Ces facteurs, plutôt que la fatigue cognitive, peuvent être à l'origine d'une altération de la performance. Cela a été observé au cours d'une simulation d'une tâche de contrôle de trafic aérien au cours de laquelle la complexité était manipulée en demandant aux participants de contrôler deux, quatre ou six aéronefs afin de créer respectivement une condition de complexité faible, intermédiaire et élevée. Afin d'évaluer leur performance, les auteurs ont mesuré certains paramètres tels que le nombre de conflits (nombre de fois où les avions étaient trop proches), la durée du conflit, ou encore le nombre de changements de paramètres du vol. Ils ont observé que selon la complexité, la stratégie employée était différente. En condition de complexité élevée, les participants privilégiaient le traitement des paramètres qui permettaient de garantir la sécurité des aéronefs. Lorsque la complexité était faible, les stratégies employées étaient moins efficaces ce qui, selon les auteurs, pouvait s'expliquer une mobilisation moindre des efforts (Desmond & Hoyes, 1996).

Enfin, différents niveaux de complexité peuvent être accompagnés de modifications physiologiques spécifiques (Shigihara et al., 2013a). Pattyn et collaborateurs (2008) ont par exemple évalué l'évolution de l'activité cardiaque au cours d'une tâche sollicitant une attention soutenue. Ils observèrent un pattern différent de ce qui aurait pu être observé au cours d'une tâche dont la complexité serait importante. Une diminution de la fréquence cardiaque avec le temps ou encore la stabilité des basses fréquences du spectre de puissance de la période cardiaque a été mesurée, alors qu'un pattern inverse aurait dû être retrouvé dans le cas d'une complexité (Pattyn et al., 2008). Mais à nouveau, l'inverse est aussi retrouvé puisque certaines études observent des modifications physiologiques similaires à ce qui pourrait être observé au cours de tâche complexe (Warm et al., 1996 ; Sun et al., 2014).

En résumer, les résultats des études présentées montrent que la fatigue cognitive peut être induite lorsque la complexité est faible ou élevée mais que d'autres facteurs peuvent aussi altérer le comportement des participants. Ils attestent donc de l'importance de distinguer différents niveaux de complexité. C'est d'autant plus nécessaire étant donné l'activité des opérateurs aériens et notamment des pilotes qui oscillent entre des périodes d'activités cognitives intenses, dans lesquelles de nombreuses tâches sont effectuées, et d'autres moins intenses, plus monotones, avec des sollicitations moindres. Afin de distinguer et faciliter l'étude des différences que pourraient générer ces situations, Desmond et Hancock (2001) ont proposé un modèle qui divise la fatigue cognitive en deux types, passive ou active, selon les caractéristiques de l'activité (Desmond et Hancock, 2001). La fatigue active est générée lors d'activités dans lesquelles la complexité est importante et où l'opérateur est fréquemment sollicité. À l'inverse de la fatigue passive, qui serait observée lorsque la complexité serait faible et que l'opérateur aurait plutôt un rôle de superviseur. En reprenant leurs mots, la fatigue active résulterait « d'ajustements perceptivo-moteurs continus et prolongés liés » alors que la fatigue passive serait issue de la « surveillance du système comportant des exigences rares, voire inexistantes, en termes de réponse perceptivo-motrice ».

Encadré 1. Le modèle “time-based resource-sharing” (TBRS, modèle de partage temporel des ressources - Barrouillet et al., 2004)

La mémoire de travail permet le maintien et le traitement d'une information. Ce modèle postule que les tâches impliquant l'utilisation de la mémoire de travail, et donc ces deux processus (i.e. maintien et traitement) requièrent une ressource limitée qui est l'attention. Étant limitée, celle-ci est partagée entre les différentes informations traitées (séquentiellement, les processus cognitifs étant limités par un goulet d'étranglement) et le maintien des éléments présents en mémoire. Ce maintien nécessite donc l'investissement de l'attention. Si elle n'est pas portée sur ces éléments, leur activation en mémoire va se dégrader. Étant donné que l'attention est limitée, il est nécessaire de mettre en place un processus d'alternance rapide permettant d'allouer l'attention entre le maintien d'une information afin qu'elle ne se dégrade pas et le traitement. Cette conception suppose donc une nouvelle définition de la charge cognitive, pas nécessairement liée à la quantité d'information à traiter, mais plutôt au temps disponible pour leur traitement. En effet, dès lors qu'une tâche, dont la complexité pourrait être faible, capture l'attention et donc empêche de l'allouer au rafraîchissement d'autres informations (ou d'autres processus sollicitant l'attention), la charge cognitive se verrait modulée. Plus précisément, la charge cognitive peut être

définie comme le ratio entre la durée de la capture attentionnelle et le temps total pour exécuter la tâche (Barrouillet et al., 2004).

2.3. Les facteurs contribuant à son apparition

Historiquement, comme le détaille plus en profondeur Hockey (2013), la fatigue cognitive a longtemps été perçue comme issue d'une longue période travail. Que ce soit au cours d'une même tâche ou de plusieurs, le temps passé sur la tâche et la complexité sont indéniablement des facteurs clés à l'origine son apparition. Mais ce ne sont pas les seuls. D'autres facteurs, externes à l'activité cette fois-ci, vont contribuer et faciliter à générer de la fatigue cognitive.

2.3.1. Le manque de sommeil et les rythmes chronobiologiques

Le manque de sommeil fait partie des facteurs qui facilitent grandement l'apparition de la fatigue cognitive. La privation de sommeil, parfois en complément de la manipulation du temps passé sur la tâche et de la complexité, est une des méthodes les plus utilisées pour l'évaluer. Elle permet par exemple d'induire une fatigue cognitive avant d'évaluer son effet au cours d'une tâche (Borragán et al., 2019). Généralement, une personne manquant de sommeil rapporte une augmentation de la somnolence, mais aussi de fatigue cognitive (Nilsson et al., 2005). Au niveau comportemental, le fonctionnement cognitif est largement impacté par le manque de sommeil. Des effets négatifs sur l'attention, la mémoire de travail, la régulation émotionnelle, la prise de décision ou encore l'inhibition sont par exemple régulièrement retrouvés (se référer à Killgore, 2010 ; Hudson et al., 2020, ou encore Krause et al., 2017, pour une revue de littérature). Même lors de tâches simples, une augmentation du temps de réponse ou la présence de brèves pertes d'attentions sont reportées (Whitney et al., 2015). Ces brèves pertes d'attention sont surtout présentes lorsqu'il devient difficile de lutter contre l'envie de dormir. À ce stade, appelé « instabilité du niveau de veille », il est généralement possible d'obtenir une performance standard mais celle-ci est entrecoupée de période où nous « décrochons » de la tâche (Doran et al., 2001). Le manque de sommeil a un effet important sur l'ensemble de l'activité cérébrale, tout en affectant malgré tout davantage certaines structures cérébrales que d'autres (Thomas et al., 2000). Parmi elles, le CPF ou encore le lobe pariétal, des structures impliquées dans l'attention et le fonctionnement des processus cognitifs cités précédemment. Bien souvent, l'ensemble de

structures cérébrales composant le réseau du mode par défaut présente au contraire une augmentation de l'activité. Le réseau du mode par défaut est généralement activé lors d'épisodes de divagation attentionnelle (Drummond et al., 2005). Il se désengage lorsque l'attention est à nouveau portée sur une tâche externe, puis se réengage lorsqu'un individu cesse d'effectuer cette tâche. La suppression du réseau du mode par défaut est impérative pour mobiliser les réseaux cérébraux sollicités par la tâche en cours.

Tout comme le manque de sommeil, l'impact des rythmes chronobiologiques sur le développement de la fatigue cognitive revêt une importance particulière dans le domaine aéronautique, et a donc été intensivement étudié (e.g., Powel et al., 2007). Durant les vols long-courriers notamment, et avec la variation de leurs horaires de travail, les opérateurs doivent parfois travailler en désynchronisation avec leurs rythmes biologiques (Wegmann et al., 1986). Les rythmes circadiens et ultradiens sont surtout concernés. L'impact de la fatigue est généralement le plus négatif lorsque le rythme est à son plus bas niveau. Par exemple, Goel et al. (2011) observèrent une covariation entre le rythme circadien que suivaient les mesures de performances et la somnolence subjective (Goel et al., 2001). Lors de la transition sommeil/veille, un autre état physiologique peut être associée à la présence de fatigue. D'une dizaine de minutes à plusieurs heures après le réveil, un fonctionnement cérébral proche de celui observé pendant le sommeil peut être présent (Trotti, 2017). Cet état appelé « inertie du sommeil » est associé au report d'une fatigue cognitive mais aussi de déficit comportementaux (Valdez et al., 2008).

2.3.2. Différences interindividuelles

La présence de la fatigue cognitive et donc de ses effets négatifs est un problème important dès lors que l'opérateur est soumis à de fortes responsabilités. Une partie de la littérature sur la fatigue cognitive a donc été consacrée à identifier les facteurs permettant de distinguer un individu sensible ou non à son apparition. Il semblerait que nous ne soyons pas tous égaux.

La personnalité notamment pourrait influencer de manière importante l'apparition de la fatigue cognitive. Ackerman et Kanfer (2009) ont fait passer à des participants plusieurs sessions d'examens permettant d'entrer à l'université dont la longueur variait. Ils ont observé que la performance augmentait avec le temps chez les participants ayant fait la session la plus longue et que d'autres facteurs comme la motivation ou la personnalité avait un pouvoir explicatif plus important que la durée de l'examen (Ackerman & Kanfer, 2009). Plusieurs traits de personnalités ont été identifiés comme favorisant l'apparition de la fatigue. Par exemple, les personnes peu

extraverties auraient tendance à rapporter l'investissement d'un effort plus important (Watson et al., 1999), mais seraient aussi plus sensibles au temps passé sur la tâche (Koelega, 1992) ou au manque de sommeil (Shaw et al., 2010).

Certaines croyances ou théories implicites peuvent aussi moduler la présence de la fatigue cognitive. Croire par exemple que l'effort mental prolongé épuise des ressources mentales va favoriser la diminution de la performance (Job et al., 2010).

Enfin, il semblerait que certains biomarqueurs pourraient permettre d'identifier les individus vulnérables. Les effets du temps passé sur la tâche ont été liés à la variation de certains polymorphismes génétiques impliqués dans la transmission dopaminergique (Lim et al., 2012). Ou encore, les pilotes sensibles aux effets du manque de sommeil présenteraient un certain pattern d'activation cérébrale au repos (Caldwell et al., 2005), voire des différences anatomiques au sein de certaines structures cérébrales (Rocklage et al., 2009). Par exemple, le flux sanguin cérébral au repos au niveau du thalamus et du cortex frontal serait un prédicteur de la baisse de performance consécutive à la fatigue cognitive (Lim et al., 2010).

3. Définition adoptée au cours de cette thèse

Les parties précédentes ont permis d'identifier les nombreuses causes à l'origine de la fatigue cognitive. L'exercice d'un effort cognitif prolongé, qui soit effectué au cours d'une activité dont les sollicitations sont faibles ou élevées semble la cause principale de la fatigue cognitive (Pattyn et al., 2018). Elles ont aussi permis de mettre en évidence les différentes manifestations sous lesquelles la fatigue cognitive peut apparaître et surtout l'intérêt de toutes les évaluer. La définition de la fatigue cognitive adoptée au cours de cette thèse doit donc prendre en compte l'ensemble de ces aspects. Phillips (2015) s'est essayé à l'exercice et a proposé une définition large de la fatigue qui permet de rendre compte des différents types d'activités auxquels un opérateur peut être confronté. Nous allons adopter sa définition au cours de cette thèse.

La fatigue est un état psychophysologique sous-optimal causé par l'effort. Le degré et la dimension de cet état dépendent de la forme, de la dynamique et du contexte de l'effort. Le contexte de l'effort est décrit par la valeur et la signification de la performance pour l'individu ; les antécédents de repos et de sommeil ; les effets circadiens ; les facteurs psychosociaux couvrant le travail et la vie privée ; les traits individuels ; le régime alimentaire ; la santé, la forme physique et d'autres états individuels ; et les conditions environnementales. L'état de fatigue entraîne des

Définition adoptée au cours de cette thèse

changements de stratégies ou d'utilisation des ressources, de sorte que les niveaux originaux de traitement mental ou d'activité physique sont maintenus ou réduits.

Le contrôle cognitif

L'exemple du crash du vol 409 de la compagnie « Ethiopian Airlines » démontre qu'une partie des erreurs que les opérateurs commettent sous l'effet de la fatigue cognitive sont associées à une incapacité à s'adapter à la situation. Dans cette partie, nous allons donc définir le concept qui sous-tend ces capacités et recenser les différentes explications qui ont été proposées afin d'expliquer pourquoi la fatigue cognitive les altère.

1. Définition

Le contrôle cognitif (encore appelé *contrôle exécutif* et qui est aussi assimilé aux *fonctions exécutives*) correspond à la capacité à coordonner un ensemble de processus cognitifs destinés à accomplir un but, en permettant notamment d'aller à l'encontre de nos comportements automatiques, mais aussi d'adapter le but suivi en fonction du contexte (Miller & Cohen 2001 ; Koechlin & Summerfield, 2007 ; Braver, 2012 ; Cools et al., 2019). Cette définition est fortement ancrée dans la distinction classique entre les processus cognitifs automatiques, non conscients, activés par un stimulus particulier, et donc parfois non désirés, et les processus contrôlés activés consciemment pour atteindre un but souhaité. Le contrôle cognitif est par définition un processus nécessitant un effort mental, contrairement aux processus automatiques (Shiffrin & Schneider, 1977). Le contrôle cognitif est donc central dès lors qu'il s'agit d'adopter un comportement flexible et de s'adapter à une situation imprévue mais aussi lorsqu'il est nécessaire de conserver un comportement stable face à la présence de distraction par exemple.

Le rôle du contrôle cognitif dans les capacités d'adaptation a été étudié très tôt, au 19^{ème} siècle, avec l'étude de patients cérébrolésés. Le cas de Phineas Gage, étudié par Harlow (1868), fût l'un des premiers à mettre en évidence le lien entre des structures cérébrales et l'altération de nos capacités d'adaptation (Harlow, 1868 ; **Encadré 2**). Bien que le contrôle cognitif soit étudié depuis de nombreuses années, le consensus concernant les processus qui le sous-tendent n'a jamais été trouvé. La variété des tests utilisés pour l'évaluer et parfois le manque de « pureté » dans leur mesure (i.e. qui ne mesure pas une seule capacité) sont quelques-unes des justifications au développement de nombreuses taxonomies du contrôle cognitif qui se différencient par leur nature unitaire ou fragmentée (Jurado & Rosselli, 2007).

Depuis les travaux d'Harlow, de nombreux chercheurs ont proposé plusieurs processus ou fonctions cognitives composant le contrôle cognitif. Luria (1966, 1973) a par exemple proposé que la planification, l'anticipation, l'exécution et l'auto-évaluation du comportement étaient au cœur du contrôle. Fuster lui en a proposé seulement trois : l'anticipation, la mémoire provisoire et le contrôle de l'interférence (Fuster, 1980). Tout comme Miyake (2000) qui proposa l'inhibition, la mise à jour des informations en mémoire de travail et la flexibilité mentale. A l'inverse, le contrôle cognitif a parfois été défini comme un concept unitaire et centralisé avec notamment des systèmes hiérarchiques dans lesquels un système dirige des fonctions de plus bas niveau. L'administrateur central de Baddeley et Hitch (1974, 1996) ou encore le système attentionnel superviseur de Norman et Shallice (1989) et Shallice et Burgess (1998) en sont des exemples.

À l'heure actuelle, il n'existe donc aucune classification consensuelle. Elles oscillent entre un contrôle cognitif qui serait une collection de processus cognitifs sollicités selon la tâche effectuée et entre un processus qui serait général et commun à de nombreuses tâches. Les deux approches ont des limites et des avantages. Les modèles unitaires traitent parfois d'un aspect spécifique de la cognition (e.g., mémoire de travail) et peinent à rendre compte de la complexité des processus cognitifs. L'approche fragmentée au contraire permet parfois de rendre compte plus finement de certaines observations notamment cliniques où des patients présentent une altération spécifique (Roussel et al., 2012). Cependant, la définition des processus est parfois arbitraire et souvent dépendante des tâches utilisées.

Dans cette thèse, nous adopterons une position « prudente » puisque nous référerons à l'ensemble de processus cognitifs qui permettent d'atteindre un but mais sans adopter une taxonomie précise. Ces processus peuvent permettre par exemple d'inhiber le traitement d'informations non pertinente par rapport à un but, de maintenir ce but en mémoire, de surveiller ses comportements et d'évaluer dans quelle mesure ils sont en accord avec les buts, ou encore de rapidement récupérer en mémoire de nouveaux comportements et les adopter (Rabbitt, 1997).

Les processus composant le contrôle cognitif sont aussi parfois divisés selon quand ils sont implémentés. En effet, certains distinguent plusieurs types de contrôle cognitif selon s'il est implémenté avant ou après l'apparition du stimulus (Botvinick et al., 2001 ; Ridderinkhof et al., 2011 ; Braver, 2012). Deux types de contrôles sont distingués : le contrôle réactif et le contrôle proactif (voir Ridderinkhof et al., 2011 pour une taxonomie légèrement différente). Le contrôle réactif est implémenté après l'apparition du stimulus. Son activation est transitoire et influence donc notre traitement cognitif uniquement après l'apparition d'un évènement. Il est directement activé par les caractéristiques du stimulus. Le contrôle proactif est lui activé avant l'apparition du

stimulus donc avant que le contrôle réactif ne soit nécessaire. À l'inverse du contrôle réactif, il est activé en continu. Cette activation continue impliquerait qu'il requiert aussi davantage de ressources métaboliques que le contrôle réactif (Braver et al., 2007). Aucun des deux types de contrôle n'est supérieur mais sont au contraire complémentaires.

La conduite automobile permet d'illustrer l'implémentation de ces deux contrôles. Sur la route, la règle est de s'arrêter lorsque le feu est rouge. Sachant cette règle, nous prêtons attention constamment à la couleur des feux que nous croisons et nous adaptons proactivement notre comportement à l'approche d'un feu tricolore. Une gestion réactive de cette situation impliquerait de ne pas adapter le comportement à l'approche du feu. Il serait implémenté en réaction au traitement d'une caractéristique du stimulus. Typiquement, lorsque la couleur du feu passe soudainement à l'orange, nous adaptons notre comportement en ralentissant pour s'arrêter avant que le feu ne devienne rouge.

Encadré 2. Bref historique du contrôle cognitif

Le contrôle cognitif : au commencement

L'étude du contrôle cognitif débuta réellement au cours du 19^{ème} siècle avec l'étude de l'un des plus célèbres patients étudiés en sciences cognitives, Phineas Gage. Sa célébrité s'explique tout d'abord par l'impressionnant accident qu'il a subi, et auquel il a survécu, mais aussi l'apport scientifique que son cas a permis. Phineas travaillait dans la construction de voies ferrées aux Etats-Unis. Le tracé que devait suivre la ligne nécessitait de faire exploser de la roche. Habituellement, un sable protecteur est versé sur la poudre afin de protéger des risques d'une explosion, ce qui ce jour-là n'avait pas été fait. L'explosion projeta une barre de fer qui transperça le crâne de Phineas sur la partie frontale gauche (**Figure 3**). Bien que son cerveau fût grandement endommagé, il récupéra et pu même reprendre le travail. Toutefois, son comportement et sa personnalité changea radicalement. Sa personnalité était maintenant qualifiée de « désinhibée ». Auparavant très courtois, il était décrit comme très grossier et capricieux. Mise à part un changement de personnalité, il était maintenant surtout incapable de planifier une activité (Harlow, 1868). Ce cas permit donc de mettre en évidence l'implication du lobe frontal dans des aspects spécifiques du comportement et fût le premier de nombreuses recherches qui, à travers l'étude des patients cérébrolésés, ont permis de mieux comprendre le rôle de cette région frontale dans le contrôle et la régulation du comportement.



Figure 3. Représentation des dommages subis par Phineas Gage

2. Le réseau cérébral du contrôle cognitif

Étant donné la complexité de ce concept, il est normal de retrouver à nouveau une absence de consensus quant aux structures cérébrales qui sous-tendent son fonctionnement. Enfin, tous s'accordent au moins sur l'implication du CPF (e.g. Miller & Cohen 2001 ; Koechlin & Summerfield, 2007). Historiquement, le siège du contrôle cognitif a été pendant longtemps associé uniquement au lobe frontal. Dans la lignée des travaux de Harlow, les premiers chercheurs ont utilisé l'observation de patients ayant une lésion cérébrale frontale pour déterminer le rôle de cette région (Brickner, 1936 ; Ackerly, 1937 ; Hebb & Penfield, 1940). Bien que ces premières études aient permis de lier certaines fonctions, troubles mentaux et comportements au lobe frontal (e.g. trouble de la personnalité, conduites sociales inadaptées, apathie, persévérations ou même l'intelligence), l'absence d'imagerie et de tests d'évaluations précis contraignait à étudier de manière post-mortem les corrélats cérébraux des perturbations observées. Une contrainte qui a parfois conduit à l'observation de lésions qui ne se cantonnaient pas uniquement au lobe frontal (Brickner, 1936). L'étude de certains cas unique (e.g. le patient K.M observé par Hebb & Penfield, 1940) a même permis d'observer l'absence de perturbations bien qu'une lésion frontale était bien présente, générant un flou sur la véracité des associations qui avaient été faites entre certaines fonctions et le lobe frontal.

Toutefois, des études récentes permettent d'élargir la localisation des fonctions exécutives à d'autres structures anatomiques. Progressivement, les résultats issus des études menées en neuro-imagerie ont permis d'identifier un réseau beaucoup plus diffus (Collette & Salmon, 2014 ; Fedorenko et al., 2013 ; Niendam et al., 2012, pour une méta-analyse). De la même manière que pour les processus intégrés comme faisant partie du contrôle cognitif, la question de l'unité ou de la diversité s'est aussi posée au niveau des bases biologiques. Les études de neuro-imageries montrent que certaines structures cérébrales sont spécifiquement activées au cours de tâches

sollicitant différentes fonctions exécutives (Colette et al., 2005). À l'inverse, en analysant l'activité des structures variant ensemble au cours de tâches cognitives ou même pendant une période d'inactivité, certains réseaux fonctionnels généraux ont pu être mis en évidence (voir Owen et al., 2005 ; Wager et al., 2005 ; Cole & Schneider 2007 ; Kim et al., 2011). Les structures impliquées peuvent parfois différer légèrement selon les classifications mais dans l'ensemble, le contrôle cognitif sollicite un large réseau de régions corticales et sous-corticales incluant le CPF latéral (dont font partie le CPF dorsolatéral, orbitofrontal, la jonction intérieure frontale ou le cortex frontopolaire), le CCA, l'insula, le cortex intrapariétal ou encore l'aire motrice supplémentaire. Les ganglions de la base ou l'amygdale ont été citées au niveau sous-cortical (Cole & Schneider 2007 ; Power & Petersen 2013). Ces régions cérébrales peuvent être divisées en deux réseaux distincts : le réseau exécutif central (appelé aussi réseau fronto-pariétal) et le réseau de la saillance (Menon & Udin, 2010). Le réseau exécutif central est composé par les structures du CPF latéral et du lobe pariétal. Son activation a été observée lorsque le contrôle cognitif était sollicité, comme par exemple lors du maintien d'une information en mémoire malgré la présence d'un distracteur, l'inhibition d'une information non pertinente ou encore la planification d'un comportement (voir Niendam et al., 2012 pour une revue). Ce réseau permet aussi de stabiliser la représentation du but à accomplir. Le réseau de la saillance implique lui aussi des régions corticales et sous-corticales avec notamment le CCA, l'insula, l'amygdale ou encore les ganglions de la base. Ces derniers constituent un élément essentiel lorsque l'environnement requiert une certaine flexibilité en mettant à jour la représentation du but (Cools & Robbins, 2004). Ces deux réseaux sont activés en même temps au cours d'une tâche cognitive. À l'inverse, certaines structures cérébrales voient leur activité décliner lorsque le contrôle cognitif est sollicité. Ces structures forment le réseau du mode par défaut. Ce réseau est composé du cortex ventro-médial frontal et des aires pariétales médiales. Il se désengage lorsqu'un individu effectue une tâche externe, sollicitant le contrôle cognitif, puis se réengage lorsqu'il cesse d'effectuer cette tâche. Son activation est généralement liée à l'engagement d'un processus tourné vers la gestion d'informations internes tels que la divagation attentionnelle ou la récupération d'évènements personnelles (Buckner et al. 2008 ; Smallwood et al., 2013). La suppression du réseau du mode par défaut est impérative pour mobiliser les réseaux cérébraux appropriés (Fox et al. 2005 ; Buckner et al. 2008). Il a été postulé que le réseau de la saillance ait un rôle médiateur entre les deux autres réseaux, favorisant les interactions dynamiques et la permutation entre eux. Il détecterait les stimuli saillants, qu'ils soient d'origines externes ou internes, et signalerait au réseau exécutif central d'engager le

contrôle pour accomplir une tâche en accord avec nos buts tandis qu'il désengagerait le réseau du mode par défaut (Menon & Udin, 2010).

Le rôle fonctionnel de chaque région cérébrale est toutefois encore débattu. Une fonction de régulation du comportement est par exemple attribuée au CPF dorsolatéral (MacDonald et al., 2000). Hormis l'exécution, il semblerait aussi qu'il soit impliqué dans la décision d'engager le contrôle cognitif (Soutschek & Tobler, 2020). Le rôle fonctionnel du CCA a lui aussi été et est toujours extrêmement débattu. Pendant de nombreuses années, le CCA était perçu comme signalant la présence d'un conflit ou d'une erreur afin que les structures de régulation, comme le CPF dorsolatéral par exemple, puisse mettre ensuite ajuster le contrôle cognitif (Botvinick et al. 2001). Son rôle s'est depuis quelque peu élargi puisque pour certains il détecterait et signalerait le niveau de contrôle nécessaire (Shenhav et al., 2013). Malgré l'absence de consensus sur le rôle de chaque structure prise individuellement, leur implication est généralement retrouvée lors de la sollicitation du contrôle cognitif.

3. Les neurotransmetteurs impliqués dans le contrôle cognitif

3.1. Le rôle de la dopamine

Le fonctionnement du contrôle cognitif est fortement dépendant de la dopamine étant donné qu'elle innerve certaines des structures le constituant. La dopamine est un neurotransmetteur synthétisé au sein de la substance noire pars compacta et de l'aire tegmentale ventrale. Ces structures sont connectées avec de nombreuses autres impliquées dans le contrôle cognitif à travers plusieurs voies. La voie nigrostriée qui relie la substance noire et le striatum. La voie mésocorticale qui elle projette du mésencéphale vers le CPF. Elle se distingue de la voie mésolimbique qui projette plutôt vers le striatum. Enfin, la voie tubero-infundibulaire qui projette la dopamine sécrétée au sein de l'hypothalamus vers l'hypophyse. Les récepteurs dopaminergiques se divisent en deux groupes, D1 et D2, regroupant chacun différents sous-types de récepteurs. Ils se répartissent différemment puisque les récepteurs D1 sont surtout présents au sein du CPF tandis que les récepteurs D2 sont plutôt observés au sein du striatum.

De nombreuses études, menées chez l'animal et l'humain, attestent que la dopamine est nécessaire à certaines fonctions telles que la mémoire de travail (Sawaguchi & Goldman-Rakic, 1991), l'inhibition (Ramdani et al., 2015) ou encore la planification (Elliott et al., 1997). Chez l'être humain, son implication a souvent été étudiée au travers d'études psychopharmacologiques dans lesquelles un agoniste ou un antagoniste dopaminergique est administré aux participants.

Fallon et al. (2017) ont par exemple montré que l'ingestion d'un agoniste dopaminergique pouvait améliorer les performances mnésiques dans certaines conditions (Fallon et al., 2017). Des résultats positifs qui ont aussi été observés pour d'autres processus cognitifs tels que la planification (Elliott et al., 1997), ou encore la prise de décision (Pine et al., 2010).

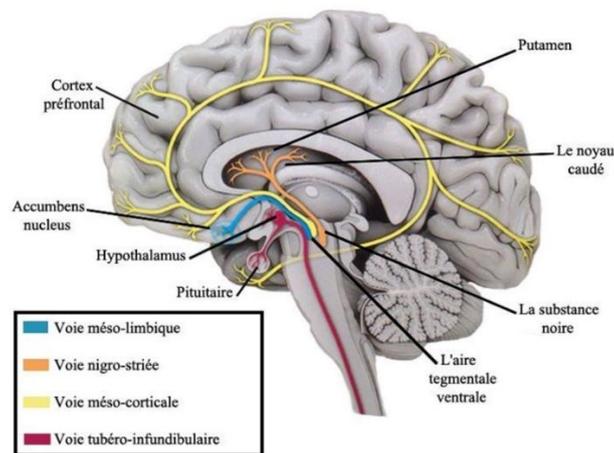


Figure 4. Les différentes voies dopaminergiques

Le rôle de la dopamine a aussi été intensément étudié dans un contexte clinique. Elle est en effet un neurotransmetteur important dans l'étiologie de certains troubles. Les pathologies dans lesquelles le réseau dopaminergique est altéré a donc permis de mettre en évidence son rôle au sein du contrôle cognitif. La maladie de Parkinson par exemple, qui se caractérise par une dégénérescence des neurones au sein de la substance noire, une structure synthétisant la dopamine, est clairement associée à un déficit de l'inhibition (Fluchère et al., 2018) ou de flexibilité (Cools et al., 2001).

Enfin, une dernière source d'information mettant en évidence son implication dans le contrôle cognitif provient de l'étude des différences interindividuelles. Par exemple, Cools et collaborateurs (2008) observèrent que les capacités en MDT étaient directement liées à la capacité de synthèse de la dopamine au sein du striatum. Une capacité faible était associée à de faibles capacités en MDT (Cools et al., 2008).

Étant donné son influence sur l'activité neuronale, la dopamine serait impliquée de plusieurs façons dans le fonctionnement du contrôle cognitif. La dopamine pourrait faciliter le traitement de l'information, et donc le contrôle, puisqu'elle augmente le gain neuronal. Un meilleur rapport signal/bruit permettrait d'être moins perturbé par un distracteur lors de la maintenance en

mémoire d'une information par exemple (Durstewitz et al., 2000 ; Thurley et al., 2008). La dopamine permettrait de conserver une représentation stable du but grâce à son action sur le CPF qu'elle a à travers les récepteurs D1. Son rôle fonctionnel est tout à fait contraire lorsqu'elle agit au niveau du striatum. À travers son action via les récepteurs D2, la dopamine promeut plutôt la mise à jour du but actuel et donc une certaine flexibilité comportementale. Plutôt que dans la maintenance, les récepteurs D2 sont impliqués par exemple dans la manipulation d'une information en MDT ou dans la sélection d'une information ou d'une action pertinente (Dodds et al., 2009 ; van Schouwenburg et al. 2010).

Au-delà de son implication dans le contrôle cognitif, la dopamine est aussi impliquée dans nos comportements motivés et notamment l'exercice soutenu d'un effort (Niv et al., 2007). Elle influence aussi nos décisions lorsqu'un effort est demandé. Dans le cas d'un effort physique, chez l'animal la dopamine au niveau striatal augmente la probabilité de choisir un comportement nécessitant un effort (Salamone et al. 2009). Une implication aussi observée aussi chez l'humain lorsqu'il est atteint de la maladie de Parkinson (Chong et al., 2015). Ces observations ont aussi largement été démontrées lors d'études manipulant la possibilité d'obtenir une récompense. Tout d'abord, l'obtention d'une récompense provoque une libération phasique de dopamine (Schultz, 2017). Il a été proposé que la dopamine augmente la valeur de l'effort en mettant en avant les bénéfices plutôt que les coûts. Par ce biais, elle favoriserait l'exercice de l'effort.

L'action positive de la dopamine sur le contrôle cognitif serait dépendante de son niveau de base. Il est avancé que le lien entre le niveau dopaminergique et la performance sur les tâches sollicitant le contrôle cognitif suit une courbe en « U » inversée. Un niveau dopaminergique trop faible ou trop élevé serait associé à des performances négatives lorsque le contrôle cognitif serait nécessaire (Cools & D'Esposito, 2011). Le comportement généré est cependant différent selon si le niveau de dopamine est trop faible ou trop élevé. Une concentration trop forte au niveau des récepteurs D1 du CPF pourrait conduire à des comportements de persévérations et donc un comportement plutôt rigide alors qu'un niveau trop faible pourrait amener au comportement inverse, c'est-à-dire une plus grande distraction mais un comportement plus flexible (Zahrt et al., 1997).

3.2. Le rôle de la norépinéphrine

Hormis la dopamine, la norépinéphrine est un autre neurotransmetteur impliqué dans le fonctionnement du contrôle cognitif.

Le locus cœruleus est une structure sous-corticale située dans le tronc cérébral et est la principale structure synthétisant la norépinéphrine. Il possède des connections avec de nombreuses structures du contrôle cognitif notamment avec le CPF et le CCA (Grueschow et al., 2020). Ce système est impliqué dans les cycles veilles/sommeil ainsi que l'éveil physiologique. L'activation de ce système est par exemple plus importante pendant l'éveil et diminue pendant le sommeil (Aston-Jones & Bloom, 1981). Les neurones noradrénergiques fonctionnent selon un mode de décharge tonique ou phasique. Durant les cycles veilles/sommeil, la décharge est tonique (continue) alors que lorsque qu'il faut traiter un stimulus saillant, le locus cœruleus décharge de manière phasique afin d'augmenter temporairement l'activité noradrénergique de manière à améliorer rapidement le traitement d'un stimulus.

L'implication de ce système a depuis longtemps été observé durant des tâches sollicitant le contrôle cognitif notamment à travers l'évaluation de la dilatation pupillaire qui est considérée comme un proxy de l'activité de ce système. De nombreuses études ont observé une augmentation du diamètre pupillaire conjointement à l'augmentation des demandes cognitives (voir van der Wel & van Steenbergen, 2018 pour une revue). Par exemple, au cours d'une tâche de flexibilité mentale, l'augmentation du diamètre pupillaire a été observée uniquement durant les essais nécessitant de changer de règle (Rondeel et al., 2015). Il a été avancé que la réponse pupillaire à un événement reflétait directement l'effort mental (ou physique) exercé (Kahneman, 1973 ; Zénon et al. 2014). Ce qui est cohérent avec les études montrant que les participants dont le diamètre pupillaire est plus important lors de la sollicitation du contrôle cognitif performant mieux (Rondeel et al., 2015). A l'inverse, lorsque le diamètre pupillaire est faible avant l'apparition du stimulus par exemple, la divagation attentionnelle serait plus importante (Unsworth & Robison, 2018). Une condition qui est renversée lorsqu'au contraire nous sommes dans un état cognitif activant ce système (e.g. anxiété).

Le rôle de ce système pourrait être d'améliorer le traitement des informations pertinentes. Il améliorerait lui aussi le rapport signal/bruit des neurones afin de faciliter le traitement des informations pertinentes (Aston-Jones & Cohen, 2005). Ce système reçoit des informations de la part du réseau de la saillance et augmente aussi la connectivité de ce réseau (Zerbi et al., 2019). Comme le système dopaminergique, ce système permettrait de conserver une représentation stable mais aussi de switcher sur un mode plus flexible. La balance entre ces deux modes seraient dépendants de l'activité tonique et phasique du locus cœruleus. Lorsque l'activation tonique du locus cœruleus est intermédiaire et que l'activation phasique est importante, un mode stable est

permis. Lorsque l'activation tonique est élevée et que les réponses phasiques sont faibles, le mode de contrôle tend à la flexibilité (Aston-Jones & Cohen, 2005, qui emploient plutôt les termes exploitation/exploration).

Son implication a aussi été validée par des études psychopharmacologiques. L'ingestion de substance augmentant le niveau de norépinéphrine, telle que le Modafinil, augmente la performance des participants, attestant d'une altération du contrôle cognitif. Son ingestion a par exemple été associée à une meilleure inhibition chez des enfants souffrant d'un trouble de l'attention et/ou de l'hyperactivité (voir Minzenberg & Carter, 2008, pour une revue).

Enfin, comme pour la dopamine, il a été proposé que des variations du fonctionnement du système noradrénergique et notamment du locus cœruleus puissent être à l'origine des différences interindividuelles parfois observées au niveau du contrôle cognitif (Unsworth & Robison, 2017).

Le lien entre la performance et l'activité du système noradrénergique suivrait là encore une courbe en U inversée. Aux deux extrêmes, le niveau tonique et phasique serait faible ou élevé. Quand le système serait hypoactivé, l'état des participants correspondrait à un manque d'alerte ou de l'inattention. A l'inverse, lorsque le système serait hyperactif, les participants seraient davantage distraits, prompts à se déconcentrer. Dans les deux cas, un désengagement de l'activité est généralement observé (Dehais et al., 2020). Il a aussi postulé qu'une dérégulation de ce système soit associée à des capacités attentionnelles ou mnésiques faibles (Unsworth & Robison, 2017). Ces auteurs ont proposé que le système noradrénergique modulait l'activité du réseau exécutif central qui ensuite exercer son contrôle sur le réseau du mode par défaut.

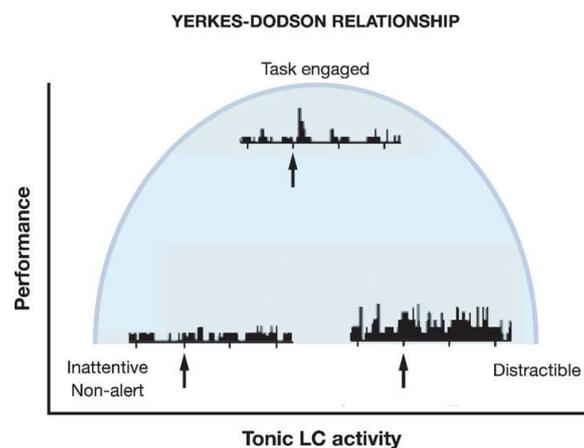


Figure 5. Relation en « U inversée » entre l'activité tonique du Locus Cœruleus et la performance. Lorsque l'activité tonique est faible, cela résulte par un état d'inattention alors que lorsqu'elle est élevée, le comportement serait plus distrait. Lorsque le niveau d'activité est intermédiaire, le niveau d'engagement dans la tâche serait optimal. Aston-Jones & Cohen (2005)

L'effet de la fatigue cognitive sur le contrôle cognitif

L'effet de la fatigue cognitive sur le contrôle cognitif a été largement étudié et il est admis qu'elle perturbe son fonctionnement tandis qu'elle préserve celui des processus automatiques (Langner et al., 2010). Un résultat qui a été observé à travers un très grand nombre de tâche. Par exemple, la fatigue cognitive ne perturbe pas le processus automatique de capture attentionnelle. Thackray et Touchstone (1991) ont en effet montré lors d'une tâche simulant l'activité d'un contrôleur aérien que les participants étaient toujours capables de détecter des flashes lumineux (Thackray & Touchstone, 2001). L'absence d'effet sur le traitement sensoriel d'une information a été confirmé au cours d'une tâche de laboratoire (Boksem et al., 2005). A l'inverse, son effet négatif a été perçu sur de nombreux processus impliquant le contrôle cognitif tels que la planification (van der Linden et al., 2003), l'inhibition (Boksem et al., 2006) ou encore la flexibilité cognitive (Petruo et al., 2018).

Comme nous l'avons vu, le fonctionnement du contrôle cognitif repose sur un large réseau cérébral. Avec la fatigue cognitive, certaines structures cérébrales impliquées dans le contrôle, tel que le réseau fronto-parietal, sont moins activées, de même que le CCA, région clé de la gestion de l'effort cognitif (Lim et al., 2010). Tandis que le réseau du mode par défaut est lui à l'inverse plus activé (Esposito et al., 2014). La sollicitation prolongée du CPF engendre une altération des processus cognitifs qu'il sous-tend (Petruo et al., 2018). Le contrôle cognitif nécessite pour fonctionner la communication entre des régions distantes, qui semble diminuer en étant fatigué (Sun et al., 2014).

Des résultats contradictoires ont aussi été observés autant au niveau des processus impactés que des corrélats cérébraux de la fatigue. Les études ne rapportent pas toujours une baisse de performance lors de tâche sollicitant le contrôle cognitif. Par exemple, certaines études rapportent une altération des processus d'inhibition (Möckel et al., 2015) tandis que d'autres non (Wascher et al., 2014). La diminution de la dopamine avec la fatigue n'a pas été constamment mise en évidence. Certains indicateurs sont connus pour représenter indirectement le niveau dopaminergique. La fréquence des clignements spontanés des paupières est par exemple un indicateur de l'activité dopaminergique au niveau du striatum. Alors qu'une diminution de la dopamine a parfois été observée, d'autres études ont mis en évidence une augmentation de la

fréquence de ces clignements et donc indirectement de l'activité dopaminergique au niveau du striatum (Gergelyfi et al., 2015).

Dans la partie qui va suivre, les différents modèles explicatifs de l'apparition de la fatigue cognitive et de ses effets sur le contrôle cognitif seront présentés.

Les modèles explicatifs de l'apparition de la fatigue cognitive

De nombreux modèles ont été proposés afin de rendre compte de l'apparition et des effets négatifs de la fatigue cognitive sur le contrôle cognitif. Ces modèles peuvent être divisés en deux catégories. La première avance que la fatigue cognitive est issue d'une diminution des ressources cognitives. L'idée générale est que l'exercice d'un effort soutenu puise dans des ressources que nous avons en quantité limitée. Lorsque les ressources sont trop réduites, une baisse de performance peut être observée. La seconde catégorie entrevoit la fatigue cognitive comme un mécanisme motivationnel qui aide à réguler l'effort selon des exigences motivationnelles, c'est-à-dire à l'orienter vers des activités pertinentes et valorisées. Dans la partie qui va suivre, une revue (non exhaustive) des différents modèles est présentée.

1. La fatigue cognitive issue d'une diminution des ressources

Ces théories ont fortement puisé dans la métaphore de la machine pour rendre compte du fonctionnement cognitif et notamment de l'apparition de la fatigue. Ici, le cerveau est perçu comme étant une machine puisant de l'énergie qu'il faut donc remplir lorsque celle-ci est vide. Les explications proposées par ces deux groupes comportent des similarités avec celles avancées pour expliquer l'apparition de la fatigue physique. En effet, le muscle a besoin d'énergie pour travailler. Afin de fournir cette énergie, notre corps stocke du glycogène. Lors d'un effort, le muscle utilisera ce glycogène comme carburant. Traditionnellement, la fatigue physique a été considérée comme un épuisement de ces ressources en glycogène et donc à une réduction de l'énergie nécessaire à son fonctionnement. Une approche similaire a donc été proposée pour expliquer la fatigue cognitive.

Parmi les théories adhérant à ce postulat, la théorie de l'« *ego depletion* » est l'une des plus influente (Baumeister & Heatherton, 1996 ; Baumeister et al., 1998). Cette théorie avance que l'exercice du contrôle cognitif est consommateur de ressources cognitives, i.e. le glucose, et que l'épuisement de ces ressources entraînera des difficultés à exercer ce contrôle et donc une baisse de performance. Ici, non seulement les ressources sont limitées mais également générales. Cela

signifie que tous les comportements sollicitant du contrôle vont épuiser ces ressources et, une fois épuisées, la diminution du contrôle sera présente sur n'importe quelle activité. Enfin, la limite en ressources n'est pas fixée. Il serait en effet possible de s'entraîner à exercer le contrôle et donc d'augmenter la capacité de nos ressources (Muraven et al., 1999).

Cette théorie a été testée dans un grand nombre d'études utilisant une méthode similaire à la méthode d'induction indirecte de la fatigue cognitive, c'est-à-dire une tâche pour diminuer les ressources et une autre, différente, pour évaluer les effets de cette diminution. Parmi ces études, il était par exemple demandé aux participants de réprimer des pensées (e.g. ne pas penser à un ours blanc) lors d'une première tâche et de résoudre des anagrammes pendant une durée souhaitée lors de la seconde. Les expérimentateurs évaluaient le temps passé à résoudre les anagrammes. Ils ont observé que les participants qui avaient auparavant effectué la tâche de suppression de pensée, persistait moins dans la résolution des anagrammes que le groupe contrôle (Muraven et al., 1998). En plus des effets comportementaux observés, des études utilisant l'électroencéphalographie (EEG) ou l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) ont identifié, conformément aux hypothèses soulevées par ce modèle, une baisse de l'activité des structures cérébrales impliquées dans le contrôle cognitif (voir Inzlicht et al., 2016 pour une revue).

Un certain nombre de critiques se sont élevées à l'encontre de cette théorie. La fiabilité statistique des effets a notamment été contestée puisque les résultats n'ont pas toujours pu être répliqués (Lange & Eggert, 2014). Bien que des méta-analyses aillent tout de même dans le sens des propositions du modèle (Hagger et al., 2010), d'autres incorporant des mesures de correction ont pu observer des effets faibles voire nuls (e.g. Carter & McCullough, 2014). Hormis les aspects statistiques, d'autres études ont mis en avant que d'autres facteurs que la baisse stricte de ressources cognitives pouvait engendrer une baisse de performance au cours de ces paradigmes expérimentaux. Parmi eux, les croyances sur l'existence de ressources limitées (Carter & McCullough, 2013). Job et collaborateurs (2010) ont par exemple observé que les participants adhérant au fait que l'exécution du contrôle diminue des ressources cognitives limitées présentaient en effet une diminution du contrôle tandis que ce n'était pas le cas pour les participants qui n'avaient pas cette croyance (Job et al., 2010). La motivation est aussi un facteur important. (Re)Motiver les participants en leur proposant une récompense si un niveau de performance est atteint a permis d'observer qu'ils arrivaient à hisser à nouveau leur performance à leur niveau initial malgré une certaine durée à effectuer une tâche (Boksem et al., 2006). Enfin, selon cette théorie, une tâche difficile et longue devrait puiser davantage dans les ressources. Or,

de nombreuses études montrent une altération de la performance au cours de tâche pourtant simple et courte (Pattyn et al., 2008). Des critiques ont aussi été émises quant à la possibilité que le glucose soit réellement une ressource qui diminue en conséquence d'un effort cognitif prolongé. Le glucose est une source d'énergie utilisée par le cerveau à hauteur de 25% environ (Bélangier et al., 2011). Le postulat de ce modèle est qu'en poursuivant un effort cognitif, le glucose est consommé et sa diminution entraîne à son tour la diminution des capacités de contrôle (Fairclough & Houston, 2004 ; Gailliot et al., 2007). Or, l'évolution de la quantité de glucose dans le sang n'a pas été toujours observée après un effort cognitif, et son ingestion ne semble pas impacter les capacités de contrôle au cours du temps. Par ailleurs, la présence de différences interindividuelles concernant le niveau de glucose des participants avant de débiter les expériences n'a pas été contrôlée lors de ces études (Kurzban, 2010 ; Molden et al., 2012). De plus, beaucoup de chercheurs s'accordent sur le fait que la suractivation d'une région cérébrale particulière lors d'un effort mental n'a que peu ou aucune influence sur la consommation énergétique du cerveau (Clarke & Sokoloff, 1998 ; Raichle & Mintun, 2006). Enfin, l'utilisation du glucose est observée au cours de processus cognitifs, tels que la vision, qui ne semblent pas affectés par la fatigue cognitive (Kurzban et al., 2013). Actuellement, il semble peu probable que le glucose joue un rôle direct dans l'apparition de la fatigue cognitive.

Bien que le modèle précédent rende davantage compte des effets observés au cours d'études dont la charge cognitive est élevée, une vision similaire a été proposée pour expliquer les résultats obtenus lors de tâches qui, au contraire, se caractérisent par de faibles sollicitations de l'opérateur. L'explication proposée est généralement basée sur les théories des ressources attentionnelles, avec dans l'idée que les ressources attentionnelles diminuent au cours du temps. Les théories des ressources attentionnelles stipulent que notre capacité de traitement de l'information est limitée. Kahneman (1973) notamment, entrevoit notre capacité attentionnelle comme un réservoir de ressources dont la capacité varie selon notre niveau d'activation physiologique. Lorsque celle-ci diminue, la capacité du réservoir diminue aussi (Kahneman, 1973). Une vision légèrement différente est partagée par Young et Stanton (2002) qui eux proposent à travers leur théorie des ressources malléables que la taille du réservoir accueillant les ressources diminue lorsqu'elles ne sont pas sollicitées (Young & Stanton, 2002).

Plusieurs résultats vont dans le sens d'une diminution des ressources au cours de ce type de tâche. Tout d'abord, les participants effectuant des tâches avec peu de sollicitations rapportent malgré tout une charge cognitive élevée, évaluée par exemple avec le NASA TLX, en les

effectuant (Warm et al., 1996). Ensuite, Warm et collaborateurs (2008) ont observé que la vitesse du flux sanguin au sein des artères cérébrales moyenne (Sylviennes), qui fournissent une grande partie du flux sanguin vers le cerveau, diminuait au cours du temps. En sachant que cet indicateur augmente généralement au cours d'une tâche cognitive, ils ont interprété cette diminution comme la consommation d'une ressource. Cette diminution était d'ailleurs observée sur l'hémisphère droit, impliqué davantage que l'hémisphère gauche lors de tâche de vigilance. Mais surtout, elle n'était observée que chez les participants à qui il avait été demandé d'effectuer activement la tâche de vigilance, pas chez ceux l'effectuant de manière passive (Warm et al., 2008).

2. La fatigue cognitive : un mécanisme motivationnel

D'autres modèles ont été proposés et ont plutôt attribué un rôle adaptatif à la fatigue cognitive qui constituerait un mécanisme motivationnel qui permet d'orienter les efforts vers des activités désirés ou plus pertinente. Ces modèles reposent tous sur le fonctionnement d'un mécanisme d'évaluation coût/bénéfice qui oriente les efforts de manière à augmenter les bénéfices et diminuer les coûts qui sont associés à son exercice, ces coûts pouvant être de plusieurs natures (e.g., intrinsèque ou d'opportunité). La baisse de performance observée n'est donc pas due à une incapacité mais plutôt la volonté de ne plus exercer un effort.

Le **modèle des coûts d'opportunité** développé par Kurzban et collaborateurs (2013) n'admet pas que la fatigue cognitive soit générée par une diminution des ressources cognitives mais toutefois que celles-ci soient limitées. En effet, selon eux, le CPF dispose de capacité de traitement limité qui l'empêche d'effectuer certaines opérations cognitives en parallèle (Kurzban et al., 2013). Ce problème de simultanéité, comme ils le nomment, nécessite de déterminer l'action à effectuer en priorité. Cette sélection est fonction de deux facteurs, l'utilité de la prochaine meilleure action (relative utility, RU) et la fraction de la valeur (β) obtenue à partir d'une tâche lors de la division de la capacité de traitement (**figure 6**). Lorsque l'utilité de la prochaine action est élevée et que, finalement, la division des capacités entre les différentes actions possibles ne diminue pas la valeur obtenue, alors les capacités sont divisées entre les deux actions. La relation entre ces deux facteurs représente les coûts d'opportunités. Ces coûts seront plus importants lorsque les potentielles activités solliciteront les mêmes régions du CPF. Au cours du temps, nous évaluons constamment les coûts d'opportunité. Lorsqu'ils sont élevés, l'utilité accordée à la tâche en cours n'est pas assez importante. Nous allouons donc nos capacités à plusieurs tâches, ce qui peut expliquer la baisse de performance au cours du temps. La sensation

de fatigue va aussi apparaître lorsque les coûts d'opportunités seront plus importants avec le temps. Dans ce cadre, elle a un rôle de signal qui permet de guider la sélection de l'action. Elle est donc un indicateur adaptatif redirigeant l'allocation des ressources limitées vers une activité dont l'utilité est plus élevée.

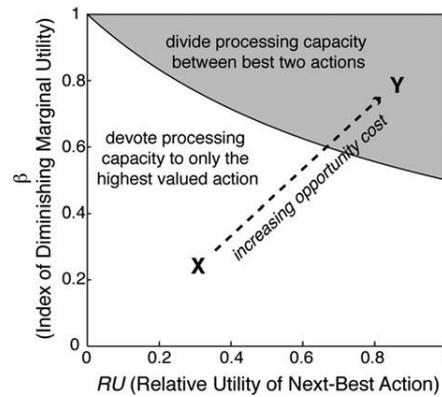


Figure 6. Modèle de Kurzban et al., (2013) définissant les coûts d'opportunités comme la relation entre l'utilité de la prochaine meilleure action (relative utility, RU) et la fraction de la valeur (β) obtenue à partir d'une tâche lors de la division de la capacité de traitement. Selon le niveau de ces coûts, les capacités de traitement sont divisées ou non entre plusieurs tâches.

Dans le même principe que le modèle précédent, le modèle du **contrôle motivationnel** de la fatigue cognitive (Hockey, 2011 ; 2013) n'intègre pas une diminution des ressources. La fatigue cognitive est perçue comme un état adaptatif, positif donc, qui fait partie d'un système plus global, le système de contrôle compensatoire, qui gère l'activité selon des exigences motivationnelles (**figure 7**). Le modèle du contrôle compensatoire a initialement été développé pour rendre compte de la stabilité de la performance lors d'un état de stress (Hockey, 1997). Il suppose que nos actions sont guidées par un but de référence et que nous les adaptons selon si notre comportement s'écarte de ce qui est déterminé par notre but. Cette déviation est évaluée à travers l'écart entre notre performance et celle attendue et nous adaptons donc notre comportement de deux façons : nous augmentons l'effort cognitif afin de stabiliser notre performance ou nous modifions le but à suivre. Cette sélection serait fonction de l'évaluation des coûts/bénéfices associée au suivi d'un but. La fatigue cognitive ne serait donc qu'un mécanisme au service de la sélection des buts à suivre. Elle fournirait une valeur motivationnelle destinée à permettre la compétition entre les différents buts et donc participerait à orienter le choix. Ce

processus de sélection/stabilisation implique deux boucles de rétroaction, une boucle de bas niveau ou une boucle de haut niveau.

Lorsque la tâche est connue, ou par exemple lorsque le participant n'est pas fatigué, la boucle de bas niveau est privilégiée afin de mettre en place des comportements routiniers. Mais lorsque la déviation de notre performance par rapport à celle attendue est trop importante pour être stabilisée ou lorsque nous anticipons qu'un but rapportera davantage de bénéfices que de coûts, la boucle de rétroaction de haut niveau est sollicitée. Cette boucle intègre trois fonctions exécutives, toutes faisant partie d'un système exécutif central (e.g., Norman & Shallice, 1986 ; Miller & Cohen, 2001). La première fonction permet de déterminer si la performance s'éloigne de celle en accord avec notre but et évalue le niveau d'effort cognitif sollicité pour maintenir la performance. Ces deux informations sont transmises à une deuxième fonction qui permet de réguler l'effort fourni. Lorsqu'on ne peut pas revoir à la baisse ses standards de performance et que la possibilité de contrôle est limitée, nous pouvons adopter une activité de régulation pour protéger cette performance. Si le but n'est malgré tout pas atteignable, la fonction de régulation du but, qui exerce un contrôle top-down afin de maintenir le but en cours (et d'inhiber les buts concurrents), va être sollicitée afin de sélectionner un but alternatif. Le choix de ce but se fait en fonction d'une évaluation coût/bénéfice des différents buts en compétition. La fatigue subjective rentre en jeu à ce niveau. Le sentiment de fatigue est lié à la fonction de régulation de l'effort. Son intensité est dépendante de la fréquence et l'intensité de l'activité de cette fonction de régulation. Plus la fatigue serait intense et plus le changement de but serait préféré. Finalement, la fatigue aurait un rôle quasiment métacognitif et positif en termes de flexibilité puisqu'elle permettrait d'évaluer les buts et de changer vers le plus important. Lorsque la valeur du but ne diminue pas, il ne devrait jamais y avoir une compétition avec d'autres buts. La fatigue permettrait donc la compétition avec d'autres buts.

Il faut noter que des facteurs non liés à la tâche en cours peuvent engendrer un changement de but. Des événements cognitifs (e.g. buts personnels), somatiques (e.g. besoin de s'alimenter) ou environnementaux (e.g. augmentation de la température) peuvent perturber le maintien du but actuel en faveur de la sélection d'un but alternatif. Le but lié à la tâche n'est donc pas en compétition pour le contrôle de l'action seulement avec d'autres buts cognitifs, endogènes, mais aussi avec des buts primaires, des besoins émotionnels et biologiques. Ces besoins bénéficient d'un traitement privilégié et d'une pertinence accrue pour nos priorités motivationnelles et peuvent donc facilement prendre la place de buts liés à la tâche. Enfin, le but peut ne pas être atteint, non pas parce qu'il est remplacé par un autre, plus pertinent, mais simplement parce qu'il

n'a pas été assez activé et s'est « éteint » suite au passage du temps (ou à force de répétition et donc par habitude). L'extinction du but pourrait ainsi être un des phénomènes à l'œuvre lors des études portant sur la baisse de vigilance dans lesquels un minimum de contrôle est nécessaire pour maintenir sa concentration.

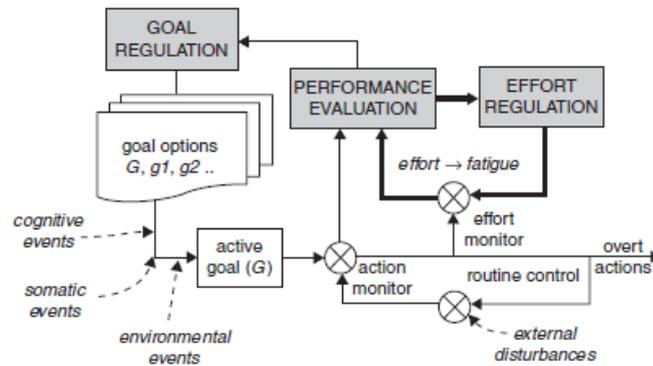


Figure 7. Le modèle du contrôle compensatoire. Selon ce modèle, deux boucles agissent pour le maintien de la performance. Une première boucle, ne sollicitant pas le contrôle exécutif, détecte via le « moniteur des actions » les déviations de la performance par rapport à nos buts. S'il s'agit d'une activité automatisée ou si ses demandes sont faibles, les déviations sont directement corrigées au sein de cette boucle. Si la performance évaluée est trop différente de ce qui est attendu, le système peut opter pour deux solutions. Il peut augmenter l'effort afin de ramener la performance vers les standards attendus (1), ou effectuer une analyse coûts/bénéfices du but suivi mais aussi des autres buts en compétition afin de maintenir ou changer le but suivi (2).

Comme les modèles précédents, Müller et Apps (2019) avancent que la fatigue cognitive apparaît graduellement en exerçant un effort cognitif prolongé. Leur modèle s'attache au fait qu'exercer un effort a un coût cognitif (e.g., Kurzban et al., 2013 ; Shenhav et al., 2013). Lorsque cet effort est exercé pendant un certain temps, sa valeur décroît (Shenhav et al., 2013) et/ou l'utilité des comportements/tâches alternatives augmente (Kurzban et al., 2013). En conséquence, l'effort fini par ne plus en valoir la peine. Une diminution de la motivation à exercer cet effort peut donc apparaître et in fine une baisse de performance.

Müller et Apps (2019) ont proposé un ensemble de structures cérébrales, qu'ils divisent en systèmes, impliquées dans l'apparition de la fatigue en distinguant d'un côté les structures sollicitées par l'activité en cours et de l'autre celles impliquées dans la motivation (**Figure 8**). C'est au sein des structures sollicitées dans l'accomplissement de la tâche en cours que la fatigue cognitive se manifesterait. Les structures seraient donc différentes selon la tâche effectuée. À l'inverse, les structures du système motivationnel seraient sollicitées indépendamment de la tâche

en cours. Elles évalueraient l'état du système impliqué dans la tâche afin de déterminer la quantité d'efforts nécessaires pour effectuer une tâche et effectueraient une évaluation coût/bénéfice pour déterminer si cet effort serait déployé. Si c'est le cas, une augmentation de l'activité devrait être observée. A l'inverse, une diminution ou le désengagement de la tâche en cours pour une autre devrait être observé. Les structures impliquées dans le système motivationnel sont le CPF dorsolatéral, l'insula antérieure et le CCA dorsal. Plusieurs résultats vont dans le sens de leur proposition.

Les recherches effectuées chez le rat montrent qu'une lésion au CCA dorsal diminuait la volonté d'exercer un effort. Après une lésion, ils optaient pour le comportement nécessitant le moins d'effort bien qu'ils avaient le choix d'effectuer un autre comportement, plus coûteux mais permettant d'obtenir une récompense plus élevée (Salamone et al., 2016). Chez l'humain, l'activité de ces structures est modulée selon la quantité d'effort exercée (Chong et al., 2017). Elles calculent aussi la valeur des actions qui peuvent être effectuées (Wittmann et al., 2016). Enfin, elles sont reconnues pour être impliquées dans la surveillance d'états internes. Le CCA dorsal, par exemple, est impliquée dans la surveillance de la performance (Ridderinkhof et al., 2004) et directement dans l'expérience consciente de l'effort (Naccache et al., 2005). L'insula est impliquée dans l'intéroception (Ainley et al., 2016) et la perception de l'effort (Otto et al., 2014). Enfin, le CPF dorsolatéral est lui impliquée dans les activités métacognitives et récemment, il a été montré qu'il informait de la capacité à continuer à exercer un effort (Soutschek & Tobler, 2020).

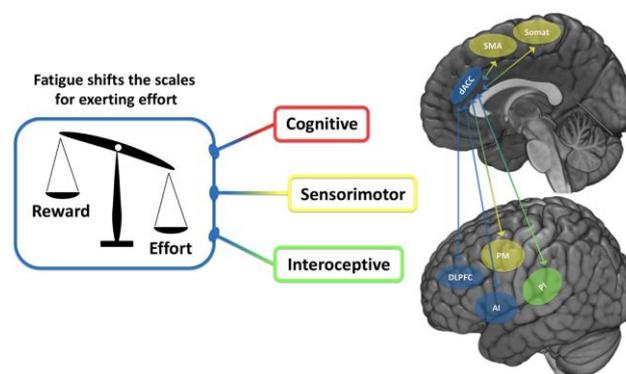


Figure 8. Müller et Apps (2019) distingue les structures permettant de réaliser la tâche et celles impliquées dans le système motivationnel. Les premières peuvent faire partie du système cognitif, sensorimoteur ou intéroceptif. Elles sont donc sollicitées ou non selon la tâche en cours et c'est au sein de ces systèmes que la fatigue cognitive apparaît. Les structures impliquées dans le système motivationnel sont le CPF dorsolatéral, l'insula antérieure et le CCA dorsal. Les structures du système cognitif ne sont pas représentées parce qu'elles sont différentes selon la tâche effectuée.

Repris de Müller et Apps (2019). SMA = Aire motrice supplémentaire ; Somat = cortex somatosensoriel ; PI = Insula postérieure ; PM = Cortex Prémoteur.

Les modèles précédents attribuent l'origine de la fatigue cognitive à l'exercice d'un effort prolongé mais ne postulent pas que l'effort soit associé à des coûts métaboliques. Mais la fatigue cognitive peut être aussi perçue comme un mécanisme adaptatif dont le rôle serait de protéger les ressources cognitives qui diminuent en exerçant un effort ou de guider leur utilisation vers des comportements qui maximisent l'utilité de leur dépense.

Le modèle de Boksem et Tops (2008) rentre dans ce cadre (Boksem & Tops, 2008). Selon eux, exercer un effort cognitif est associé donc à un coût énergétique. D'un point de vue évolutionniste, nous avons intérêt à conserver des ressources ou à les utiliser de façon à promouvoir les comportements les plus utiles. La fatigue cognitive serait un mécanisme adaptatif et correspondrait selon eux à « une volonté d'abandonner un comportement lorsque les coûts énergétiques dépassent les avantages perçus d'une performance continue ».

Les structures cérébrales et le rôle que chacune jouerait dans cette évaluation est très proche de ce qui a été proposé au sein des modèles précédents (i.e., Hockey, 2013 ; Müller et Apps, 2019 ; **Figure 9**). Le cortex orbitofrontal, l'amygdale et l'insula auraient pour fonction de coder la valeur négative ou positive des réponses possibles fournies par l'environnement, l'état physiologique et les ressources disponibles. Le CCA aurait une fonction centrale, celle de relayeur. Il intégrerait les informations que ces structures auraient transmises via les projections glutaminergiques et les transmettrait au striatum et notamment le noyau accumbens et l'amygdale afin de favoriser un comportement en adéquation avec le choix découlant des informations intégrées. Enfin, l'activité de la dopamine, un des principaux neurotransmetteurs de ce système, impliquée entre autres dans la motivation et l'effort, tiendrait aussi un rôle central puisqu'elle renforcerait les comportements permettant d'obtenir une récompense.

La fatigue cognitive se manifesterait dans ce modèle par une diminution de l'activité dopaminergique. Cette réduction, notamment au sein du noyau accumbens et du mésencéphale, pourrait être en partie causée par les résultats de l'évaluation coût/bénéfice puisque ces deux structures partagent des connexions efférentes avec celles responsables de cette évaluation, c'est-à-dire le CCA, le cortex orbitofrontal, l'insula et l'amygdale. La dopamine permet au CPF de conserver son niveau d'activité pendant une période soutenue et ainsi faciliter le suivi du but. Le CPF reçoit les influx dopaminergiques de l'aire ventrale tegmentale. Ces influx permettraient de renforcer les comportements générant des récompenses afin que le CPF puisse plus facilement réactiver celui-ci dans le futur. La diminution de l'activité dopaminergique causée par la fatigue cognitive réduirait le niveau dopaminergique au niveau du CPF et donc la capacité à maintenir un

but, augmentant la distractibilité. Ajouté à cela, les neurones cholinergiques du prosencéphale basal reçoivent des projections du noyau accumbens. L'acétylcholine se projette aussi au sein du CPF et joue un rôle dans le contrôle cognitif et l'attention. Ainsi, la diminution de l'activité des structures évaluant la récompense pourrait en plus de la dopamine diminuer les projections d'acétylcholine vers le CPF diminuant ainsi l'attention et le contrôle cognitif.

Plusieurs résultats expérimentaux vont dans le sens des propositions de ce modèle. Boksem et collaborateurs (2006) ont proposé aux participants de leur étude, après qu'ils avaient déjà accomplis deux heures de l'expérience, de pouvoir gagner davantage d'argent si leur performance était suffisamment élevée. Cette proposition avait eu pour effet d'annuler en partie les effets de la fatigue. Plus précisément, ils ont observé que l'amplitude du potentiel évoqué négatif apparaissant après une erreur (Error Related Negativity – ERN) augmentait lorsque la récompense était proposée, alors qu'elle avait diminué sous l'effet de la fatigue. Il a été proposé que ce potentiel soit généré par une diminution de l'activité des neurones dopaminergiques du mésencéphale qui engendrerait à leur tour une désinhibition des neurones moteurs du CCA, à l'origine de ce potentiel. Ce résultat serait donc cohérent avec leur proposition que la fatigue résulterait d'une analyse coût/bénéfice des actions.

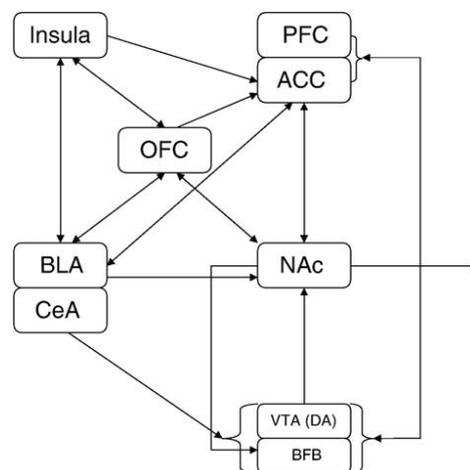


Figure 9. Les structures impliquées dans l'apparition de la fatigue et leurs différentes connexions selon le modèle de Boksem et Tops (2008). PFC = cortex préfrontal ; ACC = cortex cingulaire antérieur ; OFC = cortex Orbitofrontal ; BLA = amygdale basolaterale ; CeA = noyau central de l'amygdale ; NAc = noyau accumbens ; VTA (DA) = aire ventrale tegmental (Dopamine) ; BFB = prosencéphale basal

Le **modèle du contrôle optimal** développé par Christie et Schrater (2015) prend la même direction que celui de Boksem et Tops (2008). Il suppose l'existence d'un système de contrôle qui évalue l'état de nos ressources afin de les redistribuer de manière optimale, c'est-à-dire en maximisant les bénéfices et en minimisant les coûts, afin qu'elles perdurent dans le temps (Christie & Schrater, 2015). Il est toutefois précis sur la ressource impliquée et propose que ce ne soit pas le glucose mais le glycogène qui diminue en exerçant un contrôle cognitif.

Le glycogène est une forme transformée du glucose généralement stockée dans le foie ou les muscles mais aussi en moindre quantité au sein des astrocytes. La consommation de glycogène correspond, davantage que le glucose, au fonctionnement du contrôle cognitif. Le glycogène est consommé sans nécessairement effectuer un effort cognitif, mais il est davantage lorsque c'est le cas (Brown & Ramson, 2007). De plus, la réserve de glycogène fonctionne comme un réservoir puisque son niveau peut augmenter, notamment durant le sommeil (Swanson, 1992), et diminuer lorsqu'au contraire nous en manquons (Karadzic & Mrsulja, 1969). Cela expliquerait d'ailleurs pourquoi la fatigue cognitive est plus importante lorsque nous manquons de sommeil (Borragàn et al., 2019).

Afin d'adapter nos comportements de manière à préserver cette réserve de glycogène, il est nécessaire de disposer d'un système évaluant son niveau. Christie et Schrater (2015) postulent que la fatigue subjective jouerait ce rôle. Elle n'apparaîtrait pas lorsque les ressources de glycogènes seraient complètement épuisées mais pour indiquer que leur utilisation au rythme actuel pourrait créer sous peu de temps un manque (Matsui et al., 2011).

Des alternatives ont été proposées aux théories suggérant la diminution du glucose, ou plus largement d'une autre ressource, comme responsable de l'apparition de la fatigue cognitive. Holroyd (2016) proposa plutôt que la fatigue cognitive est générée par un **problème d'élimination des déchets métaboliques**, les peptides β -amyloïde, dont l'accumulation au sein du liquide interstitiel pourrait entraîner des dommages. Cette accumulation serait issue d'un effort cognitif soutenu. Selon lui, la fatigue cognitive apparaîtrait afin de réduire les comportements qui engendrent cette accumulation et aurait donc aussi un rôle protecteur. Il postule que l'activation prolongée du CCA et du locus coeruleus, deux structures impliquées dans la régulation de l'effort cognitif, serait responsable de cette accumulation à travers plusieurs mécanismes.

L'activation du locus coeruleus augmente l'activité synaptique qui a son tour créait une accumulation des peptides β -amyloïde. De plus, le locus coeruleus réduit le volume de l'espace interstitiel augmentant donc la fréquence d'accumulation des peptides β -amyloïde. Puis, cette

accumulation serait plus importante puisque l'activation prolongée du CCA et du locus coeruleus augmenterait la synchronisation de réseaux de neurones distribués sous-tendant le fonctionnement du contrôle cognitif.

De nombreuses données confirment en effet l'implication de ces structures dans ce rôle. Le CCA par exemple est envisagée comme étant la source de l'activité thêta dont la fonction est de synchroniser l'activité corticale dans les systèmes neuronaux distribués afin d'effectuer un effort cognitif (Onton et al., 2005 ; Cohen et al., 2008 ; Klimesch et al., 2008 ; Griesmayr et al., 2010). De même, il a été observé que la norépinephrine, synthétisée dans le LC, augmentait la connectivité entre des clusters neuronaux (Eldar et al., 2013).

Ce modèle suppose donc que la présence de la fatigue cognitive devrait se refléter par une augmentation de la synchronie au sein du système CCA-locus coeruleus et entre ce système et les structures cérébrales impliquées dans la tâche. Les peptides β -amyloïde s'accumulent aussi et surtout au sein du réseau du mode par défaut. Le réseau du mode par défaut est un ensemble de structures cérébrales qui se désengagent lorsqu'un individu effectue une tâche externe, sollicitant le contrôle cognitif, puis se réengagent lorsqu'un individu cesse d'effectuer cette tâche. La suppression du réseau du mode par défaut est impérative pour mobiliser les réseaux cérébraux appropriés. Afin d'expliquer cette augmentation, Holroyd suppose que le CCA et le locus coeruleus inhiberait le réseau du mode par défaut. En plus des structures impliquées dans la tâche, la fatigue cognitive devrait donc se refléter par une augmentation de la synchronisation entre le CCA-locus coeruleus et le réseau du mode par défaut. Cette synchronie devrait générer une accumulation de déchets métaboliques au sein des structures visées par le CCA et le locus coeruleus. Holroyd relie aussi ce mécanisme biologique d'accumulation à l'origine de la sensation d'effort et de fatigue. La première serait générée par le dépôt des peptides β -amyloïde alors que la seconde serait liée à leur niveau total. Enfin, ce modèle spécifie aussi comment le contrôle est alloué. Pour cela, il se base sur les principes de l'apprentissage hiérarchique du renforcement et stipule que le CCA diminuerait le contrôle cognitif lorsque les récompenses reçues seraient égales ou supérieures à la récompense moyenne, et l'augmenterait lorsque les récompenses reçues seraient inférieures à la récompense moyenne (Holroyd & McClure, 2015).

Récemment, André et collaborateurs (2019) ont développé **un modèle intégratif du contrôle** de l'effort permettant de rendre compte de l'apparition de la fatigue cognitive (André et al., 2019). Trois aspects, que nous détaillerons en décrivant le modèle, caractérisent l'effort selon André et collaborateurs (2019). Tout d'abord, ils considèrent que l'effort est un mécanisme intégrant de l'information (e.g. contraintes de la tâche) qui va permettre de générer un signal (i.e. le second

aspect) qui va moduler l'activité des structures cérébrales impliquées dans la tâche afin que le traitement des caractéristiques pertinentes pour l'accomplissement de la tâche en cours soit effectué. Enfin, l'effort est aussi un sentiment représentant le coût perçu associé à l'accomplissement du comportement. Ce modèle intégratif prend en compte les points de vue des deux types de modèles dominants, c'est-à-dire les modèles des ressources cognitives et les modèles coûts/bénéfices. En accord avec ces derniers, l'effort serait déployé (et donc diminué) selon une analyse des coûts et bénéfices, mais la diminution de l'effort ne serait pas seulement une conséquence de cette analyse. Ils intègrent en effet une proposition centrale des modèles des ressources qui est que la capacité d'exercer un effort diminue avec le temps. Mais au lieu d'attribuer cette diminution à l'épuisement d'une ressource limitée, ils avancent que cette ressource serait la connectivité entre les différentes structures du réseau responsable de l'analyse coût/bénéfice.

L'effort est tout d'abord un mécanisme intégrant des informations telles les contraintes de la tâche (e.g. alternatives disponibles), les punitions/récompenses associées à sa réalisation (e.g. gain financier, douleur) ou encore l'état interne (e.g. éveil physiologique). L'intégration de ces informations lui permet d'exercer deux fonctions : une fonction de prise de décisions concernant l'intensité et l'orientation de l'effort à déployer pour chaque comportement et d'exercer un contrôle sur les régions cérébrales impliquées dans l'activité en cours afin de les guider dans la sélection/inhibition des caractéristiques pertinentes/non pertinentes de la tâche. Ces deux fonctions sont effectuées par des unités de traitement interconnectées qui sont localisées au sein des mini-colonnes corticales des structures composant un réseau cérébral spécifique. Ce réseau serait composé du CCA dorsal, de l'insula antérieure, du cortex orbitofrontal et du gyrus temporal supérieur. Ces structures ont parfois été labellisées comme le réseau de la saillance (Seeley et al., 2007) ou le réseau cingulo-operculaire (Dosenbach et al., 2008). Ce réseau intègre donc de nombreuses informations, mais en distribue aussi aux différentes structures impliquées dans la réalisation de la tâche. Plus précisément, ces différentes unités vont envoyer un signal d'effort aux différentes structures cérébrales impliquées dans la réalisation de la tâche afin de les aider à sélectionner les caractéristiques pertinentes de la tâche (e.g. stimulus, comportement) et d'un autre côté vont désactiver celui envoyé au réseau du mode par défaut.

Comment la fatigue cognitive apparaît ?

La fatigue cognitive serait présente lorsque le signal d'effort perdrait en intensité. Le mécanisme ne peut être déployé que pendant une durée limitée, pour plusieurs raisons. La

première est que le nombre d'unités de traitement est fini, ce qui signifie que l'effort pouvant être fourni est limité. La seconde est que la connectivité des structures sous-jacentes à ce mécanisme diminue lorsque trop elles sont trop sollicitées. Cette diminution serait due à une altération du fonctionnement des neurones pyramidaux des structures préfrontales faisant partie du réseau de l'effort. Cette altération serait causée par la dérégulation de plusieurs molécules en particulier, la dopamine, la noradrénaline, la sérotonine et l'adénosine. Une dérégulation spécifique de chacun d'entre eux pourrait être observée selon l'activité. Ce modèle stipule donc que plus l'effort est important, plus l'activité neuronale du réseau envoyant le signal d'effort devrait l'être aussi. Lorsque le réseau serait trop sollicité, le signal d'un besoin d'effort sera moins important. L'évolution du signal d'effort pourrait être visible à travers le rythme thêta mesurée au niveau fronto-medial, qui refléterait donc l'engagement ou le désengagement de l'effort selon s'il augmente ou diminue, respectivement.

Les unités de traitements ne sont pas dédiées à une tâche en particulier mais leur fonctionnement est contraint à traiter une tâche à la fois. Ce fonctionnement est cohérent avec les récentes observations du fonctionnement des différentes structures de ce réseau qui leur attribue un rôle large de prise de décision lié à l'effort (e.g. Shenhav, 2013). Le déploiement de ces unités, qui est donc fonction de l'analyse coût/bénéfices des différentes tâches, va être priorisé selon le résultat de cette analyse.

Le signal d'effort n'est pas le seul transmis par les unités de traitements. Elle diffuse en effet un second signal, le signal d'autonomie, dont la fonction est de mobiliser le système sympathique afin qu'il accorde la dépense d'énergie permettant d'accomplir le but voulu.

En plus des deux signaux diffusés, deux sentiments sont générés par le mécanisme. Le premier, le sentiment d'effort, est généré par la prise de conscience du coût associé à l'accomplissement de la tâche en cours. Sa génération est donc directement liée à l'activité des unités de traitements impliquées. Plus le nombre d'unités sollicitées est important, plus le sentiment de fatigue sera élevé. Enfin, le sentiment de fatigue serait lui généré par la prise de conscience que notre capacité à accomplir la tâche serait affaiblie et qu'il pourrait être dommageable de continuer l'activité avec le même niveau d'engagement. Ce modèle suppose donc que ce sentiment peut apparaître suite à trois informations : (1) l'augmentation des coûts associés à la tâche, (2) un feedback négatif sur la performance et (3) un état physiologique alarmant. Comme d'autres modèles, une fonction de signalement est donc attribuée au sentiment de fatigue (voir par exemple le modèle d'Hockey, 2011).

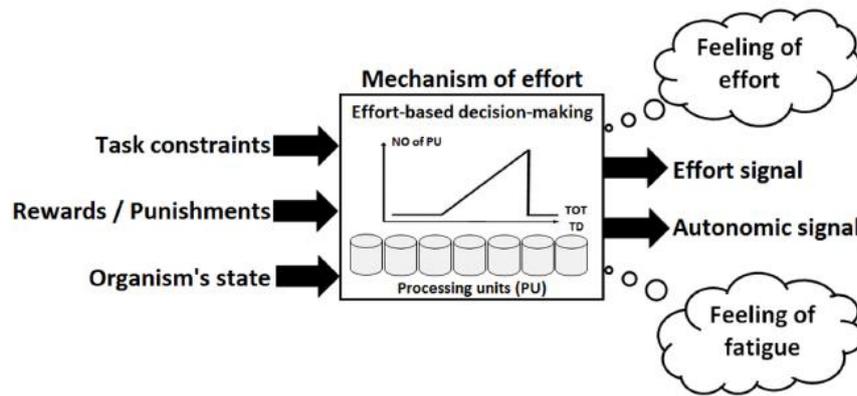


Figure 10. Représentation schématique du modèle intégratif de contrôle de l'effort. Les trois aspects à l'origine de l'effort sont représentés au sein de cette représentation. Le mécanisme de l'effort, composé par un nombre fini d'unités de traitement, intègre différentes informations lui permettant de décider de l'orientation et de l'intensité de l'effort à exercer. Ce mécanisme génère deux signaux : un signal d'effort dont l'intensité dépend du nombre d'unités de traitement sollicitées pour accomplir l'objectif lié à la tâche. Le nombre d'unité est d'autant plus important que la difficulté de la tâche (Task Difficulty – TD) et/ou le temps passé sur la tâche (TOT) est important. Ce mécanisme produit aussi un signal autonome, envoyé au système sympathique afin de mobiliser de l'énergie. A l'issue de ce fonctionnement, deux sentiments seraient générés : le sentiment d'effort qui reflèterait la conscience des coûts nécessaires pour atteindre l'objectif de la tâche et le sentiment de fatigue correspondrait à la prise de conscience des coûts intrinsèques élevés qui pourraient empêcher l'organisme de faire face à une menace future. Repris de André et al., (2019).

Synthèse et objectifs

Les différentes parties de cette introduction ont permis d'identifier que l'apparition de la fatigue cognitive était soumise à l'influence de nombreux facteurs (e.g. sommeil, différence interindividuelles) et qu'elle pouvait apparaître dans de nombreux contextes, dès lors qu'un effort cognitif était accompli. Ses effets négatifs sur le contrôle cognitif sont largement admis et plusieurs modèles ont été proposés pour les expliquer. Ces modèles peuvent être divisés en deux catégories. Soit l'exercice prolongé d'un effort a diminué nos ressources nous rendant incapables de solliciter le contrôle cognitif. Soit l'effort est régulé selon des exigences motivationnelles. Les modèles issus de cette dernière catégorie proposent un rôle central aux structures cérébrales impliquées dans le traitement des récompenses ou encore la motivation telles que le CCA dorsal, le CPF dorsolatéral et ventromédian, le striatum ou encore l'insula. Elles vont en effet être à l'origine du sentiment de fatigue mais aussi avoir la charge d'évaluer si l'effort doit être exercé et de guider sa direction et son intensité via les connexions qu'elles partagent avec les structures cérébrales impliquées dans la réalisation de la tâche ou encore le réseau du mode par défaut (Shenhav et al., 2013 ; Holroyd, 2016 ; Müller & Apps, 2019). La communication entre ces différentes structures semble donc centrale mais a encore été peu évaluée dans la littérature. Nous allons donc utiliser des mesures de connectivité fonctionnelle afin de déterminer l'évolution de la communication entre les régions cérébrales en étant fatigué. Cela permettra de déterminer les mécanismes préservés et altérés par la fatigue cognitive mais surtout d'apporter des résultats permettant de discuter de la validité des modèles des ressources ou motivationnels de la fatigue cognitive. Cela constitue l'objectif principal de cette thèse.

Le second est de transférer nos résultats sur une tâche réaliste. L'induction et l'évaluation d'une fatigue cognitive en laboratoire peut être différente sur de nombreux aspects par rapport à celle induite en condition réelle. En laboratoire, les tâches utilisées sont souvent monotones, répétitives et l'engagement des participants peut être restreint, surtout en l'absence d'une source de motivation extrinsèque. Elles peuvent donc générer un désengagement plus rapidement qu'une tâche réaliste. Puis, en se référant aux modèles motivationnels de la fatigue cognitive, l'altération des mécanismes du contrôle cognitif n'est pas due à une incapacité à l'implémenter mais plutôt à un choix. Dans ce cadre, il est d'autant plus nécessaire de vérifier si les connaissances se généralisent.

Les modèles de la fatigue que nous avons évoqués plus haut ont donc proposé un ensemble de régions cérébrales qui constituerait en quelque sorte un « réseau de la fatigue ». Toutefois, il est possible que d'autres structures puissent être intégrées dans ce réseau. Plusieurs études ont attribué au complexe moteur supplémentaire (pre-SMA et SMA) un rôle proche de celui du CCA, c'est-à-dire un rôle dans la gestion et la perception de l'effort (Shenhav et al., 2013 ; Zénon et al., 2015 ; Emanuel et al., 2021). Le rôle de cette région est classiquement associé au contrôle de l'action motrice. Pourtant, Emanuel et collaborateurs (2021) ont par exemple observé que la stimulation magnétique transcrânienne répétitive sur SMA affectait la gestion de l'effort au cours du temps (Emanuel et al., 2021). Puis, une autre étude a montré que lors des essais associés à une récompense, pre-SMA était davantage connectée au cortex frontal inférieur droit, ce qui améliorerait l'inhibition (Wang et al., 2018). Pre-SMA pourrait donc comme le CCA « énergiser » la région du CPF latéral responsable de l'implémentation du contrôle cognitif. Toutefois, ils agiraient sur différentes régions du CPF latéral. L'organisation de ce dernier est déterminée selon la longueur temporelle entre l'évènement/information qui détermine l'action à choisir et l'action elle-même. Plus le choix de l'action nécessite l'intégration d'une information éloignée temporellement de l'action, plus la région impliquée sera antérieure au sein du CPF latéral (Koechlin et al., 2003 ; Koechlin & Summerfield, 2007). Pre-SMA intégrerait des informations dont les conséquences vont porter sur l'action immédiate alors que le CCA prendrait en compte des informations dont les conséquences vont porter sur une durée plus étendue que l'immédiat (Kouneiher et al. 2009). En troisième objectif, nous souhaitons explorer l'impact de la fatigue cognitive sur ces deux structures et leur lien respectif avec le CPF latéral.

Enfin, les modèles des ressources comme les modèles motivationnels de la fatigue cognitive ont proposé qu'effectuer une tâche ne sollicitant pas le contrôle cognitif pouvait demander un effort cognitif (Warm et al., 2008). Il peut en effet aussi apparaître lorsque la tâche n'est pas gratifiante (Francis & Inzlicht, 2016). Dans ce cadre, effectuer une tâche monotone peut générer une fatigue cognitive qui se répercute sur une tâche suivante (Zhao et al., 2012). Nous allons donc à nouveau utiliser des analyses de connectivité fonctionnelle afin de déterminer les mécanismes préservés et altérés par la fatigue cognitive induite par l'exécution d'une tâche au cours de laquelle les participants sont très peu sollicités.

Plan du projet

Au cours de cette thèse, nous avons donc mené plusieurs études permettant d'apporter des éléments de réponse aux différentes questions développées précédemment en utilisant des outils caractérisant précisément les mécanismes sollicités ainsi que les corrélats cérébraux associés.

Au cours de la **première expérience**, nous avons évalué l'effet de la fatigue cognitive sur le contrôle de l'action en dissociant le contrôle réactif et anticipé (Ridderinkhof et al., 2011). Afin de permettre une mesure plus fine des mécanismes impliqués dans ces contrôles, nous avons utilisé les analyses de distribution ainsi que l'électromyographie. Cette première expérience était aussi et surtout l'occasion de tester une méthode d'induction indirecte de la fatigue cognitive afin de la réutiliser lors des expériences suivantes.

Dans la **seconde expérience**, nous avons évalué cette fois-ci l'effet de la fatigue cognitive sur différents niveaux de contrôle cognitif. L'objectif sous-jacent était de tester la validité d'un paradigme qui pourrait permettre d'évaluer séparément l'impact de la fatigue cognitive sur le fonctionnement de pre-SMA et du CCA.

Dans la **troisième expérience**, nous avons cette fois-ci évalué les corrélats cérébraux de la fatigue cognitive à l'aide de l'EEG et des analyses de connectivité fonctionnelle au cours d'une tâche évaluant la balance flexibilité/stabilité du comportement. Une **cinquième expérience** permettra de généraliser ces résultats au cours d'une tâche réaliste.

Enfin, lors de la dernière et **quatrième expérience**, nous avons répliqué les analyses effectuées lors de l'expérience 3 afin d'évaluer l'effet de la fatigue cognitive sur la flexibilité, mais cette fois-ci en évaluant plutôt les effets d'une fatigue induite au cours d'une tâche dont les sollicitations étaient faibles.

III. Contributions expérimentales

Expérience 1 - Analyse électromyographique de l'effet de la fatigue cognitive sur le contrôle de l'action

Buts de l'expérience

Nous avons vu en introduction que le contrôle cognitif pouvait être implémenté de manière réactive ou proactive. Dans une situation réelle, les deux types de contrôles sont généralement sollicités et nécessaires pour contrôler une situation dynamique. Tous deux impliquent des mécanismes cognitifs différents. Il est important de déterminer si la fatigue cognitive altère l'un ou l'autre de ces contrôles afin de comprendre comment un opérateur s'adapterait en étant mentalement fatigué. Dans cette première expérience, nous avons évalué les effets de la fatigue cognitive sur le contrôle de l'action au cours d'une tâche de conflit puisqu'elle permet d'évaluer les deux types de contrôle cognitif.

Cette première étude avait aussi pour but de tester une tâche d'induction de fatigue qui serait réutilisée lors des expériences suivantes. Au sein du contexte théorique, deux méthodes d'induction ont été décrites : directe et indirecte. Pour rappel, la méthode directe nécessite généralement une durée d'expérimentation importante sur une même et unique tâche afin de pouvoir fatiguer les participants. Les résultats générés par cette méthode peuvent être expliqués par un certain nombre de facteurs confondus (e.g. baisse de la motivation ou de l'engagement). Dans cette étude, nous avons donc fait le choix d'utiliser la méthode indirecte, c'est-à-dire une tâche pour induire la fatigue et une seconde pour l'évaluer afin de limiter l'influence de ces facteurs. Pour cela, nous avons opté pour une tâche déjà utilisée dans la littérature. Cette tâche a déjà prouvé son efficacité mais les résultats restent néanmoins limités, notamment lorsqu'il s'agit d'évaluer le transfert de la fatigue cognitive sur une autre tâche. Cette première étude avait donc aussi pour but de valider son efficacité afin de pouvoir réutiliser cette méthode d'induction lors des prochaines expérimentations.

Enfin, le dernier objectif de cette expérience était d'évaluer la relation entre les mesures subjectives et objectives de la fatigue cognitive.

1. Résumé

La fatigue cognitive est un problème pour la sécurité des systèmes critiques (e.g., les avions) car elle peut conduire à des accidents, en particulier lors d'événements inattendus. Afin de déterminer dans quelle mesure elle perturbe les capacités d'adaptation, nous avons évalué son effet sur le contrôle en ligne et anticipé. Malgré les nombreuses études menées pour déterminer ses effets, le ou les mécanismes affectés par la fatigue restent à préciser. Dans cette expérience, nous avons utilisé les analyses de distribution et l'analyse électromyographique pour évaluer si la fatigue cognitive augmente la capture automatique de la réponse incorrecte ou si elle entrave sa suppression (contrôle en ligne), et si l'effet d'adaptation au conflit est réduit (contrôle anticipé). À cette fin, nous avons évalué l'évolution des performances dans le temps au cours de la tâche de Simon, une tâche de conflit classique qui suscite des réponses automatiques incorrectes. Pour accentuer la présence de la fatigue pendant la tâche de Simon, deux groupes ont précédemment effectué une double tâche avec deux niveaux de charge cognitive différents pour créer deux niveaux de fatigue différents. Les résultats ont révélé que la fatigue cognitive pendant la tâche altérait le contrôle en ligne en perturbant la capacité à supprimer la réponse incorrecte mais en laissant intacte l'expression de la réponse automatique. En outre, avec le temps passé sur la tâche, les participants ont mis l'accent sur la vitesse plutôt que sur la précision, et effectuaient en plus des réponses basées sur des suppositions rapides, ce qui suggère qu'ils ont opté pour une stratégie de réponse moins exigeante en termes d'effort. Comme la mise en œuvre du mécanisme de suppression de ces contrôles nécessite un effort cognitif, la conjonction de ces résultats suggère que les déficits observés peuvent être dus à un désengagement de l'effort dans le temps plutôt que de refléter une incapacité à faire un effort.

2. Introduction

Nous avons indiqué lors du contexte théorique que la fatigue cognitive pouvait apparaître sous deux formes distinctes. Des changements de performances peuvent être observés (Holtzer et al., 2011). Ces changements sont parfois appelés "fatigabilité". De nombreux processus cognitifs peuvent être perturbés comme la flexibilité cognitive (Plukaard et al., 2015) ou la planification (Lorist et al., 2000 ; Van Der Linden et al., 2003), ce qui peut interférer avec la capacité d'adaptation à des situations inattendues. Dans l'ensemble, le bon fonctionnement des processus

du contrôle cognitif semble être altéré (Lorist & Faber, 2011). En conséquence, on observe une diminution des performances, y compris une augmentation du nombre d'erreurs (Boksem et al., 2006). La fatigue cognitive peut également être subjective, auquel cas, une sensation d'épuisement ou une diminution de la motivation peut être rapportée (Gergelyfi et al., 2015). La relation entre ces deux manifestations a souvent été étudiée mais rarement observée, de sorte qu'elles sont parfois considérées comme indépendantes (Kluger et al., 2013). Certains modèles suggèrent que cette dissociation est liée au fait que ces deux manifestations n'apparaissent pas en même temps. La baisse de performance serait plus tardive que la fatigue subjective car cette dernière signalerait la nécessité de maintenir la performance (ex. Hockey, 2013). Mais une autre raison qui pourrait contribuer à cette absence de relation est le manque de sensibilité des mesures utilisées. À cet égard, Wang et al (2014) ont signalé une corrélation entre la perception de la fatigue trait et le coefficient de variation des TR, mais pas avec d'autres mesures comportementales (c'est-à-dire le TR et la précision). En outre, seule la fatigue subjective est généralement évaluée, mais la fatigue cognitive s'accompagne d'autres manifestations subjectives. L'effort perçu est particulièrement important car la fatigue cognitive augmente les coûts de l'effort et lorsque ces coûts sont considérés comme trop élevés, elle peut conduire à un désengagement de la tâche (Hockey, 2013 ; Inzlicht et al., 2014).

Lorsque les opérateurs de systèmes critiques (avions, centrales nucléaires, trains...) sont soumis à la fatigue cognitive, la fatigabilité peut avoir des conséquences dramatiques. Étant donné la probabilité d'apparition de la fatigue cognitive dans le contexte opérationnel et le rôle des capacités d'adaptation dans la sécurité de ces systèmes critiques, il est nécessaire de comprendre comment la fatigue cognitive interfère avec les mécanismes cognitifs impliqués dans les capacités d'adaptation et de mieux comprendre la relation entre la fatigue subjective et la fatigabilité. Dans cette expérience, nous explorons cet impact à travers l'évaluation du contrôle de l'action pendant les activités sensorimotrices.

Le contrôle de l'action est défini comme la capacité à limiter les actions impulsives et à favoriser les actions orientées vers un but. En effet, pour s'adapter aux contraintes d'un environnement dynamique et pour limiter les erreurs, nous devons souvent choisir parmi de nombreux autres des actions adaptées à nos objectifs. À cette fin, on peut distinguer deux types de contrôle : le contrôle en ligne et le contrôle anticipé. Ces deux types de contrôle impliquent des processus et des réseaux cérébraux différents et ne sont pas mis en œuvre en même temps (Ridderinkhof et al., 2011). Le contrôle en ligne fait référence aux processus qui inhibent et résistent à l'activation d'une réponse automatique et non souhaitée pour un autre en fonction de

nos objectifs. Ce contrôle agit après la présentation du stimulus et avant que la réponse incorrecte ne soit émise. Le contrôle en ligne est donc transitoire, passant d'un essai à l'autre. Contrairement au contrôle en ligne, le contrôle anticipé prépare l'action correcte. Il renforce le contrôle en ligne ou en limite l'utilisation. Ridderinkhof et ses collaborateurs (2011) considèrent que le contrôle anticipatif peut être divisé en deux parties, le contrôle *réactif* et le contrôle *prospectif* (voir Braver, 2012, pour une autre conception d'un double mécanisme de contrôle de l'action). Dans le premier cas, le contrôle est ajusté en fonction des performances et des événements passés (par exemple, je renforce le contrôle en ligne après avoir commis une erreur). Dans le second cas, le contrôle est ajusté en fonction de la régularité des tâches ou des instructions, ce qui permet de hiérarchiser les informations pertinentes ou d'anticiper la nécessité d'un contrôle en ligne.

Ces deux contrôles, en-ligne et anticipé, ont été étudiés à l'aide de tâche de conflit telle que la tâche de Simon (Simon, 1969). Dans cette tâche, les participants doivent donner une réponse latéralisée basée sur un attribut non spatial du stimulus. Bien que non pertinent pour la tâche en cours, la position du stimulus active automatiquement la main située ipsilatéralement tandis que l'attribut pertinent active la main associée aux instructions. Ainsi, un conflit peut survenir lorsque le stimulus est présenté du côté opposé à la réponse basée sur les instructions (essais incompatibles). Dans ce cas, on observe des taux d'erreur plus élevés et un TR plus long, un effet appelé « l'effet de compatibilité ». Cet effet indexe le coût de l'activation automatique et de sa suppression ultérieure.

L'effet de compatibilité est toutefois sensible au contexte. En particulier, les événements passés peuvent moduler son amplitude. L'effet de compatibilité est largement réduit après un essai incompatible, par rapport à un essai correct (Gratton et al. 1992 ; Egner, 2007). Cette réduction de l'effet de compatibilité après un essai incompatible, appelé « effet d'adaptation au conflit » ou « effet Gratton », est censé refléter un ajustement du contrôle (contrôle réactif ; Botvinick et al. 2001, voir cependant Mayr et al. 2003 ; Hommel et al. 2004 pour des propositions différentes). Ainsi, par l'amplitude de la réduction de l'effet de compatibilité et son évolution après un essai incompatible (c'est-à-dire l'effet Gratton), la tâche de Simon permet d'évaluer à la fois les mécanismes de contrôle en-ligne et anticipé. L'effet d'interférence moyen et sa modulation ont été tous deux utilisés pour évaluer l'origine de la fatigue cognitive. Nous allons maintenant passer en revue cette littérature avant de souligner les limites de l'utilisation des mesures standards (i.e., moyennes) pour évaluer les effets de compatibilité.

Plusieurs auteurs ont observé une perturbation du contrôle en-ligne et anticipé avec la fatigue cognitive, mais les résultats ne sont pas cohérents. Concernant le contrôle en-ligne, au cours d'une étude nécessitant l'accomplissement d'une tâche de Simon pendant plus de trois heures, Möckel et al. (2015) ont observé une augmentation de l'effet de compatibilité au cours du temps (Möckel et al., 2015). Le résultat de cette étude suggère que la fatigue cognitive interfère avec le contrôle en-ligne mais l'inverse a également été observé dans des études plus longues (Wascher et al., 2014 ; voir également Boksem et al., 2006 et Xiao et al., 2015 pour des résultats similaires). Les études évaluant spécifiquement l'effet de la fatigue cognitive sur l'effet Gratton sont relativement rares, mais la même incertitude semble s'appliquer au contrôle anticipatif dans d'autres contextes où la fatigabilité peut être observée. Von Gunten et collaborateurs (2017) ont observé que l'effet Gratton restait présent tout au long d'une tâche d'Eriksen (Von Gunten et al., 2017 ; voir Lorist & Jolij, 2012, pour des résultats similaires). Cependant, dans un état de manque de sommeil où la fatigue cognitive est importante, l'effet d'adaptation au conflit était altéré, contrairement au contrôle en-ligne (Gevers et al., 2015). Les recherches se sont principalement concentrées sur un autre effet d'adaptation, à savoir le ralentissement post-erreur, mais comme pour le contrôle en-ligne, des résultats incohérents ont également été observés (Lorist et al., 2005 ; Boksem et al., 2006 ; Xiao et al., 2015).

Concernant les différentes expériences sur la fatigue cognitive, les résultats incohérents relevés peuvent être dus à l'utilisation de mesures qui ne rendent pas compte avec précision du fonctionnement du contrôle de l'action. Par exemple, la fatigue cognitive pourrait être présente mais ses effets comportementaux ne seraient pas détectés par les mesures utilisées. En effet, l'utilisation de mesures traditionnelles uniquement (par exemple, le TR moyen, la précision) ne donne qu'une vue macroscopique des mécanismes cognitifs impliqués dans le contrôle de l'action.

L'amplitude de l'effet de compatibilité (et sa modulation) découle d'au moins deux éléments : la force de l'activation de la réponse automatique et la capacité à surmonter cette activation automatique initiale. Cependant, la mesure moyenne de l'effet de compatibilité ne permet pas de les dissocier. Néanmoins, certains outils existent pour le faire (voir ci-dessous). Ces outils ont montré que ces deux mécanismes sont largement indépendants car ils peuvent être spécifiquement affectés par des facteurs différents (c'est-à-dire que certains facteurs affectent spécifiquement un mécanisme, en épargnant l'autre ; voir par exemple Spieser et al. 2015, Fluchère et al. 2018, Korolczuk et al. 2020 pour des doubles dissociations). La fatigue cognitive pourrait donc augmenter l'activation de la réponse automatique et/ou réduire la capacité à

supprimer cette activation automatique. Dans ce contexte, mesurer séparément ces mécanismes promet de clarifier l'impact de la fatigue cognitive sur le contrôle de l'action.

Pour cela, nous avons utilisé des mesures électromyographiques (EMG) et les analyses de distribution au cours d'une tâche de Simon. Les enregistrements EMG révèlent un phénomène caché attestant la présence d'une activation automatique de la réponse. Sur certains essais corrects, l'activation musculaire subliminale (c'est-à-dire qui ne dépasse pas le seuil d'activation de la réponse) est observée sur le muscle de la main associé à la réponse incorrecte avant l'activation musculaire associée à la réponse correcte. Ces "erreurs partielles" sont plus nombreuses sur les essais incompatibles et reflètent (dans une large mesure) l'activation automatique de la réponse incorrecte par la position du stimulus (Burle et al., 2002 ; Hasbroucq et al., 1999). L'intensité et l'évolution dans le temps de l'activation automatique de la réponse peuvent être évaluées en couplant ces mesures EMG avec la fonction d'activation conditionnelle incorrecte, qui trace la probabilité que la première activation EMG soit observée sur la main correcte, en fonction de la latence de cette première activation EMG. Il est communément observé que lorsque les latences sont courtes, la plupart des activations EMG sont incorrectes lors d'essais incompatibles. Le pourcentage d'activations incorrectes lors d'essais courts peut être considéré comme un indicateur de la force de l'activation de la réponse automatique (Ridderinkhof, 2002 ; van den Wildenberg et al., 2010). L'analyse des enregistrements EMG fournit également un indicateur direct du mécanisme de suppression : la capacité à surmonter les activations incorrectes peut être évaluée en calculant le taux de correction, qui est le nombre d'activations incorrectes corrigées divisé par le nombre total d'activations incorrectes. Un taux de correction plus élevé signifie une meilleure capacité à inhiber les activations automatiques incorrectes (Burle et al. 2002, 2014). En utilisant ces deux mesures indépendantes, nous avons l'intention de clarifier l'impact de la fatigue cognitive sur le contrôle en-ligne.

Dans cette étude, en associant l'analyse de distribution et l'EMG, nous avons évalué dans quelle mesure la fatigue cognitive avait un impact sur le contrôle en ligne et anticipé. La fatigue cognitive a été manipulée de deux façons : avec le temps passé sur la tâche et en utilisant une tâche secondaire, la tâche Time Load Dual Back (TLDB ; Borrağan et al., 2017). Le temps passé sur la tâche est un facteur important qui conduit à la fatigue cognitive. À cette fin, nous avons évalué l'évolution des performances dans le temps au cours de la tâche Simon. Ainsi, les participants ont réalisé une version longue (45 minutes) de la tâche Simon. Sa durée est toutefois

restée plus courte que dans d'autres études afin de limiter l'implication d'autres facteurs tels que l'ennui ou la baisse de motivation qui pourraient expliquer la baisse de performance (Möckel et al., 2015). Néanmoins, elle reste suffisante puisque plusieurs études ont observé une baisse de la performance avec des durées plus courtes (par exemple, Lorist et al., 2005). Pour évaluer l'impact de la fatigue cognitive induite par le temps passé sur la tâche, nous évaluerons les mesures définies ci-dessus au début, au milieu et à la fin de l'expérience. Afin d'observer si différents niveaux de fatigue cognitive pourraient être responsables de ces différences, nous avons également essayé d'induire deux niveaux différents de fatigue. À cette fin, nos deux groupes ont précédemment effectué la tâche TLDB qui induit rapidement deux niveaux de fatigue cognitive dans deux groupes différents en modulant le niveau de charge cognitive de la tâche (Borragàn et al., 2017 ; O'Keeffe et al., 2020).

La fatigue cognitive affecte principalement le contrôle cognitif (Lorist & Faber, 2011). Si la fatigue cognitive perturbe le contrôle en-ligne, la suppression de la réponse incorrecte (c'est-à-dire le taux de correction) et/ou la force de la capture de la réponse pourraient tous deux être affectées au fil du temps. Pour la même raison, la réduction de l'effet de compatibilité après un essai incompatible devrait être plus faible au fil du temps. Ces effets négatifs devraient être plus importants pour les participants qui ont effectué la tâche TLDB avec la charge cognitive la plus élevée, c'est-à-dire ceux pour lesquels nous avons essayé d'induire encore plus de fatigue cognitive.

Nous avons également évalué l'expérience subjective des participants. Nous avons fait ce choix pour nous assurer que la fatigue cognitive était induite mais aussi pour déterminer si l'effort perçu et/ou la fatigue subjective étaient corrélés avec les mesures EMG. Certains modèles indiquent que l'expérience subjective précède la baisse de performance (par exemple, Hockey, 2013). Ainsi, nous avons fait la distinction entre l'effort perçu et la fatigue subjective induite par la tâche TLDB et par la tâche Simon. De même, l'accomplissement d'une tâche prolongée peut moduler d'autres manifestations subjectives comme la somnolence et la vigilance. En outre, nous contrôlerons également l'évolution de ces variables. Nos hypothèses sont donc que la fatigue subjective augmente avec le temps et que cette augmentation, tout comme l'effort perçu, soit plus importante pour les participants qui ont effectué la tâche TLDB avec la charge cognitive la plus élevée. Comme la durée totale de l'étude est importante, nous prévoyons également une augmentation de la somnolence et une diminution de la vigilance avec le temps consacré à la tâche. Cependant, nous devrions observer une corrélation uniquement entre les mesures EMG et la fatigue subjective et l'effort perçu, mais pas avec la somnolence et la vigilance.

3. Méthode

3.1. Participants

24 participants se sont portés volontaires pour cette étude. Ils ont été aléatoirement assignés à l'un des deux groupes expérimentaux qui se distinguaient par le niveau de fatigue cognitive induit (voir plus bas). Le groupe « Haute Charge Cognitive » (HCC) était composé par 12 participants (3 hommes, $M = 22$; $SD = 2.74$), tout comme le groupe « Basse Charge Cognitive » (BCC). Dans ce groupe cependant, les données d'un participant n'ont pu être utilisées en raison d'un problème technique (3 hommes, $M = 22.1$; $SD = 2.55$). Tous les participants avaient une vision normale ou corrigée et n'ont reporté n'avoir aucun antécédent psychiatrique ou pathologie neurologique. Ils étaient payés 10 Euros/h. Cette expérience a été approuvée par le Comité de Protection des Personnes Sud Méditerranée 1 (autorisation 1041). Les participants ont donné leur consentement en conformité avec la déclaration d'Helsinki.

3.2. Matériels

Les participants étaient confortablement assis sur une chaise à une distance de 70 cm d'un écran cathodique dont la résolution était 1024 x 768 et le taux de rafraichissement de 70 Hz. Ils étaient testés dans une cage de Faraday. Le logiciel PsychoPy (Peirce, 2007) a été utilisé pour présenter les stimuli et pour collecter les données comportementales et subjectives. Les réponses ont été effectuées en appuyant soit sur le bouton gauche ou droite avec les pouces correspondants. Les boutons en question étaient fixés sur le haut de deux cylindres en plastiques (3 cm de diamètre et 9 cm de haut) et étaient séparés de 20 cm. Le moment où le bouton était relâché était transmis par le port parallèle afin d'obtenir une précision temporelle optimale.

3.3. Les tâches accomplies par les participants

Les participants ont accompli différentes tâches. Nous les décrivons séparément avant de définir leur enchaînement.

3.3.1. La tâche Time Load Dual back (TLDB)

Cette tâche est une double tâche combinant une tâche de jugement de parité et une tâche N-back (voir Borragán et al., 2017 pour davantage de détails). Les lettres (A, C, T, L, N, E, U, et P)

et les chiffres (1 à 8) étaient affichés (Arial, taille = 2°) en alternances. Il était demandé aux participants d'indiquer si le chiffre était pair ou impair en appuyant sur le bouton droit ou gauche et d'indiquer si la lettre présentée était identique à celle présentée deux lettres plus tôt (i.e. l'avant-dernière lettre) en appuyant de nouveau sur le bouton gauche ou droit. L'association réponse-stimulus était contrebalancée entre les participants. La tâche était divisée en plusieurs blocs de 30 lettres et 30 chiffres présentés aléatoirement. Chaque bloc comprenait 10 lettres cibles. Le nombre de bloc dépendait de la durée de présentations du stimulus qui était fixée individuellement afin d'ajuster la charge cognitive à chaque participant. Le calcul de la durée de présentation du stimulus a été effectuée durant la session prétest effectuée sur une journée différente de la session test. La session prétest était composée de quatre tâches séparées. Les participants étaient entraînés en premier sur chaque tâche séparément, ensuite sur une combinaison des deux (i.e. la tâche TLDB) et ensuite la durée de présentation du stimulus était calculée au cours d'une autre tâche TLDB. La durée de présentation du stimulus était fixée initialement à 2000ms lors des trois premières tâches d'entraînement. Ils étaient stoppés si la précision des participants était supérieure à 85%¹ à la fin du bloc. Au cours de la quatrième tâche, la durée de présentation du stimulus était fixée à 1900ms durant le premier bloc et si la précision était $\geq 85\%$, la durée de présentation du stimulus diminuait de 100ms lors du prochain bloc. Afin de diminuer la durée du prétest, la durée de présentation du stimulus diminuait de 200ms si la précision était $\geq 95\%$. La tâche s'arrêtait là aussi lorsque la précision passait sous la barre des 85%. La durée de présentation du stimulus du dernier bloc réussi était assignée au groupe HCC. La durée de présentation du stimulus du groupe BCC était 50% plus longue que celle du groupe HCC. Quelle que soit la durée de présentation du stimulus, la durée de la tâche lors de la session test était de 24 minutes. Cette durée variait légèrement afin de permettre la complétion du bloc en cours. Dans chaque tâche, les participants devaient répondre le plus vite et le plus rapidement possible.

3.3.2. La tâche de Simon

Les participants complétèrent un entraînement de 48 essais et une tâche test de 15 blocs de 96 essais chacun. Les blocs étaient séparés par une pause d'une minute maximum. Les participants décidaient s'ils souhaitaient reprendre avant que la minute soit écoulée. Chaque essai commençait

¹ Pour la tâche TLDB, un score composite a été calculé en utilisant une formule pondérée où la tâche 2-back et la tâche de parité de jugement représentaient respectivement 65% et 35% du score total. Borragan et al. (2017) ont fait ce choix pour mettre l'accent sur la composante mnésique de la tâche.

par l'apparition pendant 500ms d'une croix de fixation blanche (**Figure 11**). Puis, un cercle (diamètre = 1,4°) rouge (RGB: 0,835, -1, -1) ou bleu (-1, -1, 0,835) était affiché à 3° à gauche ou à droite de la croix de fixation. La moitié des participants devaient répondre avec la main droite lorsque le cercle était bleu et avec la main gauche lorsque le cercle était rouge. L'association stimulus-réponse était contrebalancée pour l'autre moitié des participants. Le cercle disparaissait après 1000ms si aucune réponse n'avait été donnée. Un intervalle inter-essai de 500ms terminait l'essai. La moitié des essais étaient compatibles, ce qui signifie que le stimulus était affiché du même côté que celui de la réponse requise, et l'autre moitié étaient incompatibles. Le stimulus était donc cette fois-ci affiché du côté opposé à celui de la réponse requise. Les essais étaient pseudo-randomisés avec le logiciel Mix (van Casteren & Davis, 2006) afin que l'enchaînement des essais selon leur compatibilité soit équilibré (i.e., compatible–incompatible CI, CC, IC, and II). À nouveau, il était demandé aux participants de répondre le plus rapidement et précisément possible sans se préoccuper de la position du stimulus.

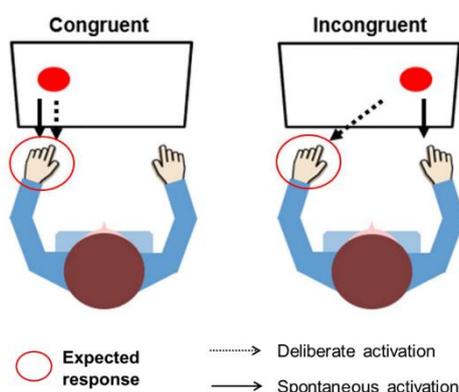


Figure 11. La tâche de Simon. La position du stimulus active automatiquement la réponse motrice du même côté (ligne pleine) tandis que l'identité du cercle (i.e. sa couleur) active la réponse motrice associée à la consigne. Cette activation était donc délibérée (ligne pointillée). Quand les deux caractéristiques du stimulus (la couleur et la position) sont compatibles, les réponses motrices délibérées et automatiques générées par les caractéristiques du cercle sont identiques. Dans ce cas, la réponse correcte est rapidement activée. Lorsque les caractéristiques sont incompatibles, les réponses motrices activées sont différentes et l'activation de la réponse motrice incorrecte interfère avec l'activation de la correcte.

3.3.3. La tâche de vigilance psychomotrice

Le but de cette tâche était d'évaluer le niveau de vigilance des participants avant qu'ils effectuent la session test. Au cours de cette tâche, chaque essai débute avec un chronomètre qui se déclenche après un délai aléatoire oscillant entre 2s et 10s. La tâche des participants était de cliquer avec le bouton gauche d'une souris le plus rapidement possible afin d'arrêter le chronomètre. Nous avons ciblé deux mesures réputées sensibles pour identifier les faibles niveaux de vigilance (Basner & Dinges, 2011). Nous avons comptabilisé le nombre d'omissions (i.e. temps de réponse (TR) > 500ms) et l'inverse des TR. La durée de la tâche était de 5 minutes.

3.4. Les échelles subjectives

Selon la charge cognitive de la tâche, différentes manifestations subjectives peuvent apparaître. Nous avons donc choisi de mesurer différentes dimensions de la fatigue. La fatigue subjective et la somnolence ont été mesurées avec deux échelles visuelles analogiques (EVAf et EVAs respectivement, Lee et al., 1991). Nous avons aussi utilisé l'échelle Samn-Perelli qui mesure le niveau de vigilance (Samn & Perelli, 1982). Nous avons enfin mesuré aussi le niveau de charge cognitive rapport par les participants avec le NASA RTLX (Hart, 2006). Ce questionnaire est composé de six sous-échelles évaluant les demandes mentales, physiques, temporelles de la tâche, ainsi que l'évaluation de sa performance, de l'effort fourni et de la frustration. Dans cette étude, outre l'évaluation de la moyenne des sous-échelles, nous nous sommes concentrés sur la sous-échelle « effort » pour évaluer la corrélation entre les mesures objectives et l'effort perçu. D'autres mesures telles que la demande mentale auraient pu être incluses, mais elle reflète principalement la difficulté de la tâche.

3.5. Procédure

L'étude était divisée en deux sessions. La première était une session prétest. Les participants étaient entraînés à effectuer la tâche TLDB et la durée de présentation du stimulus était mesurée pour chaque participant. Dans la seconde session, ils accomplissaient les tâches dans cet ordre : la tâche de vigilance psychomotrice, la tâche TLDB (dans la condition charge élevée ou faible), et la tâche de Simon. Les échelles (EVAf, EVAs, Samn-Perelli) étaient complétées avant et après la tâche TLDB et la tâche de Simon (i.e. trois fois au cours de l'expérience) alors que le NASA RTLX était rempli seulement après ces deux tâches (**Figure 12**). Le délai moyen entre deux sessions était de 2,6 jours (ET = 1,9). Dans la mesure du possible, les deux sessions étaient

effectuées au même moment de la journée, sur différents jours. L'étude était effectuée entre 8h et 12h puis entre 14h et 18h. Il était demandé à chaque participant d'avoir une bonne nuit de sommeil avant de faire l'expérience. Il n'était pas au courant de la durée de chaque tâche et ne pouvaient avoir une évaluation objective de celle-ci durant l'expérience.

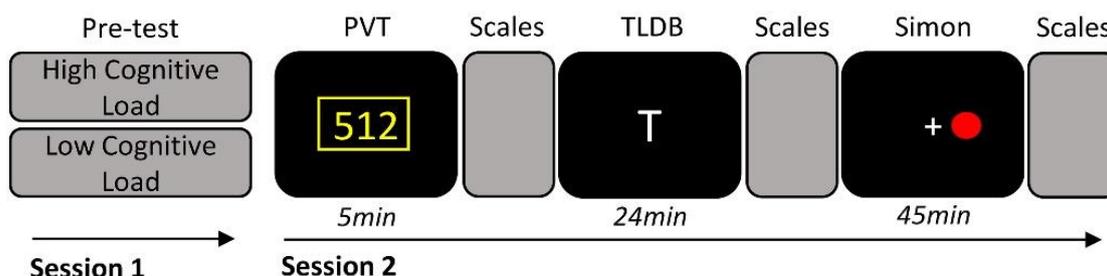


Figure 12. Procédure. Lors de la première session, les participants ont effectué un prétest pour adapter le niveau de charge cognitive de la tâche TLDB en fonction de leurs capacités. Lors de la deuxième session, qui a été programmée un autre jour, les participants ont d'abord effectué la tâche de vigilance psychomotrice pour évaluer leur niveau de vigilance. Avant et après la tâche TLDB et la tâche Simon, plusieurs échelles ont été remplies : l'échelle visuelle analogique de la fatigue cognitive (EVAf) et de la somnolence (EVA), la Samn-Perelli, et le NASA RTLX (seulement après chacune de ces deux tâches). La tâche TLDB a été réalisée avec une charge cognitive élevée (high cognitive load) ou faible (low cognitive load). La tâche de Simon était la même pour les deux conditions. Cette deuxième session a duré environ 80 minutes.

3.6. Enregistrement et traitement EMG

L'activité EMG au niveau des muscles courts fléchisseurs des pouces (flexor pollicis brevis) des deux mains a été enregistrée avec deux électrodes Ag-AgCl (Biosemi, Amsterdam, The Netherlands) fixées approximativement 2cm de chaque côté de l'éminence thénar. La fréquence d'échantillonnage était de 2048 Hz et un filtre passe-haut de 10Hz a été appliqué hors-ligne sur le signal. Durant l'expérience, le signal EMG était surveillé constamment par l'expérimentateur afin d'éviter au maximum que de l'activité « parasite » puisse interférer avec le signal enregistré et masquer les activations musculaires faibles. Dans le cas où de l'activité musculaire tonique était observée ou durant les pauses entre chaque bloc, l'expérimentateur demandait au participant de relaxer ses muscles. Le début de l'activité EMG était marqué manuellement après une inspection visuelle. Cette méthode prend davantage de temps qu'un algorithme de détection automatique mais la reconnaissance des activations musculaires faibles est meilleure (Staude et al., 2001).

3.7. Analyse des données

Les anticipations (essais dont le TR < 100ms) ont été exclues des analyses des deux tâches. Les essais de la tâche de Simon ont été catégorisés en trois catégories. Les essais corrects étaient séparés selon si une bouffée EMG était enregistrée (essais contenant une erreur partielle) ou non (essais pur-correct) sur le côté incorrect précédant la réponse correcte. Les essais étaient catégorisés comme des erreurs seulement lorsque des réponses incorrectes étaient enregistrées. Les essais qui ne correspondaient pas à l'une de ces trois catégories étaient rejetés des analyses. Au total, 12,8% des essais ont été exclus. A partir de la distinction de ces trois catégories, nous avons pu extraire plusieurs variables (**Figure 13**). Tout d'abord, le TR a été fractionné en différents intervalles : pour tous les essais, nous avons défini le temps prémoteur (de la présentation du stimulus au début de l'activité EMG) et le temps moteur (du début de l'EMG à l'enregistrement de la réponse mécanique). Pour les essais contenant une erreur partielle, une troisième variable chronométrique a été extraite : la latence de l'erreur partielle qui correspond au temps entre la présentation du stimulus et le début de la bouffée EMG incorrecte. Deuxièmement, les erreurs et les erreurs partielles ont également été extraites pour calculer la fonction d'activation conditionnelle incorrecte et le ratio de correction. La fonction d'activation conditionnelle incorrecte a été construite en prenant la première activation de l'EMG, qu'elle soit correcte ou incorrecte, et en divisant la distribution en cinq quantiles contenant le même nombre d'essais. Pour chaque quantile, nous avons calculé la proportion d'EMG corrects et la valeur moyenne des latences de ce quantile. La proportion était ensuite tracée en fonction de la latence moyenne de chaque quantile pour construire la fonction d'activation conditionnelle incorrecte. Pour évaluer le contrôle anticipé, nous avons analysé l'effet Gratton. Les essais ont été classés en fonction de la compatibilité de l'essai précédent. Pour cette analyse, le premier essai de chaque bloc a été exclu et tous les n essais étaient des essais corrects. Les essais N-1 étaient des essais corrects lorsque nous avons analysé le TR.

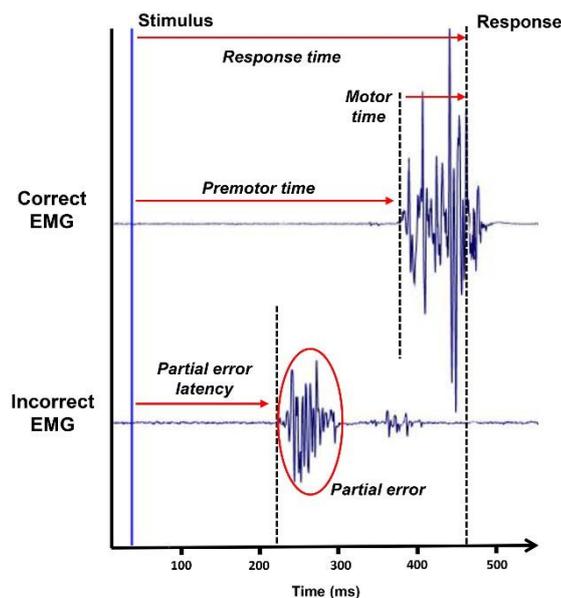


Figure 13. Les mesures chronométriques enregistrées lors de la tâche de Simon. L'enregistrement électromyographique des deux muscles agonistes associés aux deux réponses possibles en fonction du temps (en ms) permet d'observer les erreurs partielles et de distinguer les différentes mesures chronométriques. Il permet de séparer le temps de réponse classique en deux mesures différentes que nous avons utilisées dans cette étude, le temps pré-moteur et le temps moteur.

3.8. Analyses statistiques

Nous avons procédé en plusieurs étapes pour l'analyse statistique. Tout d'abord, nous avons analysé les variables contrôles afin de confirmer que les deux groupes étaient égaux sous divers aspects avant de débiter la session test, tels que leur niveau de vigilance et leur performance pendant la session pré-test. Ces différentes mesures ont été soumises à une analyse de variance (ANOVA) avec le niveau de charge cognitive (HCC ou BCC) comme facteur inter-sujets.

Nous voulions quantifier l'évolution dans le temps des différentes expériences subjectives (par exemple, la fatigue subjective, la somnolence) ressentie par les participants pendant l'expérience. Ainsi, nous avons analysé séparément l'évolution des scores après la tâche TLDB et après la tâche de Simon. Mais d'abord, nous avons examiné les évaluations subjectives des participants au début de la session test. Il est important d'évaluer si les participants étaient déjà fatigués ou endormis, car cela pourrait avoir un impact significatif sur les performances et les évaluations subjectives. Les données ont été soumises à plusieurs ANOVA. Le score de chacune des différentes échelles (c'est-à-dire EVAf, EVAs, Samn-Perelli et NASA RTLX) a été utilisé comme variable dépendante. Le facteur inter-sujets « niveau de charge cognitive » (HCC ou BCC) a de nouveau

été inclus et, lorsque nécessaire, le facteur intra-sujet « temps », référant aux différents moments où le questionnaire a été rempli.

Comme expliqué ci-dessus, l'un des objectifs de la tâche TLDB était d'accroître la présence de la fatigue cognitive pendant la tâche de Simon, ce qui était déjà prévu en raison du temps passé sur cette dernière. En plus d'évaluer l'évolution de la fatigue subjective après l'exécution de la tâche TLDB, nous avons évalué l'évolution des performances pendant cette tâche. L'observation d'une baisse différente des performances au fil du temps entre les deux groupes permettrait de s'assurer que la tâche a rempli son rôle. Afin d'évaluer si la tâche TLDB induisait bien de la fatigue, nous avons divisé la tâche en six blocs et les deux sous-tâches ont été évaluées séparément au cours des analyses. Nous avons extrait deux marqueurs comportementaux (TR et précision) afin d'explorer si des changements de performance ont été observés d'un bloc à l'autre (facteur intra-sujet, bloc 1 à 6) et/ou en fonction du niveau de charge cognitive (facteur inter-sujet, HCC ou BCC).

Enfin, pour caractériser le contrôle en-ligne et anticipé, nous avons combiné les mesures classiques de l'effet de compatibilité (c'est-à-dire le TR, la précision et l'effet Gratton) avec des mesures complémentaires (temps prémoteur, temps moteur, taux d'activation incorrecte, fonction d'activation conditionnelle incorrecte, taux de correction) accessibles uniquement avec les enregistrements EMG. En utilisant de telles mesures, nous voulions clarifier la manière dont la fatigue cognitive affectait l'activation de la réponse automatique, les mécanismes de suppression et le contrôle anticipé lors de l'exécution de la tâche de Simon. Pour évaluer l'évolution de ces mesures en fonction du temps passé sur la tâche, des blocs ont été inclus en tant que facteur intra-sujet. Nous avons regroupé les 15 blocs en 3 grands blocs et comparé uniquement les blocs 1 et 3 (c'est-à-dire les 5 premiers et les 5 derniers blocs). Les séquences d'essai ont été considérées comme un facteur intra-sujet dans l'évaluation de l'effet Gratton. Pour l'analyse des fonctions d'activation conditionnelle incorrecte, la variable « quantile » a été ajoutée comme facteur intra-sujet. Une transformation appropriée a été appliquée aux variables chronométriques pour répondre aux conditions d'application de l'ANOVA. Les pourcentages ont été spécifiquement soumis à la transformation arcsine car elle stabilise la variance (Winer 1970). La correction de Greenhouse-Geisser a été appliquée dans le cas d'une violation de l'hypothèse de sphéricité. Des comparaisons multiples par paires ont été effectuées avec ajustement des valeurs p selon la méthode de Tukey. En plus des valeurs p , l'êta carré partiel ont été indiqués pour évaluer les relations au sein des données.

Pour finir, les corrélations de Pearson entre les mesures objectives et subjectives ont été calculées et les valeurs p ont été corrigées pour les comparaisons multiples à l'aide de la correction de Bonferroni.

4. Résultats

4.1. Variables contrôles et pré-test

Les analyses effectuées sur les deux indicateurs de la tâche de vigilance psychomotrice, c'est-à-dire le nombre d'omissions et l'inverse du TR, n'ont pas révélé de différences entre les deux groupes, $F_s < 1$. Nous avons également analysé si le délai entre la session pré-test et test était égal entre les deux groupes. Il était en moyenne de 2,6 jours ($ET = 1,9$) et il n'y avait pas de différence entre les groupes ($p > 0,1$). Enfin, nous avons contrôlé s'il y avait une différence entre les deux groupes sur la durée de présentation du stimulus pour nous assurer qu'aucun des deux groupes n'était meilleur sur la tâche TLDB. Les durées de présentation du stimulus (moyenne = 1669 ; $ET = 294$) étaient statistiquement équivalentes selon le niveau de charge cognitive ($p > 0,1$).

4.2. Echelles subjectives

Début de la session test - Pour nous assurer que les deux groupes ont déclaré des niveaux de fatigue cognitive égaux au début de la tâche, nous avons comparé les évaluations subjectives au début de l'étude. Sur toutes les échelles, il n'y avait pas de différence entre les deux groupes, $F_s < 2,94$, $p_s > 0,1$.

Tâche TLDB - Pour évaluer l'évolution des différentes expériences subjectives induites par cette tâche, nous avons comparé les scores des échelles complétées avant et après son achèvement. En ce qui concerne les deux échelles visuelles analogiques et l'échelle Samn-Perelli, l'analyse a montré une augmentation de leurs scores au fil du temps, $F_s(1,21) > 7,8$, $p_s < 0,01$, $\eta_p^2 > 0,27$. Cependant, aucune interaction n'a été observée, $F_s(1,21) < 2,9$, $p_s > 0,1$, $\eta_p^2 < 0,12$. Ce résultat suggère que la tâche a eu l'effet souhaité car nous avons observé une augmentation de la fatigue subjective égale pour les deux groupes. Nous avons également observé un effet principal de la charge cognitive sur le score de somnolence, $F(1,21) = 4,5$, $p < 0,05$, $\eta_p^2 = 0,18$. Les participants du groupe HCC faisant état d'une somnolence plus élevée. En d'autres termes, si la tâche TLDB a générée une augmentation du niveau de fatigue subjective, il semble que la

manipulation de la charge cognitive n'a pas induit deux niveaux de fatigue différents. Enfin, les scores moyens obtenus sur le NASA RTLX étaient égaux pour les deux groupes, $F(1,21) = 1,05$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,05$. Ce résultat indique que les participants ont attribué le même niveau de charge cognitive aux deux tâches.

Tâche de Simon - Cette fois, nous avons comparé les scores avant et après la tâche de Simon. Comme après la tâche TLDB, les participants des deux groupes ont signalé une augmentation similaire dans le temps des scores sur les deux échelles visuelles analogiques et sur l'échelle Samn-Perelli, $F_s(1,21) > 8,2$, $p < 0,01$, $\eta_p^2 > 0,28$. Aucun effet principal de la charge cognitive ou d'interaction entre les deux facteurs n'a été observée, $F_s(1,21) < 2,9$, $p_s > 0,1$, $\eta_p^2 > 0,12$. Ces résultats suggèrent que la fatigue subjective, la somnolence et la vigilance continuent d'évoluer dans le même sens pendant la tâche de Simon, quelle que soit la charge cognitive de la tâche précédente. Enfin, les participants des deux groupes ont rapporté le même niveau de charge cognitive induite, $F(1,21) = 2,4$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,1$.

Ensemble de l'étude - Nous avons comparé les scores au début et à la fin de l'étude. Les participants ont signalé une augmentation avec le temps des scores sur les échelles visuelles analogiques et sur l'échelle de Samn-Perelli, $F_s(1,21) > 18,7$, $p_s < 0,001$, $\eta_p^2 > 0,47$. Aucun effet de la charge cognitive, $F_s(1,21) < 2,2$, $p_s > 0,1$, $\eta_p^2 < 0,09$, ou d'interaction entre la charge cognitive ou le temps n'a été observé, $F_s < 1$.

En résumé, ces analyses ont indiqué que la fatigue subjective a augmenté après la tâche TLDB et de nouveau après la tâche de Simon. Comme prévu, nous avons observé que la tâche TLDB était efficace pour induire la fatigue subjective et nous avons observé la présence d'un effet du temps passé sur la tâche au cours de la tâche de Simon. Cependant, la charge cognitive supplémentaire dans la condition HCC ne semble pas avoir eu d'impact sur le niveau de fatigue subjective induite. Les scores de chaque échelle sont présentés dans le **tableau 1**.

Tableau 1. Scores pour chaque échelle en fonction du groupe et du moment de complétion.

Temps	Echelle				
	Haute/Basse charge cognitive				
	EVAf	EVA _s	Samn-Perelli	NASA RTLX	NASA RTLX - Effort
Time 1	30.7/20.6	33.2/18.5	3.31/3		
Time 2	58.5/40.3	50.4/34.6	4.3/3.3	55/50	67.6/66.6
Time 3	67.4/55.9	59.2/56	4.9/4.4	53.8/40.9	63.9/59.5

EVAf/s = Echelle visuelle analogique de fatigue/somnolence

4.3. Tâche TLDB

En ce qui concerne les TR (**Figure 14A**), les participants ont été en moyenne aussi rapides à répondre au cours des deux sous-tâches, $F_s < 1$. Un effet principal du bloc a été observé sur la tâche 2-back, $F(5, 105) = 2,9$, $p = 0,05$, $\eta_p^2 = 0,12$, et sur la tâche de jugement de parité, $F(5, 105) = 6$, $p < 0,0001$, $\eta_p^2 = 0,22$. Les comparaisons multiples par paires entre les différents blocs ont révélé une diminution du TR entre le deuxième et le dernier bloc (bloc 2 : 757 ms, bloc 6 : 704 ms) pendant la tâche 2-back, $t(110) = 3,04$, $p < 0,05$, et entre le premier et le dernier bloc pendant la tâche de jugement de parité (bloc 1 : 701 ms, bloc 6 : 651 ms), $t(110) = 4,3$, $p < 0,001$. L'interaction des facteurs n'était pas significative pour les deux tâches, $F_s < 1$.

En ce qui concerne la précision (**Figure 14B**), au cours de la tâche 2-back, les participants de la condition BCC ont été plus précis que les participants de la condition HCC (91% contre 85%), $F(1,21) = 8,5$, $p < 0,01$, $\eta_p^2 = 0,29$. Ils étaient également meilleurs lors de la tâche de jugement de parité (98 % contre 95 %), $F(1,21) = 9,7$, $p < 0,01$, $\eta_p^2 = 0,32$. Cette première analyse a confirmé que la tâche TLDB effectuée par le groupe HCC était plus difficile. En outre, le nombre d'erreurs commises par les deux groupes était stable d'un bloc à l'autre dans la tâche 2-back, $F(5,105) = 1,5$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,07$, et dans la tâche de jugement de parité, $F < 1$. Les interactions entre la charge cognitive et le facteur bloc n'étaient pas significatives pour les deux tâches, $F(5,105) = 1,4$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,06$, (tâche 2-back), $F(5,105) = 1,3$, $p > 0,01$, $\eta_p^2 = 0,06$ (tâche de jugement de parité).

Nous ne pouvons donc pas déduire de ce résultat qu'une fatigue cognitive ait été induite en raison de la stabilité de la performance au cours du temps.

Pour résumer, si l'analyse des mesures subjectives semble indiquer que la tâche TLDB augmente la fatigue subjective avec le temps, l'analyse des indicateurs comportementaux ne montre aucune dégradation des performances dans le temps. Au contraire, la diminution des TR au fil du temps suggère un effet d'apprentissage. Il est essentiel de noter que la tâche TLDB n'a pas réussi à induire deux niveaux différents de fatigue cognitive, tant au niveau subjectif que comportemental.

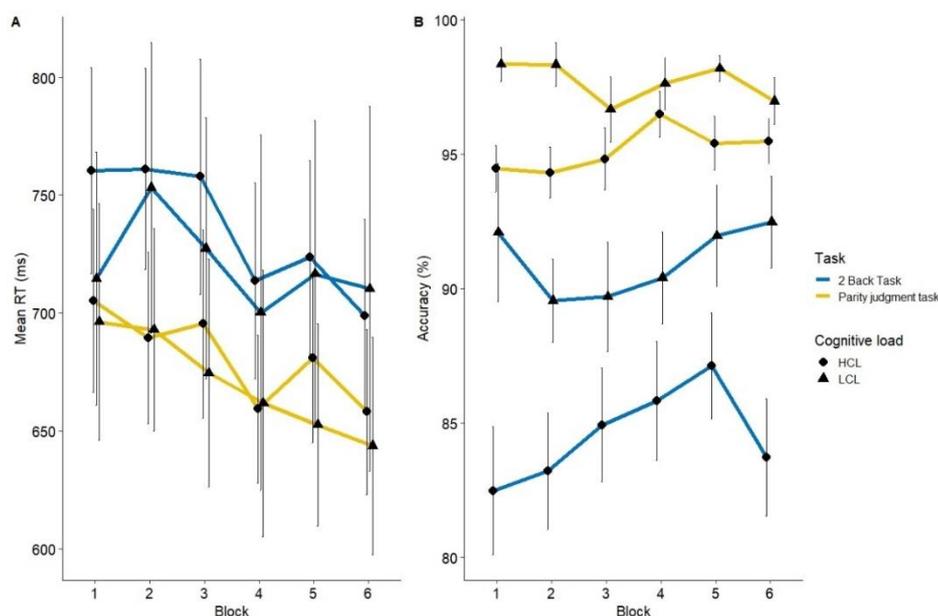


Figure 14. (A) TR moyen (en ms) et (B) précision (pourcentage de réponses correctes) en fonction de la charge cognitive pendant la tâche et le bloc. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. HCL = haute charge cognitive ; LCL = basse charge cognitive

4.4. Effet de la fatigue cognitive sur le contrôle en-ligne au cours de la tâche de Simon

Les statistiques descriptives des mesures comportementales évaluées au cours de la tâche Simon sont présentées dans le **tableau 2**.

4.4.1. Mesures classiques (TR et précision)

Les participants du groupe HCC n'ont pas été plus rapides que les participants du groupe BCC, $F < 1$. Le TR n'a pas été modulé au cours des blocs, $F < 1$. L'effet de compatibilité était

présent (compatible : 349ms ; incompatible : 369ms), $F(1,21) = 140,3$, $p < 0,0001$, $\eta_p^2 = 0,87$, mais n'était pas différent entre les deux groupes, $F < 1$ ni entre les blocs, $F(1,21) = 1,2$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,05$. L'interaction de l'ensemble des facteurs n'était pas significative, $F < 1$.

Comme pour les TR, le taux de précision était statistiquement égal pour les deux groupes, $F < 1$, et n'a pas diminué d'un bloc à l'autre, $F(1,21) = 1,3$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,06$. L'effet de compatibilité a de nouveau été observé (compatible : 96% ; incompatible : 92%), $F(1,21) = 37,9$, $p < 0,0001$, $\eta_p^2 = 0,64$. Il était également identique pour les deux groupes, $F < 1$, mais comme pour les TR, il a augmenté avec le temps (bloc 1 : 3% ; bloc 3 : 5%), $F(1,21) = 24,8$, $p < 0,0001$, $\eta_p^2 = 0,54$. Cette évolution n'a pas été modulée par le niveau de charge cognitive, $F < 1$.

En résumé, ces résultats indiquent que (1) l'effet de compatibilité était présent dans les deux conditions, (2) il augmentait avec le temps passé sur la tâche, mais (3) il n'était pas différent selon le niveau de charge cognitive de la tâche précédente. À ce stade, nous n'avons pas été en mesure de différencier le rôle des mécanismes d'activation et de suppression de la réponse automatique dans l'effet observé. L'utilisation de mesures EMG visait à remédier à cette limitation.

4.4.2. Temps prémoteur et temps moteur

Afin de déterminer si la fatigue cognitive influence le temps de décision et/ou d'exécution, les latences du temps prémoteur et du temps moteur ont été séparées dans les analyses.

Le temps prémoteur était plus élevé dans les essais incompatibles par rapport aux essais compatibles (241 ms contre 220 ms), $F(1,21) = 234,2$, $p < 0,001$, $\eta_p^2 = 0,92$. Il a diminué avec le temps (235 ms contre 226 ms), $F(1,21) < 13,7$, $p < 0,001$, $\eta_p^2 = 0,39$ mais n'a pas été modulé par la charge cognitive (228 ms contre 234 ms pour les groupes HCC et BCC respectivement), $F < 1$. De plus, aucune interaction n'était significative, $F_s < 1$.

Nous avons également observé un effet de compatibilité sur le temps moteur. Il était plus élevé pour les essais compatibles (129 ms contre 128 ms), $F(1,21) = 5,6$, $p < 0,05$, $\eta_p^2 = 0,21$. Il augmentait avec le temps passé sur la tâche (125ms contre 132ms), $F(1,21) = 4,5$, $p < 0,05$, $\eta_p^2 = 0,18$, mais avec la même ampleur pour les deux groupes, $F(1,21) = 2,2$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,16$. Aucune interaction n'était significative, $F_s < 1$. Ces mesures sont illustrées **Figure 15**.

La décomposition des TR en temps pré-moteur et temps moteur révèle que ces deux indicateurs étaient affectés par la fatigue cognitive mais avaient une dynamique opposée avec le temps passé sur la tâche.

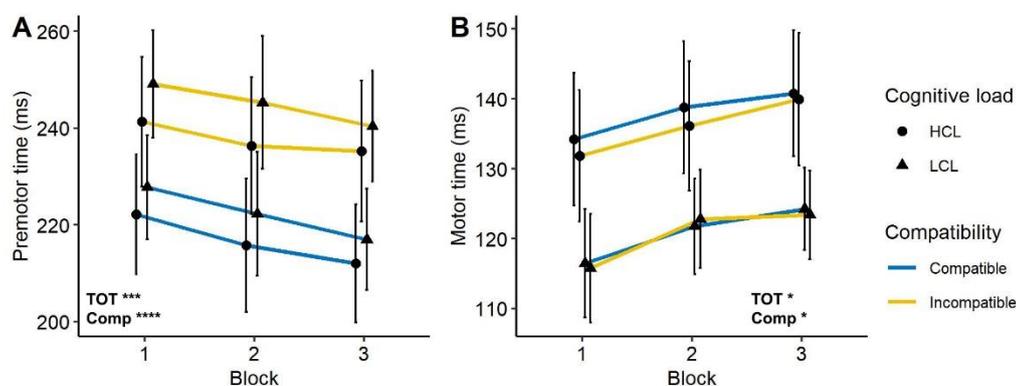


Figure 15. (A) Temps pré-moteur et (B) temps moteur en fonction de la compatibilité de l'essai, de la charge cognitive et du bloc. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. TOT = Effet principal du temps passé sur la tâche ; Comp = Effet principal de la compatibilité. * = $p < .05$; *** = $p < .001$; **** = $p < .0001$.

4.4.3. Taux d'activation incorrectes et taux de correction

Une augmentation avec la fatigue cognitive du nombre d'activations automatiques incorrectes uniquement lors d'essais incompatibles correspondrait à une augmentation de la capture des réponses automatiques tandis qu'une diminution du taux de correction informerait sur la perturbation du mécanisme de suppression.

Les participants ont effectué un plus grand nombre d'activations incorrectes lors d'essais incompatibles (36 % contre 18 %), $F(1,21) = 261,5$, $p < 0,0001$, $\eta_p^2 = 0,93$. En outre, par rapport aux premiers blocs, davantage d'activations incorrectes ont été constatées lors des derniers blocs (26% contre 29%), $F(1,21) = 11,8$, $p < 0,01$, $\eta_p^2 = 0,36$. Mais il n'y avait pas d'effet principal de la charge cognitive, $F(1,21) = 2,3$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,1$. La différence observée en fonction de la compatibilité de l'essai n'a pas été influencée par la charge cognitive, $F < 1$, ni par les blocs, $F < 1$. L'interaction des trois facteurs n'était pas non plus significative, $F < 1$. Cette analyse a mis en évidence que, contrairement au temps passé sur la tâche, la charge cognitive de la tâche TLDB ne changeait pas le nombre d'activations incorrectes. Cependant, elles ont augmenté dans les deux types d'essais, alors que nous nous attendions à une augmentation uniquement lors des essais incompatibles. La présence d'activation incorrecte au cours des essais compatibles peut être

interprétée comme des tentatives de réponses rapides. Ce résultat ne peut donc pas être entièrement interprété comme une augmentation dans le temps de la capture de réponses incorrectes en raison de la présence de suppositions rapides lors des essais compatibles.

L'analyse du taux de correction a montré qu'aucun effet n'était significatif, $F_s < 1$, sauf l'interaction indiquant un changement de l'effet de compatibilité par blocs, $F(1,21) = 19,6$, $p < 0,001$, $\eta_p^2 = 0,48$. Le taux de correction sur les essais compatibles est resté stable d'un bloc à l'autre (77 % contre 80 %), $F(1,22) = 3,5$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,14$, alors qu'il a diminué sur les essais incompatibles (81 % contre 76 %), $F(1,22) = 6,4$, $p < 0,05$, $\eta_p^2 = 0,22$. En plus de faire plus d'erreurs, les participants ont également été moins capables de les corriger lors d'un essai incompatible avec le temps. Ces mesures sont illustrées dans la **Figure 16**.

Pris ensemble, nos résultats indiquent que le temps passé sur la tâche affecte à la fois les taux d'activation incorrectes et de correction des erreurs, alors qu'aucun effet de charge cognitive n'a été observé. Puis, les activations incorrectes semblent être affectées dans les essais compatibles et incompatibles.

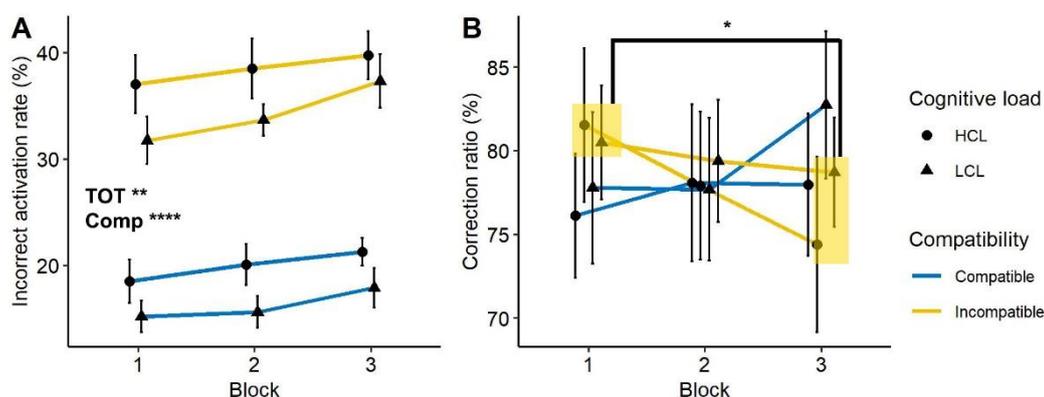


Figure 16. (A) Taux d'activation incorrecte et (B) taux de correction en fonction de la compatibilité de l'essai, de la charge cognitive et du bloc. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. TOT = Effet principal du temps passé sur la tâche ; Comp = Effet principal de la compatibilité. * = $p < .05$; ** = $p < .01$; **** = $p < .0001$.

4.4.4. Analyses de distribution - Fonction d'activation conditionnelle incorrecte

La fonction d'activation conditionnelle incorrecte avait pour objectif d'étudier la force et la durée de l'activation de la réponse automatique. Une augmentation de cette force avec le temps

passé sur la tâche devrait être observée dans les premiers quantiles. L'examen de la fonction d'activation conditionnelle incorrecte (**Figure 17**) a révélé une interaction significative entre la compatibilité et les quantiles, indiquant une distribution inégale de l'effet de compatibilité entre les différents quantiles, $F(4,84) = 57,7$, $p < 0,0001$, $\eta_p^2 = 0,73$. Des comparaisons multiples par paires ont révélé que l'effet de compatibilité était plus élevé dans le premier quantile que dans le quatrième (40% contre -4%), $t(88) = 7,9$, $p < 0,001$. Cet effet était le plus prononcé dans le deuxième quantile (44 % contre -4 %). Statistiquement, il n'était pas plus important que l'effet observé dans le premier, $t(88) = -1,05$, $p > 0,1$, mais plus important que l'effet observé dans le troisième, $t(88) = 2,97$, $p < 0,05$. Ces résultats ont confirmé qu'une capture de la réponse automatique s'est produite parce que l'effet de compatibilité était plus élevé lors des essais courts et s'est égalisé à mesure que le temps pré-moteur s'allongeait. Cette interaction n'a pas été modulée par la charge cognitive, $F < 1$, mais par les blocs, $F(4,84) = 2,8$, $p < 0,05$, $\eta_p^2 = 0,12$. Nous avons isolé le premier et le second quantile afin de voir si l'interaction était toujours présente, mais elle ne l'était pas, $F_s < 1$. L'interaction de tous ces facteurs n'était pas significative, $F(4,84) = 1,9$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,08$. Le résultat de cette analyse suggère que la force de la réponse automatique resta la même sans être modifiée par la charge cognitive ou le temps passé sur la tâche.

En résumé, notre évaluation du contrôle en-ligne suggère que l'augmentation dans le temps du nombre d'activations incorrectes lors d'essais incompatibles est causée par un déficit de suppression puisque la force de la réponse automatique reste stable dans le temps. D'autre part, la capture de la réponse ne semble pas être affectée par le temps passé sur la tâche.

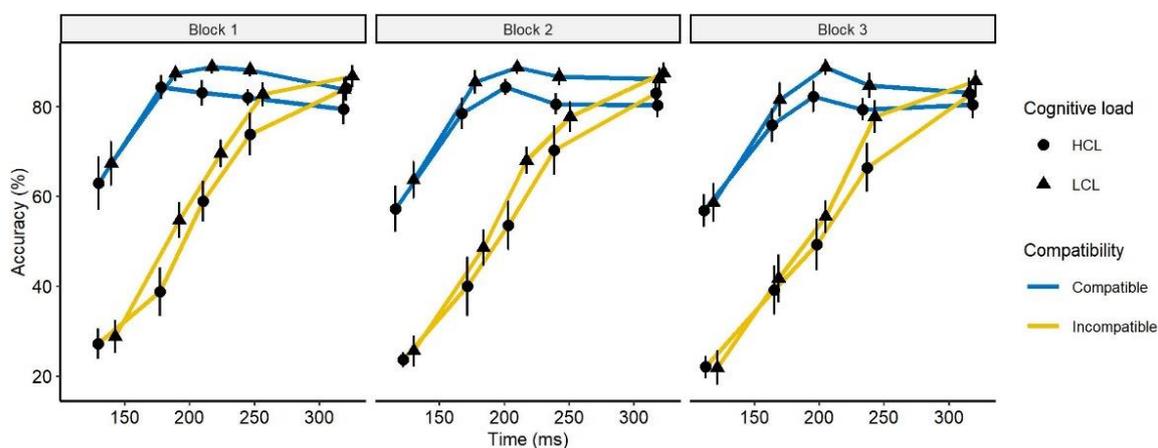


Figure 17. Les fonctions d'activations conditionnelles incorrectes des essais compatibles et incompatibles en fonction de la charge cognitive et du bloc. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard.

4.5. Effets de la fatigue cognitive sur le contrôle anticipé

Pour évaluer l'effet de la fatigue cognitive sur le contrôle anticipé, nous avons analysé l'évolution de l'effet Gratton. Une perturbation du contrôle anticipé devrait être mise en évidence par une augmentation de l'effet de compatibilité après un essai incompatible avec la fatigue cognitive (**Figure 18**). Une première analyse de la précision a révélé un effet de compatibilité plus important après un essai compatible qu'après un essai incompatible (39% contre 4%), $F(1,21) = 124,9$, $p < 0,0001$, $\eta_p^2 = 0,86$. Ainsi, selon la littérature, les participants ont adapté leur comportement après un essai incompatible résultant presque par la disparition de l'effet de compatibilité après ces essais. Cette observation n'a pas été modulée par la charge cognitive, $F < 1$. Néanmoins, elle a augmenté à travers les blocs, $F(1,21) = 5,5$, $p < 0,05$, $\eta_p^2 = 0,21$. Mais pris séparément, l'effet de compatibilité calculé après un essai incompatible, $F(1,21) = 2,9$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,12$, ou un essai compatible, $F(1,21) = 3$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = 0,12$, n'a pas augmenté à travers les blocs. L'interaction de toutes ces variables n'était pas significative, $F < 1$.

Comme pour la précision, l'analyse des TR indique un effet de compatibilité plus élevé après un essai compatible qu'après un essai incompatible, (38ms contre 4ms), $F(1,21) = 48$, $p < 0.0001$, $\eta_p^2 = 0.7$. La charge cognitive n'a eu aucun effet, $F < 1$. En revanche, l'effet de compatibilité était différent avec le temps passé sur la tâche, $F(1,21) = 9,4$, $p < 0,01$, $\eta_p^2 = 0,31$, et l'interaction de ces variables a montré une tendance significative, $F(1,21) = 4$, $p = 0,06$, $\eta_p^2 = 0,16$. Bien que l'interaction n'était pas significative, nous avons fait le choix d'explorer si un effet de groupe était présent. Ainsi, nous avons séparé l'analyse en fonction de la compatibilité de l'essai précédent. Après un essai compatible, l'effet de compatibilité est resté stable au cours du temps pour les deux groupes, $F_s < 1$. En revanche, après un essai incompatible, cet effet a augmenté avec le temps pour les participants du groupe HCC (bloc 1 : -5ms, bloc 3 : 11ms), $F(1,11) = 7,3$, $p < 0,05$, $\eta_p^2 = 0,4$, mais ce n'était pas le cas pour l'autre groupe (bloc 1 : 4ms, bloc 3 : 6ms), $F < 1$.

En résumé, nos résultats ne montrent aucun effet de la fatigue cognitive sur le contrôle anticipé. Une tendance se dégage au niveau des TR, montrant que pour le groupe HCC l'effet de compatibilité après un essai incompatible semble augmenter. Toutefois, ces résultats sont basés sur des analyses exploratoires et doivent être pris en compte avec précaution.

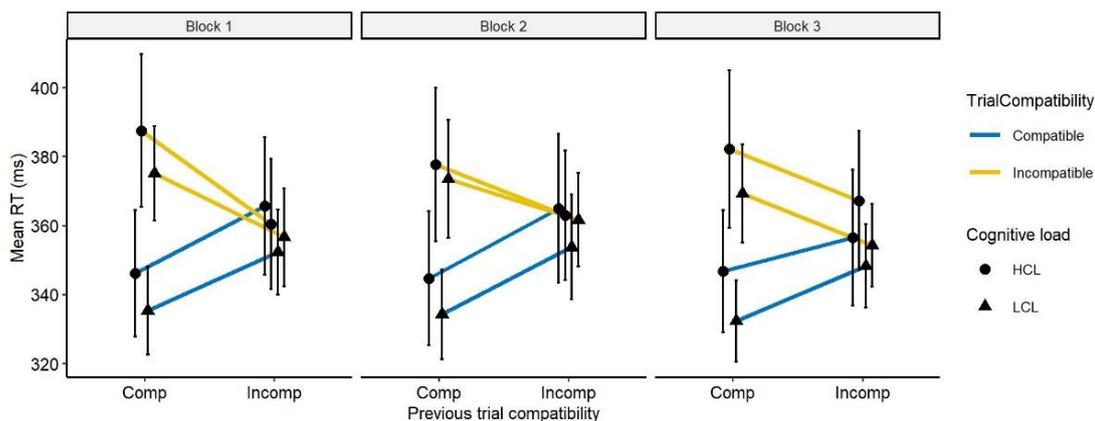


Figure 18. Temps de réponse (en ms) en fonction de la charge cognitive, de la compatibilité de l’essai, et de la compatibilité de l’essai précédent. Les barres d’erreur représentent l’erreur type.

Tableau 2. Statistiques descriptives des mesures comportementales évaluées dans le cadre de la tâche Simon

	Block 1				Block 2				Block 3			
	Compatible		Incompatible		Compatible		Incompatible		Compatible		Incompatible	
	HCC	BCC	HCC	BCC	HCC	BCC	HCC	BCC	HCC	BCC	HCC	BCC
Acc (%)	95 (1)	96 (1)	93 (2)	94 (1)	95 (1)	97 (1)	91 (2)	93 (1)	95 (2)	97 (1)	90 (1)	92 (1)
TR (ms)	389 (21)	367 (14)	411 (23)	395 (14)	389 (22)	371 (16)	420 (22)	403 (14)	390 (21)	374 (12)	424 (24)	404 (12)
TPM (ms)	222 (12)	228 (11)	241 (13)	249 (11)	216 (14)	222 (13)	236 (14)	245 (14)	212 (12)	217 (10)	235 (15)	240 (11)
TM (ms)	134 (9)	161 (8)	132 (9)	116 (8)	139 (9)	122 (7)	136 (9)	123 (7)	141 (9)	124 (6)	140 (9)	123 (6)
AI (%)	19 (2)	15 (1)	37 (3)	32 (2)	20 (2)	16 (2)	39 (3)	34 (1)	21 (1)	18 (2)	40 (2)	37 (3)
TC (%)	76 (4)	78 (5)	82 (5)	80 (3)	78 (5)	78 (4)	78 (4)	79 (4)	78 (4)	83 (4)	74 (5)	79 (3)

	CC	CI	IC	II	CC	CI	IC	II	CC	CI	IC	II
TR (HCC)	346 (18)	387 (22)	366 (20)	360 (19)	345 (19)	378 (22)	365 (22)	363 (19)	347 (18)	382 (23)	357 (20)	367 (20)
TR (BCC)	335 (13)	375 (14)	352 (12)	357 (14)	334 (13)	374 (17)	354 (15)	362 (13)	332 (12)	369 (14)	348 (12)	354 (12)
Acc (HCC)	86 (2)	45 (4)	72 (3)	68 (4)	82 (2)	43 (4)	70 (3)	65 (3)	81 (2)	43 (4)	68 (1)	62 (4)
Acc (BCC)	89 (2)	53 (2)	75 (2)	77 (3)	87 (3)	51 (3)	77 (2)	72 (2)	84 (2)	46 (3)	74 (3)	67 (4)

Moyenne (erreur standard) ; HCC = Haute charge cognitive ; BCC = Basse charge cognitive ; TR = Temps de réponse ; Acc = Précision ; TPM = temps pré moteur ; TM = Temps moteur ; IA = Taux d’Activation Incorrecte ; TC = Taux de Correction ; CC = Compatible- Compatible ; CI = Compatible – Incompatible ; IC = Incompatible - Compatible ; II = Incompatible - Incompatible

4.6. Corrélations entre les mesures objectives et subjectives

Nous avons évalué si les effets que nous avons observés étaient corrélés avec des mesures subjectives. À cette fin, nous avons calculé la différence des mesures EMG (c'est-à-dire le rapport de correction, le temps prémoteur, le temps moteur et le taux d'activations incorrectes) obtenues pendant le premier et le troisième bloc de la tâche de Simon et nous avons évalué la corrélation entre ces différences et l'évolution dans le temps des mesures subjectives. Plus précisément, nous avons séparé les analyses en fonction des scores obtenus lors de la tâche TLDB et de ceux obtenus lors de la tâche Simon. Nous avons procédé de cette manière car parfois l'expérience subjective précède les changements de comportement. Par conséquent, nous avons suggéré que l'effort perçu ou l'augmentation de la fatigue subjective après l'achèvement de la tâche TLDB pourrait être corrélé avec les effets comportementaux de la fatigue cognitive observée au cours de la tâche Simon. Nous avons postulé que ni l'évolution dans le temps de la somnolence ni de la vigilance ne devrait être en corrélation avec des baisses de performance. Étant donné le grand nombre d'associations comportementales-subjectives qui ont été testées, nous avons considéré comme significatifs les résultats des analyses en dessous d'un seuil de $p < 0,0016$.

Nous avons seulement observé une corrélation négative entre la réduction du taux de correction et la sous-échelle de l'effort du NASA RTLX rempli après la tâche TLDB (Pearson $r = -0,42$, $p < 0,02$). Lorsque les participants ont déclaré un effort plus important pendant la tâche d'induction, ils ont eu tendance à être moins efficaces pour supprimer l'activation de la réponse incorrecte pendant la tâche Simon (**Figure 19**). Toutefois, ce résultat doit être considéré avec prudence car la valeur p était supérieure au seuil de correction que nous avons défini. Bien que la corrélation observée ne soit plus présente une fois la correction appliquée, elle confirme qu'il pourrait être nécessaire de séparer l'effort perçu et la fatigue subjective. Il est important de noter que ni l'évolution dans le temps de la somnolence ou de la vigilance n'est corrélée avec des baisses de performance, comme on le suppose.

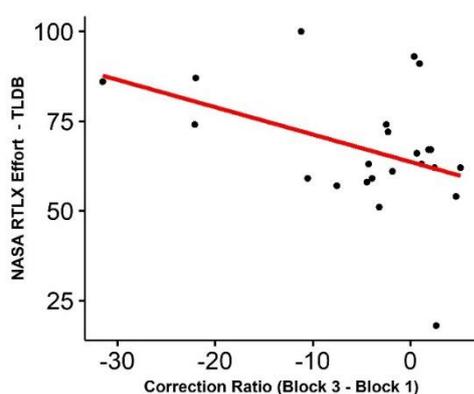


Figure 19. Corrélation entre (x) la différence entre le taux de correction obtenu dans le troisième et le premier bloc et (y) une sous-échelle du NASA RTLX mesurant l'effort subjectif lié à la tâche TLDB.

5. Discussion

L'objectif de cette étude était double. Le premier était de clarifier l'effet de la fatigue cognitive sur les deux types de contrôle de l'action, le contrôle en ligne et le contrôle anticipé, pendant une tâche de conflit. Pour y parvenir, nous nous sommes appuyés sur des outils permettant une évaluation plus détaillée de ces contrôles, l'EMG et les analyses de distribution. Cela nous a permis d'évaluer séparément l'activation de la réponse automatique et la suppression de la réponse, deux mécanismes constituant le contrôle en ligne. De plus, la distinction entre les essais corrects et ceux contenant une erreur partielle améliore l'évaluation de l'effet Gratton et donc le contrôle anticipé. Nous avons observé au cours des deux types d'essais de la tâche de Simon (i.e. compatible et incompatible) une augmentation du nombre d'activations incorrectes avec le temps passé sur la tâche. Ce résultat n'a pas été attribué à une augmentation de la force de la capture de la réponse automatique. La présence de suppositions rapides suggère plutôt que le mécanisme de suppression était moins engagé par les participants et qu'ils ont adopté une stratégie de réponse plus rapide. Le contrôle anticipé n'a à l'inverse pas été impacté par la fatigue cognitive. Le deuxième objectif était d'évaluer la relation entre les mesures objectives et subjectives et nous n'en avons observé aucune. Dans les sections suivantes, nous allons discuter ces résultats et en particulier du fait qu'ils peuvent s'expliquer par le désengagement de l'effort.

5.1. L'effet de la fatigue cognitive sur le contrôle de l'action au cours de la tâche de Simon

Les résultats suggèrent que la fatigue cognitive a modifié la façon dont les participants réagissent aux stimuli. Plus précisément, nous avons observé que le mécanisme de suppression était moins engagé avec la fatigue cognitive alors que la force de l'activation de la réponse restait la même.

Pour évaluer si la fatigue cognitive a eu un impact négatif sur ce mécanisme de suppression, nous avons analysé le taux de correction qui reflète l'efficacité de ce mécanisme. Nous avons observé pour les deux groupes que le taux de correction diminuait au fil du temps lors des essais incompatibles, ce qui suggère que le mécanisme de suppression était moins engagé avec le temps passé sur la tâche. Il est important de noter que cela ne s'est pas accompagné d'une augmentation de la force de l'activation de la réponse automatique. En effet, la répartition du nombre d'activations incorrectes obtenues avec la fonction d'activation conditionnelle incorrecte, en particulier sur les premiers quantiles, est restée stable dans le temps. Comme la réduction du taux

de correction au fil du temps ne s'est pas accompagnée d'une augmentation de la force de l'activation de la réponse automatique, nous pouvons conclure que la fatigue cognitive perturbe le contrôle en-ligne en altérant le mécanisme de suppression.

Ce résultat concernant le mécanisme de suppression est conforme à ceux habituellement observés au cours du paradigme Go-noGo. Bien que ces tâches reposent sur l'implication de différentes régions cérébrales, en partie parce que le paradigme Go-noGo n'exige pas le choix d'une réponse parmi plusieurs alternatives, ces études ont fréquemment démontré que le mécanisme de suppression était moins efficace avec la fatigue cognitive, tant au niveau comportemental qu'électrophysiologique (par exemple Kato et al., 2009). Cependant, comme dans les tâches de conflit, des résultats opposés ont été trouvés (par exemple, Falkenstein et al., 2002). Il est possible que la force de l'activation de la réponse automatique ait été trop importante et dépassait la capacité de suppression. Freeman et Aron (2016) ont observé que lorsque les participants étaient fatigués, ils leur était plus difficile d'inhiber une réponse motrice lorsqu'une récompense élevée était associée au stimulus, mais ce n'était pas le cas lorsque la valeur de la récompense était faible (Freeman & Aron, 2016). L'évaluation de la force de la capture de la réponse pourrait apporter des éclaircissements dans le paradigme Go-noGo. En différenciant ces deux mécanismes à l'aide de l'EMG et de l'analyse de la distribution, c'est-à-dire la force de l'activation de la réponse automatique et le mécanisme de suppression de la réponse, nos résultats apportent de nouvelles preuves en faveur d'un effet de la fatigue cognitive sur le mécanisme de suppression alors qu'aucun effet sur la force de l'activation de la réponse automatique n'est observé.

Hormis les effets de la fatigue cognitive sur le contrôle en ligne, nous n'avons pas montré que l'adaptation à l'essai suivant était réduite. En explorant nos résultats, une tendance semble se dégager et montre une augmentation de l'effet Gratton avec le temps mais seulement pour le groupe qui a effectué la tâche TLDB avec un niveau élevé de charge cognitive. Toutefois, ce résultat n'est pas étayé par une interaction significative, et doit donc être considéré comme exploratoire et à prendre avec précaution. La faible puissance statistique due à la petite taille de notre échantillon et à la conception de notre expérience (c'est-à-dire la comparaison entre sujets des deux groupes) pourrait être responsable de l'absence d'un effet statistiquement significatif.

5.2. La relation entre les mesures objectives et subjectives

Dans cette étude, nous avons évalué la corrélation entre la fatigue subjective, l'effort perçu et les mesures EMG. En particulier, nous avons évalué si les mesures subjectives évaluées au cours d'une première tâche étaient corrélées avec les baisses de performance observées au cours d'une seconde tâche. Nous avons observé que seul l'effort perçu lors de l'accomplissement de la tâche TLDB était corrélé avec la diminution du taux de correction observée lors de la tâche Simon. Cependant, cette corrélation doit être considérée avec prudence car elle n'est plus significative une fois prise en compte la correction pour les comparaisons multiples. Si cela avait été le cas, cette observation aurait été cohérente avec les modèles motivationnels de la fatigue cognitive (Müller & Apps, 2018). Ces modèles suggèrent que la fatigue cognitive augmente le coût de l'effort et, si celui-ci devient trop élevé, les participants peuvent cesser de faire des efforts.

Nous n'avons observé aucune corrélation entre la fatigue subjective et la diminution des performances. Cependant, nous avons observé une augmentation de la fatigue subjective, déjà pendant la tâche TLDB, alors qu'aucune diminution de la performance n'a été observée. Ce résultat est conforme au modèle de Hockey, qui indique que la fatigue subjective reflète la présence d'un phénomène compensatoire qui vise à maintenir le niveau de performance. (Hockey, 2013). Cette augmentation était indépendante de la charge cognitive. Elle a continué à évoluer dans ce sens lors de la tâche de Simon et a donc augmenté tout au long de l'étude. L'absence de différence en fonction de la charge cognitive s'explique par le fait que nous n'avons pas pu induire deux niveaux différents de charge cognitive. Quoi qu'il en soit, nos résultats confirment l'absence de relation entre la fatigue subjective et objective et montrent que les mesures EMG ne sont pas plus sensibles que les mesures comportementales traditionnelles.

Enfin, nous avons observé dans cette étude une augmentation de la somnolence et une diminution de la vigilance. Ce résultat n'est pas surprenant compte tenu de la durée de la tâche. Cependant, il convient de noter que ces mesures ne sont pas non plus corrélées avec une baisse de performance, ce qui était conforme à nos hypothèses.

5.3. Fatigue cognitive et contrôle de l'action : un désengagement de l'effort cognitif

Les résultats précédents ont montré que la fatigue cognitive a entravé le contrôle en ligne par un engagement réduit du mécanisme de suppression. La mise en œuvre de ce mécanisme nécessite un effort cognitif (Botvinick et al. 2001 ; Ridderinkhof et al., 2011 ; Ullsperger et al.,

2014). Plusieurs résultats dans notre étude suggèrent qu'avec le temps passé sur la tâche, les participants ne soutenaient plus cet effort cognitif dans la même mesure. Cette hypothèse est conforme aux modèles qui soutient qu'une diminution de la volonté d'exercer un effort cognitif est associée à la fatigue cognitive (Hockey, 2013 ; Massar et al., 2018 ; Müller & Apps, 2018).

Nous avons constaté que pour les deux groupes, le nombre d'activations incorrectes a augmenté avec le temps passé sur la tâche, indépendamment de la compatibilité des essais. Cette augmentation observée dans les essais compatibles signifie que les participants peuvent avoir changé leur stratégie de réponse et, parfois, avoir répondu en devinant rapidement la réponse. La présence de ces réponses rapides peut indiquer que les participants aient opté pour une stratégie de réponse plus rapide. Cela suggère qu'ils n'étaient plus pleinement engagés dans la tâche plutôt qu'une incapacité à accomplir la tâche, par exemple après une diminution des ressources. Dans le même ordre d'idées, un compromis vitesse-précision a été observé. En effet, outre l'augmentation du nombre d'activations incorrectes, une diminution du temps pré-moteur était présente avec le temps. L'évolution dans le temps de cette mesure chronométrique a été observée indépendamment du niveau de charge cognitive et de la compatibilité des essais. Cette association (c'est-à-dire la réduction du temps pré-moteur et l'augmentation du nombre d'activations incorrectes) peut suggérer la présence d'un compromis vitesse-précision. La présence d'un compromis vitesse-précision a déjà été constatée avec la fatigue cognitive. Par exemple, Laurent et al. (2013) ont observé ce compromis vitesse-précision lors des derniers blocs d'une tâche de flexibilité cognitive. Avec le temps passé sur la tâche, les participants ont été plus rapides mais moins précis (Laurent et al., 2013). Il est important de noter que son observation est parfois attribuée à un désengagement de l'effort, ce qui est conforme à nos observations. En effet, ce compromis vitesse-précision ne se limitait pas à des essais incompatibles, c'est-à-dire des essais nécessitant un effort. Comme les essais compatibles étaient également concernés, cela suggère un désengagement plutôt qu'une incapacité à exercer un effort. En effet, ce résultat a déjà été observé lorsque le désinvestissement de l'effort a été provoqué, comme dans les études manipulant la possibilité d'obtenir une récompense basée sur la performance. Dans ces études, les participants ont préféré répartir l'effort dans des essais avec des récompenses élevées, mais se sont comportés de manière inverse dans des essais avec des récompenses plus faibles. Dans ce cas, ils ont fait preuve d'un comportement d'évitement, choisissant de ne pas exercer leur effort,

ce qui a entraîné un compromis vitesse-précision favorisant la vitesse par rapport à la précision (Hübner & Schlösser, 2010 ; Otto & Daw, 2019).

Plusieurs études ont noté que la fatigue cognitive entraîne des difficultés à soutenir l'effort cognitif. Cependant, elles n'ont pas toujours observé un compromis vitesse-précision (Wascher et al., 2014). Dans ces études, le TR n'a pas été séparé en temps moteur et temps prémoteur et les erreurs en erreurs partielles et en erreurs "pures", ce qui peut expliquer une partie de la variabilité des résultats. En effet, dans notre étude, les deux composantes ont montré une tendance opposée (c'est-à-dire que le temps moteur a augmenté et le temps prémoteur a diminué avec le temps passé sur la tâche). Mais, une fois combinées, elles ont montré une augmentation marginale avec le temps. Il est donc possible que ce schéma de résultats soit également présent dans les études précédentes, mais qu'il ait été masqué par l'utilisation des mesures conventionnelles.

Cependant, la présence d'un compromis vitesse-précision dans nos données pourrait être remise en question puisqu'il n'a pas été observé lorsque nous avons inclus le temps moteur. Néanmoins, il est largement admis que le compromis vitesse-précision affecterait principalement les processus de décision (Bogacz et al., 2009). Les modèles mathématiques de prise de décision (par exemple, Ratcliff & McKoon, 2008) soutiennent que lorsque la vitesse est privilégiée par rapport à la précision, la quantité d'informations accumulées pour générer une réponse est plus rapide en raison d'un seuil de décision plus bas, ce qui pourrait plus facilement conduire à une décision incorrecte et donc à une erreur. Les propositions de ces modèles sont étayées par des études d'imagerie cérébrale (par exemple, l'IRMf) montrant, par exemple, que seule une fluctuation de l'activité cérébrale des régions impliquées dans la prise de décision (par exemple, le CPF dorsolatéral et l'aire motrice supplémentaire) a été observée lorsque les instructions privilégient la vitesse (Forstmann et al., 2008 ; van Veen et al., 2008). Récemment, des observations ont montré que les composantes non décisionnelles, y compris les composantes motrices, pourraient également être affectées par ce compromis vitesse-précision. Par exemple, Spieser et al. (2017) ont observé que pendant une tâche de conflit, lorsque les instructions mettaient l'accent sur la vitesse, le temps moteur était également réduit (Spieser et al., 2017). Cependant, contrairement à notre étude, la demande d'effort n'a pas été manipulée dans leur étude. De plus, la diminution du temps moteur peut être masquée par les changements induits par la présence de la fatigue cognitive. Contrairement au temps prémoteur, les augmentations du temps moteur en présence de la fatigue ont déjà été signalées après une privation de sommeil (Ramdani et al., 2013). L'exercice d'un effort cognitif prolongé génère également une augmentation de la somnolence, qui est également observée dans notre étude. Comme le

proposent Ramdani et ses collaborateurs (2013), la somnolence, en particulier induite par la privation de sommeil, peut diminuer l'excitation cortico-spinale et la tension musculaire, dont on a déjà signalé qu'elles affectaient le temps moteur (De Gennaro et al., 2007 ; Possamai et al., 2002). Ainsi, la somnolence pourrait avoir augmenté le temps moteur dans notre étude.

Pour conclure, tous nos résultats suggèrent que la fatigue cognitive provoque un désengagement de l'effort cognitif. Avec la fatigue cognitive, les participants ont mis en œuvre un contrôle en ligne dans une moindre mesure. Outre ce résultat, ils ont opté pour une stratégie de réponse sans effort en privilégiant la vitesse à la précision. Ces résultats sont conformes à la vision motivationnelle de la fatigue cognitive (Hockey, 2013 ; Müller & Apps, 2018). Bien que la corrélation observée entre la diminution du taux de correction et l'effort perçu pendant la tâche TLDB n'ait plus été observée une fois la correction appliquée, elle est conforme à cette interprétation.

5.4. Les potentiels mécanismes cérébraux qui sous-tendent les effets de la fatigue cognitive sur le contrôle de l'action

Les diverses déficiences générées par la fatigue cognitive semblent résulter d'un désengagement de l'effort cognitif qui peut être associé à une perturbation du réseau de contrôle de l'action impliquant le lobe frontal et les ganglions de la base (Wiecki & Frank, 2013). Le CCA est susceptible d'être un élément important de ce désengagement étant donné son rôle central dans les modèles de la fatigue cognitive (Boksem & Tops, 2008 ; Hockey, 2013 ; André et al., 2019). Dans cette partie, nous allons proposer une hypothèse concernant les potentiels mécanismes cérébraux qui sous-tendent les effets de la fatigue cognitive que nous avons observés.

Récemment, la gestion de l'effort cognitif a été proposée en tant que fonction du CCA qui sert de guide pour l'attribution du contrôle cognitif en déterminant à la fois ce qui doit être contrôlé et l'intensité du contrôle (Boksem & Tops, 2008 ; Shenhav et al., 2013 ; Westbrook & Braver 2016 ; André et al., 2019). Le CCA intégrerait différentes informations telles que la valeur négative ou positive des réponses possibles, ainsi que l'état physiologique et des ressources, pour déterminer le comportement à adopter et favoriser son apparition (Boksem & Tops, 2008). Sur la base de ces informations, un signal d'effort serait généré par le CCA et transmis aux structures cérébrales pertinentes impliquées dans la tâche pour faciliter son accomplissement (André et al., 2019). Ces

hypothèses sont basées sur les résultats de plusieurs études. Par exemple, il a été démontré que l'activité du CCA est ajustée en fonction de la valeur d'une récompense potentielle et qu'il influence ensuite l'activité des régions exerçant un contrôle cognitif telles que le CPF dorsolatéral (voir par exemple Kouneiher et al., 2009). Ou plus récemment, il a été observé que lorsque la tâche implique l'investissement d'un effort cognitif en raison de sa difficulté, une connectivité plus forte entre le CCA dorsal et les régions concernées par la tâche facilitait le traitement des informations pertinentes et augmentait la performance (Aben et al., 2020).

Étant donné le rôle du CCA dans le contrôle de l'effort cognitif, il se peut que ce soit en partie par cette région que la fatigue cognitive ait perturbée le contrôle en ligne. Tout d'abord, de nombreuses études ont montré que son fonctionnement n'est pas optimal avec la fatigue cognitive. Par exemple, l'activité thêta au niveau fronto-médian, qui est supposé être un corrélât cérébral de l'activité du CCA, a diminué avec la fatigue cognitive (Wascher et al., 2014). Cette activité thêta semble être le reflet du signal d'effort et la fatigue serait présente lorsque l'intensité du signal d'effort diminue (André et al., 2019). Ensuite, le CCA communique avec le noyau subthalamique (Aron & Poldrack, 2006 ; Frank, 2006), qui fait partie de la voie hyper-directe dont le rôle est d'élever le seuil de décision pour bloquer l'exécution de la réponse afin de laisser plus de temps pour accumuler des informations afin de sélectionner une action (Frank, 2006). Un seuil bas limite le temps alloué pour la mise en œuvre du mécanisme de suppression, ce qui peut augmenter le nombre d'erreurs. En outre, cette diminution du seuil de décision expliquerait pourquoi un compromis vitesse-précision a été observé. L'abaissement du seuil de décision réduit invariablement le temps prémoteur, ce qui peut être suivi d'une augmentation du nombre d'erreurs (Pote et al., 2016), comme le montre la présente étude.

Conformément à cette hypothèse, nous savons que la stimulation cérébrale profonde du noyau subthalamique nuit à la capacité de suppression de la réponse incorrecte dans la maladie de Parkinson (Fluchère et al., 2018). L'activité du noyau subthalamique est modulée par les informations reçues du CCA. En effet, des projections directes du CCA vers le noyau subthalamique ont été observées (Nambu et al., 2002), comme un lien fonctionnel entre elles. Zavala et al. (2014) ont constaté que dans un essai nécessitant un contrôle cognitif important, l'activité du CCA était plus élevée et était la cause de l'augmentation de l'activité du noyau subthalamique (Zavala et al., 2014). Plus important encore, les projections du CCA au noyau subthalamique sont utilisées pour définir le seuil de réponse. Cavanagh et collaborateurs (2011) l'ont démontré lorsqu'ils ont observé que la stimulation du noyau subthalamique supprimait la relation entre l'activité du CCA et l'allongement des TR dans les essais avec un conflit important,

au profit d'une réponse plus impulsive. Ce changement de comportement suite à la stimulation indiquait une diminution du seuil de réponse probablement spécifié par le CCA (Cavanagh et al., 2011). Compte tenu de ces différents résultats, la fatigue cognitive pourrait modifier le comportement du CCA, ce qui réduirait le signal envoyé au noyau subthalamique pour relever le seuil de décision. Cette interprétation serait conforme aux résultats récents obtenus par Lin et al. (2020) qui ont montré une diminution du seuil de décision avec la fatigue cognitive (Lin et al., 2020).

Toutefois, le désengagement de l'effort n'a pas été observé pour tous les mécanismes. Le CCA facilite aussi le traitement des caractéristiques pertinentes des stimulus (Aben et al., 2020). Nous aurions donc très bien pu aussi observer une augmentation de la capture de la réponse si avec le temps l'attention était moins orientée vers le traitement de ces caractéristiques. Cela suggère donc que le désengagement de l'effort est sélectif. Dans notre cas, ce mécanisme a donc été préservé. Ce résultat a d'ailleurs déjà été observé (Aben et al., 2020).

En outre, le CCA reçoit des apports du système dopaminergique, dont le rôle dans l'effort a été largement démontré (Paus, 2001 ; Salamone & Correa, 2002 ; Kurniawan et al., 2011). Dans notre étude, le schéma des résultats fait écho à ceux observés lorsque les niveaux de dopamine sont manipulés, comme dans les études sur la maladie de Parkinson, ou après un épisode de privation de sommeil. En effet, ces études ne montrent pas une augmentation des activations de la réponse automatique mais plutôt une perturbation du mécanisme de suppression (Ramdani et al., 2013 ; Ramdani et al., 2015 ; van Wouwe et al., 2016 ; Fluchère et al., 2018).

De plus, nous avons constaté une augmentation du temps moteur avec le temps. Il est connu que le système dopaminergique module le système moteur. Par exemple, Hasbroucq et al. (2003) ont constaté que la prise de lévodopa réduisait le temps moteur. Dans notre cas, l'augmentation observée temps moteur pourrait être une indication de la réduction de l'activité dopaminergique. Cela suggère qu'une perturbation du réseau dopaminergique peut également se produire chez les personnes atteintes de fatigue en bonne santé, conformément à certaines propositions (Boksem & Tops, 2008 ; Dobryakova et al., 2013). Ainsi, il est possible qu'une diminution des niveaux de dopamine se soit également produite dans notre étude.

L'hypothèse proposée n'a pas vocation à être l'unique solution et d'autres régions et mécanismes pourraient très bien être impliqués. Pre-SMA par exemple dispose de lien avec le noyau subthalamique (Wiecki and Frank, 2010) et sa stimulation électrique permet d'empêcher

l'expression des activations automatiques incorrectes (Spieser et al., 2015). Enfin, plusieurs études lui attribuent un rôle dans la gestion et l'orientation de l'effort (Kouneiher et al. 2009 ; Shenhav et al., 2013 ; Wang et al., 2018 ; Emanuel et al., 2021).

6. Limites et perspectives

Certaines limites peuvent être mentionnées dans cette étude. Tout d'abord, la taille de notre échantillon était faible. Le manque de puissance statistique pourrait être à l'origine de l'absence de différence entre les deux groupes. Elle pourrait toutefois aussi être expliquée par la proximité de la tâche TLDB que les deux groupes ont effectué. Nous avons distingué les deux tâches en manipulant le niveau de charge cognitive associé à chaque tâche. Il est donc possible que la manipulation n'ait pas induit une grande différence entre les groupes. La tâche TLDB, même dans la configuration la plus simple, était toujours une double tâche complexe. La taille restreinte de notre échantillon implique aussi de prendre avec compte les résultats des analyses de corrélations avec précaution. Ces analyses peuvent être facilement influencées par des valeurs extrêmes lorsque peu de données sont incluses. À notre avis, nos résultats cadrent bien avec les théories motivationnelles de la fatigue cognitive. Mais nous nous sommes appuyés sur des indicateurs indirects. L'évaluation de la motivation des participants à accomplir la tâche aurait pu être importante. Par ailleurs, il aurait pu être intéressant d'évaluer les mesures utilisées pour évaluer le contrôle en ligne en ce qui concerne la compatibilité des essais afin d'élargir notre compréhension des effets de la fatigue cognitive sur le contrôle anticipé (voir par exemple Wylie et al., 2010 pour de telles analyses). Cependant, la conception de l'expérience ne l'a pas permis car l'évaluation du temps passé sur la tâche a réduit le nombre d'essais. Nos résultats ont montré que la fatigue cognitive perturbe le contrôle en ligne et non le contrôle anticipé. La conception de cette étude ne met pas l'accent sur l'utilisation du contrôle anticipé. Ainsi, nous avons principalement observé un effet sur ce contrôle, peut-être parce que les participants se sont principalement appuyés sur le contrôle en ligne, mais cela reste à tester.

7. Conclusion

Pour conclure, nos résultats montrent l'importante contribution de l'utilisation de l'EMG et des analyses de distribution. Les mesures qu'ils fournissent ont permis de mieux comprendre l'effet de la fatigue cognitive sur le contrôle de l'action alors que les mesures traditionnelles pourraient être moins sensibles. Cette étude a démontré que la fatigue entraîne un désengagement

de l'effort, qui se matérialise par une implication moindre du mécanisme de suppression et de l'adaptation inter-essais. Étant donné le rôle important des capacités d'adaptation dans la sécurité des systèmes critiques, ces résultats sont importants car ils permettent de mieux comprendre les effets de la fatigue sur les capacités d'adaptation des opérateurs.

Expérience 2 - Évaluation de l'effet de la fatigue cognitive sur différents niveaux de contrôle

Buts de l'expérience

Le but de cette expérience était de déterminer in fine l'impact de la fatigue cognitive sur le rôle distinctif de pre-SMA et du CCA sur le contrôle cognitif. Pour cela, nous voulions dans un premier temps tester la validité d'un paradigme pour étudier cette question.

Puis, le second but était d'ajuster la méthode d'induction. Nous avons procédé à un changement sur cette dernière. Les résultats de l'expérience précédente n'ont en effet pas mis clairement en évidence l'efficacité de la tâche TLDB pour induire une fatigue cognitive. Les effets de la fatigue cognitive ont bien été observés sur la tâche de Simon, effectuée après la tâche TLDB, mais nous ne pouvons pas déterminer l'influence de la tâche TLDB. Nos résultats laissaient supposer que la cause pouvait être une trop grande proximité entre les deux conditions. Nous avons en effet bien observé un résultat, marginal cependant (i.e. l'évolution de l'amplitude l'effet Gratton au cours du temps), qui laissait supposer que l'induction avait bien généré une fatigue plus importante pour le groupe HCC. Ce résultat nous laisse donc penser qu'un léger ajustement pourrait permettre de mieux distinguer les deux groupes. Pour rappel, la charge cognitive était modulée en variant le temps disponible pour traiter l'information mais les deux groupes effectuaient les mêmes opérations cognitives puisqu'il s'agissait de la même double tâche. Or, certains modèles (e.g. Kurzban, 2013 ; Holroyd, 2016) laissent penser que le transfert de la fatigue d'une tâche à une autre est dépendant de la similarité des processus cognitifs et donc des régions du CPF sollicitées par les deux tâches. Des résultats expérimentaux supportent cette proposition (Persson et al., 2013). Dans cette étude, nous avons modifié la tâche TLDB de manière à ce qu'un seul groupe, le groupe HCC, effectue une double tâche. Le groupe BCC, qui n'effectuera plus que la tâche de jugement de parité, ne devrait donc plus solliciter les réseaux impliqués dans la MDT ou la flexibilité cognitive.

1. Résumé

Cette expérience avait pour objectif d'évaluer l'impact de la fatigue cognitive sur différents niveaux du contrôle cognitif. Pour cela, les participants ont accompli une tâche de discrimination qui permet de manipuler ces différents niveaux de contrôle. Afin d'induire et d'observer les effets de la fatigue cognitive, cette tâche était séparée par une tâche d'induction, la tâche TLDB. Nos résultats montrent que la tâche de discrimination a permis d'observer différents niveaux de contrôle mais n'a pas permis d'observer un effet de la fatigue cognitive. Les causes de ce non-résultat sont discutées.

2. Introduction

Le contrôle cognitif est considéré comme la capacité à effectuer un traitement pertinent pour atteindre un but en le maintenant en mémoire, malgré la présence de distractions, ou en mettant à jour activement les représentations de la tâche (Miller & Cohen, 2001 ; Braver 2012). Plusieurs régions cérébrales contribuent au fonctionnement du contrôle cognitif, dont le CPF latéral qui tient une place centrale. Le CPF latéral supporte de nombreux processus du contrôle cognitif et un grand nombre d'études soutiennent l'idée que la répartition de ces processus suit une organisation rostro-caudale au sein du CPF latéral avec les processus de plus haut-niveau situés sur la partie rostrale (Badre & D'Esposito, 2007 ; Koechlin & Summerfield, 2007). Cependant, les processus distribués au sein du CPF ne font pas consensus selon les modèles. Certains proposent que plus les processus permettent de traiter des tâches complexes ou abstraites, plus ils sont situés dans la partie rostrale du CPF latéral (Badre & D'Esposito, 2007). Tandis que d'autres proposent que cette organisation soit déterminée selon la longueur temporelle entre l'évènement/information qui détermine l'action à choisir et l'action elle-même. Plus le choix de l'action nécessite l'intégration d'une information éloignée temporellement de l'action, plus la région impliquée sera antérieure au sein du CPF. Cette vision de l'organisation du CPF latéral est proposée au sein du modèle en cascade (Koechlin et al., 2003 ; Koechlin & Summerfield, 2007).

Le modèle en cascades, proposé par Koechlin et collaborateurs (2007) suppose que le contrôle cognitif puisse être divisé en 4 niveaux de contrôle organisés hiérarchiquement, implémentés dans différentes régions du CPF latéral et dont les processus d'intégration de l'information permettant de sélectionner l'action appropriée n'agissent pas selon la même échelle temporelle (Koechlin et al., 2003 ; Koechlin et al., 2007). Ces 4 niveaux de contrôle, nommés contrôle (1) sensorimoteur,

(2) contextuel, (3) épisodique et (4) d'embranchement² sont implémentés respectivement au sein de la région (1) prémotrice, (2) caudale, (3) rostrale et (4) polaire du CPF latéral. L'implication de ces différentes régions dans la sélection de l'action suit un gradient antéropostérieur déterminé par la longueur temporelle entre l'évènement/information qui détermine l'action à choisir et l'action elle-même. Plus le choix de l'action nécessite l'intégration d'une information éloignée temporellement de l'action, plus la région impliquée sera antérieure au sein du CPF latéral. Comme son nom l'indique, l'architecture du contrôle cognitif proposée par Koechlin et collaborateurs (2007) suit une organisation dite en cascade. Cette organisation implique que les niveaux de contrôle permettant la sélection d'une action basée sur une information plus éloignée dans le temps sont sollicités seulement si le niveau de contrôle précédent ne permet pas de sélectionner l'action appropriée, comme cela peut être le cas lorsqu'il y a conflit ou interférence entre plusieurs actions.

Ainsi, la sollicitation seule du niveau sensorimoteur pour la sélection de l'action appropriée se fera si le stimulus lui-même transmet une information permettant le choix de l'action. Par exemple, si une alarme (i.e. le stimulus) retentit au sein du cockpit et l'information transmise par le son (par exemple les tons) suffit à identifier sa fonction, l'action nécessaire sera effectuée. Le niveau contextuel est lui sollicité lorsque l'information transmise par le stimulus ne permet pas directement de sélectionner l'action appropriée et qu'il faut donc prendre en compte le contexte dans lequel l'information apparaît pour choisir l'action à effectuer. Par exemple, si l'alarme qui retentit informe d'un décrochage de l'appareil, je vais devoir prendre en compte le contexte (i.e. d'autres informations telles que la vitesse de l'appareil) pour décider de l'action à entreprendre. Le niveau de contrôle épisodique va quant à lui permettre de prendre en compte une information passée pour traiter le contexte dans lequel l'information apparaît. Le contexte sera donc modifié par cette information passée. Par exemple, je sais qu'une panne a affecté le calcul de la vitesse, qui ne m'est donc pas correctement affichée. Lorsque l'alarme de décrochage sonne, je prends en compte cette information passée pour le traitement du contexte, i.e. le traitement de l'information de vitesse, afin de choisir l'action à effectuer. Ces exemples mettent en évidence que l'ensemble des niveaux de contrôle ne sont pas forcément sollicités. Ils le sont selon si l'information intégrée par le niveau inférieur ne permet pas de sélectionner une action appropriée.

Le modèle en cascade se base sur le formalisme de la théorie de l'information (TI) proposée par Shannon (Shannon, 1948 ; Berlyne, 1957) qui stipule qu'il est possible de quantifier, d'une

² Le niveau de contrôle d'embranchement, qui ne sera pas étudié lors de cette expérience, ne sera pas détaillé. Pour plus d'informations sur ce niveau, se référer à Koechlin et al., (2007).

part, la probabilité que l'information transmise par un stimulus puisse permettre de sélectionner l'action pertinente, puis surtout, de quantifier le coût du contrôle cognitif. Celui-ci sera par exemple nul si l'information transmise par le stimulus permet à 100% de sélectionner une action spécifique puisque l'action est dans ce cas la réponse automatique au stimulus. Il sera au contraire élevé si l'information transmise par le stimulus amène permet seulement une faible probabilité de sélectionner l'action pertinente parmi un ensemble d'actions possibles. Ce coût peut être exprimé en bit. Dit autrement, un nombre de bit élevé signifie que le stimulus ne transmet pas assez d'informations pour sélectionner directement une action parmi plusieurs. Plus le nombre de bit est élevé, plus le coût du contrôle cognitif est important.

En plus de la dimension cognitive, le modèle a ensuite intégré la dimension motivationnelle, dont le contrôle associé va avoir pour rôle d'influencer l'engagement des différents niveaux de contrôle cognitif, et donc le choix de l'action, en évaluant la valeur des conséquences associées aux actions (Kouneiher et al., 2009). De même que le contrôle cognitif, le contrôle motivationnel intègre des informations sur différentes échelles temporelles. Le contrôle motivationnel contextuel va intégrer des informations dont les conséquences vont porter sur l'action immédiate alors que le contrôle motivationnel épisodique va intégrer des informations dont les conséquences vont porter sur une durée plus étendue que l'immédiat. Les contrôles motivationnels contextuel et épisodique vont moduler l'engagement des niveaux de contrôle cognitif correspondant. Par exemple, lorsque l'alarme retentit, le contrôle motivationnel contextuel va évaluer la valeur de la conséquence associée à la présence de l'alarme et ainsi moduler l'engagement du contrôle cognitif contextuel. Le contrôle motivationnel épisodique va lui prendre en compte les conséquences à plus long terme de la présence de l'alarme.

Ces deux contrôles sont implémentés au sein du CPF médial et plus précisément au sein du CCA dorsal (épisodique) et de l'aire motrice pré-supplémentaire (contextuel). L'organisation de ces structures suit aussi un gradient antéropostérieur puisque le contrôle motivationnel épisodique est implémenté au sein du CCA dorsal, la partie antérieure du CPF médial et le contrôle motivationnel contextuel au sein de la partie postérieure. Cette organisation hiérarchique et parallèle entre le CPF médial et latéral a aussi été observé au cours de tâche de repos (Taren et al., 2011). Un point de vue aussi partagé par Holroyd et Yeung (2012) pour qui le CCA est impliqué dans la motivation des actions prolongées dans le temps plutôt qu'immédiates (Holroyd & Yeung, 2012).

Parmi ces deux régions cérébrales, le CCA dorsal est considérée comme central dans l'apparition des effets la fatigue cognitive étant donné son rôle dans la gestion de l'effort cognitif (e.g. Boksem & Tops, 2008 ; Müller & Apps, 2019). Le rôle de pré-SMA (et SMA) n'a lui jamais été intégré au sein des modèles de la fatigue cognitive. Le rôle de cette région est surtout associé au contrôle de l'action motrice. Pourtant, hormis le traitement d'une récompense (Wang et al., 2018), plusieurs études ont démontré qu'elle était aussi impliquée dans la gestion et la perception de l'effort (Zénon et al., 2015 ; Emanuel et al., 2021). Emanuel et collaborateurs (2021) ont par exemple observé que la stimulation de SMA affectait la gestion de l'effort au cours du temps (Emanuel et al., 2021). D'autres études montrent aussi que pré-SMA est impliquée dans le traitement d'informations motivationnelles pertinentes telles que les erreurs. En utilisant une tâche qui nécessite de suivre trois niveaux hiérarchiques de règle, Zarr et Brown (2016) ont montré que chaque région du CPF médial monitorait et évaluait la performance selon la règle maintenue dans la région du CPF latéral correspondante (Zarr et Brown, 2016). Enfin, certaines pathologies telles que la maladie de Parkinson ont observé une relation entre la présence de la fatigue cognitive et la connectivité fonctionnelle de SMA et pré-SMA au repos (Siciliano et al., 2020).

Plusieurs éléments dans la littérature montrent que pré-SMA pourrait être impliqué dans l'apparition de la baisse de performance associée à la fatigue cognitive. Dans cette expérience, nous allons utiliser un paradigme développé par Koechlin et son équipe, la tâche de discrimination, afin de manipuler les différents niveaux de contrôle. Le but étant dans un premier d'observer si ce paradigme est viable pour évaluer si une dégradation de la performance est présente, différemment ou non, au sein des différents niveaux de contrôles.

Afin d'évaluer les effets de la fatigue cognitive, nous avons utilisé une tâche d'induction différente de la tâche d'évaluation, c'est-à-dire la tâche de discrimination, qui sera effectuée entre deux tâches d'évaluation. L'intérêt est double. Premièrement, cette démarche permet d'utiliser des paradigmes plus courts que ceux habituellement utilisés pour évaluer les effets de la fatigue cognitive dont la durée peut être de plusieurs heures (e.g. Wascher et al., 2014). Cela permet donc de limiter l'implication dans les résultats de facteurs confondus tels que l'ennui. Deuxièmement, cela permet d'évaluer dans quelle mesure les effets de la fatigue cognitive se transfèrent à des processus spécifiques ou si elle a un effet général. En conformité avec certains modèles explicatifs de son apparition (e.g. Holroyd, 2016), les effets négatifs de la fatigue cognitive sont observés uniquement sur le fonctionnement des processus cognitifs qui avaient été déjà sollicités auparavant sur une autre tâche d'induction (e.g. Persson et al., 2013). Toutefois, les données

allant dans ce sens sont encore très faibles. Nous avons opté pour la tâche Time Load Dual Back (TLDB), qui permet d'induire une fatigue cognitive rapidement (Borragàn et al., 2017). Cette tâche est classiquement une double tâche sollicitant la MDT et les processus de flexibilité puisqu'elle nécessite d'alterner entre une tâche n-back et une tâche de jugement de parité. Afin de créer une condition dans laquelle peu de processus sont partagées entre la tâche d'évaluation et d'induction, un groupe effectuera uniquement la tâche de jugement de parité (Basse Charge Cognitive - BCC) tandis que le second effectuera les deux (Haute Charge Cognitive - HCC). Ce second groupe devra rapporter une fatigue subjective ainsi qu'une baisse de performance plus importante que le premier groupe étant donné l'effort supplémentaire nécessaire que demande l'accomplissement de la double tâche.

3. Méthode

3.1. Participants

Au total, 35 participants ont passé l'expérience et cinq d'entre eux ont été exclus en raison d'une trop faible performance sur l'une des deux tâches (lorsque le pourcentage d'erreur était > 50%). Le groupe « haute charge cognitive » (HCC) était composé de 17 participants (dont 6 hommes ; $M = 22,7$; $ET = 3,26$). Le groupe « basse charge cognitive » (BCC) était lui composé de 13 participants (dont 5 hommes ; $M = 21,6$; $ET = 2,4$). Tous les participants ont été recrutés au sein d'une population d'étudiants et étaient tous volontaires et rémunérés (10€/h). Aucun n'était au courant des buts de l'expérience. L'étude a été approuvée par le comité d'éthique de l'Université Aix-Marseille et le Comité de Protection des Personnes Sud Méditerranée 1 (#1041).

3.2. Matériels et dispositif expérimental

Les sujets étaient confortablement assis dans un fauteuil placé dans une cage de Faraday insonorisée face à un écran à tube cathodique dont la fréquence de rafraichissement était de 100Hz et la définition 1024 x 768. Le logiciel E-Prime 2.0 (Psychology Software Tools, Inc., Pittsburg, USA) a été utilisé afin d'afficher les stimuli et collecter les résultats comportementaux. Les réponses étaient enregistrées à l'aide du boîtier de réponse Chronos (Psychology Software Tools Inc., Pittsburg, USA).

3.3. Tâches effectuées par les participants

3.3.1. Tâche de discrimination

Lors de cette tâche, des lettres colorées (A, E, I, O, U, Y, B, D, G, N, R, T) étaient présentées seules, de manière successive, au centre d'un écran noir. La présentation des lettres était organisée sous forme d'épisodes, un épisode regroupant une séquence de douze lettres colorées. Au total, 768 lettres, réparties en 64 épisodes (16 épisodes par niveau de contrôle), étaient présentées jusqu'à la réponse des participants ou durant 3500ms (cf. **Figure 20A**). Les 64 épisodes étaient répartis en 8 blocs de 8 épisodes au cours duquel chaque type d'épisodes apparaissait deux fois.

Selon la couleur de la lettre, les participants devaient prêter attention à certaines caractéristiques de la lettre et adapter leur réponse (parmi les boutons 1 et 5 du boîtier Chronos) en conséquence. Ces caractéristiques, en plus de la couleur, pouvaient être la casse de la lettre (majuscule ou minuscule ; T1) et si la lettre présentée était une voyelle ou une consonne (par exemple, appuyer sur 1 si la lettre est une consonne, sinon sur 5 si c'est une voyelle ; T2). Les différentes associations de caractéristiques du stimulus/réponses définissaient donc différentes règles à suivre. Afin de solliciter les différents niveaux de contrôle cognitif, jusqu'à trois règles pouvaient être demandées au cours d'un épisode avec donc jusqu'à trois couleurs de lettres différentes. Les règles à suivre étaient présentées avant chaque épisode pendant 6000ms afin que les participants aient le temps de les mémoriser. Lors de la présentation des règles, il était aussi rappelé aux participants qu'ils devaient répondre le plus vite et le plus précisément possible (cf. **Figure 20B**). Après la présentation des instructions, une croix de fixation était présentée pendant 2000ms afin de préparer les participants à l'arrivée des lettres.

Les différents niveaux de contrôle étaient manipulés en croisant l'utilisation de deux règles (facteur contextuel ; Fcon) et la familiarité des associations couleurs des lettres/règles (facteur épisodique ; Fepi). Afin de solliciter le contrôle sensorimoteur et contextuel, le facteur « contextuel » était manipulé. Pour solliciter le niveau sensorimoteur (Fcon=0 ; Fepi=0), les participants devaient suivre l'une des deux règles restantes, jamais présentées en même temps au cours d'un épisode. La couleur associée aux deux règles ne variait pas tout au long de l'expérience (e.g. la couleur verte était toujours associée au traitement de la casse de la lettre). L'utilisation d'une seule règle signifiait qu'aucune incertitude n'était présente quant à la sélection de l'action. Afin de solliciter le contrôle contextuel (Fcon=1 ; Fepi=0), l'ensemble des règles pouvait être utilisé. Dans ce cas, il fallait prêter attention au contexte, i.e. la couleur de la lettre, afin d'utiliser la règle de réponse appropriée. Les couleurs des lettres utilisées lors des épisodes sollicitant le

contrôle sensorimoteur étaient conservées. La sollicitation du contrôle épisodique a pu être effectuée en manipulant le facteur épisodique, c'est-à-dire en diminuant la familiarité entre la couleur des lettres et les règles associées. Pour rappel, le contrôle épisodique intègre des informations passées. En utilisant des couleurs non familières, les participants devaient garder en mémoire les associations couleurs/règles lors de l'épisode, ce qu'ils n'avaient pas à faire lors de l'utilisation d'associations couleurs/règles familières, comme c'est le cas pour les niveaux sensorimoteur et contextuel. Deux autres types d'épisodes ont pu être construits, issus du croisement entre le facteur épisodique et contextuel. Le premier était identique aux épisodes sollicitant le contrôle contextuel, excepté que la couleur associée aux différentes règles était différente, donc moins familière ($F_{con}=1$; $F_{epi}=1$). Dans ce cas, le traitement du contexte était dépendant d'une information passée. Ce type d'épisode, appelé épisodique-contextuel, intégrait donc une double tâche et une seule (nouvelle) association couleurs/tâches. Le second type d'épisode était identique aux épisodes sollicitant le contrôle sensorimoteur, excepté que la couleur associée aux différentes règles changeait selon la règle présente ($F_{con}=0$; $F_{epi}=2$). Ce type d'épisode, appelé épisodique-sensorimoteur, intégrait une simple tâche et deux (nouvelles) associations couleurs/règles. Se référer à la **Figure 20C** pour voir l'ensemble des types d'épisodes. Au sein de tous les épisodes et quel que soit le niveau de contrôle, une couleur était utilisée pour créer une règle « distractrice » (D). Cette règle demandait simplement d'appuyer sur la touche 1, indépendamment des caractéristiques de la lettre. Sa présence ne participait pas à la manipulation des différents niveaux de contrôle.

Au sein de chaque épisode, un ensemble de contrôle a été effectué. Le nombre de règle et leur enchaînement (e.g. T1/T2 ; T2/D ; D/D...) était réparti équitablement sur l'ensemble de l'épisode afin de ne jamais accomplir trois fois de suite la même règle. La moitié des essais étaient congruents lors des épisodes ayant une double tâche. Par exemple pour la lettre « a », la touche pour indiquer que la lettre était une voyelle était identique à celle qu'il aurait fallu utiliser pour indiquer que la lettre était minuscule. L'autre moitié était incongruente. La moitié des lettres au sein d'un épisode était des majuscules, l'autre des minuscules, et l'ensemble des lettres était utilisé au sein de chaque épisode. Au sein de chaque bloc de 8 épisodes, l'ordre des épisodes était réparti de manière à ce que chaque type d'épisode ait été présenté à chaque position.

Les participants étaient entraînés avant de commencer la tâche afin de limiter l'effet d'apprentissage lors du test. L'entraînement était composé de 192 essais. Ces essais étaient divisés en parts égales selon les quatre différents types d'épisodes (i.e. sensorimoteur, contextuel,

épisode-sensorimoteur, épisode-contextuel). Les consignes étaient identiques excepté leur durée de présentation qui était déterminée par les participants afin de leur laisser le temps nécessaire pour apprendre chaque instruction.

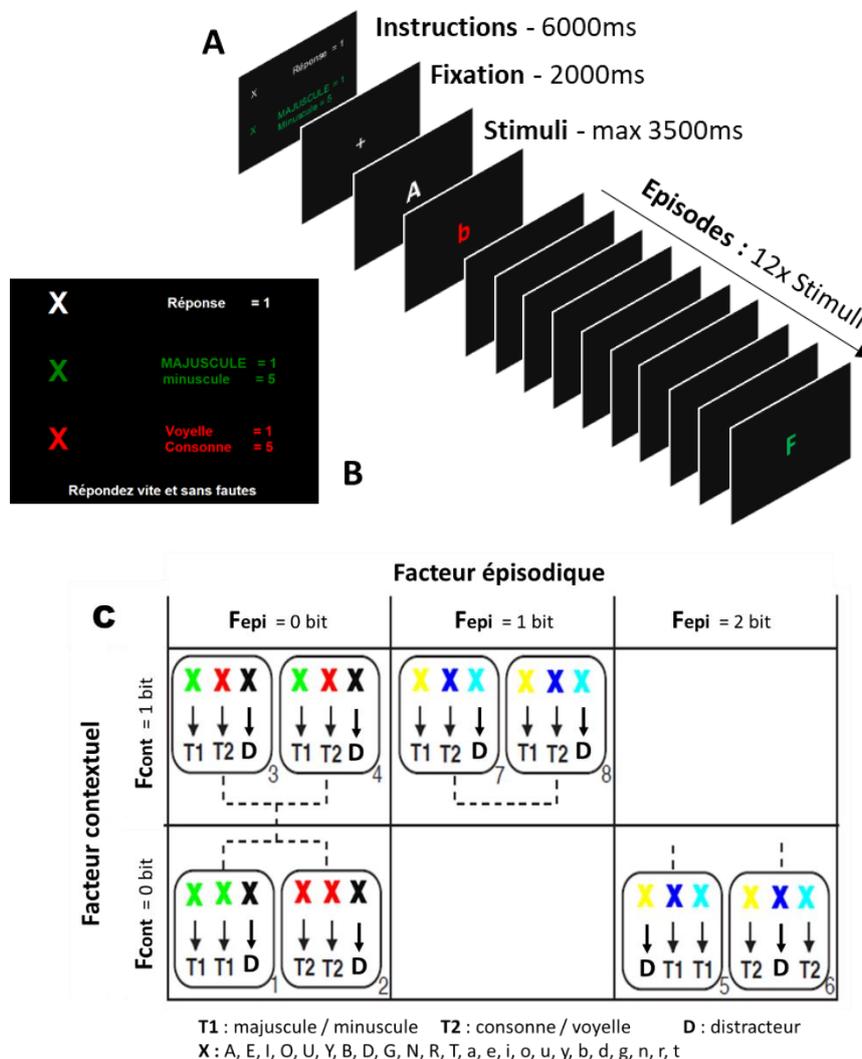


Figure 20. Tâche de discrimination. (A) Le déroulement d'un épisode. (B) Un exemple d'instructions présentées aux participants avant chaque épisode. (C) L'ensemble des 4 types d'épisodes possibles, composés des 3 différentes règles, issus du croisement entre le facteur contextuel et épisodique.

3.3.1. Tâche « Time Load Dual Back »

Le protocole utilisé pour induire la fatigue cognitive était proche de celui utilisé lors de la première expérience. Toutefois, quelques changements ont été effectués. Dans un premier temps,

les changements par rapport à la première étude vont être décrits. Ensuite, le protocole sera détaillé.

Changements effectués

Pour rappel, au cours de l'expérience 1, deux groupes effectuaient une double tâche. La fatigue cognitive était manipulée en faisant varier le temps de présentation des stimuli. Afin d'induire une forte fatigue, le temps de présentation utilisé était 50% plus court que celui utilisé pour induire un niveau de fatigue faible.

Dans cette étude, le niveau de fatigue cognitive induit a été manipulé en faisant varier le fait d'accomplir une double ou simple tâche, tout en gardant le temps de présentation des stimuli identique. Le groupe BCC effectuait donc seulement une tâche de jugement de parité, alors que le groupe HCC effectuait en plus la tâche de MDT. Toutefois, contrairement à la première expérience, la tâche de MDT était une tâche 1-back et non 2-back. Nous avons fait ce choix (qui était celui de Borragan et al., 2017) puisque lors de la 1^{ère} expérience, nous avons observé un effet d'apprentissage chez les participants de la condition HCC. En diminuant la difficulté, nous pensions donc limiter l'apparition de cet effet, en conservant malgré tout une tâche dont la difficulté est suffisante pour induire une fatigue (Borragan et al., 2017). Pour les deux groupes, le temps de présentation des stimuli était identique à celui qu'ils avaient obtenu lors de la phase pré-test (au lieu d'un temps 50% plus important). Aussi, la durée de la phase test était de 24 minutes pour tous les participants. Au cours de l'expérience 1, elle oscillait de quelques minutes autour de cette durée afin de permettre aux participants de finir le bloc en cours. Enfin, la casse des lettres a été manipulée afin de limiter un appariement sur les traits visuels.

Nous avons aussi procédé à des changements au niveau du pré-test. Afin d'éviter un effet d'apprentissage lors de la phase test qui pouvait être dû au fait que le temps de présentation des stimuli n'était pas correctement déterminé, l'arrêt de la tâche d'évaluation lors du pré-test a été modifié. Il ne suffisait plus d'avoir un taux de précision $< 85\%$ lors d'un bloc pour que la tâche s'arrête mais lors de deux blocs consécutifs.

Le protocole

Pour cette étude, nous avons utilisé une variante de la tâche TLDB développée par Borragan et collaborateurs (Borragan et al., 2017). Cette tâche est une double tâche combinant une tâche de jugement de parité et une tâche 1-back. Les lettres (A, C, T, L, N, E, U, et P) et les chiffres (1 à 8) de couleur noire étaient affichés en alternances sur un écran gris. La casse des lettres cibles était toujours différente de celle avec qui elle était comparée. La moitié des lettres étaient minuscules et

le nombre de cibles était réparti équitablement avec les lettres majuscules. Il était demandé aux participants d'indiquer si le chiffre était pair ou impair en appuyant respectivement sur le bouton 4 ou 5 du boîtier chronos et d'indiquer si la lettre présentée était identique à celle présentée précédemment en appuyant respectivement sur le bouton 1 ou 2 du même boîtier. La tâche était divisée en six blocs, chacun divisé équitablement par des lettres et des chiffres. Parmi les lettres, un tiers était des lettres cibles. Le nombre de stimuli dépendait de la durée de présentation du stimulus qui était fixée individuellement afin d'ajuster la charge cognitive à chaque participant. Le calcul de la durée de présentation du stimulus a été effectué durant la session prétest effectuée sur une journée différente de la session test. La session prétest était composée de quatre tâches séparées. Contrairement à la tâche test, ici chaque tâche était divisée en plusieurs blocs de 30 lettres et 30 chiffres et chaque bloc comprenait 10 lettres cibles. Les participants étaient en premier entraînés sur chaque tâche séparément, ensuite sur une combinaison des deux (i.e. la tâche TLDB) et ensuite la durée de présentation du stimulus était calculée au cours d'une autre tâche TLDB. La durée de présentation du stimulus était fixée initialement à 1500ms lors des trois premières tâches d'entraînement. Ils étaient stoppés si la précision des participants était supérieure à 85%³ à la fin du bloc lors de deux blocs consécutifs. Au cours de la quatrième tâche, la durée de présentation du stimulus était fixée à 1400ms durant le premier bloc et si la précision était $\geq 85\%$, la durée de présentation du stimulus diminuait de 100ms lors du prochain bloc. Afin de diminuer la durée du prétest, la durée de présentations du stimulus diminuait de 200ms si la précision était $\geq 95\%$. La tâche s'arrêtait là aussi lorsque la précision passait sous la barre des 85% lors de deux blocs consécutifs. La durée de présentation du stimulus du dernier bloc réussi était assignée aux deux groupes. La durée de la tâche lors de la session test était de 24 minutes.

3.4. Echelles subjectives

Nous avons utilisé plusieurs échelles afin d'évaluer la variation des différentes manifestations de la fatigue. Pour évaluer le niveau de fatigue subjective, de vigilance, de charge cognitive et de somnolence, nous avons utilisé respectivement une échelle visuelle analogique, l'échelle Samn-Perelli, l'échelle NASA RTLX et l'échelle de somnolence de Karolinska (Åkerstedt & Gillberg, 1990). Enfin, nous avons intégré trois questions afin de quantifier l'intérêt porté à

³ Pour la tâche TLDB, un score composite a été calculé en utilisant une formule pondérée où la tâche 2-back et la tâche de parité de jugement représentaient respectivement 65% et 35% du score total. Borragan et al. (2017) ont fait ce choix pour mettre l'accent sur la composante mnésique de la tâche.

l'accomplissement de la tâche et deux questions pour évaluer l'effort fourni pour l'accomplir (cf. Annexe 1). Ces questions sont issues de l'inventaire de motivation intrinsèque (Deci & Ryan, 2003). Nous avons pris la moyenne des scores aux différentes questions de chaque catégorie pour obtenir un score d'effort et d'intérêt.

3.5. Procédure

L'étude était divisée en deux sessions. La première session était un pré-test qui incluait les 4 différentes tâches permettant d'évaluer le temps de présentation des stimuli utilisés lors de la tâche TLDB effectuée pendant la session test et un entraînement pour la tâche de discrimination.

Au cours de la session test (2nd session), les participants effectuaient deux fois la tâche de discrimination. Ces deux tâches étaient séparées par la tâche TLDB dont la charge cognitive était modulée pour être forte ou faible. Avant et après chaque tâche, les différentes échelles subjectives étaient remplies par les participants. Ils étaient informés qu'au cours de chaque tâche ils devaient répondre le plus vite possible tout en faisant le moins d'erreurs. La durée de l'ensemble de l'expérience était d'environ 1h30. Le déroulement de la 2nd session est présentée au sein de la **Figure 21**.

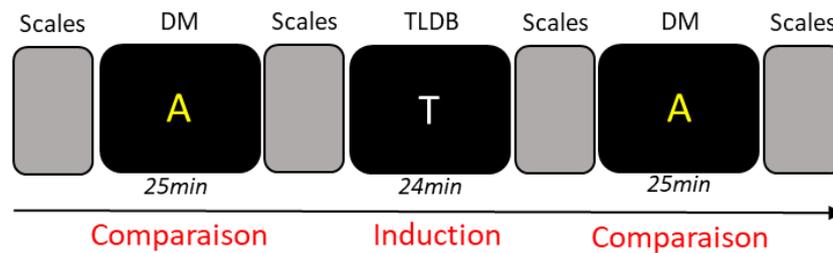


Figure 21. Procédure employée lors de l'expérience 2. Les participants accomplissaient la tâche d'induction pendant 24 minutes. Afin de comparer l'effet de la fatigue cognitive, la tâche de discrimination était effectuée avant et après la tâche d'induction. Les échelles étaient complétées avant et après chaque tâche afin de pouvoir étudier l'évolution des différentes mesures à travers le temps. DM = tâche de discrimination

3.1. Analyses des données et analyses statistiques

Les essais < 100ms ont été exclus au sein des deux tâches (tâche de discrimination = 0.3% ; tâche TLDB = 1.87%) afin d'exclure les réponses anticipées des participants.

Un effet d'apprentissage a été observé lors des premiers blocs de la tâche de discrimination, surtout au sein des niveaux de nature épisodique. Afin de limiter l'influence de cet effet sur les

données, nous avons décidé de retirer les deux premiers blocs (/8) de la tâche de discrimination effectuée avant la tâche TLDB.

Les pourcentages ont été spécifiquement soumis à la transformation arcsine car elle stabilise la variance (Winer 1970). La correction de Greenhouse-Geisser a été appliquée dans le cas d'une violation de l'hypothèse de sphéricité. En plus des valeurs p , l'êta-carré partiel et les intervalles de confiance ont été indiqués pour évaluer les relations au sein des données.

4. Résultats

4.1. Echelles subjectives

Les données ont été soumises à plusieurs ANOVA. Le score à chacune des différentes échelles a été utilisé comme VD. A chaque fois, le facteur inter-sujet « niveau de charge cognitive » (HCC ou BCC) a été inclus. Afin d'observer l'évolution des scores à travers le temps, la différence des scores aux échelles complétées à différents moments était calculée puis comparée à zéro avec un test t afin de valider statistiquement ou non l'évolution du score. Les scores moyens aux différentes échelles sont visibles au sein de la **Figure 22**.

Niveau de base – Dans un premier temps, nous avons voulu nous assurer que les deux groupes ne rapportaient pas de différences avant de débiter l'expérience. Pour cela, nous avons analysé les scores aux échelles complétées avant de débiter l'expérience. Les deux groupes étaient équivalents concernant le niveau de fatigue subjective reporté, $F(1,26) = 1.39, p > .1, \eta_p^2 = .05$, de somnolence, $F(1,26) = 1.7, p > .1, \eta_p^2 = .06$ et de vigilance, $F < 1$. En conclusion, les deux groupes ne rapportaient pas de différence au départ de la tâche.

Effet de la tâche d'induction - Nous avons ensuite vérifié si les participants rapportaient bien la présence d'une fatigue subjective après avoir accompli la tâche d'induction. Pour cela, nous avons calculé la différence des scores entre les échelles complétées avant et après la tâche d'induction.

Les deux groupes ont reporté une augmentation de leur niveau fatigue subjective, somnolence et vigilance suite à l'accomplissement de la tâche d'induction, $t_s > 2.51, p_s < .05$. Une différence entre les deux groupes a seulement été observée au niveau de la fatigue subjective. Le groupe HCC a rapporté une augmentation plus importante, $F(1,26) = 3.28, p < .09, \eta_p^2 = .11$, bien que celle-ci restait marginale. La moyenne des scores au NASA RTLX n'était pas différente entre les groupes, $F(1,26) = 1.24, p > .1, \eta_p^2 = .05$. Les deux groupes attribuaient le même niveau de charge cognitive à leur tâche respective.

L'effort reporté par les deux groupes pour accomplir la tâche d'induction n'était lui aussi pas différent, $F < 1$. L'intérêt porté à la tâche était toutefois marginalement plus important pour le groupe HCC, $F(1,26) = 3.21, p < .09, \eta_p^2 = .11$.

L'analyse des reports subjectifs montre que les participants reportaient bien la présence d'une fatigue subjective. Toutes les échelles montrent en effet une évolution de leurs scores en ce sens. Toutefois, ces indicateurs ne distinguent pas les deux groupes puisque seulement deux tendances statistiques ont été reportées (fatigue subjective et intérêt pour la tâche). Cela démontre pour l'instant que les modifications effectuées sur la tâche d'induction par rapport à l'étude 1 visant à accentuer la différence entre les deux groupes n'ont eu aucun impact sur le ressenti des participants.

Ensemble de la tâche - Nous avons cette fois-ci calculé la différence entre les scores reportés après chacune des deux tâches de discrimination afin de voir si une évolution différente était observée au cours du temps pour les deux groupes sur les différentes échelles.

Les deux groupes reportèrent une augmentation du niveau de fatigue subjective et de vigilance, $t_s > 2.27, p_s < .05$. Cette augmentation était identique entre les groupes, $F < 1$. En revanche, une augmentation du niveau de somnolence n'a été reportée que par le groupe BCC, $(1.92), t(11) = 5.35, p < .001, IC [1.13 \text{ à } 2.71]$, mais pas par le groupe HCC $(0.69), t(15) = 1.74, p > .1, IC[-0.15 \text{ à } 1.53]$. La différence était bien différente entre les deux groupes, $F(1,26) = 4.96, p < .05, \eta_p^2 = .16$.

L'ensemble des participants n'a pas attribué une charge cognitive différente aux deux tâches de discrimination, $F < 1$. Toutefois, l'augmentation de la charge cognitive ressentie par les participants du groupe HCC était marginalement différente de zéro, $t(15) = 2.1, p < .06, IC[-0.1 \text{ à } 9.7]$, ce qui n'était pas le cas pour le groupe BCC, $t(11) = 1.34, p < .1, IC[-3.4 \text{ à } 13.9]$.

Le niveau d'effort pour accomplir les deux tâches n'était pas différent entre les deux groupes de participants, $F(1,26) = 1.8, p > .1, \eta_p^2 = .07$, mais seul le groupe BCC a signalé une augmentation $(0.67), t(11) = 2.6, p < .05, IC[0.1 \text{ à } 1.2]$. L'augmentation observée chez le groupe HCC n'étant pas significative $(0.22), t(15) = 1.03, p > .1, IC[-0.2 \text{ à } 0.7]$.

L'intérêt pour la tâche était identique, $F < 1$ et stable pour les deux groupes, $p_s > .1$.

Ces différentes analyses ont permis de confirmer que la durée de l'expérience engendrait bien une fatigue subjective chez l'ensemble des participants. Cette augmentation était accompagnée par une diminution de la vigilance. Contrairement à l'évolution des scores obtenus après la tâche

d'induction, une augmentation plus importante de la somnolence a été rapportée par le groupe BCC. Alors que l'on aurait pu s'attendre à une augmentation de la somnolence plus importante pour le groupe BCC directement après la tâche d'induction, cette augmentation n'a en fait été visible que plus tardivement mais était bien présente. Ce résultat est cohérent étant donné la faible difficulté de la tâche effectuée par le groupe BCC.

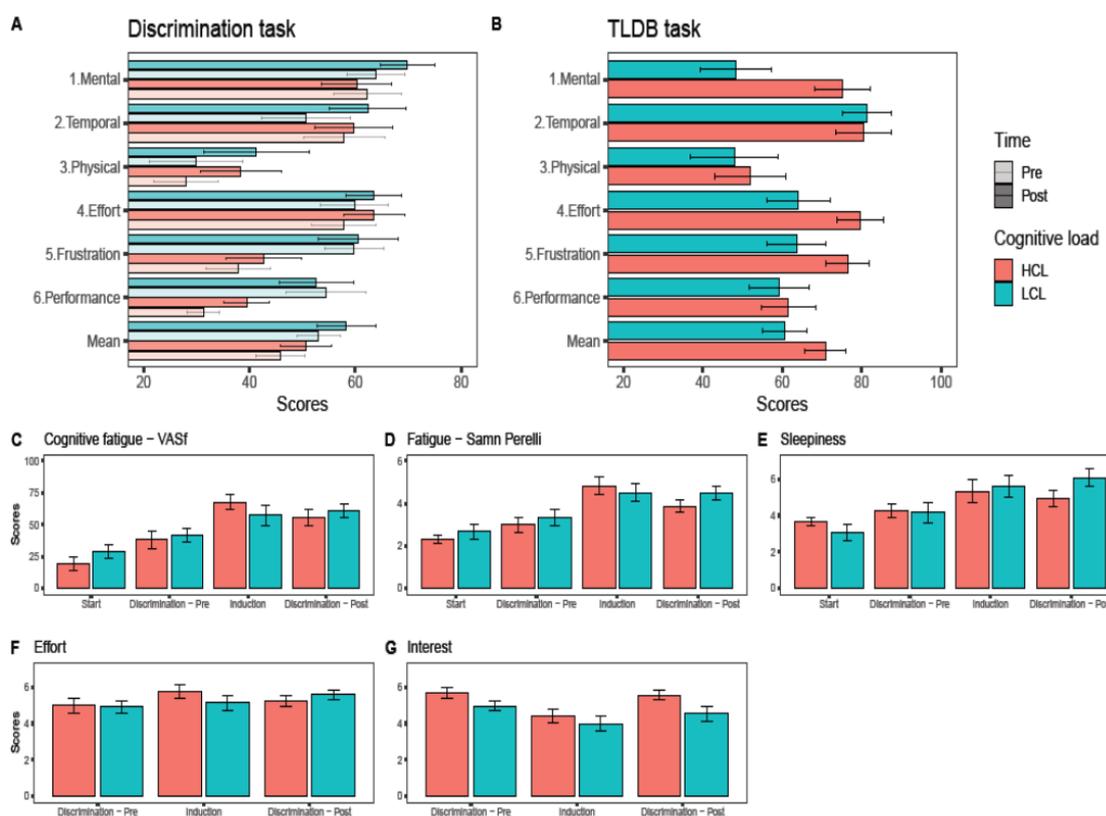


Figure 22. Scores moyens à l'ensemble des échelles, selon le moment de complétion. (A) Scores au NASA RTLX concernant la première ou seconde tâche de discrimination. (B) Scores au NASA RTLX concernant la tâche TLDB. (C) Scores à l'échelle évaluant la fatigue subjective. (D) Scores à l'échelle Samn-Perelli. (E) Scores à l'échelle Karolinska. (F) Scores aux questions évaluant l'effort appliqué pendant la tâche. (G) Scores aux questions évaluant l'intérêt trouvé à la tâche. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

4.2. Induction de la fatigue cognitive

La tâche a été découpée en 6 blocs de 4 minutes afin de pouvoir quantifier l'évolution de la performance au cours du temps. La performance au cours des deux tâches composant la tâche TLDB a été évaluée séparément. Les données ont été soumises à une ANOVA. Pour la tâche de jugement de parité du TLDB, le facteur inter-sujet « niveau de charge cognitive » (HCC ou BCC) et le facteur intra-sujet « blocs » (1 à 6) ont été inclus. Seul le facteur « blocs » a été inclus lors des

analyses de la tâche 1-back puisque seul le groupe HCC l'a effectué. Les données de ces analyses sont visibles au sein de la **Figure 23**.

Tâche de jugement de parité - Les participants des deux groupes n'étaient en moyenne pas plus rapides les uns des autres, $F < 1$. Leurs TR n'évoluaient pas au cours des blocs, $F(5,130) = 1.1$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = .04$. L'interaction des facteurs n'était pas significative, $F < 1$. Les deux groupes étaient aussi précis, $F < 1$. Contrairement au TR, leur précision diminuait avec le temps, $F(5,130) = 12.8$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .33$. Une interaction marginale a été observée entre ces deux facteurs, $F(5,130) = 2.22$, $p < .09$, $\eta_p^2 = .08$. Enfin, le CV était identique pour les deux groupes, $F < 1$ et son augmentation n'était que marginale au cours du temps, $F(5,130) = 1.93$, $p < .09$, $\eta_p^2 = .07$. Aucune interaction n'a été observée entre les deux facteurs, $F < 1$.

La tâche de jugement de parité, qui permet de comparer les deux groupes, ne montre aucune différence entre eux mais tout de même une chute des performances au cours du temps, en cohérence avec les évaluations subjectives.

Tâche 1-back - Le groupe HCC a montré une diminution de ses TR, $F(5,75) = 4.36$, $p < .01$, $\eta_p^2 = .23$, ainsi qu'un CV stable au cours du temps, $F < 1$. Cette amélioration des TR était accompagnée d'une nette chute de la précision avec le temps, $F(5,75) = 9.58$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .39$.

En conclusion, ces analyses apportent de solides preuves de l'induction d'une fatigue cognitive chez les deux groupes, mais sans pouvoir indiquer que celle-ci était plus importante pour l'un ou pour l'autre. La diminution des TR accompagnée par la diminution de la précision au cours de la tâche 1-back pourrait laisser penser que le groupe HCC ait mis en place un échange vitesse-précision. Toutefois, visuellement, il semblerait que la précision connaît une chute plus précoce (3^{ème} bloc) que la diminution des TR (4^{ème} bloc).

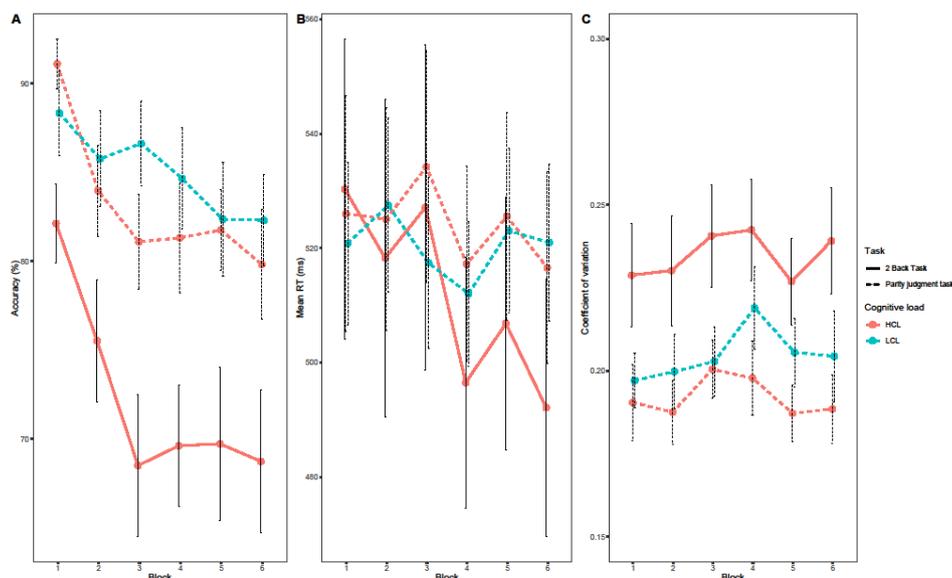


Figure 23. (A) Temps de réponses moyen (en ms), (B) précision (pourcentage de réponses correctes) et (C) coefficient de variation selon le niveau de charge cognitive et le temps passé sur la tâche. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

4.3. Effet de la fatigue cognitive sur les niveaux de contrôle cognitif

Dans un premier temps, une ANOVA a été effectuée avec comme VD le TR et la précision obtenus lors de la première tâche de discrimination afin d'évaluer la conformité de nos données avec les prédictions du modèle en cascade, sans inclure un effet de fatigue. Les 4 différents types d'épisodes étaient inclus comme facteur inter-sujet, et le type d'essai comme facteur intra-sujet (distracteur ou cible). Pour l'ensemble des VD, les participants étaient plus performants lorsqu'un distracteur était présenté, $F_{5(1,26)} > 20.95$, $p_s < .0001$, $\eta_p^2 > .45$. Les interactions entre les facteurs type d'épisode et type d'essai étaient aussi significatives, $F_{3(3,78)} > 25.8$, $p_s < .0001$, $\eta_p^2 > .50$. Nous avons donc ensuite comparé chaque type d'épisode avec le type dont la complexité était inférieure et cela pour chaque type d'essai. L'ensemble de ces comparaisons était significatif, conformément aux propositions du modèle en cascade, $F_{3(1,26)} > 10.4$, $p_s < .01$, $\eta_p^2 > .29$.

Nous avons ensuite voulu déterminer si au cours du temps et selon le niveau de charge cognitive utilisé pour induire une fatigue, les différents niveaux étaient perturbés. Une ANOVA a été effectuée pour chaque type d'épisode, avec comme facteur inter-sujet le niveau de charge (HCC ou BCC) et comme facteur intra-sujet le moment de passation de la tâche de discrimination (pré et post tâche d'induction) et le type d'essai (distracteur ou cible). La performance moyenne est visible au sein de la **Figure 24**.

Sensorimoteur – Concernant la précision, aucun effet n'a été observé, $F_s < 1.2$, $p_s > .2$, $\eta_p^2 < .04$. L'analyse des TR montre tout d'abord que les participants étaient plus rapides au cours des essais distracteurs, $F(1,26) = 137.1$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .84$. Une diminution des TR était aussi observée avec le temps, $F(1,26) = 43.1$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .62$. Une interaction marginale de l'ensemble des facteurs a aussi été observée, $F(1,26) = 2.98$, $p < .1$, $\eta_p^2 = .10$.

Contextuel – Là encore, au niveau de la précision, aucun effet n'a été observé, $F_s < 1.1$, $p_s > .3$, $\eta_p^2 < .04$. L'analyse des TR a montré un effet principal du type d'essai, $F(1,26) = 100.9$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .80$, mettant en évidence que les participants étaient plus rapides au cours des essais distracteurs. Une interaction entre le moment de passation et le type d'essai a aussi été observée, $F(1,26) = 8.7$, $p < .01$, $\eta_p^2 = .25$. En isolant les distracteurs, un effet du temps a été observé, $F(1,27) = 37.6$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .58$. Il en a été de même pour les cibles mais la taille d'effet semble indiquer que l'effet était plus important, $F(1,27) = 112.6$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .81$. Pour les cibles, l'effet d'apprentissage semble donc plus important.

Épisodique-sensorimoteur – Les participants étaient plus précis lors des essais cibles cette fois-ci, $F(1,26) = 9.45$, $p < .01$, $\eta_p^2 = .27$. Seule une interaction marginale de tous les facteurs a été observée, $F(1,26) = 3.97$, $p < .06$, $\eta_p^2 = .13$. Contrairement à la précision, les participants étaient plus rapides lors des essais distracteurs, $F(1,26) = 201.9$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .89$. Une interaction entre les facteurs niveau de charge et moment de passation a été observée, $F(1,26) = 10.96$, $p < .01$, $\eta_p^2 = .30$. Lors de la première tâche, un effet de groupe marginal a été observé, $F(1,26) = 3.1$, $p < .09$, $\eta_p^2 = .11$. Ce qui n'était pas le cas lors de la seconde tâche, $F < 1$.

Épisodique-contextuel - Un effet marginal du *niveau de charge* a été observé, $F(1,26) = 3.04$, $p < .09$, $\eta_p^2 = .10$, ainsi qu'un effet marginal du *moment de passation*, $F(1,26) = 3.9$, $p < .06$, $\eta_p^2 = .13$. A nouveau, la précision était plus importante pour les essais distracteurs, $F(1,26) = 63.9$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .71$. L'analyse des TR a montré un effet principal du *moment de passation*, indiquant un effet d'apprentissage, $F(1,25) = 59$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .70$, et du *type d'essai* pour l'ensemble des participants, $F(1,25) = 46.7$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .65$, montrant encore que les participants étaient plus rapides lors des essais distracteurs.

Pour terminer, pour tous les types d'épisodes, l'analyse du CV a permis d'observer seulement un effet principal du type d'essai avec un CV plus important pour les essais cibles, $F_s > 4.27$, $p_s < .05$, $\eta_p^2 > .14$. Aucun autre effet n'a été observé, $F_s < 2.7$, $p_s > .1$, $\eta_p^2 < .09$.

Ces résultats montrent dans l'ensemble un effet d'entraînement prenant la forme d'une diminution des TR. Aucun impact de la fatigue cognitive n'a donc été observé.

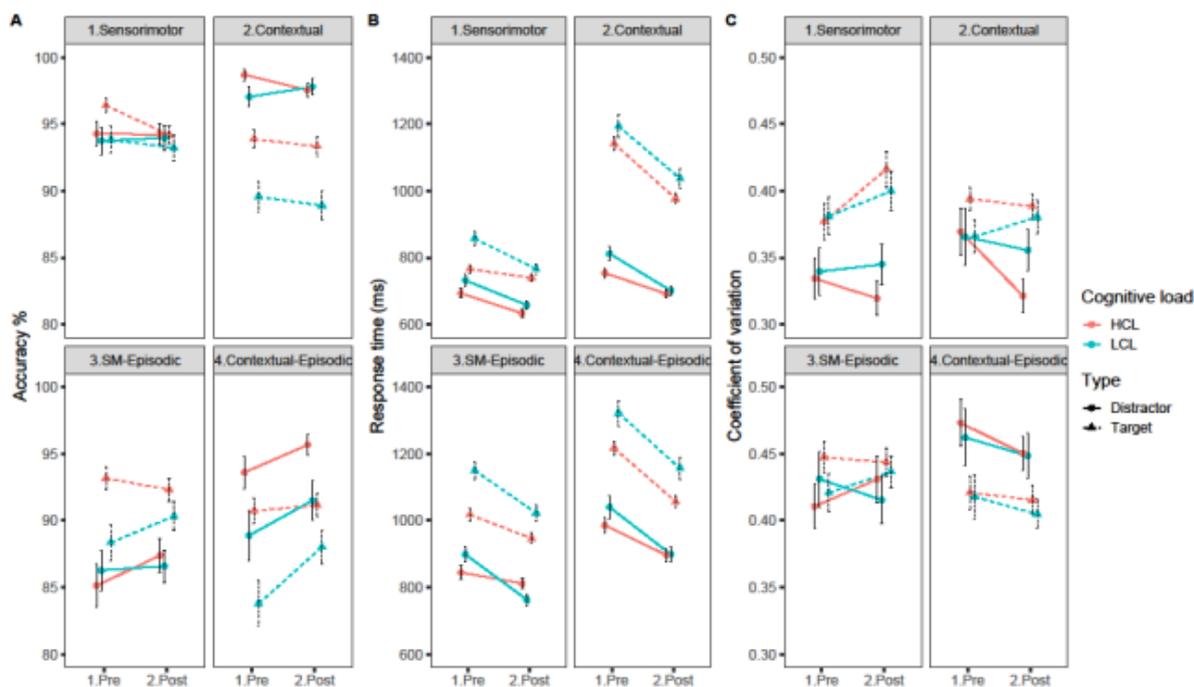


Figure 24. (A) Précision (pourcentage de réponses correctes), (B) Temps de réponses moyen (en ms) et (C) coefficient de variation selon le niveau de charge cognitive, le type d'essai et le temps passé sur la tâche. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

5. Discussion

Cette expérience avait pour but d'évaluer l'effet de la fatigue cognitive sur les différents niveaux de contrôle de l'action. Nous voulions réutiliser le paradigme développé par Koechlin et son équipe, la tâche de discrimination, puisqu'il permet de mettre en avant le rôle que peuvent exercer séparément pre-SMA et le CCA sur différentes régions du CPF latéral et donc sur le contrôle cognitif. Cette tâche avait été effectuée avant et après une tâche d'induction de fatigue cognitive. Malheureusement, en comparant les deux tâches de discrimination, nous avons observé un effet d'entraînement important puisque la performance des participants était plus élevée lors

de la tâche effectuée après la tâche d'induction. Ces résultats ne permettent donc pas de répondre à nos hypothèses.

L'effet d'entraînement que nous avons observé pourrait être dû à la complexité de la tâche. Cette tâche nécessite d'intégrer de nombreuses règles. L'entraînement effectué par les participants n'était peut-être pas suffisant et n'avait pas permis aux participants d'atteindre leur niveau maximal de performance.

Ces résultats posent question sur la capacité de notre tâche d'induction à induire une fatigue cognitive qui se transfère sur une tâche suivante. Les participants ont montré une très nette baisse de performance au cours de la tâche d'induction. Les deux tâches sollicitant des processus cognitifs communs, tous deux utilisant la MDT par exemple, il est étonnant qu'aucun effet n'ait été observé lors de la tâche d'évaluation. Puis subjectivement, les participants rapportaient pourtant bien la présence de la fatigue. L'effet d'entraînement a été observé uniquement sur les TR mais pas sur la précision, dont la performance était déjà importante ($> 80\%$). Hormis, un effet d'entraînement, une autre explication peut être proposée pour expliquer l'absence d'effet de la fatigue.

La difficulté de la tâche d'évaluation était en fait trop facile pour que la fatigue cognitive se soit répercutée sur celle-ci. Les participants associaient une charge cognitive conséquente (score d'environ 60/100 au NASA RTLX) aux tâches d'évaluation mais certains niveaux de contrôle, notamment le niveau sensorimoteur, nécessitaient peu d'effort cognitif. Selon certains modèles, le sentiment subjectif est présent avant une altération du comportement (e.g. Hockey, 2013). Il est possible que les participants pouvaient encore compenser la présence de la fatigue et maintenir un niveau de performance au moins aussi élevé que lors de la première tâche.

Afin de clarifier ces résultats, reconduire l'expérience en réduisant le nombre de niveaux sollicités (excluant par exemple les essais sollicitant le contrôle sensorimoteur) afin d'accroître la difficulté serait une possibilité.

Relations entre ces résultats et ceux de l'expérience précédente

Dans cette expérience, par rapport à la précédente, nous avons procédé à un changement au niveau de la tâche d'induction dans le but de maximiser la différence entre les groupes. Nous l'avons modifié de manière à ce qu'un groupe effectue une tâche qui ne sollicite pas les mêmes processus que la tâche d'évaluation et qui était d'une difficulté moindre que celle effectuée par le second groupe. Cette différence entre les deux groupes n'a malheureusement pas permis d'observer un effet différent lors de la tâche d'induction. La comparaison est toutefois possible uniquement sur la tâche partagée par les participants. Il est donc possible qu'une fatigue plus importante ait été induite mais que cela ne se soit pas reflété sur la performance obtenue au sein de la tâche partagée.

Ce n'était pas le seul changement effectué sur la tâche d'induction. Nous avons procédé à des modifications visant à limiter le potentiel effet d'entraînement observé lors de l'expérience 1. Ces changements ont cette fois-ci pu montrer qu'ils remplissaient l'objectif souhaité puisque la présence d'une fatigue cognitive, autant au niveau comportemental que subjectif, a bien été observée au sein de la tâche d'induction.

L'électroencéphalographie

Dans les études qui vont suivre, nous allons nous intéresser cette fois-ci aux corrélats cérébraux de la fatigue cognitive. Pour cela, nous allons utiliser l'EEG. Son fonctionnement est précisé dans cette partie. L'EEG est une méthode non-invasive d'enregistrement de l'activité électrique cérébrale. Cette activité est captée à l'aide d'électrodes posées sur le scalp. L'EEG ne dispose pas d'une forte résolution spatiale (de l'ordre de plusieurs millimètres) mais d'une excellente résolution temporelle puisqu'elle est de l'ordre de la milliseconde.

1. Bases neurophysiologiques de l'électroencéphalographie

L'EEG capte les potentiels électriques générés par les neurones et plus précisément d'une population de dendrites des neurones pyramidaux. Chaque neurone est capable d'émettre une activité électrique et de la propager vers d'autres neurones via leurs axones. Une fois stimulé (de manière interne ou externe), le neurone va en effet émettre un potentiel d'action (PA) généré par la dépolarisation membranaire, dont la durée est de l'ordre de la milliseconde, qui va ensuite se propager le long des axones et se transmettre vers un autre neurone via les synapses. La transmission de l'influx électrique via les synapses (inhibitrices ou excitatrices) va générer un potentiel post-synaptique (PPS). Contrairement au PA, le PPS a une durée plus longue (autour des 10 ms) mais la variation de potentiel est plus faible. La propagation des PA au niveau de l'axone va générer des courants locaux qui ne seront pas détectés par l'EEG puisqu'ils s'atténuent rapidement et suivent plusieurs directions en raison des différents mouvements de charges qu'ils provoquent. À l'inverse, les courants issus des PPS peuvent être représentés par un dipôle de courant, avec donc une seule direction, limitant ainsi leur conduction. Ces courants primaires, ou sources, issus du milieu intracellulaire sont différenciés des courants secondaires, appelés courants volumiques, qui sont présents dans le milieu extracellulaire et générés par les courants primaires. C'est le courant secondaire, qui va donc se propager à travers les différents tissus cérébraux, qui va être capté par l'EEG (**Figure 25**). Afin d'être mesurés en surface, les courants doivent être synchronisés temporellement et spatialement afin d'être additionnés. La synchronisation temporelle d'une population de neurone est facilitée pour les PPS étant donné

leur longue durée. La synchronisation spatiale des PPS se fait au niveau des neurones pyramidaux. Les dendrites de ces neurones ont une orientation identique, i.e. en colonne et perpendiculaire à la surface du cortex, propice à la sommation des courants issus de neurones synchronisés temporellement. Cette sommation de dipôles neuronaux pourra être représentée par un dipôle équivalent. Suivant si le dipôle est localisé au sein d'un gyrus ou d'un sillon, son orientation sera radiale ou tangentielle, respectivement (**Figure 25**).

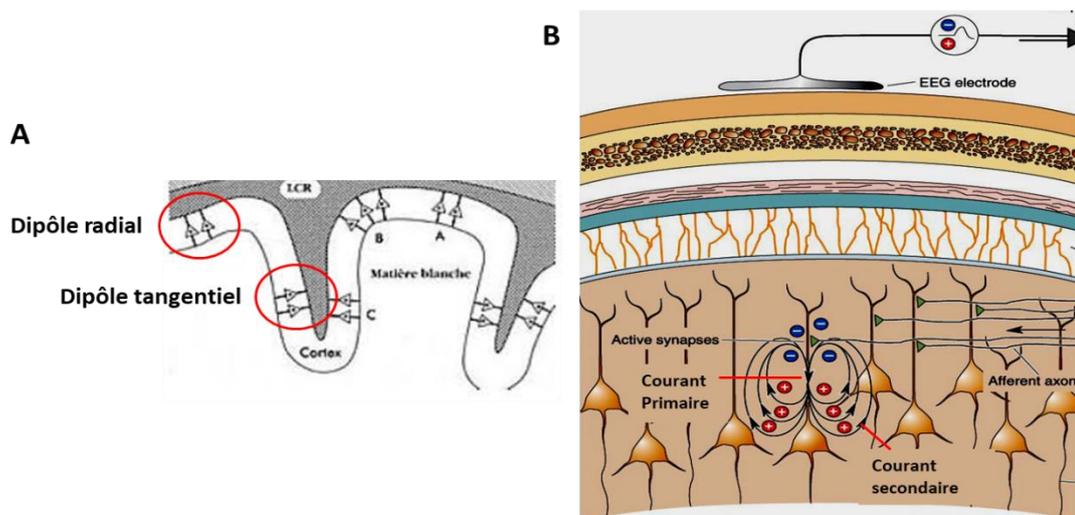


Figure 25. (A) représentation d'un dipôle radial et tangentiel, et (B) représentation des courants à l'origine du signal EEG.

2. Les oscillations neuronales et la connectivité fonctionnelle

Les populations de neurones présentent une activité oscillatoire, c'est-à-dire une fluctuation rythmique coordonnée des PPS, pouvant être décrit par une fonction sinusoïdale. Ces oscillations peuvent être caractérisées par leur fréquence, leur amplitude et leur phase. La fréquence représente le nombre de cycle par seconde (exprimée en Hz) et donc l'inverse de la durée d'un cycle. L'amplitude représente la valeur absolue maximale de l'oscillation et plus elle est importante, plus la synchronisation locale l'est aussi. Enfin la phase indique la position de l'oscillation au sein du cycle, c'est-à-dire sur l'onde sinusoïdale.

Ces oscillations peuvent être regroupées en différentes bandes de fréquences ayant un rôle fonctionnel. Dans la littérature, cinq bandes ont été classiquement définies mais leurs bornes ainsi que leur nombre ne sont pas fixées : delta : 1-4 Hz, thêta : 4-8 Hz, alpha : 8-14 Hz, bêta : 15-30

Hz et gamma : > 30 Hz. Le rôle fonctionnel de ces différentes bandes sera différent selon leur origine spatiale et temporelle au cours de la tâche. Les oscillations alpha par exemple sont particulièrement présentes au sein du cortex occipital lors d'épisodes de somnolence (Groppe et al., 2013). Toutefois, la diminution de leur amplitude au sein des régions cérébrales traitant l'information sensorielle non pertinente suggère qu'elles pourraient avoir une fonction de suppression des régions cérébrales non pertinentes pour la tâche en cours (Jensen & Mazaheri, 2010).

Le déclenchement des neurones suit la phase des oscillations. Il est plus important autour des pics et plus faible autour des creux de l'oscillation. Les neurones qui déclencheront donc en phase auront donc plus de chances d'émettre un PA. La synchronisation de phase, c'est-à-dire le fait que la phase soit constante et soutenue entre des populations de neurones, permet la communication et le transfert d'informations entre elles (Fries et al., 2001).

La synchronisation de la phase de réseaux neuronaux distants spatialement joue un rôle essentiel dans de nombreuses fonctions cognitives de bas niveau comme de haut niveau, et correspond à l'une des mesures de la connectivité fonctionnelle. L'attention et le contrôle cognitif sont par exemple supportés par la synchronisation des oscillations alpha entre le lobe frontal et le lobe pariétal.

De nombreuses métriques peuvent être utilisées pour évaluer la synchronisation de phase (voir van Diessen et al., 2015, pour une revue). Chacune a ses avantages et ses défauts. La plus connue, la « valeur de verrouillage de phase » (Lachaux et al., 1999) permet d'obtenir le coefficient des différences de phase instantanées moyennes entre deux séries temporelles et est très sensible au problème de conduction volumique inhérent à l'EEG. D'autres métriques prennent en compte ce problème tel que l'indice de délai de phase pondéré (weighted Phase Lag Index – wPLI ; Vinck et al., 2011). Le wPLI est une extension de l'indice de délai de phase (Stam et al., 2007) qui évalue la distribution de la différence de phase entre deux signaux. Le wPLI va appliquer une pondération sur cet indice selon l'amplitude de la partie imaginaire du spectre entre deux signaux. Cette mesure limite la présence de faux positifs, c'est-à-dire les synchronisations artificielles pouvant être causées par du bruit, la conduction du signal ou une source commune, en ne tenant pas compte des synchronisations dont la différence de phase est nulle (Vinck et al., 2011).

Hormis la synchronisation de phase, d'autres métriques rendent compte de la connectivité fonctionnelle. Parmi elles, le couplage de fréquence (cross frequency coupling, en anglais) qui permet de mesurer la relation entre la phase de signaux de différentes fréquences (Hyafil et al.,

2015) ou encore le couplage phase-amplitude (phase amplitude coupling), qui mesure la relation entre la phase d'un signal et l'amplitude d'un second signal (Canolty et al., 2006). Ces différentes mesures n'indiquent pas la direction de la transmission de l'information mais seulement sa force. Pour obtenir cette information, il faut se tourner vers des mesures telles que la causalité de Granger (Granger, 1969) ou encore l'entropie de transfert (Schreiber, 2000), basée respectivement sur la théorie de l'information (Shannon, 1948) et le principe de causalité observationnelle de Wiener (Wiener, 1956).

Enfin, en plus de décrire la force de la connectivité fonctionnelle ou sa direction, il est aussi possible de décrire la topologie du réseau cérébral grâce aux mesures issues de la théorie des graphes (Bullmore & Sporns, 2009 ; 2012). Ces mesures prennent en compte les connexions entre les différents nœuds du réseau (i.e. les régions cérébrales). Plusieurs mesures existent. En évaluant le nombre de connexions partagées avec d'autres nœuds, il est par exemple possible d'estimer si une région cérébrale fait office de hub au sein du réseau.

3. Localisation de sources

Bien que la précision temporelle de l'EEG soit très élevée, sa précision spatiale est au contraire plutôt faible notamment en raison de la diffusion des potentiels électriques. Toutefois, il est possible d'augmenter la précision spatiale de l'EEG et par conséquent identifier les sources cérébrales à partir des signaux enregistrés sur le scalp. Pour cela, il est nécessaire tout d'abord de résoudre le problème direct, qui lui-même permettra de résoudre ensuite le problème inverse.

3.1. Modèles de têtes

Le modèle de tête est une définition de la géométrie du milieu cérébral et de la conductivité des différents éléments du cerveau (e.g. os, liquide céphalo-rachidien-LCR) qui vont venir influencer les potentiels électriques. Il est en effet important de caractériser les différents tissus cérébraux étant donné qu'ils peuvent présenter une conductivité et une géométrie très différente. Le crâne par exemple, qui est très isolant, doit être distingué de la matière blanche, très conductrice en plus d'être anisotrope. Il existe plusieurs types de modèle de tête qui vont se distinguer par le réalisme de leur reproduction de la géométrie cérébrale. La résolution du problème directe est ici analytique.

3.1.1. Le modèle sphérique

Le modèle le plus simple, et par conséquent le plus rapide à créer, est le modèle sphérique. Il consiste à approximer la forme des différents tissus par une sphère homogène. Généralement, trois sphères concentriques sont utilisées représentant (de l'extérieur à l'intérieur) le scalp, l'os et le cerveau, qui regroupe la matière grise, blanche et le LCR. Parfois, une quatrième couche est ajoutée afin de distinguer le LCR du cerveau. Bien que facile d'implémentation, ce modèle ne prend pas en compte la géométrie cérébrale. Or, cette simplicité peut conduire à une mauvaise approximation de la localisation des sources (voir par exemple Huiskamp et al., 1999).

3.1.2. Les modèles réalistes

La construction d'un modèle réaliste va s'appuyer sur des images IRM anatomiques qui permettent d'identifier la géométrie cérébrale grâce à la segmentation des différents tissus cérébraux. Bien que l'utilisation d'une IRM individuelle soit plus précise, il est possible d'utiliser un template, i.e. un modèle obtenu auprès d'un ou de plusieurs sujets. Le calcul de la solution va aussi nécessiter un maillage (i.e. la division du milieu en éléments discrets) dont le nombre ou encore la forme va fortement influencer la précision de la solution mais aussi le temps de calcul.

La méthode des éléments frontières (Boundary element method) :

La modélisation physique des sources va être réalisée sur un maillage comportant des éléments triangulaires des frontières entre les tissus cérébraux. Cette méthode distingue généralement trois milieux, comme les modèles sphériques, i.e. le scalp, l'os et le cerveau, qui regroupe la matière grise, blanche et le LCR étant donné que la conductivité de ces éléments est proche. Cette méthode suppose qu'au sein des différents éléments tissus indiqués, la conductivité est homogène et isotrope. Bien que la géométrie cérébrale soit prise en compte, le maillage reste surfacique.

La méthode des éléments finis (Finite element method) :

Contrairement à la méthode des éléments frontières qui modélisait seulement les frontières entre les tissus, la méthode des éléments finis réalise un maillage volumique. La géométrie cérébrale est aussi plus précise puisque certains orifices sont pris en compte (e.g. les yeux). Elle permet aussi de prendre en compte l'anisotropie, notamment de la matière blanche. Le maillage est tétraédrique. Il ne reprend donc pas l'utilisation des voxels utilisés pour créer les images

anatomiques d'IRM. La raison à cela est que le voxel, qui est un cube, n'est pas le plus adéquat pour représenter la géométrie cérébrale dont les courbures sont nombreuses. L'utilisation de cette forme induit en effet un « effet escalier » lorsqu'il faut représenter les courbures. Des tétraèdres sont donc souvent préférés aux formes cubiques. Toutefois, la méthode que nous utilisons (SimBio ; Vorwerk et al., 2018) repose sur l'utilisation d'hexaèdres issus directement d'images IRM. Son implémentation est moins coûteuse qu'un maillage tétraédrique et une déformation est appliquée afin de « courber » les hexaèdres afin de limiter cet « effet escalier ».

3.2. Résolution du problème inverse

Le problème inverse est un problème mal posé puisque de nombreuses solutions existent. En plus de cela, il est sensible aux bruits, qui sont importants au sein des données EEG. Plusieurs méthodes existent donc pour localiser les sources de courants.

3.2.1. La méthode dipolaire

La méthode dipolaire consiste à définir un dipôle au sein de chaque région qui aura été déterminée au préalable. Les paramètres de chaque dipôle (orientation, localisation et amplitude) vont être estimés selon s'ils minimisent la variance résiduelle entre les données enregistrées et estimées. Un nombre limité de dipôle est généralement considéré avec cette approche afin de limiter l'ambiguïté de la solution. Ils sont donc généralement utilisés lorsque des hypothèses précises existent concernant les régions à investiguer et lorsque peu de sources sont actives. Ce dernier point suggère des analyses sur des fenêtres temporelles brèves, souvent très proche du stimulus.

3.2.2. La méthode des sources distribuées

Contrairement à la méthode dipolaire, un grand nombre de dipôle peuvent être considérés, généralement plusieurs milliers. Les dipôles peuvent être répartis de manière régulière au sein de l'ensemble du volume cérébral (ou sa surface), ce qui nécessite l'utilisation d'un modèle de tête réaliste. Leur orientation peut être contrainte, c'est-à-dire perpendiculaire à la surface du cortex, ce qui est cohérent avec la disposition des neurones pyramidaux.

3.2.3. La méthode par balayage

Cette catégorie intègre les méthodes de filtrage spatiale, telle que le beamformer, que nous allons utiliser. Ces méthodes, comme celle des sources distribuées, nécessitent l'utilisation d'un modèle de tête réaliste et une représentation distribuée des sources. Le beamformer est une méthode utilisée à l'origine pour le traitement des signaux radars. Cette méthode permet d'évaluer la contribution d'une seule source, à chaque instant, en ne considérant aucune contribution des autres sources à ce même instant. Le but étant donc d'évaluer quelle est la source qui contribue le plus au signal à un moment t . L'un des avantages de cette méthode est qu'elle permet de séparer les sources cérébrales et celles associées à du bruit. Mais elle a pour inconvénient de ne pas pouvoir différencier deux sources si celles-ci sont corrélées dans le temps. Contrairement à la méthode dipolaire, elle ne nécessite pas la définition à priori d'un nombre de dipôles recherchés mais définir leur localisation spatiale est nécessaire. Deux extensions du beamformer sont couramment utilisées pour le traitement des signaux EEG. La méthode LCMV (Linearly Constrained Minimum Variance ; Van Veen et al., 1997) qui se base sur la matrice de covariance et est donc dans le domaine temporel. Une autre méthode a été proposée par Gross et collaborateurs (2001) qui, contrairement à la méthode LCMV, se base sur une matrice de densité et est donc dans le domaine fréquentiel (Gross et al., 2001).

Expérience 3 - Évaluation du poids de la fatigue cognitive sur la balance stabilité-flexibilité cognitive à l'aide d'une analyse de la connectivité fonctionnelle

Buts de l'expérience

Les modèles de la fatigue cognitive ont déterminé un ensemble de structures cérébrales dont le rôle va être d'intégrer de l'information sur l'état des régions impliquées dans la tâche, sur l'état interne et les coûts/bénéfices à exercer un effort afin de déterminer son orientation et son intensité. La communication entre ces structures et celles impliquées dans l'exécution de la tâche ou celles du mode par défaut serait centrale dans l'engagement ou le désengagement de l'effort. Le CCA dorsal va par exemple recruter des régions impliquées dans l'implémentation du contrôle cognitif ou du traitement perceptif lorsqu'un effort est nécessaire (e.g. Aben et al., 2020). Dans cette expérience, nous souhaitons donc utiliser des analyses de connectivité fonctionnelle dans le but d'identifier les corrélats cérébraux de la fatigue cognitive.

1. Résumé

Le but de cette expérience était d'évaluer l'impact de la fatigue cognitive sur le contrôle cognitif et plus spécifiquement sur la flexibilité ou la stabilité cognitive. Pour cela, les participants ont accompli une tâche de comparaison différée, qui permet de manipuler ces deux modes de contrôle, entrecoupée par une tâche d'induction de fatigue cognitive. Au cours de la tâche de comparaison différée, nous avons observé que le traitement des distracteurs tout comme celui des cibles était altéré avec le temps, mais uniquement lors des essais dont la consigne changeait, ce qui suggère une altération de la flexibilité cognitive. Au cours de ces essais, les participants étaient moins précis mais plus rapides. Cet échange vitesse-précision était accompagné d'une relative stabilité de l'évolution de la connectivité fonctionnelle au cours du temps. A l'inverse, les participants devenaient plus rapides lors des essais dont la consigne restait identique. Cette amélioration était accompagnée d'une augmentation de la connectivité fonctionnelle sur l'ensemble des bandes de fréquences évaluées. Ce résultat pourrait refléter une orientation de

l'effort mental uniquement au cours de ces essais. L'impact de la fatigue cognitive sur la flexibilité cognitive pourrait donc s'expliquer par un désengagement de l'effort, conformément au rôle motivationnel attribué par certains modèles à la fatigue cognitive (Boksem & Tops, 2008 ; Müller & Apps, 2019).

2. Introduction

Le contrôle cognitif sous-tend les capacités d'adaptation en permettant une flexibilité cognitive, c'est-à-dire la capacité à adapter son comportement aux demandes de la situation, mais aussi une stabilité cognitive, qui permet au contraire de persister dans son comportement. Ces deux capacités permettent ainsi de maintenir en mémoire une représentation mentale hermétique à la survenue de distracteurs, tout comme la capacité de la modifier rapidement lorsqu'elle n'est plus pertinente. En s'assurant que la représentation est conservée ou modifiée, le contrôle cognitif permet donc une certaine stabilité ou flexibilité comportementale (Cools et al., 2019). Un équilibre entre ces deux comportements est nécessaire pour avoir un comportement adapté en cas de situation imprévue, au risque d'observer de la persévération ou de la distractibilité. Le besoin de cette double capacité s'illustre facilement dans une situation réelle. Un pilote d'avion est par exemple parfois confronté à la présence de communications qui ne lui sont pas destinées. Dans ce cas, il doit pouvoir être capable de les ignorer (stabilité) afin de pouvoir continuer son activité. Or, dans certains cas, ces communications peuvent être pertinentes puisqu'elles l'informent d'une modification de l'itinéraire à suivre. Il doit donc être capable de les prendre en compte afin de ne pas persévérer dans un comportement qui n'est plus adéquat (flexibilité).

La flexibilité/stabilité peut s'évaluer au cours de différents protocoles expérimentaux. La tâche de comparaison différée est souvent utilisée. Au cours de cette tâche, les participants doivent encoder des stimuli, les maintenir ou les manipuler pendant un certain temps et enfin juger si l'indice présenté correspond ou non à ce qui a été encodé. Lorsqu'un stimulus est présenté pendant la période de rétention ou d'encodage, s'il s'agit d'un distracteur, il doit être ignoré. Tandis que s'il s'agit d'une cible, il doit être encodé. Cette manipulation permet de manipuler respectivement la stabilité ou la flexibilité (McNab & Klingberg 2008). Les tâches de changements de consignes sont aussi très utilisées. Au cours de celles-ci, il est par exemple demandé aux participants d'adapter d'essai en essai leur façon de répondre ou l'information à traiter en fonction du contexte ou de certaines caractéristiques du stimulus (Kiesel et al., 2010).

Afin d'adopter un comportement stable ou flexible, il a été avancé qu'un mécanisme de sélection soit l'œuvre (Frank et al., 2001 ; O'Reilly & Frank, 2006). Ce mécanisme permet un contrôle dynamique des stimuli qui vont avoir accès à la MDT. Lors de la présence d'un distracteur, ce mécanisme va « fermer » les portes de la mémoire et au contraire les « ouvrir » lorsqu'une cible est présentée ou lorsqu'il faut intégrer une nouvelle consigne afin de mettre à jour le contenu de la MDT.

L'exécution de ces modes de contrôle (i.e. stabilité et flexibilité) sollicite un large réseau cortical et sous-cortical (Nir-Cohen et al., 2020). Le réseau fronto-pariétal notamment est impliqué au niveau cortical ainsi que les ganglions de la base, le mésencéphale et le thalamus au niveau sous-cortical. Cette balance entre un comportement stable et flexible est possible grâce à l'implication de la dopamine provenant du mésencéphale. Elle a un rôle causal dans la modulation du mécanisme de sélection en permettant soit à de nouvelles informations d'entrer en MDT pour en mettre à jour le contenu, soit en protégeant son contenu en gardant la porte fermée afin d'ignorer les distracteurs (Dreisbach et al., 2005).

Les mécanismes oscillatoires neuronaux jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement de ces deux modes de contrôle. Des études électrophysiologiques ont révélé la participation de l'activité oscillatoire dans plusieurs bandes de fréquences. L'encodage réussi d'une information est associé à une augmentation de la puissance des oscillations thêta (Osipova et al., 2006). De plus, il a été suggéré que les processus mnésiques pourraient dépendre de la synchronisation de la bande thêta au sein de réseaux cérébraux distribués (Fell & Axmacher, 2011). La bande de fréquence alpha est impliquée dans l'inhibition des régions qui ne sont pas impliquées dans la tâche ou encore dans le filtrage des distracteurs (Klimesch et al., 2007). Généralement, l'activité alpha augmente dans les régions sensorielles associées à la suppression d'informations non pertinentes pour la tâche, tandis qu'elle diminue dans les régions traitant les informations pertinentes (Bonnefond & Jensen, 2012). Selon ce point de vue, elle reflète un des mécanismes de sélection dans le sens où elle « ferme » la porte afin de ne pas laisser passer d'informations en mémoire. La synchronisation des oscillations alpha au sein de réseau distribué soutient des fonctions comme l'attention ou le contrôle cognitif (Palva & Palva, 2011). Les oscillations bêta sont impliquées dans plusieurs processus de la MDT tels que la maintenance d'une information (Tallon-Baudry et al., 1999). La synchronisation de leur phase entre des régions distantes bloquent l'encodage d'un stimulus non pertinent de la même manière qu'une action motrice non désirée serait bloquée (Zavala et al., 2017).

Plusieurs éléments laissent à penser que la fatigue cognitive pourrait altérer la balance entre ces deux modes de contrôles. Tout d'abord, un nombre considérable d'études a mis en évidence une altération des structures sous-tendant le fonctionnement du contrôle cognitif tel que le réseau fronto-pariétal, le thalamus ou encore les ganglions de la base (Chaudhuri & Behan, 2000 ; Lim et al., 2010). Le système dopaminergique, central dans le fonctionnement des modes de contrôle, fonctionnerait de manière altérée et pourrait influencer cette balance (Boksem & Tops, 2008 ; Dobryakova et al., 2013). Par exemple, Cools (2015) proposa qu'un niveau de dopamine plus élevé pouvait signaler un coût plus important à se focaliser sur la tâche en cours et donc promouvoir un changement de tâche. Le fonctionnement de ces deux modes de contrôle dépend aussi de la synchronisation entre des régions distantes. Or plusieurs études mettent en évidence que cette synchronisation est altérée par la fatigue cognitive (e.g., Sun et al., 2014). Dans cette étude, nous allons donc déterminer l'effet de la fatigue sur ces modes de contrôle.

Afin d'évaluer la stabilité et la flexibilité de nos représentations en MDT, nous allons utiliser une tâche de comparaison différée. Au cours de cette tâche, plusieurs lettres seront présentées séquentiellement. Ces lettres seront soit des cibles, et devront donc être encodées, soit des distracteurs, et devront être ignorées. Cette première partie, l'encodage, permettra de tester chez les participants la stabilité de la représentation du but. La flexibilité sera aussi sollicitée en alternant parfois le type de lettre qu'il faudra traiter d'essai en essai. La tâche qu'ils effectueront sera donc un mélange entre une tâche de comparaison différée et une tâche de changement de consigne, comme cela a déjà été fait dans la littérature (e.g. Cools & D'Esposito, 2011). Nous avons intégré cette seconde manipulation de la flexibilité puisqu'elle engage davantage le CPF puisque d'autres opérations cognitives vont être sollicitées au cours des essais dans lesquels il faudra changer de tâche (e.g. inhibition de l'ancienne consigne). Le CPF dispose de capacités de calculs limitées. Si elles sont outrepassées, les participants pourraient orienter leur effort sur d'autres aspects de la tâche ou se désengager (Kurzban et al., 2013).

Comme lors de l'expérience précédente, afin d'évaluer les effets de la fatigue cognitive, nous avons utilisé une tâche d'induction différente de la tâche d'évaluation, c'est-à-dire la tâche de comparaison différée, qui sera effectuée entre deux tâches d'évaluation. Nous avons opté pour la tâche Time Load Dual Back (TLDB), identique à celle utilisée lors de l'expérience 2.

Enfin, dans le but d'investiguer ces effets, nous allons mesurer la synchronisation de phase des oscillations neuronales entre des régions distantes via l'EEG. Dans cette étude, nous avons fait le

choix d'adopter une approche d'analyse basée sur les données. Afin de permettre un comportement flexible ou stable, un ensemble de processus cognitifs sont mis en œuvre et nous ne savons pas dans quelle mesure un processus plutôt qu'un autre sera perturbé par la fatigue cognitive. Nous n'avons donc pas fait de choix à priori sur le segment temporel évalué au cours de la tâche ou la bande de fréquence. Il en est de même pour les régions cérébrales ciblées. Bien qu'il soit possible de cibler les régions faisant partie du « réseau de la fatigue » ou des régions en fonction des processus cognitifs pouvant être impliqués, certaines études ont observé l'engagement de régions supplémentaires afin de compenser les effets de la fatigue cognitive (e.g., Persson et al., 2013) ou encore un mécanisme de compensation proche de celui observé chez les personnes âgées (Babu Henry Samuel et al., 2019). La présence de recrutement plus diffus de régions cérébrales a aussi et surtout été observée au sein de population souffrant de pathologies telles que la sclérose en plaque (Staffen et al., 2002) ou le syndrome de fatigue chronique (Schmaling et al., 2003).

Le but de cette étude est donc d'évaluer les effets de la fatigue cognitive sur la stabilité et la flexibilité comportementale ainsi que d'évaluer les réseaux neuronaux impliqués dans ces changements. Etant donné que la fatigue cognitive altère la connectivité fonctionnelle entre des régions distantes, nous nous attendons à observer sur les différentes bandes de fréquences impliquées (thêta, alpha et- bêta) dans le fonctionnement des deux modes de contrôles (stable et flexible) une altération au cours du temps plus importante lors des essais dont la consigne aura changé et d'une manière encore plus exacerbée pour le groupe HCC, qui pourrait aussi être associé au recrutement d'un réseau différent (Persson et al., 2013).

3. Méthode

3.1. Participants

Au total, 30 participants ont passé l'expérience et six d'entre eux ont été exclus. Deux personnes ont été exclues en raison d'un problème lié à la qualité du signal EEG et les quatre autres puisque leur performance sur l'une des tâches était trop faible (pourcentage d'erreur >50%). Au final, le groupe « haute charge cognitive » (HCC) était composé de 12 participants (dont 3 hommes ; $M = 21.4$; $ET = 2.8$), de même que le groupe « faible charge cognitive » (BCC) (4 hommes ; $M = 21$; $ET = 2,2$). Tous les participants ont été recrutés au sein d'une population d'étudiants et étaient volontaires et rémunérés (10€/h). Aucun n'était au courant des buts de

l'expérience. L'étude a été approuvée par le comité d'éthique de l'Université Aix-Marseille et le Comité de Protection des Personnes Sud Méditerranée 1 (#1041).

3.2. Matériels et dispositif expérimental

Les sujets étaient confortablement assis dans un fauteuil placé dans une cage de Faraday insonorisée face à un écran à tube cathodique dont la fréquence de rafraîchissement était de 100Hz et la définition 1024 x 768. Le logiciel E-Prime 2.0 (Psychology Software Tools, Inc., Pittsburg, USA) a été utilisé afin d'afficher les stimuli et collecter les résultats comportementaux. Les réponses étaient enregistrées à l'aide du boîtier de réponse Chronos (Psychology Software Tools Inc., Pittsburg, USA).

3.3. Paradigmes expérimentaux

3.3.1. Tâche de comparaison différée

Le déroulement d'un essai est visible au sein de la **Figure 26**. L'essai débutait par l'apparition d'une croix de fixation (i.e. l'intervalle inter-essai) dont la durée variait parmi trois valeurs (1250ms, 1500ms et 1750ms). Cette croix laissait place à la période d'encodage qui débutait avec la présentation de la consigne pendant 1500ms indiquant, en toute lettre, le type de lettre qu'il fallait encoder (majuscule ou minuscule). Ces lettres étaient six consonnes (B ; F ; H ; M ; P ; T ; Gadugi, taille 54) présentées séquentiellement, chacune pendant 600ms. Aucune voyelle n'a été utilisée afin d'éviter que les participants ne puissent faire des « chunks », i.e. un regroupement de plusieurs informations (ici des lettres), pour faciliter la mémorisation. Les six lettres variaient selon leur casse. La moitié d'entre elles était des lettres capitales, l'autre moitié était donc constituée de lettres minuscules et étaient présentées dans un ordre pseudo-aléatoire (i.e. majuscule, minuscule, minuscule, majuscule...). La seconde consigne était ensuite présentée pendant 1500ms. Elle indiquait la manipulation à effectuer sur les trois lettres à mémoriser, i.e. s'il fallait avancer ou reculer d'une position (selon l'ordre alphabétique) l'ensemble des lettres encodées. Par exemple, la lettre M devait être transformée en lettre N si la consigne était d'avancer les lettres d'une position. Afin de laisser un temps dédié à la manipulation, un écran comportant une croix de fixation était présenté pendant 4800ms. Enfin, un indice de récupération était présenté pendant 3000ms maximum ou disparaissait lorsqu'une réponse était donnée par le participant. Cet indice consistait en la présentation d'une des lettres faisant partie

de l'encodage après modification (la lettre N, pour reprendre l'exemple précédent) et d'une position (1, 2 ou 3). La tâche des participants était donc d'indiquer si la lettre présentée était bien à la position indiquée (parmi les trois lettres à mémoriser) à l'aide des touches 2 et 4 du boîtier de réponse. Un tiers des indices de récupération comportait une lettre correctement modifiée présentée à la bonne position. Un autre tiers des indices comportait une lettre correctement modifiée mais présentée à une mauvaise position (i.e., avec un décalage d'une place par rapport à la position correcte). Et enfin, pour le reste des indices, la position était correcte mais la lettre présentée avait subi la manipulation inverse (e.g. +1 au lieu de -1, e.g. la lettre L au lieu de N).

Un ensemble de contrôle a été mis en place dans la construction du protocole. Lors de la phase d'encodage, la moitié des essais commençaient par une lettre minuscule. La cible, i.e. la lettre présentée en tant qu'indice, apparaissait autant de fois dans chaque position et toutes les lettres étaient présentées autant de fois comme des cibles. L'ordre des séquences était pseudo-randomisé afin que le nombre de changements de consignes (Minuscule/Majuscule ; Maj/Min ; Min/Min ; Maj/Maj) restait égal.

Le nombre total d'essai pour une tâche était de 96. Un entraînement de 32 essais était effectué lors de la session pré-test. Celui-ci était répété si la performance des participants était inférieure à 85% de bonnes réponses. Un autre entraînement de 16 essais était effectué lors de la session test. Lors de ces deux entraînements, les lettres utilisées et leurs modifications étaient présentées tous les 4 essais si la performance des participants était inférieure à 60% de bonnes réponses afin de faciliter leur apprentissage. Lors de ces entraînements, un feedback indiquant si la réponse était « correcte », fautive (« FAUX ! »), ou si aucune réponse n'avait été détectée (« Plus vite ! ») était aussi affiché pendant 1500ms après chaque essai.

Expérience 3 - Évaluation du poids de la fatigue cognitive sur la balance stabilité-flexibilité cognitive à l'aide d'une analyse de la connectivité fonctionnelle

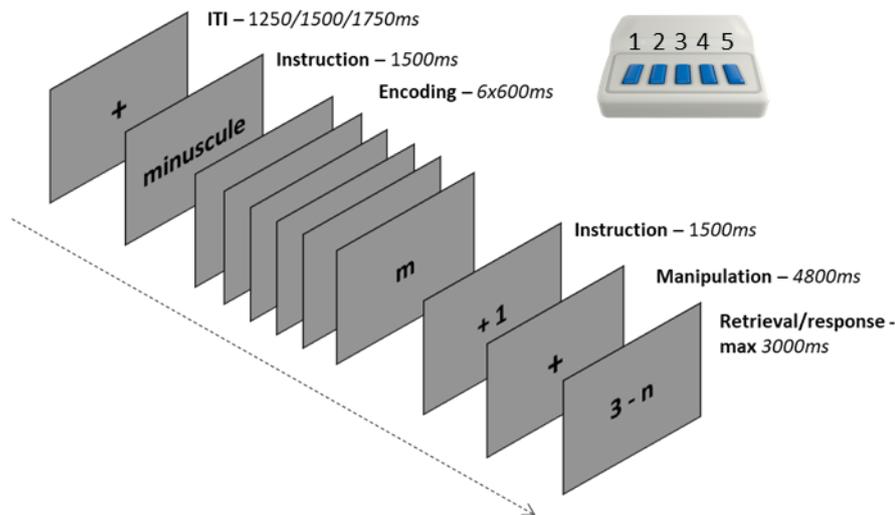


Figure 26. Tâche de comparaison différée. Déroulement d'un essai. ITI : inter trial interval. Le boîtier réponse Chronos est présentée ainsi que l'ordre des touches.

3.3.2. Tâche « Time Load Dual Back »

Le protocole utilisé pour induire la fatigue cognitive était identique à celui utilisé lors de l'expérience 2.

3.4. Echelles subjectives

Les échelles subjectives utilisées sont identiques à celles utilisées lors de l'expérience 2, i.e., une échelle visuelle analogique évaluant la fatigue subjective, l'échelle Samn-Perelli, l'échelle NASA RTLX et l'échelle de somnolence de Karolinska (Åkerstedt & Gillberg, 1990). Enfin, à nouveau, nous avons intégré trois questions afin de quantifier l'intérêt porté à l'accomplissement de la tâche et deux questions pour évaluer l'effort fourni pour l'accomplir (cf. Annexe 1).

3.5. Procédure

L'étude était divisée en deux sessions. La première session était un pré-test qui incluait les 4 différentes tâches permettant d'évaluer le temps de présentation des stimuli utilisés lors de la tâche TLDB effectuée pendant la session test et un entraînement pour la tâche de comparaison différée.

La session test (2nd session) débutait et finissait par une période de repos. Entre ces deux périodes, les participants effectuaient deux fois la tâche de comparaison différée. Ces deux tâches

étaient séparées par le TLDB dont la charge cognitive était modulée pour être forte ou faible. Avant et après chaque tâche, les différentes échelles subjectives étaient remplies par les participants. Ils étaient informés qu'au cours de chaque tâche ils devaient répondre le plus vite possible tout en faisant le moins d'erreurs. Le déroulement de la 2nd session est présentée au sein de la **Figure 27**.

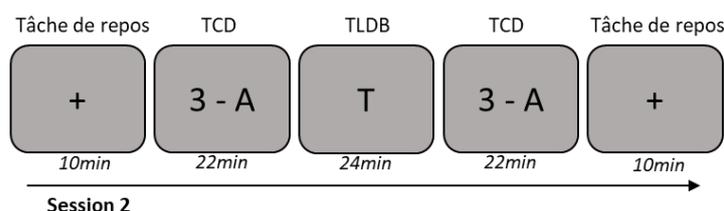


Figure 27. Procédure employée lors de l'expérience 3. Les participants accomplissaient la tâche d'induction pendant 24 minutes. Afin de comparer l'effet de la fatigue cognitive, la tâche de comparaison différée était effectuée avant et après la tâche d'induction. Les échelles étaient complétées avant et après chaque tâche afin de pouvoir étudier l'évolution des différentes mesures à travers le temps. TCD : tâche de comparaison différée.

3.6. Acquisition des signaux EEG

Nous avons utilisé un système actiCHamp pour amplifier le signal et le logiciel BrainVision Recorder (Brain Products) afin d'acquérir les signaux électroencéphalographiques et électro-oculographiques. La fréquence d'échantillonnage était de 1Khz. Le signal a été mesuré via 96 électrodes actives de type Ag/AgCl. Plus précisément, 90 électrodes respectant un montage 10-20 amélioré (le système 5%, Oostenveld & Praamstra, 2001) ont été utilisées pour mesurer le signal cérébral et quatre électrodes (F9, F10, TP7 et TP8) ont été utilisées pour mesurer les mouvements oculaires latéraux et verticaux. Deux électrodes étaient positionnées à la commissure extérieure des yeux pour enregistrer leurs mouvements latéraux et les deux autres étaient situées au-dessus et en-dessous de l'œil droit pour mesurer les mouvements verticaux. Les électrodes TP9 et TP10 étaient positionnées sur les mastoïdes. Durant l'acquisition, les électrodes FCz et AFz ont été respectivement utilisées comme référence et masse.

Afin d'obtenir une image 3D de la position des électrodes ainsi que la forme du crâne des sujets, nous avons utilisé le système Zebris Elpos (Zebris Medical GmbH, Isny, Germany, se référer à l'**Encadré 3** pour des explications sur le fonctionnement du système). Toutefois, en raison des mouvements de certains participants lors de l'acquisition, la position des électrodes n'était pas fiable et n'a donc pas été utilisée. Nous avons malgré tout utilisé l'enregistrement de la forme du crâne des participants afin de créer le modèle de tête.

Encadré 3. Fonctionnement du système Elpos

Le système Zebris Elpos utilise les ultrasons pour estimer les coordonnées spatiales des électrodes. Il procède en mesurant le temps écoulé entre l'impulsion ultrasonore envoyée par un stylet et l'arrivée du son au niveau d'un microphone (**Figure 28**). Selon le temps écoulé et en se basant sur la position spatiale de repères anatomiques, il est capable d'estimer une position spatiale. Cette méthode est toutefois très sensible à l'environnement. En effet, les variations de température et d'humidité influencent la vitesse du son dans l'air ambiant. De plus, chaque électrode doit être numérisée individuellement ce qui nécessite du temps et augmente la probabilité que les participants changent leur position.

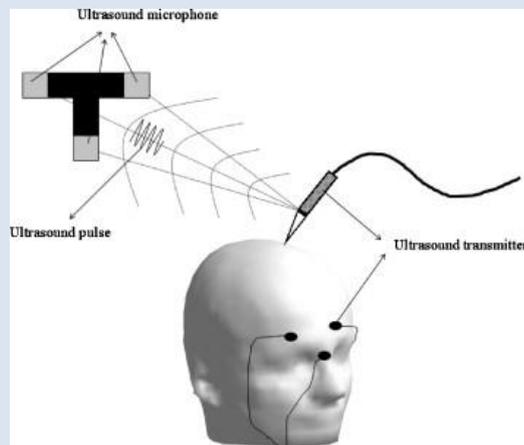


Figure 28. Fonctionnement du système Elpos

3.7. Prétraitements des signaux EEG

Les analyses ont toutes été menées avec MATLAB R2019 (Mathworks Inc., Natick, MA) et les toolboxes EEGLab (Delorme & Makeig, 2004), pour le prétraitement des données et FieldTrip (Oostenveld et al., 2011) pour le reste des analyses. Les données ont tout d'abord été rééchantillonnées à la fréquence de 500 Hz. Un filtre Butterworth non causal passe-bas à 80 Hz a été appliqué suivi d'un filtre passe-haut à 0,5 Hz. Notre choix s'est porté sur ce filtre puisqu'il ne modifie pas la phase du signal. Un filtre coupe-bande a été appliqué pour éliminer le bruit des lignes électriques de 50 Hz (fonction CleanLine). Après une inspection visuelle, les parties bruitées du signal (e.g. artefacts musculaires) ont été rejetées et les électrodes dont le signal a été jugé trop bruité ont été interpolées sur l'ensemble de la durée de l'enregistrement ou sur certains

segments (méthode des splines sphériques ; Perrin et al., 1989). Les artefacts oculaires, musculaires et cardiaques ont été supprimés après l'utilisation de l'algorithme d'analyse en composantes indépendantes (ICA ; algorithme infomax utilisé dans la méthode runica ; Bell & Sejnowski, 1995; Lee et al., 1999). Les données ont été re-référencées selon la moyenne globale de toutes les électrodes. Les électrodes exogènes n'ont pas été incluses lors du re-référencement. Les données ont ensuite été segmentées. Afin d'analyser la période d'encodage, des segments de 1200ms ont été utilisés, incluant 300ms supplémentaires avant et après la présence de chaque lettre dont la durée était de 600ms. La 1^{ère} minute de la période de repos a été choisie comme ligne de base. Seuls les essais dont les réponses étaient correctes ont été inclus dans les analyses. Le nombre d'essais utilisés lors des analyses était de 196 ± 40 (Moyenne \pm écart-type).

3.8. Localisation de sources

3.8.1. Modèle de tête

Nous avons utilisé le template d'IRM Colin-27 de l'Institut Neurologique de Montreal afin de créer un modèle de tête basé sur la méthode des éléments finis. Pour cela, nous avons tout d'abord déformé le template IRM selon la forme du crâne des participants afin d'obtenir des données anatomiques pseudo-individuelles. Nous avons aligné le template et l'image 3D représentant l'ensemble des points formant la forme du crâne de chaque participant selon trois repères fiduciaires (nasion, point pré-auriculaire gauche et droit). Le template a ensuite été modifié afin de correspondre à la forme du crâne de chaque sujet. Pour cela, une sphère épousant le scalp du template IRM a été mise à l'échelle d'une autre sphère épousant la forme du crâne de chaque sujet. Une fois le template IRM pseudo-individuel obtenu, il a été segmenté en cinq couches. En plus de l'os et du scalp, le cerveau a été segmenté en matière grise, blanche et LCR (conductances : 0.0042, 0.43, 0.33, 0.14, 1.79, respectivement). La distinction de ces trois tissus améliore considérablement la précision dans l'estimation des courants de conduction (e.g. Vorwerk et al., 2012). Le volume cérébral a ensuite été maillé avec des hexaèdres d'une résolution de 3mm. Enfin, la méthode SimBio a été utilisée pour obtenir un modèle de tête volumique réaliste (Vorwerk et al., 2018). La position exacte des électrodes n'a pas été utilisée étant donné son inexactitude due aux mouvements de certains participants mais aussi puisque le template IRM avait été déformé selon une approximation de la forme du crâne des sujets. A la place, la position des électrodes a été projetée sur le template déformé. Afin de calculer la matrice des gains, c'est-à-dire la relation entre le signal obtenu par l'EEG et les sources de ce signal, nous

avons spécifié à priori la position des sources. Pour permettre la comparaison entre les participants, nous avons opté pour une grille isotrope (5mm) représentant les sources dans l'ensemble du volume cérébral.

3.8.2. Reconstruction de l'activité cérébrale dans l'espace des sources

Afin de localiser les sources de l'activité cérébrale mesurée sur la surface du scalp, nous avons utilisé la méthode du beamformer et plus spécifiquement un beamformer scalaire à variance minimale avec contrainte linéaire (Linearly Constrained Minimum Variance – LCMV ; Van Veen et al., 1997). Cette méthode agit comme un filtre spatial puisqu'elle permet d'évaluer la contribution d'une seule source, à chaque instant, en ne considérant aucune contribution des autres sources à ce même instant. Le beamformer nous a donc permis de calculer des poids à partir du calcul des matrices de covariances (régularisation 5%) et de la matrice de gain, qui ont permis d'identifier des électrodes virtuelles sur chaque point défini dans l'espace des sources. L'ensemble des électrodes virtuelles a ensuite été parcellisé selon 90 régions de l'atlas AAL (en excluant le cervelet Automated Anatomical Labelling ; Tzourio-Mazoyer et al., 2002). Nous avons sélectionné au sein de chaque région l'électrode virtuelle dont la puissance de la source était la plus importante.

3.9. Analyses de connectivité fonctionnelle

Nécessaire au calcul de la connectivité fonctionnelle, nous avons effectué une analyse temps-fréquence des séries temporelles des 90 électrodes virtuelles sélectionnées en appliquant une transformée de Fourier sur des fenêtres glissantes (500ms déplacées tous les 50ms). La connectivité entre chaque paire d'électrodes virtuelles a ensuite été calculée sur chaque période et fréquence. Comme mesure de connectivité, nous avons utilisé l'indice de délai de phase pondéré (weighted Phase Lag Index – wPLI ; Vinck et al., 2011). Le wPLI est une extension de l'indice de délai de phase (Stam et al., 2007) qui évalue la distribution de la différence de phase entre deux signaux. Le wPLI va appliquer une pondération sur cet indice selon l'amplitude de la partie imaginaire du spectre entre deux signaux. Cette mesure limite la présence de faux positifs, c'est-à-dire les synchronisations artificielles pouvant être causées par du bruit, la conduction du signal ou une source commune, en ne tenant pas compte des synchronisations dont la différence de phase est nulle (Vinck et al., 2011). La valeur absolue de cet indice indique dans quelle mesure la

différence de phase entre les signaux est aléatoire (0) ou constante (1). À l'issue de cette analyse, nous avons donc obtenu une matrice d'adjacence de 90x90 valeurs pour chaque temps et fréquence. Ces matrices ont ensuite été normalisées par rapport à la ligne de base (score z) et nous avons appliqué une méthode de seuillage, qui consiste à appliquer un seuil en dessous duquel les connexions seront retirées. Nous avons retenu uniquement 30% des valeurs les plus élevées de wPLI normalisées pour chaque fréquence et temps. Le seuillage permet de limiter le nombre de comparaisons multiples.

Avant d'identifier les réseaux cérébraux impactés par la fatigue, nous avons voulu dans un premier temps affiner le choix des fenêtres temporelles et des fréquences qui seront utilisées au cours de la période d'analyse. Nous avons fait ce choix puisque cela permettait d'évaluer si certains processus cognitifs qui opèrent à des moments différents au sein de la période d'encodage étaient perturbés ou au contraire préservés en étant fatigué (Provoseck et al., 2019). Pour cela, nous avons calculé la moyenne des valeurs de wPLI normalisées sur l'ensemble du cerveau (i.e. 90 x 90 nœuds), toujours pour chaque temps et bande de fréquence. Après cela, nous avons à disposition une série temporelle pour chaque fréquence évaluée. Dans cette étude, nous souhaitons évaluer les effets de la fatigue induite soit par le temps qui passe, soit par l'accomplissement d'une tâche sous deux niveaux de charge différent. Pour évaluer l'effet de la fatigue à travers le temps qui passe, nous avons regroupé les valeurs de connectivité des deux groupes et effectué une analyse de permutation (5000 permutations ; $p < .05$) afin d'identifier les segments temporels où une différence entre la tâche de comparaison différée effectuée avant et après la tâche d'induction était observée. Afin d'identifier cette fois-ci les segments où une différence entre les deux groupes était présente, nous avons calculé la différence entre les valeurs de connectivité obtenues lors de la tâche pré et post-induction et nous avons à nouveau effectué une analyse de permutation afin de comparer si l'évolution de ces scores était différente entre les deux groupes. Ces deux analyses ont été effectuées pour chaque type d'essai (distracteur ou cible) séparément puisque nos hypothèses ne concernaient pas la comparaison des deux types d'essai. Afin de contrôler le taux de faux positifs généré par les comparaisons multiples, la correction de Benjamini-Hochberg a été appliquée lors de chaque analyse de permutation (Benjamini & Hochberg, 1995).

Une fois les périodes et bandes de fréquences d'intérêts identifiées, nous avons soumis ces matrices d'adjacences à une analyse statistique des réseaux (Network-Based Statistics, NBS ; Zalesky et al., 2010). Le choix du test statistique est dépendant des hypothèses évaluées. Nous avons opté pour un test-t unilatéral afin de (1) déterminer quels étaient les réseaux qui subissaient

l'influence de la fatigue induite par le passage du temps. Et afin de (2) déterminer si l'évolution de la connectivité au cours du temps était différente entre les deux groupes, nous avons appliqué une ANOVA avec comme facteur inter-sujet le niveau de charge cognitive (HCC ou BCC) et comme facteur intra-sujet le temps (pré ou post). Si une interaction était observée, un test-t unilatéral était effectué afin de décomposer l'interaction. NBS va procéder par plusieurs étapes afin d'évaluer la différence statistique. Dans un premier temps, un test statistique est appliqué en masse, c'est-à-dire pour chaque connexion du réseau, afin d'identifier les connexions non nulles. Ensuite, les connexions dont la valeur du test statistique utilisé dépasse un seuil (i.e. le seuil primaire) sont conservées. Le choix de ce seuil primaire est arbitraire. Mais le choix du seuil ne va affecter que la sensibilité, i.e. le nombre de connexions sélectionnées, et non pas la spécificité, i.e. le choix d'une connexion plutôt qu'une autre (Zalesky et al., 2012). Dans cette étude, nous avons opté pour un seuil primaire adapté pour chaque analyse. Plus précisément, nous avons identifié un seuil permettant d'obtenir un réseau dont la densité était de 1% de celle du réseau maximal (4005 segments ; pour une méthode similaire, se référer à Audrain et al., 2020). Un réseau d'approximativement 40 connexions était donc obtenu. A l'issue de cette première sélection, une matrice était obtenue, recensant l'ensemble des connexions significatives. Enfin, à partir de ces matrices, des clusters, dont la forme la plus basique correspond à une connexion entre deux nœuds, ont été identifiés dans l'espace topologique à partir des connexions retenues. Une analyse de permutation (5000 permutations) a ensuite été effectuée sur ces connexions afin de créer une distribution nulle et le ou les réseaux retenus étaient ceux dont la taille était supérieure à celle de la distribution nulle. La valeur de significativité (p values) calculée était corrigée en fonction de la probabilité de détecter un faux positif (Family Wise Error Rate – FWER) pour chaque cluster identifié. En analysant directement les clusters, cette méthode améliore leur détection par rapport à une analyse se concentrant uniquement sur la significativité de chaque connexion.

Pour terminer, nous avons aussi utilisé une mesure provenant de la théorie des graphes mesurant le nombre de connexion liant un nœud au reste du réseau (i.e. node degree). Cette mesure permet d'identifier les nœuds jouant un rôle important dans la communication entre les différentes structures cérébrales (Fornito et al., 2016). Les réseaux cérébraux identifiés avec NBS et l'importance des nœuds ont été présentés avec la toolbox BrainNet Viewer (Xia et al., 2013).

3.10. Analyse temps-fréquences

Nous avons aussi procédé à une analyse de la puissance de nœuds spécifiques. Nous avons sélectionné dans un premier temps les régions identifiées comme les hubs les plus importants dans nos analyses (i.e. nombre de connexions ≥ 4). Nous avons ensuite ajouté si nécessaire les régions qui dans la littérature sont identifiées comme jouant un rôle dans l'apparition de la fatigue ou le fonctionnement d'un des modes de contrôle.

De même que pour les analyses de connectivité, la puissance spectrale au cours de chaque essai a été normalisée par rapport à la ligne de base (score z) et la moyenne des essais a ensuite été effectuée. Enfin, les valeurs étaient ensuite à nouveau moyennées selon l'intervalle sélectionné, qui était dépendant du résultat des analyses de connectivité. Afin d'évaluer si des différences statistiques étaient présentes, un test de Student a été utilisé.

4. Résultats

4.1. Echelles subjectives

Les données ont été soumises à plusieurs ANOVA. Le score à chacune des différentes échelles a été utilisé comme VD. Le facteur inter-sujet « niveau de charge cognitive » (HCC ou BCC) a été inclus, et selon l'analyse, le facteur intra-sujet « temps ». Les scores moyens aux différentes échelles sont visibles au sein de la **Figure 29**.

Niveau de base – Dans un premier temps, nous avons voulu nous assurer que les deux groupes ne rapportaient pas de différences concernant leur niveau de fatigue subjective, vigilance ou de somnolence avant de débiter l'expérience. Pour cela, nous avons analysé les scores aux échelles complétées avant de débiter l'expérience. Les scores deux groupes étaient équivalents sur ces trois échelles, $F_{s(1,22)} < 1.8$, $p_s > .1$, $\eta_p^2 < .08$. En conclusion, les deux groupes ne rapportaient pas de différence au départ de la tâche.

Effet de la tâche d'induction - Nous avons ensuite évalué l'évolution des scores acquis avant et après la tâche d'induction pour les échelles de fatigue subjective, vigilance et somnolence et si les participants rapportaient des scores différents selon leur groupe sur les échelles mesurant l'effort, l'intérêt et la charge cognitive. Seule la fatigue subjective augmentait au cours du temps, pour les deux groupes, $F(1,28) = 13.4$, $p < .001$, $\eta_p^2 = .32$. L'intérêt rapporté par les participants du groupe BCC était marginalement plus important, $F(1,22) = 3.1$, $p < .09$, $\eta_p^2 = .12$. Aucune différence entre les deux groupes n'a été rapportée, $F_{s(1,22)} < 1.2$, $p > .2$, $\eta_p^2 < .06$.

Ensemble de la tâche - Nous avons cette fois-ci évalué la différence entre les scores reportés entre le départ et la fin de la séance ou après chacune des tâches de comparaison différée afin de voir si une évolution différente était observée au cours du temps pour les deux groupes sur les différentes échelles.

L'ensemble des participants a reporté au cours du temps une augmentation de la fatigue subjective et une diminution de la vigilance, $F_s(1,22) > 5.2$, $p < .05$, $\eta_p^2 > .19$, ainsi qu'une diminution de l'intérêt porté à la tâche, $F(1,22) = 7.1$, $p < .05$, $\eta_p^2 = .24$. Le niveau de charge cognitive était lui aussi marginalement plus important pour la 2nd tâche, $F(1,22) = 3.7$, $p < .07$, $\eta_p^2 = .15$. Une interaction entre les deux facteurs a été observée pour la somnolence, $F(1,22) = 4.4$, $p < .05$, $\eta_p^2 = .17$. Une différence marginale a été observée entre les deux groupes seulement pour la 2nd tâche. Le groupe BCC rapportait une somnolence plus importante, $t(42.7) = -2.6$, $p < .07$.

Ces différentes analyses ont permis de confirmer que la durée de l'expérience engendrait bien une fatigue subjective chez l'ensemble des participants. Cette augmentation était accompagnée par une diminution de la vigilance. Contrairement à l'évolution des scores rapportés après la tâche d'induction, la somnolence avait tendance à augmenter uniquement pour le groupe BCC. Ce résultat est cohérent étant donné la faible difficulté de la tâche effectuée par le groupe BCC.

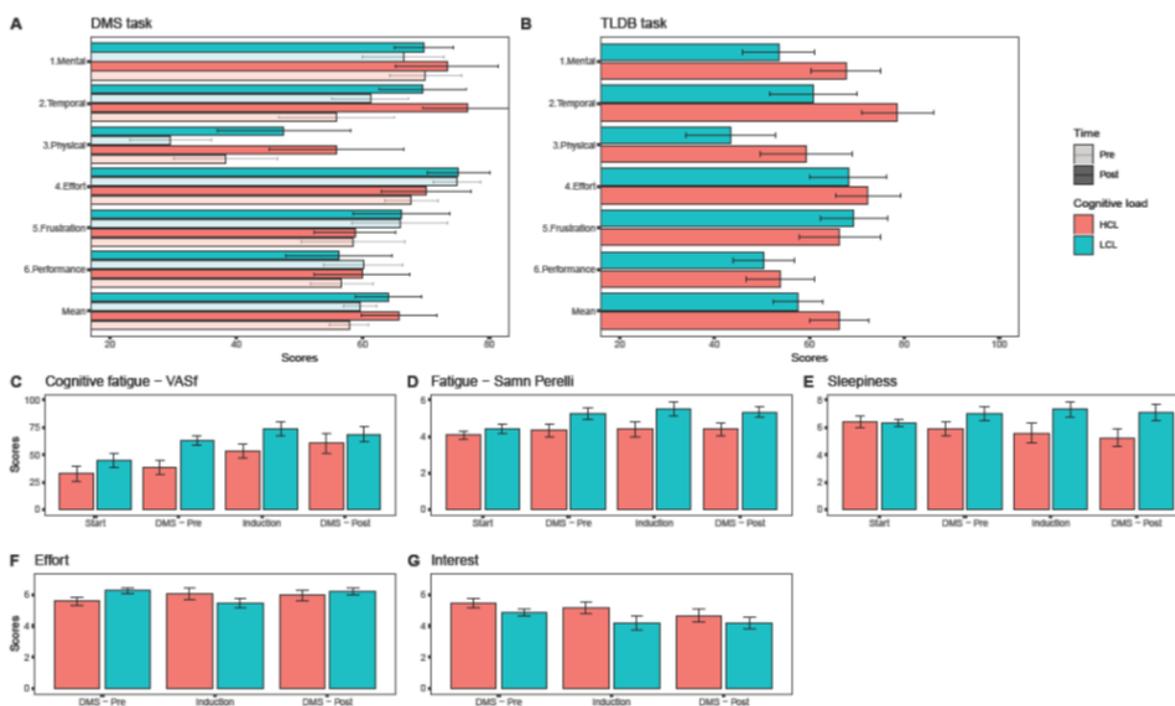


Figure 29. Scores reportés par les participants à l'ensemble des échelles, selon le moment de complétion. (A) Scores au NASA RTLX concernant la première ou seconde tâche de discrimination. (B) Scores au NASA RTLX concernant la tâche TLDB. (C) Scores à l'échelle EVAf. (D) Scores à l'échelle Samn-Perelli. (E) Scores à l'échelle Karolinska. (F) Scores aux questions évaluant l'effort appliqué pendant la tâche. (G) Scores aux questions évaluant l'intérêt trouvé à la tâche. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. HCL : Haute charge cognitive ; LCL : basse charge cognitive

4.2. Résultats comportementaux

4.2.1. Tâche TLDB

La tâche a été découpée en 6 blocs de 4 minutes afin de pouvoir quantifier l'évolution de la performance au cours du temps. La performance au cours des deux tâches composant la tâche TLDB a été évaluée séparément. Les données ont été soumises à une ANOVA. Pour la tâche de jugement de parité du TLDB, le facteur inter-sujet « charge cognitive » (HCC ou BCC) et le facteur intra-sujet « blocs » (1 à 6) ont été inclus. Seul le facteur « blocs » a été inclus lors des analyses de la tâche 1-back puisque seul le groupe HCC l'a effectué. Les données de ces analyses sont visibles au sein de la **Figure 30**.

Tâche de jugement de parité – Aucune différence entre les groupes n'a été observée, $F < 1$. La précision diminuait au cours du temps, $F(5,110) = 9.4, p < .0001, \eta_p^2 = .30$. L'interaction entre les deux facteurs n'était pas significative, $F < 1$. Leurs TR n'évoluaient pas avec le temps, $F(5,110) =$

1.5, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = .06$. Et les deux groupes étaient aussi rapides, $F(1,22) = 1.6$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = .07$. L'interaction des facteurs n'était pas significative, $F(5,110) = 1.3$, $p > 0,1$, $\eta_p^2 = .06$. Enfin, le CV était identique pour les deux groupes, $F < 1$, et son augmentation au cours du temps était significative, $F(5,110) = 3.1$, $p < .01$, $\eta_p^2 = .12$. Aucune interaction n'a été observée entre les deux facteurs, $F(5,110) = 1.1$, $p > .1$, $\eta_p^2 = .05$.

La tâche de jugement de parité, qui permettait de comparer les deux groupes, n'a permis d'observer aucune différence entre eux mais tout de même une chute des performances au cours du temps, ce qui est cohérent avec les évaluations subjectives.

Tâche 1-back – La précision diminuait aussi au cours du temps, $F(5,55) = 6.3$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .36$, tout comme le TR, $F(5,55) = 3$, $p < .05$, $\eta_p^2 = .22$. Le TR des participants était aussi plus variable avec le temps puisque le CV augmentait, $F(5,55) = 3.2$, $p < .01$, $\eta_p^2 = .22$.

En conclusion, ces résultats attestent de l'induction d'une fatigue cognitive chez les deux groupes mais cependant elle semble aussi importante. Au cours de la tâche 1-back, les TR diminuent ainsi que la précision, ce qui pourrait induire un doute quant à la présence d'une fatigue cognitive. Toutefois, cela semble peu probable parce que même si cela pourrait attester de la présence d'un échange vitesse-précision, les participants montrent quand même une forte baisse de performance au cours de la tâche de jugement de parité pourtant plus facile.

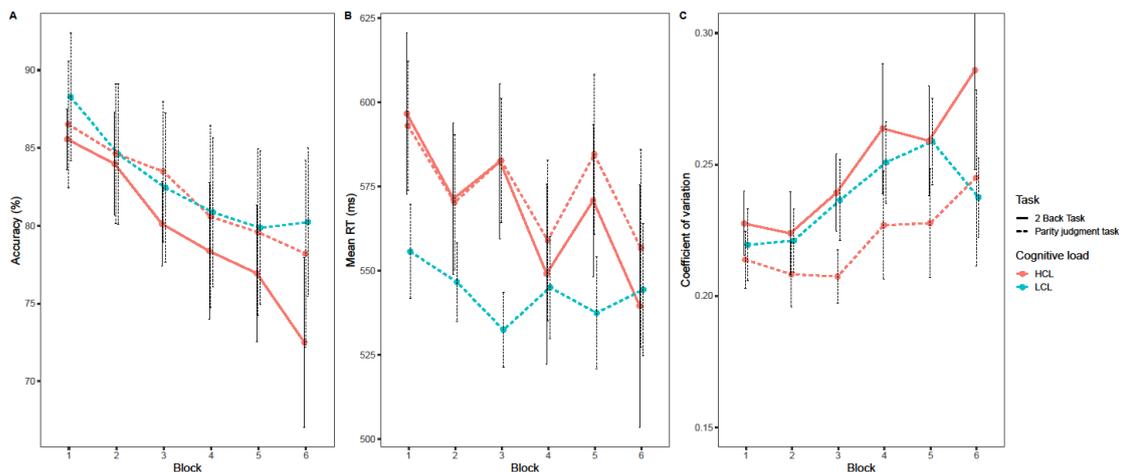


Figure 30. (A) Précision (pourcentage de réponses correctes), (B) temps de réponses moyen (en ms), et (C) coefficient de variation selon le niveau de charge cognitive et le temps passé sur la tâche. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

4.2.2. Tâche de comparaison différée

Les données ont été soumises à une ANOVA avec comme facteur inter-sujet le « niveau de charge cognitive » (HCC ou BCC) et comme facteurs intra-sujet, le temps (pré ou post induction) et l'instruction (identique ou différente).

Au niveau des TR, nous avons seulement observé que l'ensemble des participants devenait plus rapide avec le temps, $F(1,22) = 8.3, p < .01$. Au niveau de la précision, une interaction temps*instruction a été observée, $F(1,22) = 14.4, p < .001, \eta_p^2 = .4$. La précision diminuait au cours du temps lorsque l'instruction était différente de l'essai précédent (76% vs. 71%), $F(1,23) = 7.4, p < .01, \eta_p^2 = .24$, alors qu'elle restait stable lorsque l'instruction restait la même, $F(1,23) = 2.2, p > .1, \eta_p^2 = .09$. Concernant le CV, une interaction entre la charge cognitive et l'instruction a été observée, $F(1,22) = 4.5, p < .05, \eta_p^2 = .17$. Le groupe HCC ne présentait aucune différence selon l'instruction, $F(1,11) = 1.4, p > .1, \eta_p^2 = .11$. Tandis que pour le groupe BCC, le CV était marginalement plus important lors des essais dont l'instruction était différente (0.33 vs. 0.29), $F(1,11) = 3.5, p < .09, \eta_p^2 = .24$. Les résultats sont présentés au sein de la **Figure 31**.

Ces analyses montrent qu'avec la fatigue, les participants font davantage d'erreurs avec le temps mais uniquement lorsque les instructions changeaient d'un essai à l'autre.

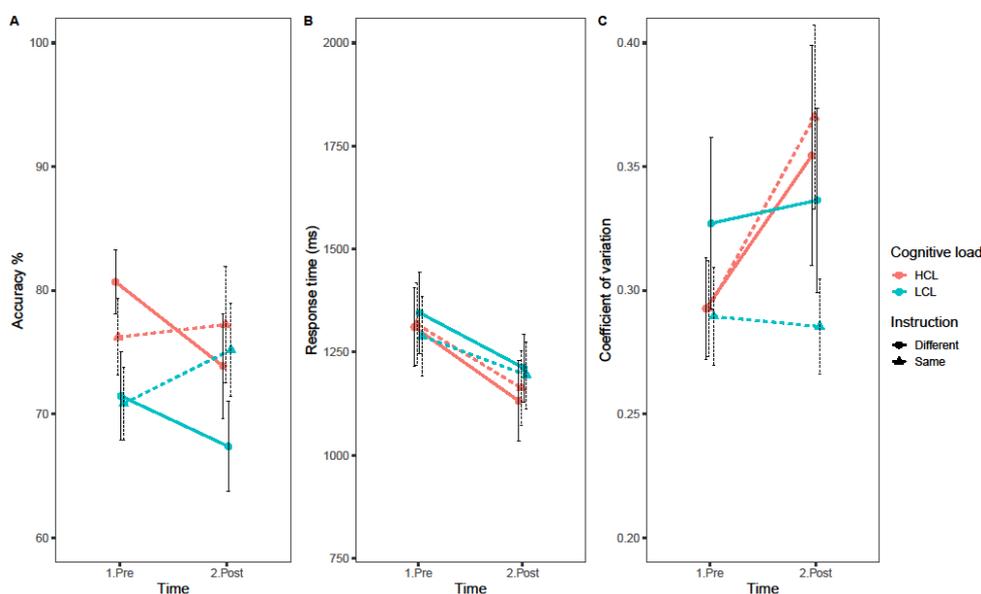


Figure 31. (A) Précision (pourcentage de réponses correctes), (B) temps de réponse moyen (en ms) et (C) coefficient de variation selon le niveau de charge cognitive, le temps passé sur la tâche et la similarité avec l'instruction (majuscule ou minuscule) de l'essai précédent. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. HCL : Haute charge cognitive ; LCL : basse charge cognitive

4.3. Connectivité fonctionnelle

4.3.1. Connectivité fonctionnelle de l'ensemble des électrodes virtuelles

Les séries temporelles de connectivités utilisées pour déterminer les segments et les bandes de fréquences mettant en évidence une différence selon le moment de passation de la tâche de comparaison différée ou la charge cognitive pour chaque type d'essai (répété, différent) et sa nature (cible ou distracteur) sont représentées au sein de la **Figure 32**.

Encodage des cibles – Pour l'ensemble des participants, lorsque les essais étaient répétés, une augmentation de la connectivité avec le temps a été observée entre 0 et 200ms et 400 et 600ms au niveau de la bande Thêta (4-6 Hz), entre 0 et 150 puis 500 et 600ms pour la bande Alpha (9-12 Hz) et entre 0 et 600ms pour la bande Bêta (15-25 Hz).

Encodage des distracteurs – Pour l'ensemble des participants, lorsque les essais étaient répétés, une augmentation de la connectivité avec le temps a été observée entre 150 et 600ms au niveau de la bande Thêta (4-6 Hz), entre 0 et 600 pour la bande Alpha (9-12 Hz) et Bêta (15-25 Hz). Lorsque les essais étaient différents, l'évolution des valeurs de connectivité au cours du temps était différente entre les groupes entre 50 et 150ms pour la bande Thêta.

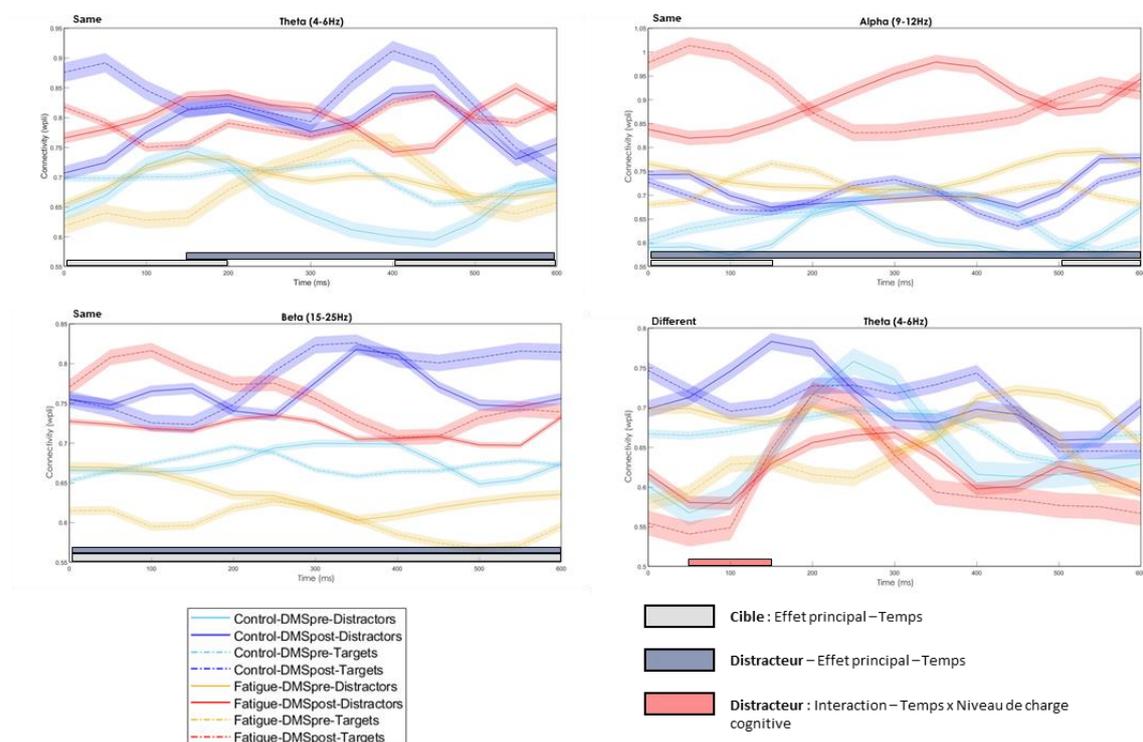


Figure 32. Connectivité fonctionnelle au cours de la période d’encodage de l’ensemble des électrodes virtuelles pour chaque bande de fréquence, selon la nature de l’essai (répété ou différent), le type d’essai (cible ou distracteur), le niveau de charge et le moment de passation de la tâche de comparaison différée (pré ou post induction). Les périodes au cours desquelles un effet principal du temps passé ou une interaction niveau de charge*temps passé a été observée ont été colorées.

4.3.1. Analyse du réseau

La liste de l’ensemble des nœuds est visible au sein de l’Annexe 2.

Evolution du réseau au cours du temps pour l’ensemble des participants - Cibles – Essais répétés

Les résultats sont présentés au sein de la **Figure 33**.

Théta 0-200ms – Nous avons observé une augmentation de la connectivité sur l’ensemble du scalp chez tous des participants ($p = .004$). Les connexions étaient majoritairement fronto-pariétal et pariéto-occipital. Plusieurs nœuds ont été observé dont les plus importants étaient le gyrus frontal supérieur médian droit, les gyri précentral et postcentral, l’aire motrice supplémentaire, le gyrus fusiforme, l’amygdale et le cortex occipital sur l’hémisphère gauche.

Théta 400-600ms – La connectivité a augmenté avec le temps chez l’ensemble des participants ($p = .0001$). Le réseau observé sur cette fenêtre temporelle est très différent de celui observé au début de la période d’encodage. L’augmentation de la connectivité a eu lieu essentiellement sur l’hémisphère gauche et entre les régions occipitales, frontales et sous-corticales. Les nœuds les

plus importants étaient l'opercule rolandique, le gyrus temporal supérieur, le cortex occipital, l'insula et l'amygdale. On notera aussi la présence au sein des nœuds du gyrus frontal inférieur gauche (partie operculaire et orbitaire) et du précunéus bilatéral.

Alpha 0-150ms – Nous avons observé une augmentation de la connectivité chez l'ensemble des participants ($p = .033$). Là encore, l'augmentation était surtout présente sur l'hémisphère gauche avec en majorité des connexions fronto-pariétales. Cette augmentation était ancrée autour du gyrus frontal médian et orbitofrontal médian, du gyrus frontal inférieur (partie triangulaire), du lobe pariétal inférieur et supérieure, du gyrus angulaire ainsi que de l'insula.

Alpha 500-600ms – Comme précédemment, la connectivité augmentait avec le temps pour les deux groupes ($p = .014$). Le réseau présentait des connexions fronto-pariétales, mais aussi pariéto-pariétales et sous-corticales. Au niveau frontal, le gyrus orbitofrontal était considéré comme hub. Au niveau pariétal, le gyrus supramarginal bilatéral ainsi que le gyrus précentral droit et paracentral gauche faisaient partie des nœuds les plus importants. Enfin, le CCA et le gyrus temporal supérieur faisaient aussi partie des nœuds les plus importants.

Bêta 0-600ms – A nouveau, une augmentation de la connectivité chez l'ensemble des participants a été observée ($p = .0001$). Elle avait lieu entre les régions fronto-pariétales, sous-corticales et occipitales. Les nœuds de ce réseau étaient le cortex occipital, le gyrus pariétal supérieur et paracentral, l'insula et le CCA.

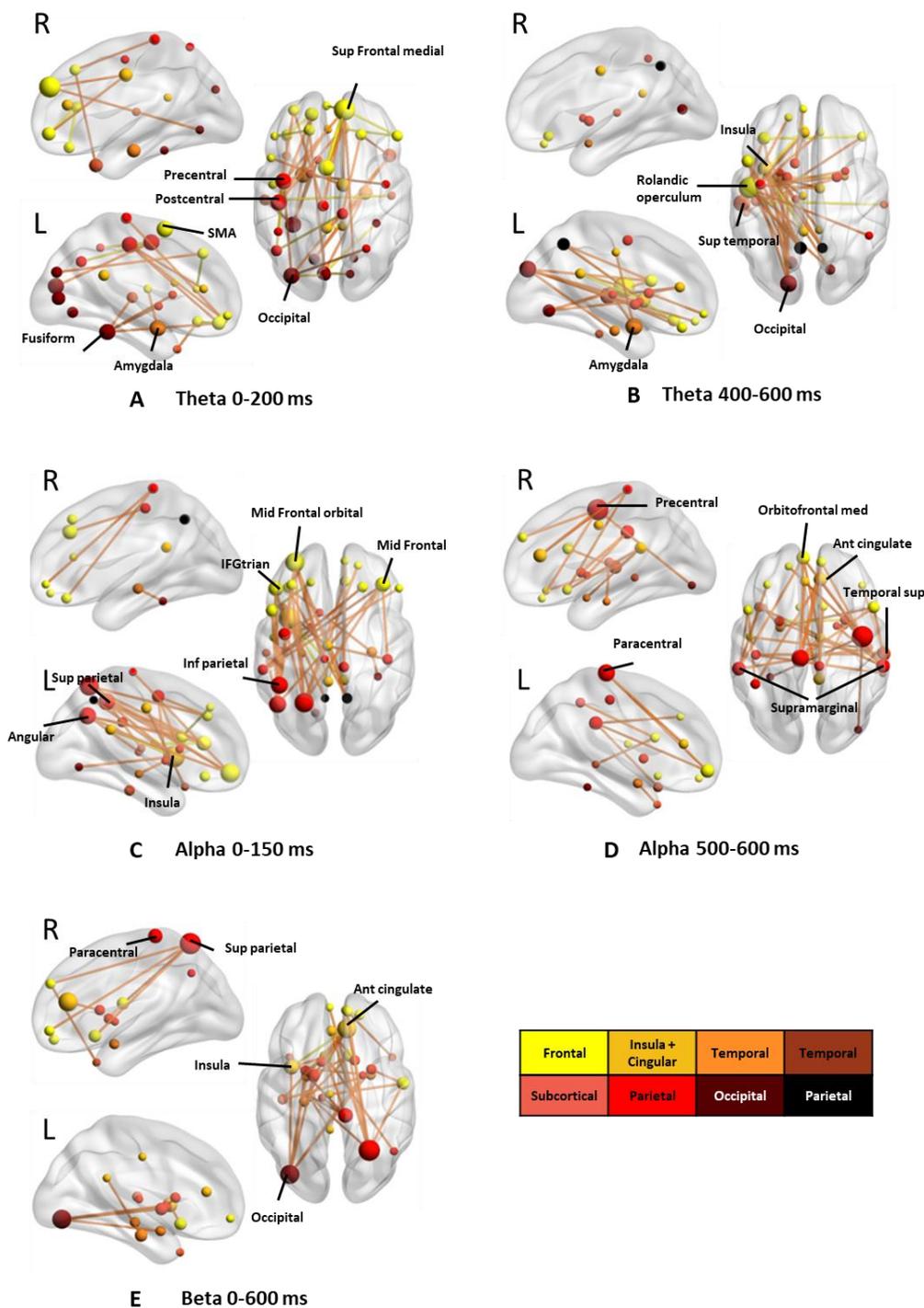


Figure 33. Réseaux significatifs issues de l'analyse NBS montrant une augmentation de la connectivité avec le temps (post > pré) au cours des essais **cibles répétés** chez l'ensemble des participants au niveau des bandes de fréquences (A et B) Thêta, (C et D) Alpha, (E) Bêta. Les nœuds dont le nom est indiqué sont les hubs, c'est-à-dire les nœuds ayant le plus grand nombre de connexions reliées à d'autres nœuds.

Evolution du réseau au cours du temps pour l'ensemble des participants – Distracteurs - Essais répétés

Les résultats sont présentés au sein de la **Figure 34**.

Théta 150-600ms – Nous avons observé une augmentation de la connectivité au niveau de la bande chez l'ensemble des participants ($p = .0001$). A nouveau, c'est essentiellement une augmentation des connexions fronto-pariétales qui a été observée. Le cortex orbitofrontal supérieur bilatéral était un nœud important ainsi que le CCA gauche, le cortex auditif et le gyrus paracentral droit.

Alpha 0-600ms – Nous avons observé une augmentation de la connectivité au niveau de la bande chez l'ensemble des participants ($p = .01$). Cette augmentation était présente sur l'ensemble du scalp. Les principaux nœuds étaient situés sur l'hémisphère à gauche et comprenaient le gyrus frontal inférieur, le gyrus angulaire, le cortex auditif et le gyrus temporal inférieur. Le cunéus et le gyrus temporal médian faisaient partie des nœuds situés sur l'hémisphère droit.

Bêta 0-600ms – Nous avons observé une augmentation de la connectivité au niveau de la bande chez l'ensemble des participants ($p = .024$). Ce réseau présentait des connexions entre le lobe frontal et pariétal, pariétal et occipital et frontal, dont le CCA, et occipital. Les nœuds les plus importants étaient le gyrus frontal inférieur gauche, le cortex orbitofrontal, le gyrus frontal médian, les giri postcentral et précentral, le gyrus lingual et enfin l'insula.

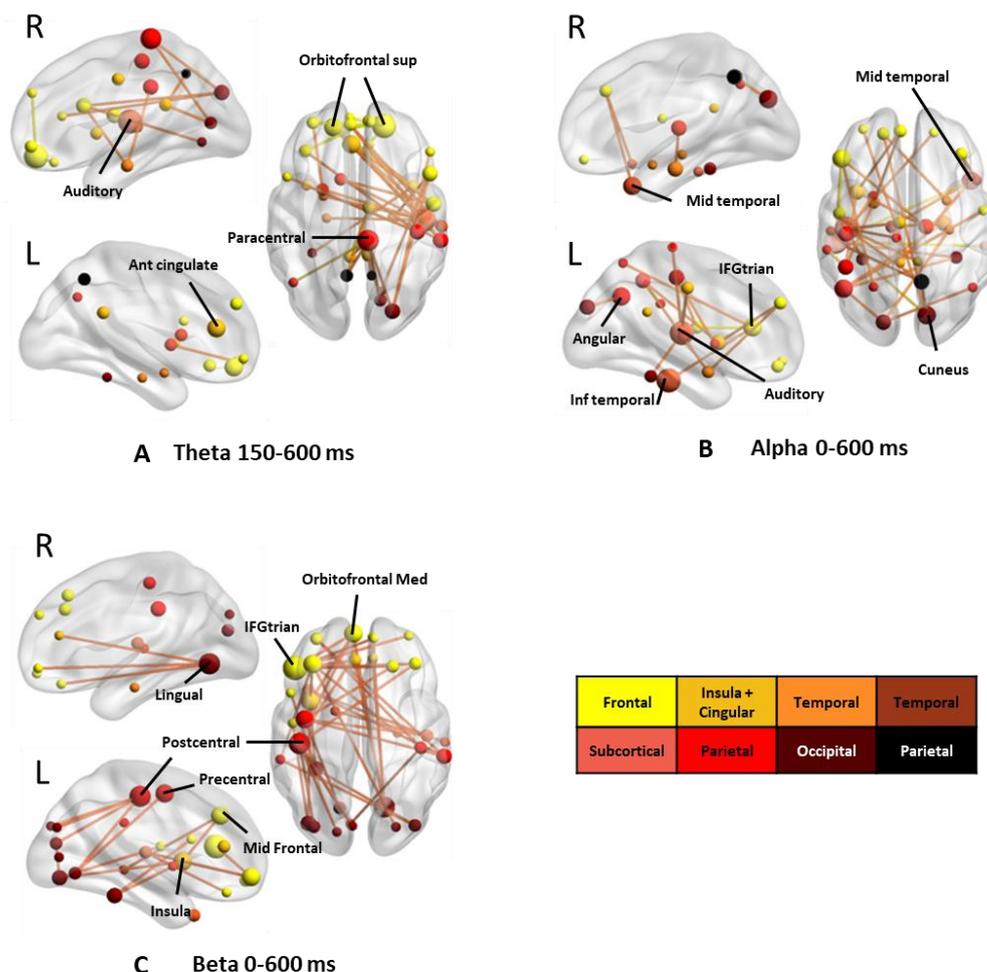


Figure 34. Réseaux significatifs issues de l'analyse NBS montrant une augmentation de la connectivité avec le temps (*post > pré*) au cours des essais **distracteurs répétés** chez l'ensemble des participants au niveau des bandes de fréquences (A) *Thêta*, (B) *Alpha* et (C) *Bêta*.

Interaction entre les groupes - Distracteurs

Les résultats sont présentés au sein de la **Figure 35**.

Thêta 50-150ms – Pour le groupe HCC, la connectivité était plus importante lors de la première tâche au cours des essais différents ($p = .03$) tandis que l'inverse a été observé pour le groupe BCC ($p = .014$). La diminution de la connectivité chez le groupe HCC était surtout observée entre le lobe frontal et le gyrus parahippocampique, qui était le nœud le plus important du réseau. Des connexions au niveau pariétal et occipital étaient aussi observées. Ajouté au gyrus parahippocampique, le cortex occipital, le précuneus, le gyrus postcentral et paracentral et le cortex cingulaire médian. Le réseau représentant l'augmentation de la connectivité chez le groupe BCC présentait davantage de connexions fronto-pariétales, mais aussi fronto-occipitales. Des

régions sous-corticales étaient aussi très connectées avec la région occipitale, comme en atteste la présence du noyau caudé parmi les nœuds du réseau. Au niveau frontal, le cortex orbitofrontal supérieur, le gyrus frontal inférieur et le cortex olfactif étaient les nœuds les plus importants. Le gyrus postcentral, l'amygdale, le gyrus temporal inférieur et le cortex occipital étaient des hubs.

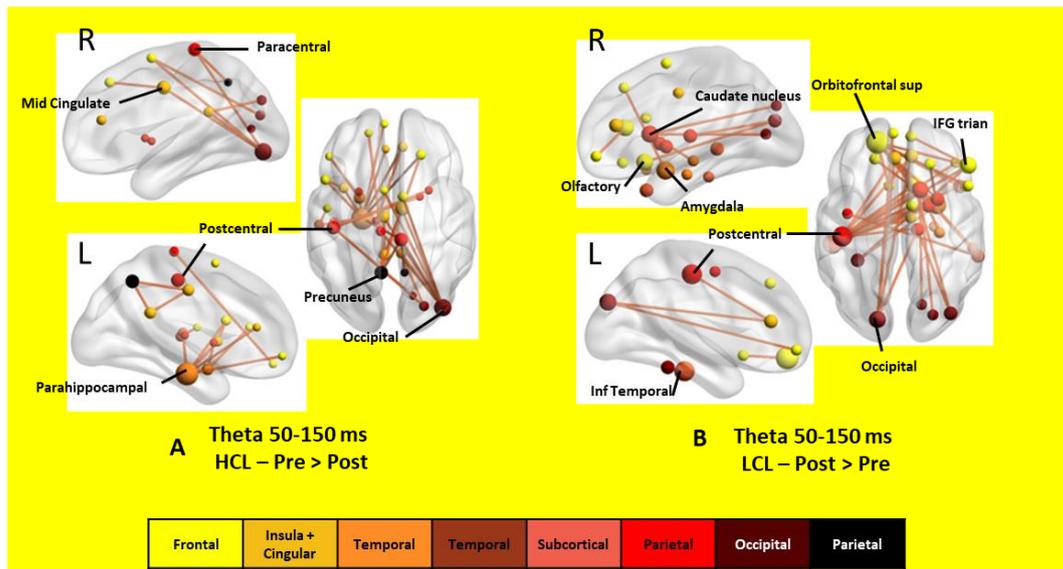


Figure 35. Réseaux significatifs issues de l'analyse NBS montrant une évolution de la connectivité avec le temps (A et B) lors du traitement des *distracteurs* au cours des essais *différents* au niveau de la bande thêta. HCL : Haute charge cognitive ; LCL : Basse charge cognitive

4.4. Analyse temps-fréquences

La puissance des oscillations de la bande alpha (500-600ms) au niveau du gyrus précentral droit diminuait avec le temps $t(23) = 2.37, p < .05$, tout comme le CCA droit mais marginalement, $t(23) = 1.9, p < .09$. Toujours au niveau du CCA droit, une diminution marginale au cours du temps a aussi été observée sur la bande bêta (0-600ms), $t(23) = 1.8, p < .09$.

5. Discussion

Au cours de cette expérience, nous souhaitons évaluer l'impact de la fatigue cognitive sur le contrôle cognitif et plus spécifiquement sur la flexibilité ou la stabilité cognitive. Pour cela, les participants ont accompli une tâche de comparaison différée, qui permet de manipuler ces deux modes de contrôle, entrecoupée par une tâche d'induction de fatigue cognitive. En analysant les tâches de comparaison différée, nous avons observé que le traitement des distracteurs, tout

comme celui des cibles, était altéré avec le temps, mais uniquement lors des essais dont la consigne changeait, ce qui suggère une altération de la flexibilité cognitive. Au cours de ces essais, les participants étaient moins précis mais plus rapides. Cet échange vitesse-précision était accompagné d'une relative stabilité de l'évolution de la connectivité fonctionnelle au cours du temps. A l'inverse, les participants devenaient plus rapides lors des essais dont la consigne restait identique. Cette amélioration était accompagnée d'une augmentation de la connectivité fonctionnelle sur l'ensemble des bandes de fréquences évaluées. Ce résultat pourrait refléter une orientation de l'effort mental vers le traitement de ces essais. L'impact de la fatigue cognitive sur la flexibilité cognitive pourrait donc s'expliquer par un désengagement de l'effort, conformément au rôle motivationnel qui lui est attribué par certains modèles (Boksem & Tops, 2008 ; Müller & Apps, 2019).

5.1. La tâche TLDB

Afin d'évaluer si une fatigue cognitive a été induite au cours de la tâche TLDB, nous avons mesuré des indicateurs subjectifs et objectifs. L'analyse des mesures subjectives montra que les participants des deux groupes rapportèrent une augmentation de la fatigue cognitive. Les mesures comportementales allaient aussi dans ce sens puisque sur les deux tâches, l'ensemble des participants présentaient une baisse de performance (i.e. précision et CV) au cours du temps. Toutefois, aucune différence de groupe n'a été observée. En conclusion, la tâche TLDB a bien permis d'induire une fatigue cognitive, qui plus est sans augmentation de la somnolence. Cependant, les modifications que nous avons effectuées par rapport à la première expérience afin d'obtenir une différence marquée entre les deux groupes n'ont pas fonctionné.

5.2. Tâche de comparaison différée

5.2.1. Mesures subjectives et comportementales

Nos résultats ont confirmé qu'une fatigue cognitive était bien apparue au cours du temps puisque les participants ont rapporté une augmentation de la fatigue subjective. Une diminution de l'intérêt envers la tâche a aussi été rapportée par l'ensemble des participants. Au niveau comportemental, un échange vitesse-précision a été observé mais uniquement lors des essais différents. Sur l'ensemble des essais, une diminution des TR au cours du temps était présente mais les participants devenaient moins précis avec le temps uniquement lors des essais différents. Nous n'avons pas observé l'habituel coût de changement présent lorsque la consigne avait

changé. Toutefois, dans cette étude, les résultats comportementaux n'étaient pas uniquement dépendants du changement de consigne lors de l'encodage mais aussi de la manipulation des stimuli et de la récupération. De plus, des changements de consignes étaient aussi demandés au niveau de la période de manipulation. Il est donc probable que la complexité du paradigme ne permettait pas d'observer le coût de changement au niveau d'un indicateur comportemental mesuré à la fin de toutes ces étapes.

5.2.2. Encodage des stimuli cibles

La quasi-totalité de nos résultats met en avant une augmentation de la connectivité fonctionnelle avec le temps sur les différentes bandes de fréquences évaluées et uniquement lors des essais répétés.

Dans notre étude, nous avons observé une augmentation de la connectivité fonctionnelle au niveau de la bande thêta au début et à la fin de la période d'encodage et cela pour l'ensemble des participants. Lors de la première partie (0-200ms), plusieurs régions réparties sur l'ensemble du cerveau ont vu leur nombre de connexion augmenter avec le temps. Parmi elles, le gyrus frontal inférieur, l'hippocampe, le cortex pariétal inférieur et le gyrus fusiforme. La synchronisation au niveau de la bande thêta a été postulée comme étant un marqueur de l'activation et la synchronisation des différentes régions impliquées dans les processus de MDT (Jensen, 2005 ; Sauseng et al., 2010). Puis, les régions dont le nombre de connexions a beaucoup augmenté avec le temps sont impliquées dans un encodage réussi (Addis & McAndrews, 2006 ; Osipova et al., 2006). Le gyrus fusiforme par exemple est fréquemment observé comme étant activé pendant l'encodage (Kim, 2011). La présence du gyrus postcentral, qui fait partie de la jonction temporo-pariétale dont le rôle est la réallocation attentionnelle (Corbetta et al. 2002), pourrait être cohérente avec l'interprétation d'un traitement précoce des caractéristiques pertinentes du stimulus afin d'améliorer l'encodage.

Au cours de seconde partie de l'encodage (400-600ms), l'ensemble des nœuds observés sont activés lors de l'utilisation de la boucle phonologique (Emch et al., 2019). Parmi les nœuds recensés, l'aire de Broca (gyrus frontal inférieur partie operculaire), impliquée dans la production du langage (Koelsch et al., 2009), était présente, de même que l'opercule rolandique, qui est adjacent à l'aire de Broca. L'augmentation de la connectivité de ces régions avec le temps peut signifier que les participants utilisaient davantage la boucle phonologique lors de l'encodage.

L'augmentation observée aussi au niveau du gyrus temporal supérieur est cohérente avec cette interprétation. La partie postérieure de ce gyrus fait partie de l'aire de Wernicke, elle aussi impliquée dans la compréhension et la production du langage (Binder, 2015). De même que la présence du précunéus parmi les nœuds. Cette région fait partie du réseau du mode par défaut, qui est activé lorsque les pensées sont tournées vers soi.

Comme au niveau de la bande thêta, nous avons observé une augmentation de la connectivité fonctionnelle au début (0-150ms) et à la fin (500-600ms) de la période d'encodage et cela pour l'ensemble des participants au niveau de la bande alpha. Lors de ces deux périodes, un couplage fronto-pariétal plus élevé a été observé avec le temps. L'amplitude des oscillations alpha revêt un rôle fonctionnel d'inhibition des régions non pertinentes mais la synchronisation de leur phase est impliquée dans toutes les étapes de traitement de la MDT et favoriserait notamment le processus d'encodage (Sauseng et al., 2005 ; Freunberger et al., 2009 ; Palva & Palva, 2011). Et globalement, cette synchronisation au sein des réseaux pertinents pour la tâche, notamment fronto-pariétal, a un rôle direct dans les mécanismes top-down et attentionnels (Palva & Palva, 2011). De plus, nous retrouvons les nœuds du réseau de la saillance, i.e., l'insula ou encore le CCA et le cortex orbitofrontal. Un des rôles fonctionnels leur étant attribué est de guider le traitement ou encore de maintenir les consignes en mémoire (Dosenbach et al., 2008). Cette augmentation pourrait donc refléter une amélioration du traitement et de l'encodage des stimuli.

L'augmentation de la connectivité au niveau de la bande bêta était présente sur la totalité de la période d'encodage. Certains modèles récents avancent que la bande bêta est impliquée dans le mécanisme permettant aux informations d'intégrer la MDT (Dipoppa et al., 2016). Il est donc possible que le réseau observé reflète l'augmentation de l'implémentation de ce mécanisme. Les ganglions de la base étaient très représentés au sein de ce réseau et partageaient des connexions avec le CCA droit, l'insula et le cortex occipital. Les ganglions de la base sont essentiels pour sélectionner de manière flexible les stimuli intégrés en MDT ou non (van Schouwenburg et al., 2010). Le striatum, et notamment le noyau caudé, qui est un des principaux nœuds de notre réseau, partage en effet une connexion directe avec le cortex visuel (Seger, 2013). La connectivité entre ces structures est d'ailleurs plus importante lorsque le stimulus est associé à une valeur positive, ce qui indique qu'il influence directement l'orientation de l'attention vers certains stimuli (Meffert et al., 2018). Une augmentation de la connectivité a été observée entre le CCA et l'insula. Ces deux régions qui font partie du réseau de la saillance guident l'orientation du contrôle cognitif et le traitement des stimuli. Enfin, une augmentation de la connectivité a été observée entre le CCA bilatéral et le cortex occipital. Il a été observé qu'une connectivité plus forte entre le CCA

dorsal et les régions concernées par la tâche facilite le traitement des informations pertinentes et augmente la performance (Aben et al., 2020). La bande bêta pourrait en effet refléter un processus attentionnel contrôlé. L'attention améliorerait la connectivité entre les régions du cerveau pertinentes pour la tâche. Par exemple, Gross et al., (2004) ont montré que la synchronisation de la phase bêta entre les régions concernées par la tâche était plus importante pour les cibles par rapport aux distracteurs au cours d'une tâche de clignement attentionnel (Gross et al., 2004).

5.2.3. Encodage des stimuli distracteurs

Les analyses portant sur le traitement des distracteurs montrent à nouveau une augmentation de la connectivité fonctionnelle avec le temps sur les différentes bandes de fréquences évaluées et uniquement lors des essais répétés.

L'augmentation de la connectivité fonctionnelle évaluée au niveau de la bande thêta était présente sur presque l'entièreté de la durée de la période d'encodage. Le cortex auditif et le lobule paracentral, qui sont impliqués dans le traitement du langage, étaient parmi les deux nœuds les plus importants du réseau. Le CCA et le cortex orbitofrontal les accompagnaient. Etant donné le rôle des nœuds impliqués, une possibilité est que cette augmentation ne reflète pas un traitement opéré sur le distracteur mais sur la cible. La présence de ces nœuds pourrait indiquer que les participants se répétaient la lettre cible lorsqu'un distracteur était présent. Cette stratégie serait (davantage) utilisée lors de la seconde tâche.

Le réseau représentant l'augmentation de la connectivité au niveau de la bande alpha sur la totalité de l'encodage partage certains nœuds avec le réseau thêta, notamment le cortex auditif. Avec lui, d'autres nœuds impliqués dans la rétention d'une information sont présents tels que le gyrus temporal inférieur et moyen, le précunéus ainsi que le gyrus angulaire. Comme évoqué précédemment, le rôle fonctionnel de la synchronisation de phase des oscillations alpha est différent de celui de leur amplitude puisqu'il n'a pas de rôle d'inhibition. Dans ce réseau, l'ensemble des nœuds est dédié à l'encodage et la mémorisation. Il est donc possible que cette augmentation reflète la facilitation de la mémorisation des cibles pendant la présence de distracteurs. Le cunéus est aussi un nœud important. Une diminution de l'amplitude des oscillations avec le temps afin de supprimer l'intégration des distracteurs aurait été possible mais nous n'avons observé aucune variation de l'amplitude au cours du temps.

De même que lors du traitement des cibles, une augmentation de la connectivité au niveau de bêta était présente sur la totalité de la période d'encodage des essais répétés et pour l'ensemble des participants. Ce réseau partage certaines similarités avec celui observé lors du traitement des cibles. L'insula, le CCA bilatéral, le cortex occipital mais de manière plus large, étaient des nœuds plus importants. Mais les ganglions de la base n'étaient pas impliqués. Très récemment, Zavala et al. (2017) ont montré l'implication de cette bande de fréquence lorsqu'il fallait empêcher l'encodage d'un distracteur au cours d'une tâche très proche de la nôtre. Dans leur étude, ils avaient ciblé la connectivité entre le CPF et le noyau subthalamique, qui est impliqué dans l'inhibition, et montré que la connectivité entre les deux structures était plus importante lors du traitement du distracteur (Zavala et al., 2017). Le gyrus frontal inférieur gauche était un nœud important au sein du réseau. Classiquement, ce gyrus est impliqué dans l'inhibition mais lorsqu'il est latéralisé à droite (Aron, 2011). Cependant, des résultats suggèrent que les régions frontopariétales de l'hémisphère gauche jouent un rôle d'inhibiteur (Hirose et al., 2012). Récemment, il a aussi été observé que l'efficacité de l'inhibition d'une réponse motrice était liée à l'activité de cette région et du noyau subthalamique (Herz et al., 2014).

Au niveau de la bande thêta et précocement lors de la période d'encodage (50-150ms) des distracteurs au cours des essais différents, nous avons observé une évolution différente de la connectivité fonctionnelle au cours du temps selon le groupe. Le groupe BCC présentait une augmentation de la connectivité, tandis que le groupe HCC présentait lui une diminution. Puis le réseau cérébral était complètement différent entre les deux groupes. Pour le groupe BCC, les structures impliquées dans l'effort cognitif étaient très représentées telles que ganglions de la base, le CCA bilatéral ou encore le cortex orbitofrontal qui constituaient des nœuds importants du réseau. Alors que pour le groupe HCC, des régions plutôt tourner vers la maintenance d'une information étaient impliquées (e.g. lobule paracentral et gyrus parahippocampique).

5.2.4. Que nous enseignent ces résultats sur l'impact de la fatigue cognitive sur la stabilité/flexibilité cognitive ? Mise en relation avec les modèles de la fatigue

Ces résultats nous informent que la fatigue cognitive a un impact négatif surtout sur la flexibilité cognitive qui pourrait s'expliquer par un désengagement de l'effort mental et non pas une altération des capacités cognitives, en conformité avec les modèles attribuant un rôle motivationnel à la fatigue cognitive (Hockey, 2013 ; Müller et Apps, 2019). Dans notre étude, nous avons évalué la stabilité et la flexibilité cognitive de deux façons. La première, en observant

respectivement le traitement des distracteurs ou des cibles lors de la période d'encodage. La seconde en manipulant le changement de consigne d'un essai à l'autre. Lorsque la consigne changeait, la flexibilité cognitive était sollicitée. C'est uniquement au cours de ces essais que nous avons observé un effet négatif de la fatigue cognitive.

Au cours des essais répétés, la performance des participants s'améliorait avec le temps puisqu'une diminution des TR était présente. De plus, les analyses de connectivité montrent qu'une augmentation au cours du temps sur les différentes bandes de fréquences évaluées accompagnait cette amélioration de la performance. Cela était observé indépendamment du type de stimulus, ce qui montre que la stabilité et la flexibilité cognitive, évaluées selon le traitement des stimuli, étaient préservées. L'augmentation de la connectivité fonctionnelle pourrait refléter la présence d'un effort mental plus important au cours de ces essais (e.g., Kitzbichler et al., 2011). Cette interprétation est cohérente avec le fait que les structures du réseau de la saillance, notamment le CCA et le l'insula, impliquées dans la gestion de l'effort mental étaient présents parmi les nœuds importants des différents réseaux. Cette connectivité supplémentaire n'était donc pas présente pour compenser une diminution de la capacité à effectuer la tâche puisqu'aucune baisse de performance n'a été observée, au contraire.

Les résultats obtenus au cours des essais dont la consigne changeait vont aussi dans ce sens. Au niveau comportemental, nous avons observé une baisse de la précision mais aussi une diminution des TR, ce qui démontre la présence d'un échange vitesse précision. Cela signifie que les participants peuvent avoir changé leur stratégie de réponse au profit d'une stratégie moins coûteuse. Un effet qui a déjà été observé au cours d'études évaluant les effets de la fatigue cognitive (Laurent et al., 2013 ; Salomone et al., accepté). Contrairement aux essais répétés, les analyses de connectivité fonctionnelle montrent dans l'ensemble l'absence de modulation au cours du temps. Nous avons en effet seulement observé une augmentation de la connectivité au niveau de la bande thêta lors du traitement des distracteurs, mais uniquement pour le groupe BCC. L'inverse a été observé pour le groupe HCC. L'augmentation de la connectivité présente pour le groupe BCC n'était en tout cas pas suivie de modifications comportementales différentes du groupe HCC. Enfin, les participants ont rapporté une baisse d'intérêt pour la tâche. Ce report subjectif concerne indifféremment le type d'essai ou le type de stimulus. Il est néanmoins cohérent avec notre interprétation des résultats précédents.

Finalement, ces résultats sont en partie conformes à nos hypothèses puisque nous avons postulé que l'effet de la fatigue cognitive serait plus important lors des essais avec un changement de consigne. Le traitement des deux types de stimulus demande un effort mental plus important lors du changement de consigne puisque des opérations cognitives supplémentaires sont nécessaires. La valeur de l'effort à exercer dans ces cas a pu être revue à la baisse. Ce résultat est aussi cohérent avec d'autres études ayant évalué les effets de la fatigue cognitive sur la flexibilité (Plukaard et al., 2015 ; Petruo et al., 2018). Notre approche permet cependant d'avoir une idée précise des réseaux cérébraux impliqués.

Nous avons postulé que les effets seraient plus importants pour le groupe HCC. Même si le résultat est minime, une différence a bien été observée entre les deux groupes et permet de valider la manipulation effectuée au sein de la tâche d'induction. Au niveau de la bande thêta, lors du traitement des distracteurs au cours des essais dont la consigne changeait, nous avons observé une diminution de la connectivité avec le temps pour le groupe HCC et l'inverse pour le groupe BCC. Ces essais correspondent aux essais les plus difficiles de l'expérience. Un effort supplémentaire est nécessaire lors des essais avec une consigne différente et il a récemment été montré que la stabilité cognitive était jugée plus coûteuse (Papadopetraki et al., *en cours de publication*). Cette diminution de la connectivité uniquement pour le groupe HCC pourrait être due à une fatigue cognitive plus importante.

5.3. Limites de l'étude

Des limites peuvent être relevées dans cette étude. Tout d'abord, la taille de l'échantillon était relativement faible. Les résultats, et l'absence de résultats, notamment au cours des analyses des mesures subjectives, sont donc à prendre avec précaution. Nous avons choisi une approche basée sur les données afin de sélectionner les fenêtres temporelles évaluées. Les réseaux que nous avons détectés ne représentent donc pas purement le fonctionnement d'un mécanisme cognitif, notamment lorsque la fenêtre choisie est longue. Une approche différente pourrait être utilisée afin de préciser quels sont les mécanismes impactés par la fatigue cognitive. De la même manière, les analyses mettent en évidence l'ensemble des connexions dépassant un seuil prédéfini. Il est donc possible que certaines connexions n'aient pas été prises en compte. Il aurait pu être utile d'accompagner en plus de ces analyses de connectivité à un niveau global, des analyses à un niveau plus local guidées par des hypothèses prédéfinies. Enfin, la mesure wPLI est une mesure de connectivité fonctionnelle et ne renseigne en rien sur la direction des connexions entre les nœuds. Dans certaines de nos analyses, nous postulons parfois un sens mais cela reste donc à

vérifier. Enfin, et surtout, la limite principale de cette étude est la précision spatiale réduite due au fait que nous ne disposions pas des données IRM de chaque sujet. Il réside donc une certaine incertitude concernant les structures identifiées.

6. Conclusion

Pour résumer, nous avons observé que le traitement des distracteurs tout comme celui des cibles était altéré avec le temps, mais uniquement lors des essais dont la consigne changeait, ce qui suggère une altération de la flexibilité cognitive. La présence d'un échange vitesse-précision au cours de ces essais, accompagné d'une relative stabilité de l'évolution de la connectivité fonctionnelle au cours du temps, a été observée. À l'inverse, les participants devenaient plus rapides lors des essais dont la consigne restait identique. Cette évolution était associée à une augmentation de la connectivité fonctionnelle sur l'ensemble des bandes de fréquences évaluées. Ce résultat pourrait refléter une orientation de l'effort mental uniquement au cours de ces essais. L'impact de la fatigue cognitive sur la flexibilité cognitive pourrait donc s'expliquer par un désengagement de l'effort, conformément au rôle motivationnel attribué par certains modèles à la fatigue cognitive (Boksem & Tops, 2008 ; Müller & Apps, 2019).

Relations entre ces résultats et ceux de l'expérience précédente

Dans cette expérience, nous avons réutilisé la tâche d'induction modifiée pour l'expérience 2. Les résultats observés ont été identiques puisqu'une baisse de performance a bien été observée au cours de la tâche mais indifférente pour les deux groupes. Au niveau subjectif, à nouveau, le report d'une fatigue était bien présent. Mais, comme au niveau comportemental, aucun effet de groupe n'a été observé.

Cependant, cette fois-ci nous avons bien observé un transfert des effets de la fatigue cognitive sur une autre tâche. Cet effet était minime mais présent malgré tout. En comparaison de l'expérience 2, la tâche d'évaluation utilisée partageait plus de processus cognitifs avec la tâche d'évaluation. Le transfert a pu aussi être observé parce que la tâche était plus difficile.

Les résultats de cette expérience font écho à ce que nous avons observé au cours de la première expérience. Nous avons en effet observé que la fatigue cognitive induisait un désengagement de l'effort à l'origine d'une diminution de l'implication du mécanisme de suppression de l'action automatique incorrecte. Nous observons à nouveau dans cette étude un phénomène de désengagement et donc des résultats en accord avec les modèles motivationnels de la fatigue cognitive plutôt que ceux postulant qu'elle soit issue d'une diminution stricte des ressources cognitives. Ce désengagement n'était toutefois pas total.

Expérience 4 – Supervision d'un système automatisé et fatigue cognitive : évaluation de l'impact sur la flexibilité à l'aide d'une analyse de connectivité fonctionnelle

But de l'expérience

Le but de cette étude est d'évaluer les corrélats cérébraux des mécanismes altérés ou préservés par la fatigue cognitive induite cette fois-ci à la suite d'une tâche ne sollicitant pas le contrôle cognitif.

1. Résumé

Au cours de cette expérience, nous avons analysé l'effet de la fatigue cognitive induite au cours d'une tâche de supervision de pilote automatique sur la flexibilité cognitive. Au niveau comportemental, la flexibilité n'était pas altérée par la fatigue malgré le fait qu'elle était accompagnée d'une augmentation au cours du temps de la fatigue subjective ainsi que d'une évolution de la connectivité fonctionnelle au cours du temps. Cette évolution était présente uniquement lors des essais faciles. Lorsque l'essai était précédé par un essai difficile, nous avons observé une évolution différente de la synchronisation des oscillations alpha au début et à la fin de l'essai. Indépendamment de l'essai qui précédait, une diminution de la synchronisation des oscillations bêta a été observée sur la première moitié de l'essai. Ces résultats étaient présents au sein de réseaux incluant des régions essentiellement frontales, pariétales et temporales. La présence de nœuds comme l'hippocampe au sein de ces réseaux ainsi que la fenêtre temporelle laisse penser que la fatigue altérerait des processus liés à la sélection ou au changement de règles.

2. Introduction

Les activités humaines, notamment le transport aérien civil ou militaire, incluent de plus en plus des systèmes automatisés et les prochains développements technologiques (e.g. intégration

d'algorithmes de décision) promettent de rendre les systèmes encore plus autonomes. Ainsi, des activités comme le pilotage requièrent maintenant davantage une simple supervision du système et parfois, notamment lors d'imprévu, la reprise en main de ce dernier. Or, ce changement de rôle n'a pas forcément eu les effets positifs escomptés et peut induire une fatigue cognitive, un état cognitif pouvant nuire aux capacités de reprise en main des opérateurs. Le problème est que lorsque ces opérateurs travaillent au sein de systèmes critiques (avions, centrales nucléaires, trains...), l'incapacité à récupérer le contrôle du système peut avoir des conséquences dramatiques.

En effet, une baisse de performance est souvent observée au cours de ces activités, parfois même après quelques minutes. Par exemple, après 10 minutes de conduite automatisée, les conducteurs réagissaient plus lentement aux stimuli visuels (Cha, 2003). Plusieurs théories ont été proposées afin d'expliquer ces effets négatifs. Selon la théorie du désengagement (Manly et al., 1999), la nature monotone de l'activité va augmenter les divagations attentionnelles vers des pensées personnelles ou des rêveries, ce qui peut générer par exemple une diminution de la capacité de détection (Cunningham et al., 2000). Toutefois, cette théorie ne permet pas d'expliquer les résultats d'études montrant que la baisse de performance continue au cours d'une autre tâche, plus engageante, qui suit l'accomplissement de l'activité automatisée (e.g., Zhao et al., 2012). De plus, les participants effectuant des tâches avec peu de sollicitations rapportent malgré tout une charge cognitive élevée, évaluée par exemple avec le NASA TLX, en les effectuant (Warm et al., 1996). Ce type d'activité peut donc générer une fatigue cognitive dont l'effet se prolonge même lors d'une tâche suivante. En effet, bien que ces activités ne sollicitent que peu d'actions, elles nécessitent malgré tout un effort cognitif lorsqu'elles sont effectuées activement et non passivement (Warm et al., 2008). Dans cette étude, nous allons évaluer quels sont les mécanismes cérébraux de cette fatigue et déterminer ses effets sur la flexibilité cognitive, un processus clé sous-tendant la capacité des opérateurs à s'adapter à l'imprévu et donc à reprendre en main le système.

La flexibilité cognitive est évaluée en laboratoire à l'aide du paradigme de changement de tâche au cours duquel les participants doivent de manière répétée alterner entre différents buts ou actions (Kiesel et al., 2010). Dans ce paradigme, il est généralement observé que le TR et/ou le nombre d'erreur est plus important lors des essais au cours desquels la consigne a changé plutôt que lorsqu'elle est répétée. Cette diminution de la performance est appelée « coût de changement ». Ce coût est parfois asymétrique lorsque l'on passe d'une tâche à l'autre dont la difficulté est de niveau différent. Le sens de ce coût est contre-intuitif puisqu'il est plus important lors du passage de la tâche difficile à la tâche facile (Kiesel et al., 2010). Par exemple, lors de la

tâche de Stroop, le passage à la tâche la plus facile (lecture de mots) entraîne des coûts de changement plus élevés que le passage à la tâche la plus difficile (dénomination des couleurs). Le mécanisme cognitif qui sous-tend cette asymétrie est encore débattu (Bryck & Mayr, 2008 ; Schneider & Anderson, 2010 ; Yeung & Monsell, 2003). Certains attribuent le coût à l'activation persistante du task-set précédemment activé (« inertie du task-set » ; Allport & Wylie, 1999). Le task-set correspondant aux opérations cognitives sollicitées pour accomplir la tâche. Tandis que d'autres proposent l'implication d'un processus actif tel qu'une reconfiguration ou un processus d'inhibition voire un mélange de plusieurs processus (Monsell et al., 2000 ; Arbuthnott, 2008 ; Wu et al., 2015).

La flexibilité cognitive repose sur un large réseau cérébral. L'utilisation de l'IRMf a mis en évidence l'implication du réseau fronto-pariétal (Kim et al., 2011), des régions temporales et du réseau de la saillance (Dosenbach et al., 2007). Des études électrophysiologiques ont révélé la participation de l'activité oscillatoire dans plusieurs bandes de fréquences. En comparaison des essais répétés, on retrouve généralement une augmentation de l'amplitude des oscillations thêta lors des essais alternés (Cooper et al., 2019) ainsi qu'une augmentation de la connectivité entre les régions frontales et postérieures (Sauseng et al., 2006). Les essais alternés sollicitent un effort cognitif plus important. Cela est cohérent en sachant que l'augmentation de la bande thêta reflèterait cette augmentation de l'effort (Kitzbichler et al., 2011). La bande alpha est aussi modulée par le type d'essai. La puissance des oscillations est généralement plus faible lors des essais alternés (Sauseng et al., 2006 ; Proskovec et al., 2019). Cette diminution pourrait refléter une augmentation de la récupération des informations pertinentes de mémoire (Sauseng et al., 2006) ou un mécanisme de contrôle visant à supprimer l'attention orientée sur les tâches qui ne sont plus pertinentes (Foxy et al., 2014). Tout comme pour la bande alpha, la puissance des oscillations bêta diminue lors des essais alternés (Capizzi et al., 2020). La synchronisation des oscillations bêta joue aussi un rôle attentionnel important. Elle représente un traitement amélioré des informations pertinentes tout comme la suppression de celles non pertinentes (Gross et al., 2003).

Afin d'évaluer l'effet de la fatigue cognitive induite au cours d'une tâche automatisée sur la flexibilité cognitive, les participants vont effectuer un paradigme de changement de tâche avant et après une tâche de supervision de pilote automatique. Afin d'augmenter la présence de la fatigue cognitive, un groupe effectuait en plus une tâche de vigilance psychomotrice, connue pour

induire de la fatigue, avant d'effectuer la tâche de supervision. Tandis qu'un groupe contrôle lisait des magazines.

Nous allons adopter la même méthode que celle utilisée dans l'expérience 3 pour investiguer ces effets. Nous allons mesurer la synchronisation de phase des oscillations neuronales entre des régions distantes via l'EEG et adopter une analyse basée sur les données. Etant donné que la fatigue cognitive altère la connectivité fonctionnelle entre des régions distantes, nous nous attendons à observer sur les différentes bandes de fréquences impliquées (thêta, alpha et bêta) une altération au cours du temps lors des essais qui nécessitent un changement de consigne puisqu'ils sollicitent le contrôle cognitif. Cette altération devrait être plus importante pour le groupe effectuant une tâche de vigilance psychomotrice.

Nous avons également évalué l'expérience subjective des participants afin de vérifier si une fatigue cognitive était bien ressentie et surtout si l'effort rapporté en effectuant le second paradigme de changement de tâche était bien différent.

3. Méthode

3.1. Participants

18 participants recrutés au sein de la population générale et ne disposant pas d'une expérience de pilotage ont passé l'expérience. Le groupe « forte fatigue » était composé de 9 participants mais nous avons exclu un participant puisque sa performance était faible lors de la première tâche de flexibilité. Ce groupe était donc composé de 8 participants (dont 4 hommes ; $M = 25$; $ET = 3,6$). Le groupe « faible fatigue » était lui composé de 9 participants (dont 5 hommes ; $M = 23,2$; $ET = 4$).

3.2. Matériels et dispositif expérimental

Les sujets étaient assis face à un écran tactile. Le logiciel E-Prime 2.0 (Psychology Software Tools, Inc., Pittsburg, USA) a été utilisé afin d'afficher les stimuli et collecter les résultats comportementaux. Les réponses étaient enregistrées à l'aide du boîtier de réponse Chronos (Psychology Software Tools Inc., Pittsburg, USA). Ce boîtier comporte cinq touches, placées côte à côte avec la touche 1 placée à l'extrémité gauche et la touche 5 à l'extrémité droite.

3.3. Tâches effectuées par les participants

3.3.1. Tâche de flexibilité cognitive

La **Figure 36**. Déroulement d’un essai de la tâche de flexibilité cognitive. ITI : inter trial interval. représente le déroulement d’un essai. Chaque essai débutait par la présentation sur fond gris (RGB: 192,192,192) d’une croix de fixation pendant 500ms. Le stimulus était ensuite présenté pendant 1000ms ou jusqu’à la réponse du participant. Le stimulus était une flèche (5x5cm) pouvant être de deux couleurs isoluminantes, verte (RGB: 111, 156, 129) ou rouge (RGB: 235, 120, 95), pointant vers la gauche ou vers la droite. Selon la couleur de la flèche, la tâche, et sa difficulté, était différente. Lorsque la flèche était verte, les participants devaient appuyer sur la touche correspondant à la direction de la flèche (appuyer sur la touche 1 si la flèche pointait à gauche et 5 si elle pointait à droite). Dans ce cas, la tâche était facile. Lorsque la flèche était rouge, il fallait appuyer sur la touche placée à l’opposé de la direction où pointait la flèche (si la flèche pointait à droite, il fallait appuyer sur la touche 1 et inversement). Dans ce cas, la difficulté de la tâche était au contraire difficile. Les participants étaient informés qu’il fallait répondre le plus rapidement possible. Enfin, l’essai se terminait avec l’intervalle inter-essai dont la durée oscillait entre 1000ms et 1200ms (avec un pas de 50ms). La moitié des essais étaient faciles et la moitié des essais étaient précédés par un essai dont la difficulté était différente. Ils étaient donc répartis équitablement en groupe d’essais (Difficile-Facile – DF ; DD ; FF ; FD). La répartition des essais a été pseudo-randomisée avec le logiciel Mix (van Casteren & Davis, 2006). Au total, les participants effectuaient 480 essais par tâche, i.e. au début et à la fin du protocole (960 au total). Un entraînement de 80 essais a été effectué par les participants.

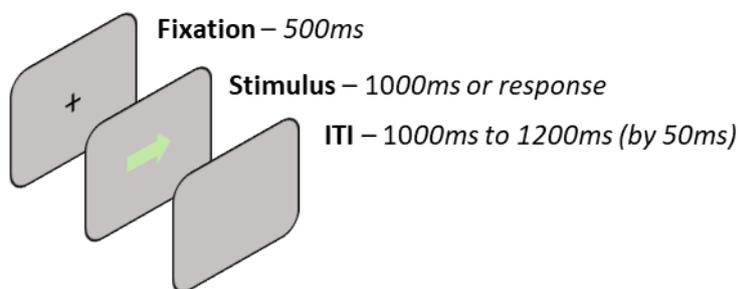


Figure 36. Déroulement d’un essai de la tâche de flexibilité cognitive. ITI : inter trial interval.

3.3.2. Tâche de vigilance psychomotrice

Chaque essai (**Figure 37.**) débutait avec l'apparition d'un rectangle jaune sur un fond noir. Après un délai aléatoire oscillant entre 2s et 10s, un chronomètre apparaissait à son tour. La tâche des participants était d'appuyer sur le bouton central, le plus rapidement possible, lorsque le chronomètre apparaissait afin de le stopper. La valeur affichée, correspondant donc au TR des participants, restait affichée pendant 1s. La tâche durait 30 minutes. Etant donné la simplicité de la tâche, les participants effectuaient avant trois essais pour s'entraîner.

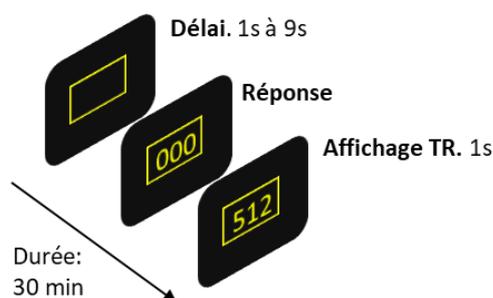


Figure 37. Déroulement d'un essai de la tâche de vigilance psychomotrice

3.3.1. Tâche de supervision d'un pilote automatique

Au cours de cette tâche effectuée au sein d'un environnement tactile virtuel (**Figure 38**), les participants ont effectué en fait deux sous-tâches : superviser les actions d'un pilote automatique et détecter des alarmes. La première tâche nécessitait d'indiquer à l'aéronef la direction, la vitesse et l'altitude qu'il devait suivre et de vérifier que les paramètres étaient toujours suivis par l'aéronef. Pour cette tâche, les écrans A, B, C et D étaient utilisés. L'affichage de vol principal (A) indique l'altitude, la vitesse et le cap suivi mais aussi l'orientation de l'aéronef par rapport à l'horizon. A sa gauche (B) figure les instructions que les participants devaient suivre (direction = 70 ; vitesse = 250 ; altitude = 200). Les participants devaient donc s'assurer que ces valeurs étaient bien cohérentes avec celles présentées au sein de l'affichage de vol principal. En plus de présenter les valeurs à suivre actuellement, au-dessus de chaque paramètre défilaient les valeurs qu'il fallait adopter. Chaque graduation correspond à une minute et la valeur devait être adoptée lorsqu'elle remplaçait la valeur suivie (e.g. il fallait indiquer la direction « 124 » lorsque celle-ci remplaçait « 70 »). Les participants devaient paramétrer les valeurs à suivre via l'écran C. Pour cela, ils devaient sélectionner la valeur souhaitée via le bouton dédié et engager, lorsqu'ils le

souhaitaient, le suivi de ce nouveau paramètre. Enfin, l'écran D permettait aux participants de savoir si les paramètres étaient suivis par le pilote automatique. Lorsque les trois voyants supérieurs de chaque paramètre (i.e. head, speed et alt) étaient verts, cela signifiait que les paramètres étaient suivis. Si ce n'est pas le cas, le voyant était gris et les participants devaient engager à nouveau le suivi du paramètre. Les trois voyants inférieurs (i.e. head capt, speed capt et alt capt) étaient constamment gris. Ils devenaient verts uniquement lorsque le suivi d'un paramètre avait été engagé. Cela permettait d'indiquer aux participants que le pilote automatique avait bien pris en compte le changement et qu'il était en train de l'effectuer. Le changement de paramètre était aussi visible sur l'affichage de vol principal.

Enfin, la seconde tâche, i.e. la détection d'alarme était effectuée via les écrans E et F. Au sein des écrans E, les participants devaient appuyer le plus rapidement possible sur le carré dont la couleur avait changé. Les carrés verts devenaient gris et les carrés gris pouvaient devenir rouges. Les jauges présentées au sein des écrans F oscillaient verticalement et devaient rester dans la zone bleue. Si une jauge sortait de cette limite, les participants devaient aussi appuyer le plus rapidement sur cette jauge. Cette tâche de détection était prioritaire par rapport à la tâche de supervision. En tout, seize alarmes apparaissaient durant la tâche, divisées en 3 types (i.e. 6 carrés verts, 6 carrés rouges et 6 jauges). L'apparition de ces 16 alarmes était divisée en 4 blocs séparés selon leur fréquence (i.e. forte ou faible). Lorsque la fréquence était faible, le bloc durait 16 minutes alors que lorsqu'elle était importante, le bloc durait 8 minutes. La fréquence était donc modulée en faisant varier la durée plutôt que le nombre d'alarmes. La tâche était composée de deux blocs de chaque fréquence. Ils apparaissaient en alternance (faible, forte, faible forte).

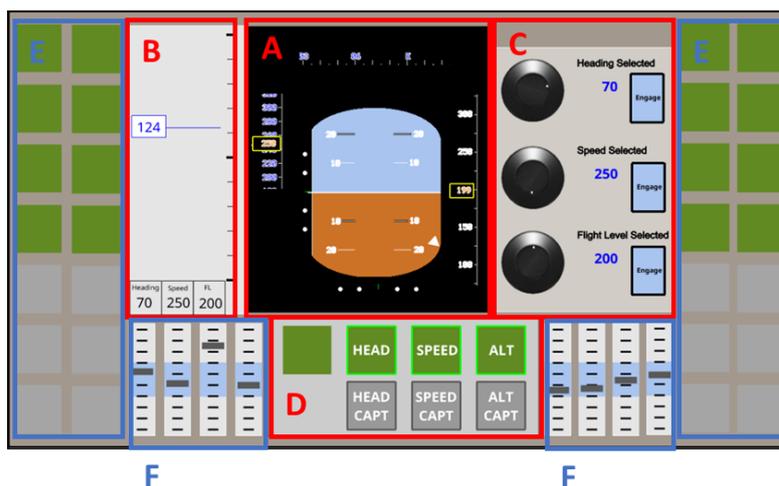


Figure 38. Environnement au cours duquel est effectuée la tâche de supervision d'un pilote automatique.

3.4. Echelles subjectives

L'échelle Samn-Perelli a été utilisée avant et après chaque tâche afin d'évaluer l'évolution du niveau de vigilance des participants. Le NASA RTLX a été utilisée pour évaluer le niveau de charge cognitive et l'effort associé à chaque tâche. Enfin, au début de la tâche, le nombre d'heures de sommeil de la nuit précédant le jour de l'expérience avait été quantifié. Leur chronotype avait été évalué avec le questionnaire rMEQ (reduced Morningness-Eveningness Questionnaire ; Adan & Almirall, 1991 ; **Annexe 1**).

3.5. Procédure

Les participants débutaient en remplissant le questionnaire rMEQ. Ensuite, ils effectuaient l'entraînement de la tâche de flexibilité et enchaînaient sur une période de repos dont la durée était de 5 minutes. Au cours de celle-ci, les participants devaient fixer une croix de fixation. La consigne de se détendre leur été donnée. L'échelle Samn-Perelli était ensuite remplie. La première tâche de flexibilité était accomplie. Après cette tâche, et après chaque tâche, l'échelle NASA RTLX et l'échelle Samn-Perelli étaient remplies. Afin de créer un groupe « forte fatigue » et « faible fatigue », un groupe accomplissait la tâche de vigilance psychomotrice ou lisait des magazines pendant 30 minutes, respectivement. Avant cette étape, ils effectuaient un entraînement de la tâche de supervision pendant 15 minutes environ et effectuaient après la tâche test pendant 55 minutes. Enfin, ils terminaient l'expérience en accomplissant à nouveau la tâche de flexibilité cognitive.

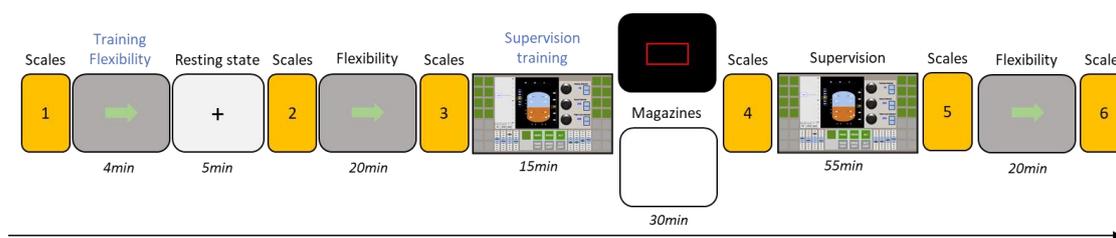


Figure 39. Déroulement de l'expérience.

3.6. Acquisition des signaux EEG

Nous avons utilisé un système actiCHamp pour amplifier le signal et le logiciel BrainVision Recorder (Brain Products) afin d'acquérir les signaux électroencéphalographiques et électro-oculographiques. La fréquence d'échantillonnage était de 1Khz. Le signal a été mesuré via 64 électrodes actives de type Ag/AgCl. Plus précisément, 58 électrodes respectant un montage 10-20 amélioré (le système 5%, Oostenveld & Praamstra, 2001) ont été utilisées pour mesurer le signal cérébral, quatre de ces électrodes (F9, F10, TP7 et TP8) ont été utilisées pour mesurer les mouvements oculaires latéraux et verticaux et deux électrodes étaient positionnées sur les mastoïdes (TP9 et TP10). Durant l'acquisition, les électrodes FCz et AFz ont été respectivement utilisées comme référence et masse.

3.7. Prétraitements des signaux EEG

Les analyses ont toutes été menées avec MATLAB R2019 (Mathworks Inc., Natick, MA) et la toolbox FieldTrip (Oostenveld et al., 2011). Les données ont tout d'abord été segmentées en conservant des époques allant de 750ms avant l'apparition du stimulus à 1250ms après son apparition. Les six électrodes externes ont été supprimées. Un filtre Butterworth de 2^{ème} ordre passe-bande de 1Hz à 80 Hz a été appliqué, ainsi qu'un notch (49 à 51 Hz) afin de supprimer le bruit issu de la ligne électrique. Après une inspection visuelle, les parties bruitées du signal (e.g. artefacts musculaires ou dues aux mouvements) ont été rejetées et les électrodes dont le signal a été jugé trop bruité ont été interpolées sur l'ensemble de la durée de l'enregistrement (méthode des splines sphériques ; Perrin et al., 1989). Les données ont ensuite été rééchantillonnées à 200Hz. Les artefacts oculaires et musculaires ont été supprimés après l'utilisation de l'algorithme d'analyse en composantes indépendantes (ICA) infomax (méthode Runica, Bell & Sejnowski,

1995 ; Lee, Girolami, & Sejnowski, 1999). Les données ont ensuite été re-référencées selon la moyenne globale de toutes les électrodes.

3.8. Localisation de sources

Une procédure identique à celle de l'expérience 3 a été suivie.

3.9. Analyses de connectivité fonctionnelle

Nous avons extrait la composante imaginaire du signal à partir d'une analyse temps-fréquence des séries temporelles des 90 électrodes virtuelles sélectionnées. Pour cela, nous avons appliqué une transformée de Fourier à court terme sur des fenêtres glissantes (250ms déplacées tous les 50ms entre 500ms avant l'apparition du stimulus et 1000ms après). La connectivité entre chaque paire d'électrodes virtuelles a ensuite été calculée sur chaque période et fréquence. Comme mesure de connectivité, nous avons utilisé l'indice de délai de phase pondéré (weighted Phase Lag Index – wPLI ; Vinck et al., 2011). A l'issue de cette analyse, nous avons donc obtenu une matrice d'adjacence de 90x90 valeurs pour chaque temps et fréquence. Ces matrices ont ensuite été normalisées par rapport à la ligne de base (score z) correspondant à la période de 500ms avant l'apparition du stimulus. Une méthode de seuillage qui consiste à appliquer un seuil en dessous duquel les connexions seront retirées a été appliquée. Nous avons retenu uniquement 30% des valeurs les plus élevées de wPLI normalisées pour chaque fréquence et temps.

Avant d'identifier les réseaux cérébraux impactés par la fatigue, nous avons voulu dans un premier temps affiner le choix des fenêtres temporelles et des fréquences qui seront utilisées au cours de la période d'analyse. Pour cela, nous avons calculé la moyenne des valeurs de wPLI normalisées sur l'ensemble du cerveau (i.e. 90 x 90 nœuds), toujours pour chaque temps et bande de fréquence. Après cela, nous avons à disposition une série temporelle pour chaque fréquence évaluée. Dans cette étude, nous souhaitons évaluer les effets de la fatigue cognitive induite soit par le temps qui passe, soit selon le groupe de participants.

Pour évaluer l'effet de la fatigue à travers le temps qui passe, nous avons regroupé les valeurs de connectivité des deux groupes et effectué une analyse de permutation (5000 permutations ; $p < .05$) afin d'identifier les segments temporels où une différence entre la tâche de flexibilité effectuée au début et à la fin de l'expérience était observée. Afin d'identifier cette fois-ci les segments où une différence entre les deux groupes était présente, nous avons calculé la différence entre les valeurs de connectivité obtenues lors de la tâche pré et post-induction et nous avons à nouveau effectué une analyse de permutation afin de comparer si l'évolution de ces scores était

différente entre les deux groupes. Ces deux analyses ont été effectuées pour chaque type d'essai (Difficile-Facile – DF ; DD ; FF ; FD) séparément. Afin de contrôler le taux de faux positifs généré par les comparaisons multiples, la correction de Benjamini-Hochberg a été appliquée lors de chaque analyse de permutation (Benjamini & Hochberg, 1995).

Une fois les périodes et bandes de fréquences d'intérêts identifiées, nous avons soumis ces matrices d'adjacences à une analyse statistique des réseaux (Network-Based Statistics, NBS ; Zalesky et al., 2010). Le choix du test statistique est dépendant des hypothèses évaluées. Nous avons opté pour un test-t unilatéral afin de (1) déterminer quels étaient les réseaux qui subissaient l'influence de la fatigue induite par le passage du temps. Et afin de (2) déterminer si l'évolution de la connectivité au cours du temps était différente entre les deux groupes, nous avons appliqué une ANOVA avec comme facteur inter-sujet le groupe de sujet (forte ou faible fatigue) et comme facteur intra-sujet le temps (pré ou post). Si une interaction était observée, un test-t unilatéral était effectué afin de décomposer l'interaction. Dans cette étude, nous avons à nouveau opté pour un seuil permettant d'obtenir un réseau dont la densité était de 1% de celle du réseau maximal (4005 segments ; pour une méthode similaire, se référer à Audrain et al., 2020). Un réseau d'approximativement 40 connexions était donc obtenu. A l'issue de cette première sélection, une matrice était obtenue, recensant l'ensemble des connexions significatives. Enfin, à partir de ces matrices, des clusters, dont la forme la plus basique correspond à une connexion entre deux nœuds, ont été identifiés dans l'espace topologique à partir des connexions retenues. Une analyse de permutation (5000 permutations) a ensuite été effectuée sur ces connexions afin de créer une distribution nulle et les réseaux retenus étaient ceux dont la taille était supérieure à celle de la distribution nulle. La valeur de significativité (p values) calculée était corrigée en fonction de la probabilité de détecter un faux positif (Family Wise Error Rate – FWER) pour chaque cluster identifié. En analysant directement les clusters, cette méthode améliore leur détection par rapport à une analyse se concentrant uniquement sur la significativité de chaque connexion.

Pour terminer, nous avons aussi utilisé une mesure provenant de la théorie des graphes mesurant la force des connexions liant un nœud au reste du réseau (i.e. node strength). Cette mesure permet d'identifier les nœuds jouant un rôle important dans la communication entre les différentes structures cérébrales (Fornito et al., 2016). Les réseaux cérébraux identifiés avec NBS et l'importance des nœuds ont été présentés avec la toolbox BrainNet Viewer (Xia et al., 2013).

3.10. Analyses des données comportementales

Concernant la tâche de flexibilité, nous avons exclu des analyses le premier essai de chaque tâche et seuls les essais précédés par une réponse correcte ont été inclus. Les essais <100ms ont aussi été exclus des analyses. Après ce tri des données, 94.84 % des essais ont été conservés. Une transformation arc-sine a été appliquée sur les données de précision et une transformation inverse a été appliquée sur les TR afin de satisfaire les conditions d'applications de l'ANOVA.

Nous avons aussi analysé les données comportementales de la tâche de vigilance psychomotrice et la tâche de supervision afin de s'assurer de la présence d'une fatigue cognitive au niveau comportemental. Nous avons comptabilisé et analysé le nombre d'omissions (i.e. temps de réponse (TR) > 500ms) et les TR. Nous avons séparé la tâche en 15 blocs de 2 minutes pour évaluer un effet au cours du temps. Pour la tâche de supervision, nous avons analysé le pourcentage de détection des alarmes et le temps que les participants ont mis pour réagir selon la fréquence des alarmes. Afin d'évaluer l'effet du temps passé sur la tâche, nous avons comparé l'évolution de la performance en comparant le premier et second bloc pour chaque fréquence.

4. Résultats

4.1. Echelles subjectives

Les données ont été soumises à plusieurs ANOVA. Le score à chacune des différentes échelles a été utilisé comme VD. L'effort, une sous-échelle du NASA RTLX a aussi été inclus. A chaque fois, le facteur inter-sujet « niveau de fatigue » (forte ou faible fatigue) a été inclus ainsi que, selon l'analyse, le facteur intra-sujet « temps ».

Niveau de base – Dans un premier temps, nous avons voulu nous assurer que les deux groupes ne rapportaient pas de différences concernant leur niveau de vigilance avant de débiter l'expérience, ainsi qu'au niveau du nombre d'heures de sommeil et leur chronotype. Aucune différence entre les groupes n'a été observée, $F_s < 1$.

Tâche de vigilance psychomotrice – Aucune diminution de la vigilance n'a été observée après l'accomplissement de cette tâche, $F < 1$. Aucune différence entre les groupes était présente, $F(1,15) = 1.2, p > .1, \eta_p^2 = .05$, ni d'interaction entre les deux variables, $F(1,15) = 3, p > .1, \eta_p^2 = .05$.

Tâche de supervision – Les deux groupes ont rapporté le même niveau de charge cognitive et d'effort, $F_s < 1$. Une diminution de la vigilance avec le temps était cependant bien présente pour

l'ensemble des participants (4 vs 4.9), $F(1,15) = 9.3, p < .01, \eta_p^2 = .11$. Aucune différence entre les groupes ou interaction n'a été observée, $F_s(1,15) < 2.6, p > .1, \eta_p^2 < .03$.

Ensemble de la tâche - Nous avons évalué si une différence significative était présente entre les scores de vigilance reportés avant la première tâche de flexibilité et après la seconde. L'ensemble des participants a reporté au cours du temps une diminution de la vigilance (3.5 vs. 5.1), $F(1,15) = 23.5, p < .001, \eta_p^2 = .46$. Les autres effets n'étaient pas significatifs, $F_s < 1$. Ensuite, nous avons comparé le score moyen de l'échelle NASA RTLX rapporté après chacune des tâches de flexibilité. Une augmentation au cours du temps a aussi été observée pour l'ensemble des participants (41.5 vs. 48), $F(1,15) = 5.8, p < .05, \eta_p^2 = .28$. Les autres effets n'étaient pas significatifs, $F_s < 1$. La même analyse a été effectuée sur les scores d'effort. Une augmentation au cours du temps, marginale cette fois-ci, a été observée pour l'ensemble des participants (47 vs. 58), $F(1,15) = 5.8, p < .05, \eta_p^2 = .28$. Les autres effets n'étaient pas significatifs, $F_s < 1$.

En conclusion, l'ensemble des participants rapportaient une diminution de la vigilance avec le temps ainsi qu'une augmentation de la charge cognitive associée à la tâche de flexibilité. L'accomplissement de la tâche de vigilance psychomotrice n'a pas modulé ces évaluations.

4.2. Résultats comportementaux

4.2.1. Tâche de vigilance psychomotrice

Les données ont été soumises à une ANOVA avec le facteur intra-sujet « bloc » (de 1 à 15). Nous n'avons observé aucun effet au niveau des TR, $F(1,14) = 1.5, p > 0.1, \eta_p^2 = 0.1$, ni des omissions, $F < 1$.

4.2.2. Tâche de supervision

Les données ont été soumises à une ANOVA avec comme facteur inter-sujet le « niveau de fatigue » (forte fatigue ou faible fatigue) et avec le facteur intra-sujet « bloc » (de 1 ou 2) selon chaque niveau de fréquence d'alarme (forte ou faible). Lorsque la fréquence était forte, aucun effet n'a été observé sur le temps de réaction, $F_s < 1$. Un effet marginal du niveau de fatigue a été observé sur la précision, $F(1,15) = 3.2, p < 0.1, \eta_p^2 = 0.17$. Lorsque la fréquence était faible, le TR augmentait lors du dernier bloc (3.1s vs. 2.3s), $F(1,15) = 5.1, p < 0.05, \eta_p^2 = 0.25$. Les autres effets

étaient non significatifs, $F_s(1,15) < 2.96, p > 0.1, \eta_p^2 < 0.16$. Aucun effet n'était présent sur la précision, $F_s(1,15) < 2, p > 0.1, \eta_p^2 < 0.1$.

En résumé, avec le temps, les participants détectaient moins rapidement les alarmes lorsqu'elles apparaissaient rarement.

4.2.1. Tâche de flexibilité cognitive

Les données ont été soumises à une ANOVA avec comme facteur inter-sujet le « niveau de fatigue » (forte fatigue ou faible fatigue) et comme facteurs intra-sujet, le temps (pré ou post induction), le type d'essai (répété ou différent) et la difficulté de l'essai (difficile ou facile). Les données sont représentées au sein de la **Figure 40**.

TR – L'ensemble des participants était marginalement plus rapide lors des essais faciles (468ms vs 478ms), $F(1,15) = 3.6, p < 0.08, \eta_p^2 = 0.19$. Conformément à la littérature, ils étaient plus rapides lors des essais répétés (449ms vs 497ms), $F(1,15) = 158.2, p < 0.0001, \eta_p^2 = 0.91$. Enfin, pour terminer l'analyse des effets principaux, les participants devenaient plus rapides avec le temps, (479ms vs 467ms), $F(1,15) = 5.9, p < 0.05, \eta_p^2 = 0.28$. Une interaction était bien présente entre le facteur type d'essai et difficulté, $F(1,15) = 45, p < 0.0001, \eta_p^2 = 0.75$. Cette interaction n'était pas modulée par le temps, $F(1,15) = 1.8, p > 0.1, \eta_p^2 = 0.11$, mais par le niveau de fatigue, $F(1,15) = 4.4, p = 0.05, \eta_p^2 = 0.23$. Lorsque l'essai était différent du précédent, aucun effet n'a été observé, $F_s(1,15) < 1.8, p_s > 0.1, \eta_p^2 < 0.11$. Mais lorsque l'essai était identique, une interaction marginale charge cognitive*tâche était présente, $F(1,15) = 3.8, p < 0.07, \eta_p^2 = 0.20$. Bien que le résultat de l'analyse n'était pas significatif, nous avons souhaité évaluer de manière exploratoire si un effet différent était présent selon le groupe. Seul le groupe forte fatigue présentait une différence entre les deux types d'essai, $F(1,7) = 10.4, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.60$. Ils étaient plus rapides lors des essais faciles. L'interaction de l'ensemble des facteurs n'était pas statistiquement significative, $F < 1$.

Précision – Contrairement aux analyses menées sur les TR, les participants étaient plus précis lors des essais faciles (94% vs 96%), $F(1,15) = 4.5, p = 0.05, \eta_p^2 = 0.23$. Mais allant dans le même sens cette fois-ci, leur précision était plus élevée lors des essais répétées, $F(1,15) = 32.2, p < 0.0001, \eta_p^2 = 0.68$. L'interaction de l'ensemble des facteurs était significative, $F(1,15) = 4.4, p = 0.05, \eta_p^2 = 0.25$. Nous avons dans un premier temps décomposé l'interaction selon le type d'essai.

Lorsqu'il s'agissait d'un essai différent, seul un effet de la difficulté a été observé, $F(1,15) = 9.7, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.39$. Les participants étaient plus précis lors des essais difficiles. Dit autrement, il était plus facile pour eux de passer d'un essai facile à difficile que de difficile à facile. Cet effet n'était ni modulé par le temps, ni par la condition. Lors des essais répétés, l'interaction niveau de charge cognitive*temps*difficulté était de nouveau présente, $F(1,15) = 8.9, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.37$. Lorsque l'essai était difficile, la précision du groupe fatigue faible augmentait marginalement avec le temps, $F(1,8) = 3.6, p < 0.1, \eta_p^2 = 0.31$. La baisse de précision au cours du temps du groupe forte fatigue n'était pas significative, $F(1,7) = 1.3, p > 0.1, \eta_p^2 = 0.15$. Lors des essais faciles, la précision n'évoluait pas au cours du temps pour les deux groupes, $F_s < 3.1, p_s > 0.1, \eta_p^2 < 0.28$.

Cette première partie d'analyse menée sur les données comportementales montre tout d'abord le bon fonctionnement de la tâche puisque nous retrouvons un coût de changement, classiquement observé, et surtout un coût de changement asymétrique. Les participants étaient en effet plus performants lors des essais faciles → difficiles plutôt que difficiles → faciles. Toutefois, en termes de TR, ce coût ne variait pas au cours du temps pour l'ensemble des participants. Le groupe fatigue faible a présenté une augmentation marginale de la précision lors des essais difficiles répétés mais les baisses de précision observées n'étaient pas significatives.

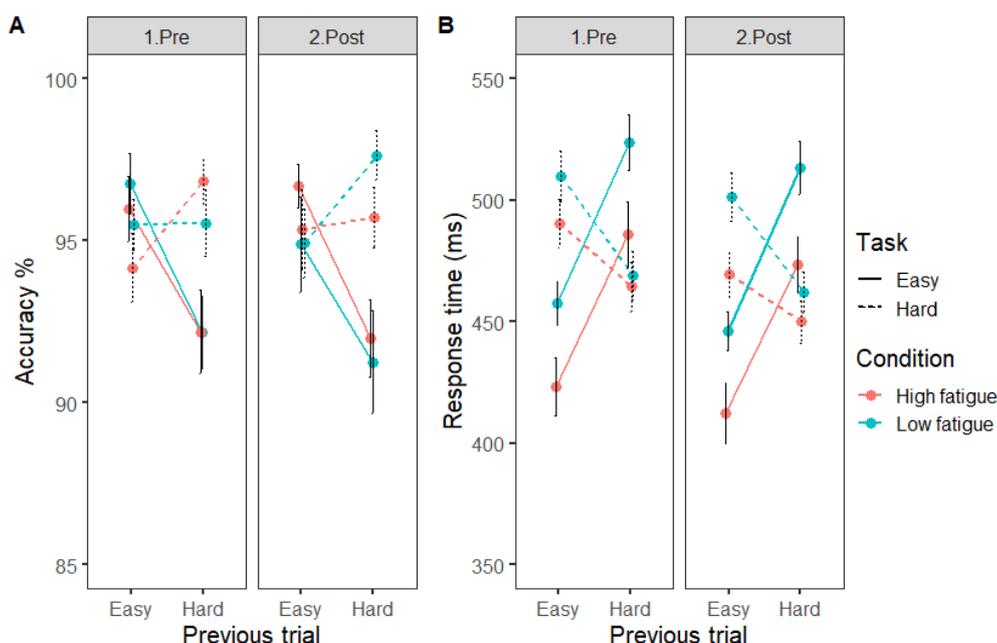


Figure 40. (A) Précision (pourcentage de réponses correctes) et (B) temps de réponses moyen (en ms) selon le niveau de fatigue, la difficulté de l'essai en cours et précédent. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

4.3. Connectivité fonctionnelle

4.3.1. Connectivité fonctionnelle de l'ensemble des électrodes virtuelles

Nous n'avons pas observé d'interaction au cours de ces analyses mais seulement un effet du temps. Deux bandes de fréquences se sont révélées significatives, la bande bêta divisée en bêta1 (15-20Hz) et bêta 2 (25-30Hz) et la bande alpha (9-15Hz). Lors des essais « Facile-Facile », nous avons observé une augmentation avec le temps de la connectivité fonctionnelle au niveau de la bande bêta1 entre 0 et 250ms. Lors des essais « difficile-facile », une réduction a été observée au niveau de bêta2 entre 150 et 250ms. Enfin, une augmentation de la connectivité a été observé lors de ces essais au niveau de la bande alpha entre 0 et 100ms et une diminution entre 450 et 600ms. Etant donné que nous voulions observer l'effet de la fatigue cognitive sur les mécanismes de changement de consignes, nous avons limité nos analyses de manière à ne pas inclure des fenêtres temporelles trop tardives (i.e., > 600ms).

4.3.2. Analyse du réseau

La liste de l'ensemble des nœuds est visible au sein de l'Annexe 3 et les résultats sont présentés au sein de la **Figure 41**.

Essais « difficile/facile »

Alpha (0-100ms) - Nous avons observé une augmentation de la connectivité sur l'ensemble du scalp chez tous des participants ($p = .037$). Le réseau était essentiellement frontal et les principaux nœuds présents étaient le CPF dorsolatéral gauche, le cortex orbitofrontal, le gyrus cingulaire postérieur droit et l'hippocampe gauche.

Alpha (450-600ms) – Plus tardivement au cours de l'essai, la connectivité diminuait avec le temps et sur l'ensemble du cerveau ($p = .001$). Les nœuds principaux étaient surtout situés au sein du lobe pariétal, notamment le gyrus paracentral bilatéral, supramarginal, et le cortex auditif. Le gyrus parahippocampique était aussi un nœud important.

Bêta2 (150-250ms) – La synchronisation de phase était moins importante avec le temps surtout entre les régions fronto-temporales ($p = .013$). Le réseau observé partageait des nœuds importants avec ceux observés précédemment. Le gyrus supramarginal, parahippocampique, l'hippocampe, et le cortex auditif gauche étaient à nouveau présents. Le gyrus frontal inférieur (orbitalis) était aussi observé sur l'hémisphère gauche et l'amygdale était observé sur l'hémisphère droit.

Essais « facile/facile »

Bêta1 (0-250ms) – L'évaluation de l'évolution de la connectivité fonctionnelle au cours du temps a permis d'observer une diminution ($p = .041$) présente sur l'hémisphère gauche et essentiellement entre les régions frontales, pariétales et temporales. L'hippocampe, l'opercule rolandique et le cortex auditif étaient les principaux nœuds de l'hémisphère gauche et le gyrus fusiforme et le gyrus rectus à droite.

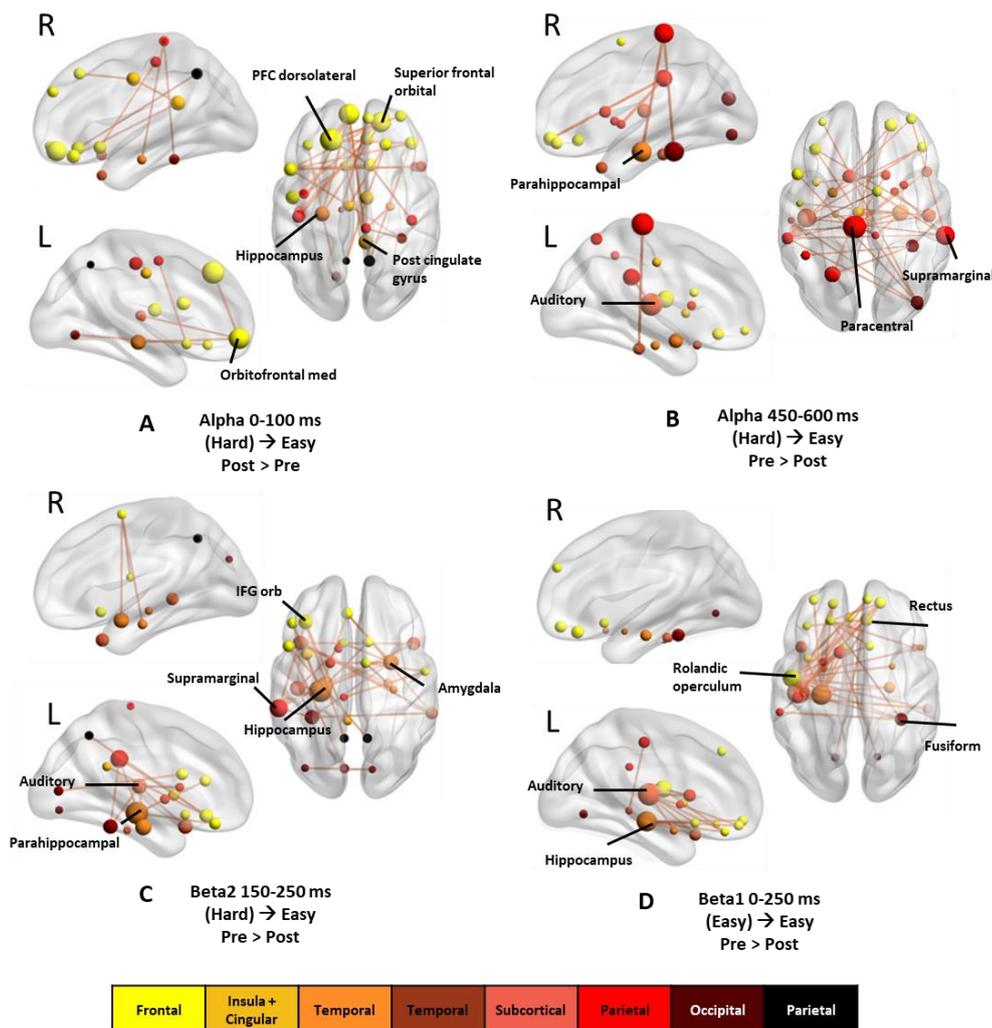


Figure 41. Réseaux significatifs issues de l'analyse NBS. Les nœuds dont le nom est indiqué sont les hubs, c'est-à-dire les nœuds ayant le plus grand nombre de connexions reliées à d'autres nœuds.

5. Discussion

Le but de cette expérience était d'analyser l'impact de la fatigue cognitive induite au cours d'une tâche automatisée sur la flexibilité cognitive. Pour cela, les participants ont accompli une tâche de flexibilité cognitive avant et après une tâche de supervision d'une pilote automatique. Nous avons observé un effet négatif de la fatigue sur la performance au cours de la tâche de supervision de pilote automatique. Au niveau comportemental, cet effet ne s'est pas transféré sur la tâche de flexibilité puisque la performance n'était pas différente avant et après la tâche de supervision. Toutefois, cette absence d'effet était accompagnée d'une augmentation au cours du

temps de la fatigue subjective ainsi que d'une évolution de la connectivité fonctionnelle lors des essais faciles. Lorsque l'essai était précédé par un essai difficile, nous avons observé une évolution différente de la synchronisation des oscillations alpha au début et à la fin de l'essai. Indépendamment de l'essai qui précédait, une diminution de la synchronisation des oscillations bêta a été observée sur la première moitié de l'essai. Ces résultats étaient présents au sein de réseaux incluant des régions essentiellement frontales, pariétales et temporales. La présence de nœuds comme l'hippocampe au sein de ces réseaux ainsi que la fenêtre temporelle laisse penser que la fatigue altérait des processus liés à la sélection ou au changement de règles.

5.1. Induction de la fatigue cognitive

Afin de s'assurer de l'induction d'une fatigue cognitive, nous avons évalué des indicateurs subjectifs et objectifs. Au niveau subjectif, comme au niveau comportemental, aucune diminution de la vigilance n'a été rapportée lors de la tâche de vigilance psychomotrice. À l'inverse, une augmentation de la fatigue subjective ainsi qu'une baisse de performance au cours du temps a été observée pendant la tâche de supervision. Nous avons observé une augmentation du TR avec le temps lorsque la fréquence des alarmes était faible. Nous ne pouvons pas conclure que la fatigue avait un impact sur ce type de bloc spécifiquement puisque leur ordre n'était pas contrebalancé.

Concernant la tâche de vigilance psychomotrice, ce résultat est assez surprenant si nous nous référons aux résultats provenant d'autres études. Cette tâche est fréquemment utilisée pour évaluer les effets de la fatigue cognitive et un grand nombre d'études rapportent une baisse de performance même lorsque la durée de la tâche était inférieure à la nôtre. Lim et al., (2010) ont par exemple observé une augmentation des temps de réponse après 20 minutes (Lim et al., 2010 ; voir aussi Sun et al., 2014 pour un résultat identique). Une possibilité est que les participants étaient engagés à vouloir bien performer. Les participants étaient des membres du laboratoire et les résultats de l'étude étaient destinés à un industriel de l'aéronautique dans le cadre d'un contrat de recherche. Les participants pouvaient donc être particulièrement engagés et motivés à effectuer l'activité, ce qui a pu limiter l'installation de la fatigue cognitive.

5.2. Impact de la fatigue cognitive sur la flexibilité cognitive

Au niveau subjectif, l'ensemble des participants a reporté au cours du temps une diminution de la vigilance. Ils ont aussi évalué la charge cognitive associée à la tâche comme étant plus élevée

lors de la seconde tâche. L'effort augmentait lui aussi mais marginalement. La performance était au contraire stable au cours du temps. A première vue, superviser un pilote automatique génère bien une fatigue subjective mais sans que cela détériore la flexibilité cognitive. Des études ont observé des résultats différents au niveau comportemental lorsque la fatigue cognitive était induite avec une tâche sollicitant le contrôle cognitif. Plukaard et collaborateurs (2015) ont utilisé plusieurs tâches nécessitant un effort cognitif (e.g. syllogisme, tâche de Stroop, tâche de MDT) pendant une heure et ont ensuite évalué les capacités de flexibilité cognitive des participants. A l'inverse de nos résultats, ils ont observé une augmentation du coût de changement en passant d'un essai difficile à facile uniquement. Petruo et al., (2018) ont évalué l'impact de la fatigue selon le temps passé sur la tâche. Ils ont observé une augmentation du coût de changement uniquement lorsque la MDT était sollicitée en même temps. Conformément au modèle de Kurzban et al (2013), l'impact de la fatigue était présent uniquement lorsque les capacités de traitement du CPF étaient surchargées.

Les analyses de connectivité fonctionnelle nous ont permis d'observer une évolution de la connectivité lors de la seconde tâche de flexibilité uniquement au niveau des bandes alpha et bêta lors des essais faciles. Les résultats différaient selon s'ils étaient précédés par un essai facile ou difficile.

Au cours des essais « difficile/facile », et au niveau des oscillations alpha, nous avons observé une augmentation de la connectivité très tôt au cours de l'essai (0-100ms). Les nœuds observés font partie des régions habituellement sollicitées lors d'un changement de tâche et du « réseau de la fatigue » (Dove et al., 2000 ; Dreher et al., 2002 ; Provoeck et al., 2019 ; Müller & Apps, 2019 ; Sadaghiani et al., 2019). Il a été suggéré que la synchronisation des oscillations alpha entre des régions distantes permet de faciliter l'intégration d'information entre ces régions (Palva & Palva, 2011) et que la synchronisation est modulée par le réseau fronto-pariétal, notamment le CPF dorsolatéral. Une altération de ce mécanisme nuit aux capacités de flexibilité (Sadaghiani et al., 2019). Au cours d'une tâche de flexibilité, il a aussi été proposé que la synchronisation des oscillations alpha désélectionne la règle non pertinente (Buschman et al., 2012). L'augmentation de la synchronisation au sein de ce réseau pourrait refléter l'inhibition de la précédente règle ou l'activation de la nouvelle. Toutefois, la fenêtre temporelle correspondant à ce réseau correspond plutôt aux traitements perceptifs et attentionnels précoces mais le réseau ne contient qu'une seule connexion avec des régions visuelles.

Au cours de ces mêmes essais mais aux alentours de l'exécution de la réponse (450-600ms), une diminution de la connectivité était cette fois-ci observée au niveau de la bande alpha. Le

lobule paracentral ainsi que le gyrus parahippocampique faisaient partie des nœuds les plus importants. Tous deux sont associés à des fonctions d'inhibition (Jamadar et al., 2010 ; Kaiser et al., 2019). Le gyrus parahippocampique inhibe la préparation d'une réponse motrice ce qui peut laisser du temps pour choisir la réponse adaptée (Jamadar et al., 2010). Autrement, leur présence est aussi associée à la récupération de la règle pour répondre.

Enfin, toujours au cours de ces essais, mais cette fois ci au niveau de la bande bêta, nous avons observé une diminution de la synchronisation de phase entre 150ms et 250ms. Le réseau observé partageait des nœuds importants avec ceux observés précédemment puisque le gyrus supramarginal, parahippocampique, et l'hippocampe étaient à nouveau présents. L'évolution de l'activité bêta est un marqueur de la baisse de vigilance (Lal & Craig, 2001). Récemment, il a été en effet observé que la connectivité fonctionnelle évaluée sur cette bande diminuait avec la baisse de vigilance (Liu et al., 2020). La synchronisation au niveau bêta augmente lorsqu'il faut focaliser son attention (Buschman & Miller, 2007) ou encore lors d'un effort cognitif (Babiloni et al., 2004) mais aussi afin de faciliter la réponse lors d'un changement de règle (Buschman et al., 2012).

La diminution de la connectivité fonctionnelle pourrait indiquer une atténuation de ces processus au cours du temps. Le fait que nous avons trouvé principalement des effets sur ces essais est finalement cohérent avec les résultats de Plukaard et collaborateurs (2015) qui ont observé un effet négatif de la fatigue cognitive spécifiquement sur ces essais.

Pour terminer, nous avons observé une diminution de la connectivité au sein la bande bêta au cours des essais « facile/facile » de 0ms à 250ms. Comme lors des essais « difficile/facile », l'hippocampe était un nœud important. Cette diminution de la connectivité bêta n'était donc pas spécifique aux essais précédés d'un essai difficile mais globale à tous les essais faciles. Ce résultat est étonnant puisque ces essais ne sollicitent pas d'effort cognitif. Un effet positif dû au fait de refaire la tâche une seconde fois (e.g. entraînement) est à exclure puisque les performances étaient stables.

Il faut noter que nos résultats n'ont montré aucune évolution de la connectivité lorsque l'essai était un essai difficile, quel que soit le type d'essai qui le précédait. Dans cette étude, les participants étaient plus performants lors des essais facile-difficile plutôt que difficile-facile. Il semblerait donc que la fatigue altère plutôt la capacité de se désengager d'un effort précédent plutôt que de s'engager pour un nouveau.

Le coût de changement observé lors du passage d'un essai difficile à facile n'est pas forcément causé par l'implémentation d'un mécanisme sollicitant un effort cognitif (Allport & Wylie, 1999). Donc, les essais faciles pourraient ne nécessiter aucun engagement, quel que soit la difficulté de l'essai qui le précède. Il est connu que les tâches de vigilance telles que la tâche de supervision augmentent la somnolence et diminuent l'éveil physiologique. Et il a été montré que la performance est meilleure lors d'une tâche active (i.e. avec de nombreuses sollicitations) effectuée après une tâche de vigilance, plutôt qu'une tâche passive, puisque cela augmente à nouveau l'éveil physiologique et l'activation corticale (Rees et al., 2017). Nous observons donc peut-être uniquement des effets lors des essais faciles puisqu'ils ne nécessitent pas un engagement cognitif suffisant chez les participants.

Dans notre étude, la diminution de la connectivité fonctionnelle n'était pas accompagnée d'une baisse de la performance ce qui peut suggérer que ces effets aient été compensés par d'autres mécanismes.

Finalement, cette expérience montre aussi qu'à la suite d'une tâche monotone et qui ne sollicitent que rarement les participants, une fatigue cognitive peut être induite et se transférer sur une autre tâche qui au contraire sollicite le contrôle cognitif. Cela est contraire à certaines théories qui avancent que le réengagement dans une autre tâche suffit à annuler la baisse de performance observée au cours d'une tâche monotone (Manly et al., 1999). Si l'on compare ces résultats à ceux de l'expérience précédente où la flexibilité était aussi sollicitée, nous pouvons voir qu'aucun désengagement de l'effort n'a été observé. Dans l'expérience précédente, la connectivité était plus importante avec le temps lors des essais répétés et cela était accompagné d'une baisse de la performance au cours des essais dont la consigne avait changé. Il semblerait donc que la fatigue induite au cours de cet expérience n'engendre pas les mêmes comportements. Toutefois, la tâche utilisée était différente. Par exemple, au cours de l'expérience précédente, les participants étaient informés du changement de consigne avant l'apparition des stimuli et ils pouvaient donc anticiper l'orientation de l'effort cognitif. Il serait nécessaire de réutiliser la tâche de l'expérience 3 au cours d'un paradigme similaire à celui-ci pour comparer les résultats générés par ces deux types d'induction. Toutefois, à nouveau, nos résultats semblent être en partie en accord avec ceux de Plukaard et collaborateurs (2015) qui les ont observés en induisant une fatigue au cours d'une plusieurs tâches sollicitant le contrôle cognitif.

5.3.Limites de l'étude

Des limites peuvent être relevées dans cette étude. Comme lors de l'expérience précédente, la taille de l'échantillon était faible. La précision spatiale était réduite étant donné que nous ne disposions pas des données IRM de chaque sujet. A nouveau, une approche différente pourrait être utilisée afin de préciser quels sont les mécanismes impactés par la fatigue cognitive. Il aurait pu être utile d'accompagner en plus de ces analyses de connectivité à un niveau global, des analyses à un niveau plus local guidées par des hypothèses prédéfinies. Enfin, l'inclusion d'un groupe contrôle qui n'effectuait pas les tâches d'induction aurait été nécessaire pour attribuer les résultats des analyses de connectivité à la fatigue cognitive induite par l'exécution d'une tâche de supervision.

IV. Discussion générale

Discussion des résultats

Le but de cette thèse était d'identifier les mécanismes cognitifs impactés et préservés par la fatigue cognitive et d'identifier ses corrélats cérébraux.

La **première expérience** de cette thèse avait deux buts : évaluer l'effet de la fatigue cognitive sur le contrôle de l'action en dissociant le contrôle réactif et anticipé et tester une méthode d'induction indirecte de la fatigue cognitive afin de la réutiliser lors des expériences suivantes. Nous avons pu montrer que la fatigue cognitive n'affectait pas le contrôle anticipé mais le contrôle réactif uniquement. Plus précisément, en étant fatigué, les participants avaient des difficultés à supprimer l'activation automatique de la réponse incorrecte au cours d'une tâche de conflit. D'autres résultats nous laissent penser que cet effet n'était pas dû à une incapacité mais plutôt à un désengagement des participants. Nous avons proposé que ce désengagement avait pu causer une diminution du seuil de décision et par conséquent un temps trop restreint pour implémenter le mécanisme de suppression. Le second but de l'étude était de tester un paradigme efficace pour induire une fatigue cognitive de manière indirecte. La tâche TLDB, de la façon dont nous l'avons utilisé, n'a pas permis de répondre aux objectifs mais nous avons pu identifier des modifications à opérer.

La **seconde expérience** visait à évaluer la validité des modifications opérées sur la tâche TLDB pour induire une fatigue cognitive mais aussi à évaluer l'effet de la fatigue cognitive sur différents niveaux de contrôle cognitif. L'objectif sous-jacent était de pouvoir déterminer l'implication différente de l'aire motrice pré-supplémentaire (pre-SMA) et du CCA dans l'altération de la performance en étant fatigué. Malheureusement, nous n'avons pas réussi à observer un effet de fatigue sur les tâches d'évaluation. Nos hypothèses n'ont donc pas pu être testées. Toutefois, cette expérience nous a permis de valider certaines des modifications effectuées sur la tâche TLDB puisque nous avons pu observer l'installation de la fatigue cognitive lors de son accomplissement.

La **troisième expérience** avait pour but d'évaluer les corrélats cérébraux de la fatigue cognitive à l'aide de l'EEG et des analyses de connectivité fonctionnelle au cours d'une tâche évaluant la balance flexibilité/stabilité du comportement. Au cours de cette tâche, les participants devaient encoder ou inhiber des lettres présentées séquentiellement selon leurs caractéristiques

(majuscule ou minuscule). La consigne à suivre pouvait ou non évoluer d'un essai à l'autre. L'ensemble du paradigme permettait donc d'évaluer dans quelle mesure la fatigue impactait la stabilité ou la flexibilité. Nous avons observé une augmentation de la connectivité fonctionnelle ainsi que de la performance lors des essais ne sollicitant pas un changement de consigne. Cette amélioration se faisait au détriment de la performance au sein des essais qui nécessitaient un changement de consigne. La flexibilité était donc impactée. Nous avons interprété ces résultats comme une orientation de l'effort mental uniquement au cours des essais répétés puisque ce sont eux qui nécessitaient le moins d'effort cognitif.

Enfin, nous avons effectué une **quatrième expérience** dont le but était d'évaluer l'impact et les corrélats cérébraux de la fatigue cognitive sur la flexibilité cognitive mais induite cette fois-ci à la suite d'une tâche ne sollicitant pas le contrôle cognitif, c'est-à-dire une tâche de supervision. Nous n'avons pas observé cette fois-ci une altération marquée de la flexibilité puisque nous avons observé une évolution de la connectivité lorsque les participants devaient passer d'un essai sollicitant un effort cognitif à un autre n'en sollicitant pas plutôt que l'inverse.

1. La fatigue cognitive, diminution des ressources cognitive ou de la motivation ?

Lors de l'introduction de ce manuscrit, nous avons distingué deux catégories de modèles explicatifs de la fatigue cognitive. Une première catégorie proposant que la fatigue cognitive est uniquement issue d'une diminution des ressources cognitives que nous avons en quantité limitée. Dans ce cadre, l'effort cognitif n'est plus exercé puisque nous n'avons plus la capacité de le faire. Et une seconde catégorie qui définit la fatigue cognitive plutôt comme un mécanisme régulant l'effort selon des exigences motivationnelles. Les modèles s'inscrivant dans cette catégorie ne renient pas qu'un coût soit associé à l'exercice de l'effort cognitif mais proposent plutôt que la baisse de performance observée n'est pas due à une incapacité mais à la volonté de ne plus exercer un effort cognitif coûteux.

Dans la littérature, il n'y a pas encore d'avis tranché puisque des données appuient ces deux catégories. En accord avec les modèles motivationnels, plusieurs études rapportent par exemple un regain de performance après que celle-ci a diminuée suite au passage du temps lorsque les participants reçoivent une motivation extrinsèque (e.g. gain financier ; Boksem et al., 2006 ; Hopstaken et al., 2015) tandis que d'autres ne le rapportent pas (Gergelyfi et al., 2015).

Les différentes études que nous avons menées ont permis d'acquérir des résultats qui semblent aller dans le sens des théories motivationnelles de la fatigue cognitive, sans toutefois pouvoir les valider définitivement.

Au cours de la première expérience, nous avons observé plusieurs résultats qui pouvaient être interprétés comme un choix de la part des participants d'opter pour une stratégie de réponse plus rapide, moins coûteuse et donc un désengagement de l'effort plutôt qu'une incapacité à l'exercer. Nous avons par exemple observé une augmentation au cours du temps du nombre d'activations incorrectes lors des essais compatibles. Un résultat qui peut refléter le fait que les participants ont davantage tenté de deviner les réponses avec le temps passé sur la tâche. Confirmant l'interprétation d'un désengagement, un compromis vitesse-précision a été observé puisque le temps pré-moteur diminuait avec le temps, et à nouveau indépendamment du niveau de charge cognitive et de la compatibilité des essais. Si la fatigue cognitive était générée par une diminution des ressources cognitives, ces résultats n'auraient pas été observés au cours des essais compatibles.

A nouveau, plusieurs résultats issus de l'expérience 3 attestent d'un désengagement de l'effort avec la fatigue cognitive. Lors de cette étude, la consigne indiquant quels stimuli encoder pouvait changer ou non d'un essai à l'autre. Lorsqu'elle changeait, un effort cognitif supplémentaire devait être engagé par les participants puisque des opérations cognitives supplémentaires sont nécessaires dans ce cas. Au cours de ces essais, nous avons observé au niveau comportemental une baisse de la précision avec le temps passé sur la tâche mais aussi une diminution des TR, ce qui démontre la présence d'un échange vitesse-précision. Comme au cours de l'expérience 1, ce résultat pourrait signifier que les participants aient changé leur stratégie de réponse au profit d'une stratégie moins coûteuse. De plus, les analyses de connectivité fonctionnelle ont permis d'observer une absence de modulation au cours du temps. A l'inverse, au cours des essais répétés, une amélioration de la performance a été observée avec le temps puisque les TR diminuaient. Une évolution comportementale mais aussi cérébrale puisque la connectivité fonctionnelle augmentait avec le temps sur les différentes bandes de fréquences évaluées et indépendamment du stimulus. Et bien que ce résultat était indépendant du type d'essai, les participants avaient rapporté une diminution de l'intérêt porté sur la tâche lors de sa seconde réalisation. Ces derniers résultats tendent à montrer que les participants ont engagé leurs efforts au cours des essais répétés.

L'expérience 4 permet de contraster les résultats des études précédentes. Contrairement à l'expérience 3, nous n'avons majoritairement pas observé d'augmentation de la connectivité mais plutôt une diminution. Surtout, elle était présente autant lors des essais répétés que lorsque la consigne changeait mais uniquement lorsque le stimulus n'engendrait pas un conflit (i.e. essai facile). Un désengagement de l'effort aurait plutôt dû permettre d'observer une baisse de connectivité sur l'ensemble des essais où la consigne changeait puisque c'est eux qui nécessitaient un effort cognitif.

2. Transfert spécifique ou général de la fatigue cognitive ?

Une interrogation qui subsiste sur le transfert des effets de la fatigue cognitive est dans quelle mesure ils sont spécifiques ou non à un processus cognitif sollicité au cours d'une tâche d'induction de la fatigue cognitive. Peu d'étude ont tenté de répondre directement à cette question. Par exemple, Persson et collaborateurs (2007, 2013) ont fait varier la proximité des deux tâches (i.e., induction et évaluation) en termes de processus sollicités. Soit les deux tâches partageaient l'utilisation d'un processus cognitif similaire (i.e. contrôle de l'interférence), soit la tâche d'induction sollicitait un autre processus cognitif (i.e. inhibition d'une réponse motrice). Ils démontrèrent que pour qu'une baisse de performance soit observée lors de la tâche d'évaluation, celle-ci devait solliciter un processus cognitif commun.

Au cours de cette thèse, nous avons manipulé la similarité des processus cognitifs sollicités entre la tâche d'induction et la tâche d'évaluation au cours des expériences 2 et 3. Nous avons utilisé la tâche TLDB, mais au lieu de manipuler le temps de présentation des stimuli pour distinguer deux niveaux de charge cognitive, nous avons manipulé le nombre de tâches effectuées. Pour rappel, ce paradigme est composé d'une tâche de jugement de parité et d'une tâche de MDT. Il sollicite donc plusieurs processus cognitifs dont la mise à jour des informations en mémoire, ainsi que la flexibilité cognitive puisqu'il s'agit d'une double tâche nécessitant de changer de tâche essai après essai. Un groupe effectuait donc cette double tâche (groupe HCC) tandis qu'un autre (groupe BCC) réalisait seulement une tâche, la moins coûteuse, c'est-à-dire la tâche de jugement de parité. La tâche de comparaison différée, utilisée en tant que tâche d'évaluation, sollicite les processus de MDT et de flexibilité. Si les effets de la fatigue cognitive sont spécifiques au processus « fatigué », les participants effectuant la tâche TLDB dans sa configuration double tâche auraient dû présenter des effets négatifs plus importants. Les résultats de l'expérience 3 qui vont dans ce sens étaient très infimes puisqu'une seule différence entre les deux groupes a été observée lors des analyses de connectivité fonctionnelle. Nous avons en effet

observé une évolution différente de la connectivité fonctionnelle au cours du temps sur la bande de fréquence thêta lors du traitement des distracteurs au cours des essais dont la consigne avait changé. Bien que pour le groupe HCC, des régions plutôt tourner vers la maintenance d'une information étaient présentes dans le réseau observé, ce résultat ne permet pas de conclure à un transfert spécifique des effets de la fatigue cognitive.

3. Limites

Les expériences réalisées contenaient un certain nombre de limites. Certaines, propres à chaque expérience, ne sont pas évoquées à nouveau dans cette partie.

L'une d'entre elles concernait le nombre de participants, qui était relativement faible au cours de l'ensemble des expériences menées. Cette limite a de l'importance sur les effets observés puisque le poids des différences interindividuelles est très important lors de l'étude des effets de la fatigue. Nous avons vu en introduction de cette thèse que des facteurs comme la personnalité ou certains biomarqueurs pouvaient en effet avoir une grande influence. Les stratégies de réponse utilisées aussi peuvent différer. Nous aurions pu par exemple contrôler l'impulsivité des participants lors de la première étude puisque cette variable influence l'utilisation du contrôle réactif au détriment du contrôle anticipé (Grisetto et al., 2020). A cette variabilité s'ajoute en plus celle que l'on peut observer au niveau cérébral, qui masque la possibilité de détecter des processus cognitifs précis lorsqu'elle n'est pas prise en compte (Petruo et al., 2018). Cette limite nous a aussi restreint sur la mise en place de certaines analyses. Au cours des tâches telles que celle utilisée lors de l'expérience 4, nous savons que l'apparition de la fatigue dépend de l'engagement du participant à vouloir effectuer la tâche activement (Warm et al., 2008). Cet effort va apparaître par exemple en se forçant à ne pas succomber à certaines activités distractrices (e.g. divagation attentionnelle). Avec un échantillon plus important, nous aurions pu comparer les résultats entre les participants ayant rapporté avoir effectué un effort et ceux dont ce n'était pas le cas afin de mieux évaluer les corrélats de la fatigue cognitive. Les scores d'effort étaient en effet très dispersés au cours de cette tâche puisqu'ils oscillaient entre 0 et 92 (ET = 32).

Une seconde limite que nous pouvons soulever est relative à l'utilisation du TLDB. Nous avons porté notre choix sur ce paradigme puisqu'il permettait d'adapter le niveau de difficulté à chaque participant. Cela permettait de « gommer » légèrement une partie des différences interindividuelles. Les autres avantages sont sa durée relativement courte et la possibilité de facilement manipuler la charge cognitive afin de distinguer des groupes en induisant des niveaux

de fatigue différents. Toutefois, en utilisant cette tâche pour induire une fatigue avec la méthode indirecte, nous avons échoué à l'utiliser afin de répondre à nos objectifs. En évaluant l'évolution de la performance au cours même de la tâche TLDB, l'induction de fatigue était conséquente, cela s'est vérifié lors de l'expérience 2 et 3, mais à chaque fois, son impact a été faible voire nul lors de la tâche d'évaluation. Il aurait été préférable de sélectionner une tâche contrôle qui ne demandait aucun effort cognitif (e.g. lecture de magazine) afin de maximiser nos chances de faire émerger les effets de la fatigue cognitive. Une autre solution aurait été d'augmenter la durée du TLDB pour induire une fatigue plus importante.

Il faut aussi rappeler que nous n'avons pas pu baser nos analyses de localisation de sources sur la base des données d'IRM de chaque participant. Cette limite a un impact conséquent sur la validité qu'il faut prêter aux résultats et à nos interprétations, même si les analyses que nous avons effectuées et les mesures utilisées tendent à limiter l'impact de cette imprécision.

L'une des principales limites pour nous concerne les analyses de connectivité fonctionnelle utilisées. Elles ont permis de répondre à notre objectif qui était d'évaluer les corrélats cérébraux de la fatigue cognitive. Un apport est donc présent, surtout que l'influence de la connectivité entre les régions distantes a encore été peu évaluée bien que centrale dans les modèles de la fatigue cognitive. Mais elles n'étaient peut-être pas adaptées à répondre à certaines questions laissées en suspens par les modèles présentés dans le contexte théorique, mais aussi pour identifier plus précisément les mécanismes altérés par la fatigue cognitive. Nos approches étaient centrées sur les données, c'est-à-dire sans cibler des régions cérébrales précises. Pourtant, les modèles présentés ont émis certaines hypothèses claires sur les régions impliquées en citant notamment le CCA, l'insula, le CPF dorsolatérale, le striatum ou encore le cortex orbitofrontal (Boksem & Tops, 2008 ; Holroyd, 2016 ; Müller & Apps, 2019 ; André et al., 2019). Cibler ces structures lors des analyses de connectivité aurait pu être une autre approche plus pertinente (cf. perspectives).

Enfin, la majorité des résultats étaient le reflet d'un effet du temps passé sur la tâche et non pas de la variation de la charge cognitive. Bien que l'effet du temps passé sur la tâche soit souvent interprété de manière interchangeable comme étant celui de la fatigue cognitive, il faut souligner qu'ils sont en fait bien distincts. Une variation de performance ou même de l'activité cérébrale avec le temps passé sur la tâche peut être expliquée par divers facteurs, dont la fatigue cognitive. L'ennui par exemple, surtout lorsque la tâche demandée ne sollicite pas beaucoup les participants, peut être à l'origine d'un désengagement des participants et donc de variations comportementales ou physiologiques. D'autres facteurs pourraient être cités tels qu'une modulation de l'éveil des

participants. Afin d'être plus précis sur la détermination des effets dus à la fatigue cognitive, une solution aurait pu être de multiplier les indicateurs au cours de nos travaux, i.e. cérébraux, subjectifs et comportementaux. Comme nous venons de l'évoquer, mais aussi plus tôt lors du contexte théorique et de la présentation des modèles explicatifs, la fatigue cognitive est un concept complexe où de nombreux facteurs vont jouer un rôle. Le nombre restreint d'indicateurs utilisés ne permet pas de rendre compte de la complexité du concept et des mécanismes impliqués dans les résultats que nous avons observé. L'utilisation d'autres outils (e.g., eye-tracker, électrocardiographe) ou d'autres mesures/techniques (e.g., potentiels évoqués) aurait pu nous apporter des informations supplémentaires nous permettant de mieux identifier les mécanismes impactés mais aussi de mieux situer nos résultats dans les modèles existants. D'autres outils proposent par exemple des mesures plus objectives du désengagement ou de l'effort qui nous aurait permis de conclure avec plus de certitude que ce phénomène était bien en cause au cours de nos expériences 1 et 3. Des indicateurs tels que le diamètre pupillaire (van der Wel & van Steenbergen, 2018) ou encore la mesure du rythme cardiaque (Matuz et al., 2020) ou la conductance électrodermale (Venables & Fairclough, 2009) auraient donc pu nous apporter des informations plus objectives. Au cours de nos études, nous n'avons pas utilisé de mesures objectives de la somnolence ou encore de l'éveil physiologique. Des facteurs qui pourraient pourtant être à l'origine de nos résultats, notamment lors de l'expérience 4. Nos résultats montrent uniquement un effet du temps où la connectivité avait évoluée entre la première et seconde tâche de flexibilité. Au cours du temps, l'éveil physiologique a pu diminuer et la somnolence augmenter, surtout au cours d'un paradigme comme la tâche de supervision où les participants n'étaient que très rarement sollicités (Hopstaken et al., 2015). Diversifier les mesures permettra donc d'avoir un meilleur aperçu des facteurs impliqués. Cela serait d'autant plus important lors d'étude dans un contexte écologique étant donné que moins de facteurs peuvent être contrôlés.

Perspectives

1. Prise en compte des différences inter-individuelles

Nos résultats n'ont généralement pas permis d'observer une différence entre nos groupes expérimentaux. L'une des possibilités est que le niveau de fatigue induit était trop proche entre les groupes. Bien que nous ayons adapté le niveau de charge cognitive à chaque participant (via l'utilisation de la tâche TLDB), il est toujours possible qu'une certaine variabilité était présente au sein des groupes concernant le niveau de fatigue cognitive induit. Les participants ayant pu plus ou moins ressentir de fatigue. Cette variabilité pourrait être prise en compte afin de comparer les participants ayant ressenti le plus de fatigue cognitive versus ceux en ayant ressenti le moins. Ces deux groupes pourraient être distingués sur la base de leur score à l'échelle évaluant la fatigue cognitive subjective ou de leur niveau de performance. Les participants dont la baisse de performance au cours du temps seraient la plus importante pourrait être ceux ayant ressenti une fatigue cognitive plus importante.

2. Analyse de la connectivité locale plutôt que globale

Comme dit précédemment en évoquant les limites de nos expériences, cibler nos analyses de connectivité sur des structures cérébrales spécifiques aurait pu être plus pertinent au regard des propositions des modèles. Holroyd (2016) par exemple émet une proposition clairement testable qui est que la synchronisation avec les structures ciblées par le CCA (et le locus coeruleus) est responsable de l'accumulation de déchets métaboliques au sein de ces structures (i.e. impliquées dans l'exécution de la tâche ou le réseau du mode par défaut). La quantité totale de déchets accumulés serait liée directement à la sensation de fatigue et si elle est trop importante, une réorientation de l'effort cognitif sera mise en place. Selon ce modèle, nous pouvons donc cibler les mécanismes cognitifs qui pourraient être altérés une fois la quantité de déchets serait trop importante en évaluant l'évolution de la synchronisation avec le CCA.

3. Expérience 5 : généralisation des résultats en milieu écologique

L'un des objectifs de cette thèse était de généraliser les analyses et les résultats obtenus en laboratoire lors de l'expérience 3 à un milieu écologique. Cette généralisation a plusieurs intérêts.

Le premier est celui que nous avons soulevé lors de la définition des objectifs. Au regard des résultats que nous avons obtenus sur la totalité de nos études, il semble encore plus pertinent. L'intérêt d'induire et d'évaluer les effets de la fatigue cognitive dans des conditions réelles est de limiter l'impact du facteur motivationnel. En laboratoire, les tâches utilisées sont souvent monotones, répétitives et l'engagement des participants peut être restreint, surtout en l'absence d'une source de motivation extrinsèque. Elles peuvent donc générer un désengagement plus rapidement qu'une tâche réaliste. Rosa et collaborateurs (2020) ont évalué la performance de pilotes au cours de tâches de laboratoire sollicitant leurs capacités de contrôle cognitif (e.g. n-back ou tâche de rotation mentale) ou non (e.g. tâche de vigilance psychomotrice). Ils ont observé une baisse de performance après 7 heures à effectuer une tâche de pilotage et uniquement lors des tâches ne sollicitant pas le contrôle cognitif. Utiliser une tâche écologique permettra donc de limiter le phénomène de désengagement et de mieux identifier les processus cognitifs qui vont être impactés par la fatigue cognitive.

Le second intérêt découle de l'implication d'un mécanisme d'évaluation coût/bénéfice dans l'apparition de la fatigue. Les modèles postulant son implication suggèrent donc que l'effort cognitif serait investi de manière à favoriser les comportements pertinents dans des situations données. Il est primordial d'investiguer les effets de la fatigue cognitive dans un contexte réaliste.

Le dernier intérêt concerne les aspects d'acquisition et traitement du signal. Il s'agit en effet de vérifier la validité des traitements utilisés dans un contexte écologique. Les résultats des précédentes études ont été obtenus en laboratoire, c'est-à-dire dans des conditions optimales pour l'acquisition de données EEG. Les signaux EEG ont un faible rapport signal/bruit. En laboratoire, ce rapport est amélioré en augmentant le nombre d'essai, ce qui permet de faire ressortir le signal d'intérêt qui est noyé dans le bruit. Mais aussi grâce à l'utilisation de tâche incorporant des stimuli simplistes et isolant des processus cognitifs d'intérêt. Ces conditions ne sont pas remplies dans des situations écologiques. Qui plus est, l'activité de l'opérateur et l'environnement dans lequel il évolue est une source de bruit supplémentaire.

Dans cette étude, nous souhaitons donc analyser à nouveau l'effet de la fatigue cognitive sur la flexibilité/stabilité cognitive en utilisant une tâche écologique proche de la tâche de comparaison différée utilisée lors de l'expérience 2 au cours d'une activité de pilotage. Afin d'induire la fatigue cognitive, les participants devront accomplir plusieurs exercices de pilotage connu pour solliciter un effort cognitif important.

5.4. Méthode envisagée

5.4.1. Participants

Les participants seront des pilotes d'hélicoptère non novice. Ils seront issus d'une population militaire qui effectuera l'expérience dans le cadre de leur formation sur la base militaire d'Orange.

5.4.2. Matériels

L'expérience aura lieu au sein d'un simulateur réaliste d'hélicoptère.

Les sons seront présentés via le logiciel Eprime et le boîtier réponse Chronos afin de réduire la latence concernant l'émission du son.

5.4.3. Les tâches accomplies par les participants

Tâche de pilotage

Les pilotes effectueront un ensemble de manœuvres de vol nécessitant un effort mental important. Ces manœuvres ne seront pas associées à une composante stressante ou émotionnelle (e.g., pannes, contexte évaluatif) afin que les mesures visées ne soient pas « contaminées » par un autre état cognitif.

Tâche d'encodage

Une tâche proche de celle utilisée lors de l'expérience 3 sera utilisée. Lors de la cette tâche, les participants devront encoder trois chiffres parmi six présentés séquentiellement dans la modalité auditive. Ces chiffres composent lorsqu'ils sont réunis une direction à suivre (exprimée en degré). Une fois encodés, ils devront les restituer lors d'une période de récupération/réponse. Trois distracteurs seront présentés en plus des chiffres à encoder. Les participants devront encoder les chiffres selon s'ils sont énoncés par une femme ou par un homme. Afin de déterminer quelle voix le pilote devra écouter, la voix à suivre énoncera le nom de son appareil avant la présentation des

chiffres. La moitié des cibles seront énoncées par une femme. La moitié des essais nécessitera de suivre une consigne identique à la précédente.

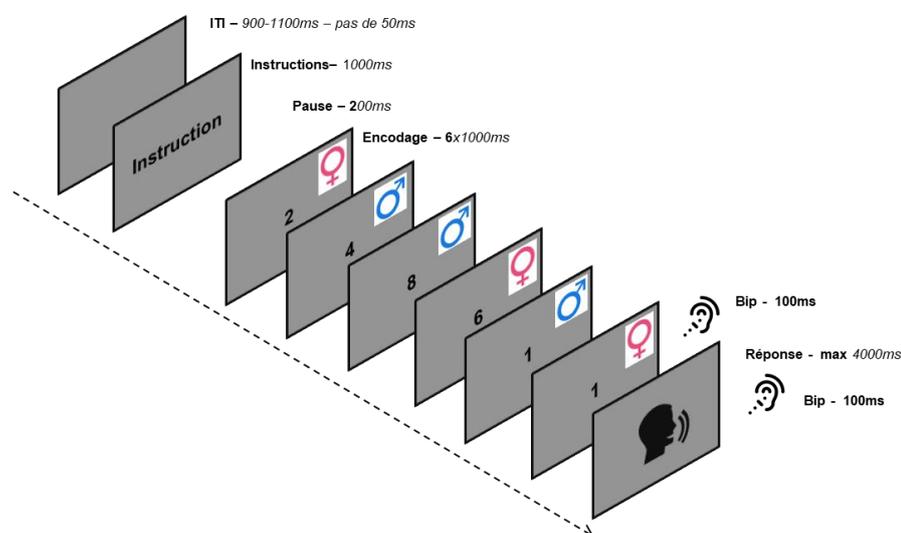


Figure 42. Tâche d'encodage envisagée

Echelles subjectives et questionnaires

Comme au cours de l'expérience 3, une échelle visuelle sera utilisée pour évaluer la fatigue subjective et le NASA RTLX pour évaluer la charge cognitive et l'effort. L'intérêt envers la tâche sera évalué avec les mêmes questions. Le nombre d'heures de vol sera aussi pris en compte, ainsi que le nombre d'heures de sommeil la veille de l'expérience.

Procédure envisagée

Les participants débiteront l'expérience par une période de familiarisation avec le simulateur. Pendant cette période, durant 30 minutes, ils effectueront un entraînement de la tâche d'encodage. Les cinq dernières minutes de la période de familiarisation permettront d'enregistrer une période de repos au cours de laquelle l'appareil sera en mode autopilote. Le pilote n'aura donc rien à faire. Les tâches d'encodage seront accomplies au cours de l'activité de pilotage afin de conserver un aspect réaliste et de ne pas désengager les pilotes de l'activité de pilotage. Ensuite, la tâche d'encodage sera effectuée suivie de deux fois 25 minutes de pilotage, avant de l'effectuer à nouveau. Ils termineront l'expérience par à nouveau l'enregistrement d'une période

de repos pendant cinq minutes. Un groupe contrôle pourra être inclus. En remplacement des tâches de pilotage, ils liront des magazines.

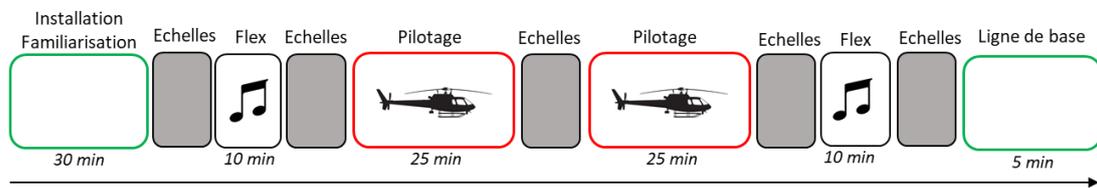


Figure 43. Procédure envisagée pour l'expérience 5. Flex : tâche d'encodage.

4. Déterminer le temps de récupération

Le développement de la fatigue cognitive au cours du temps a été très étudié au cours des études évaluant les effets du temps passé sur la tâche. Nous en savons en revanche beaucoup moins sur le temps que nous mettons pour récupérer de ses effets. Pourtant, accroître nos connaissances sur cet aspect apporterait des informations très utiles autant pour le monde du travail que la recherche en laboratoire. Des éléments de réponse ont été néanmoins déjà apportés en observant les participants après qu'ils aient effectué une pause ou en analysant le développement d'une mesure physiologique lors d'une période de repos suivant une activité cognitive.

Certains modèles de la fatigue cognitive stipulent clairement qu'une pause peut suffire à réduire la fatigue cognitive (Hockey, 2013). Cette proposition est presque admise, autant par les modèles postulant une diminution des ressources que ceux liant la fatigue cognitive à un rôle motivationnel (Warm et al., 2008 ; Hockey, 2013). Pourtant, peu d'études ont investigué l'influence d'une pause et ont manipulé ses caractéristiques telles que sa longueur. Il est vrai que certaines données montrent des effets positifs d'une pause très courtes (e.g. une dizaine de secondes). Mais les résultats sont peu nombreux et ne vont pas tous forcément dans le sens d'un effet positif.

C'est en effet le cas de l'étude menée par Lim et collaborateurs (2016). Dans leur étude, les pauses ne semblent pas avoir des effets complètement positifs lorsque les participants doivent se réengager dans une tâche. Un changement de stratégie a plutôt été rapporté. Au cours de leur étude, entre chaque bloc, les participants avaient une pause de 12 ou 28 secondes. Lorsque la durée de la pause était longue, les participants intensifiaient leur effort cognitif directement après

le réengagement, ce qui s'accompagnait par un regain de performance, mais le déclin de la performance en fin de tâche était plus important (Lim et al., 2016).

Des effets positifs ont tout de même bien été observé. Lim et collaborateurs (2013), dans une précédente étude, ont observé que la puissance spectrale dans la bande alpha supérieure (10-12 Hz) prédisait l'amélioration du temps de réaction après une pause. Toutefois, des différences individuelles importantes ont été reporté, puisque l'effet positif était présent chez seulement une partie des participants (Lim et al., 2013). La pause était plus longue cette fois-ci, puisque d'une durée de 5 minutes. Des résultats positifs ont aussi été observé après une pause de 15 minutes (Chen et al., 2010) ou même de 30 secondes. Arnau et collaborateurs (2017) ont en effet observé une diminution du temps de réaction après une pause de 30s. Un effet malgré tout moins important qu'après une pause d'environ 10 minutes (Arnau et al., 2017).

Les études ayant évaluées la récupération des effets de la fatigue cognitive lors d'une période de repos sont aussi peu nombreuses. Esposito et al. (2014) ont par exemple comparé l'activité cérébrale au repos après un entraînement d'hélicoptère de plusieurs heures ou après une journée sans entraînement. Ils ont observé que l'activité au sein du réseau par défaut ou encore des régions impliquées dans le traitement visuel étaient plus importante après avoir fait un entraînement. L'activité du réseau fronto-pariétal au contraire était moins importante. Breckel et al. (2013) ont comparé certaines mesures rendant compte de la topologie du réseau cérébrale et ont observé qu'après 30 minutes à effectuer une tâche attentionnelle, le réseau était composé de connexions plus courtes, avec davantage de cluster et globalement une connectivité plus élevée. Cette topologie était présente lors des six premières minutes de la tâche de repos et pendant six autres minutes pour les participants les moins résilients. Cette organisation serait adaptée à la récupération puisqu'elle réduirait le coût métabolique associé par exemple à la maintenance de connexion entre des régions distantes (Bullmore & Sporns, 2012).

Pour résumer, il est à ce stade impossible d'émettre une conclusion concernant le temps que nous mettons pour récupérer des effets de la fatigue cognitive. Cela est d'autant plus difficile que les études citées précédemment utilisaient différents paradigmes, durées et ciblaient parfois différents processus ou régions cérébrales. A notre connaissance, il n'y a de plus aucune étude qui s'est intéressé à la durée nécessaire pour observer une récupération. Au cours de cette thèse, nous avons enregistré l'activité électrique cérébrale au cours d'une période de repos de 10 minutes précédant et suivant une activité cognitive intense lors de l'expérience 3. Nous pourrions donc explorer cette question.

Comme nous l'avons déjà indiqué, un « réseau de la fatigue cognitive » a déjà proposé incluant le striatum, le CPF dorsolatéral et ventro-médian, le CCA dorsal et l'insula (Müller et Apps, 2019). Nous pourrions évaluer l'évolution de la connectivité fonctionnelle de ce réseau au cours d'une période de repos et évaluer le temps mis pour retrouver une valeur identique à celle observée avant l'induction d'une fatigue cognitive.

Nous pourrions ensuite à nouveau généraliser ces résultats lors d'une tâche écologique puisqu'une période de repos devrait être enregistrée de la même façon (i.e., au départ et à la fin de la session) lors de l'expérience 5 prévue en perspective.

Conclusion

En conclusion, les travaux effectués au cours de ce travail de thèse ont permis de mieux comprendre l'effet de la fatigue cognitive sur plusieurs aspects du contrôle cognitif, c'est-à-dire le contrôle de l'action et la flexibilité cognitive. Les analyses de l'activité cérébrale que nous avons effectuées ont aussi permis de mieux déterminer les corrélats cérébraux de la fatigue et les mécanismes cognitifs altérés. Nos expériences ont aussi permis d'ajouter des résultats qui semblent en accord avec les théories motivationnelles de la fatigue cognitive mais sans pour autant exclure définitivement une explication liée à une diminution des ressources cognitives.

V. Bibliographie

Aaronson, L. S., Teel, C. S., Cassmeyer, V., Neuberger, G. B., Pallikkathayil, L., Pierce, J., Press, A. N., Williams, P. D., & Wingate, A. (1999). Defining and Measuring Fatigue. *Image: The Journal of Nursing Scholarship*, 31(1), 45–50. <https://doi.org/10.1111/j.1547-5069.1999.tb00420.x>

Aben, B., Buc Calderon, C., Van den Bussche, E., & Verguts, T. (2020). Cognitive Effort Modulates Connectivity between Dorsal Anterior Cingulate Cortex and Task-Relevant Cortical Areas. *The Journal of Neuroscience*, 40(19), 3838–3848. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2948-19.2020>

Ackerly, S. (1935). INSTINCTIVE, EMOTIONAL AND MENTAL CHANGES FOLLOWING PREFRONTAL LOBE EXTIRPATION. *American Journal of Psychiatry*, 92(3), 717–729. <https://doi.org/10.1176/ajp.92.3.717>

Ackerman, P. L., & Kanfer, R. (2009). Test length and cognitive fatigue: An empirical examination of effects on performance and test-taker reactions. *Journal of Experimental Psychology: Applied*, 15(2), 163–181. <https://doi.org/10.1037/a0015719>

Adan, A., & Almirall, H. (1991). Horne & Östberg morningness-eveningness questionnaire: A reduced scale. *Personality and Individual Differences*, 12(3), 241–253. [https://doi.org/10.1016/0191-8869\(91\)90110-W](https://doi.org/10.1016/0191-8869(91)90110-W)

Addis, D. R., & McAndrews, M. P. (2006). Prefrontal and hippocampal contributions to the generation and binding of semantic associations during successful encoding. *NeuroImage*, 33(4), 1194–1206. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.07.039>

Aeschbach, D., Matthews, J. R., Postolache, T. T., Jackson, M. A., Giesen, H. A., & Wehr, T. A. (1997). Dynamics of the human EEG during prolonged wakefulness: Evidence for frequency-specific circadian and homeostatic influences. *Neuroscience Letters*, 239(2–3), 121–124. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(97\)00904-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(97)00904-X)

Ainley, V., Apps, M. A. J., Fotopoulou, A., & Tsakiris, M. (2016). ‘Bodily precision’: A predictive coding account of individual differences in interoceptive accuracy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1708), 20160003. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0003>

Åkerstedt, T., & Gillberg, M. (1990). Subjective and Objective Sleepiness in the Active Individual. *International Journal of Neuroscience*, 52(1–2), 29–37. <https://doi.org/10.3109/00207459008994241>

Allain, S., Burle, B., Hasbroucq, T., & Vidal, F. (2009). Sequential adjustments before and after partial errors. *Psychonomic Bulletin & Review*, 16(2), 356–362. <https://doi.org/10.3758/PBR.16.2.356>

Allport, A., & Wylie, G. (1999). Task-switching: Positive and negative priming of task-set. In *Attention, space, and action: Studies in cognitive neuroscience* (pp. 273–296). Oxford University Press.

Allport, D. A. (1987). Selection for action: Some behavioral and neurophysiological considerations of attention and action. In H. Heuer & H. F. Sanders (Eds.), *Perspectives on Perception and Action* (pp. 395–419). Lawrence Erlbaum Associates Inc.

André, N., Audiffren, M., & Baumeister, R. F. (2019). An Integrative Model of Effortful Control. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 13, 79. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2019.00079>

Arbuthnott, K. D. (2008). Asymmetric switch cost and backward inhibition: Carryover activation and inhibition in switching between tasks of unequal difficulty. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, 62(2), 91–100. <https://doi.org/10.1037/1196-1961.62.2.91>

Armbruster, D. J. N., Ueltzhöffer, K., Basten, U., & Fiebach, C. J. (2012). Prefrontal Cortical Mechanisms Underlying Individual Differences in Cognitive Flexibility and Stability. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(12), 2385–2399. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00286

Arnau, S., Möckel, T., Rinkenauer, G., & Wascher, E. (2017). The interconnection of mental fatigue and aging: An EEG study. *International Journal of Psychophysiology*, 117, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2017.04.003>

Aron, A. R., & Poldrack, R. A. (2006). Cortical and Subcortical Contributions to Stop Signal Response Inhibition: Role of the Subthalamic Nucleus. *Journal of Neuroscience*, 26(9), 2424–2433. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4682-05.2006>

Aron, Adam R. (2011). From Reactive to Proactive and Selective Control: Developing a Richer Model for Stopping Inappropriate Responses. *Biological Psychiatry*, 69(12), e55–e68. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2010.07.024>

Aron, Adam R., Fletcher, P. C., Bullmore, E. T., Sahakian, B. J., & Robbins, T. W. (2003). Stop-signal inhibition disrupted by damage to right inferior frontal gyrus in humans. *Nature Neuroscience*, 6(2), 115–116. <https://doi.org/10.1038/nn1003>

Artino, A. R. (2009). Online learning: Are subjective perceptions of instructional context related to academic success? *The Internet and Higher Education*, 12(3–4), 117–125. <https://doi.org/10.1016/j.iheduc.2009.07.003>

Aston-Jones, G., & Bloom, F. (1981). Activity of norepinephrine-containing locus coeruleus neurons in behaving rats anticipates fluctuations in the sleep-waking cycle. *The Journal of Neuroscience*, 1(8), 876–886. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.01-08-00876.1981>

Aston-Jones, Gary, & Cohen, J. D. (2005). An integrative theory of locus coeruleus-norepinephrine function: Adaptive Gain and Optimal Performance. *Annual Review of Neuroscience*, 28(1), 403–450. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.28.061604.135709>

Audrain, S. P., Urbain, C. M., Yuk, V., Leung, R. C., Wong, S. M., & Taylor, M. J. (2020). Frequency-specific neural synchrony in autism during memory encoding, maintenance and recognition. *Brain Communications*, 2(2), fcaa094. <https://doi.org/10.1093/braincomms/fcaa094>

Babiloni, C., Babiloni, F., Carducci, F., Cincotti, F., Vecchio, F., Cola, B., Rossi, S., Miniussi, C., & Rossini, P. M. (2004). Functional Frontoparietal Connectivity During Short-Term Memory as Revealed by High-Resolution EEG Coherence Analysis. *Behavioral Neuroscience*, 118(4), 687–697. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.118.4.687>

Babu Henry Samuel, I., Wang, C., Burke, S. E., Kluger, B., & Ding, M. (2019). Compensatory Neural Responses to Cognitive Fatigue in Young and Older Adults. *Frontiers in Neural Circuits*, 13. <https://doi.org/10.3389/fncir.2019.00012>

Baddeley, A. (1996). Exploring the Central Executive. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 49(1), 5–28. <https://doi.org/10.1080/713755608>

Baddeley, A. D., & Hitch, G. (1974). Working Memory. In *Psychology of Learning and Motivation* (Vol. 8, pp. 47–89). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60452-1](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60452-1)

Badre, D., & D'Esposito, M. (2007). Functional Magnetic Resonance Imaging Evidence for a Hierarchical Organization of the Prefrontal Cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(12), 2082–2099. <https://doi.org/10.1162/jocn.2007.19.12.2082>

Bailes, S., Libman, E., Baltzan, M., Amsel, R., Schondorf, R., & Fichten, C. S. (2006). Brief and distinct empirical sleepiness and fatigue scales. *Journal of Psychosomatic Research*, 60(6), 605–613. <https://doi.org/10.1016/j.jpsychores.2005.08.015>

Balkin, T. J., & Wesensten, N. J. (2011). Differentiation of sleepiness and mental fatigue effects. In P. L. Ackerman (Ed.), *Cognitive fatigue: Multidisciplinary perspectives on current research and future applications*. (pp. 47–66). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/12343-002>

Barrouillet, P., Bernardin, S., & Camos, V. (2004). Time Constraints and Resource Sharing in Adults' Working Memory Spans. *Journal of Experimental Psychology: General*, 133(1), 83–100. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.133.1.83>

Bartley, S. H., & Chute, E. (1947). *Fatigue and impairment in man*. McGraw-Hill Book Company. <https://doi.org/10.1037/11772-000>

Basner, M., & Dinges, D. F. (2011). Maximizing Sensitivity of the Psychomotor Vigilance Test (PVT) to Sleep Loss. *Sleep*, 34(5), 581–591. <https://doi.org/10.1093/sleep/34.5.581>

Baumeister, R. F., Bratslavsky, E., Muraven, M., & Tice, D. M. (1998). Ego depletion: Is the active self a limited resource? *Journal of Personality and Social Psychology*, 74(5), 1252–1265. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.74.5.1252>

Baumeister, R. F., & Heatherton, T. F. (1996). Self-Regulation Failure: An Overview. *Psychological Inquiry*, 7(1), 1–15. https://doi.org/10.1207/s15327965pli0701_1

Bélanger, M., Allaman, I., & Magistretti, P. J. (2011). Brain Energy Metabolism: Focus on Astrocyte-Neuron Metabolic Cooperation. *Cell Metabolism*, 14(6), 724–738. <https://doi.org/10.1016/j.cmet.2011.08.016>

Bell, A. J., & Sejnowski, T. J. (1995). An Information-Maximization Approach to Blind Separation and Blind Deconvolution. *Neural Computation*, 7(6), 1129–1159. <https://doi.org/10.1162/neco.1995.7.6.1129>

Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 57(1), 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>

Berlyne, D. E. (1957). Uncertainty and conflict: A point of contact between information-theory and behavior-theory concepts. *Psychological Review*, 64(6, Pt.1), 329–339. <https://doi.org/10.1037/h0041135>

Bieleke, M., Barton, L., & Wolff, W. (2020). Trajectories of boredom in self-control demanding tasks. *PsyArXiv*. <https://doi.org/10.31234/osf.io/ekqrv>

Bills, A. G. (1937). Facilitation and inhibition in mental work. *Psychological Bulletin*, 34(5), 286–309. <https://doi.org/10.1037/h0055788>

Binder, J. R. (2015). The Wernicke area: Modern evidence and a reinterpretation. *Neurology*, 85(24), 2170–2175. <https://doi.org/10.1212/WNL.0000000000002219>

Bird, F. E. (1975). *Management guide to loss control*. Loss Control Publications.

Blain, B., Hollard, G., & Pessiglione, M. (2016). Neural mechanisms underlying the impact of daylong cognitive work on economic decisions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(25), 6967–6972. <https://doi.org/10.1073/pnas.1520527113>

Bogacz, R., Wagenmakers, E.-J., Forstmann, B. U., & Nieuwenhuis, S. (2010). The neural basis of the speed–accuracy tradeoff. *Trends in Neurosciences*, 33(1), 10–16. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2009.09.002>

Boksem, M. A. S., Meijman, T. F., & Lorist, M. M. (2005). Effects of mental fatigue on attention: An ERP study. *Cognitive Brain Research*, 25(1), 107–116. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2005.04.011>

Boksem, M. A. S., Meijman, T. F., & Lorist, M. M. (2006). Mental fatigue, motivation and action monitoring. *Biological Psychology*, 72(2), 123–132. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2005.08.007>

Boksem, M. A. S., & Tops, M. (2008). Mental fatigue: Costs and benefits. *Brain Research Reviews*, 59(1), 125–139. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2008.07.001>

Borghini, G., Astolfi, L., Vecchiato, G., Mattia, D., & Babiloni, F. (2014). Measuring neurophysiological signals in aircraft pilots and car drivers for the assessment of mental workload, fatigue and drowsiness. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 44, 58–75. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2012.10.003>

Borragán, G., Guerrero-Mosquera, C., Guillaume, C., Slama, H., & Peigneux, P. (2019). Decreased prefrontal connectivity parallels cognitive fatigue-related performance decline after sleep deprivation. An optical imaging study. *Biological Psychology*, 144, 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2019.03.004>

Borragán, G., Slama, H., Bartolomei, M., & Peigneux, P. (2017). Cognitive fatigue: A Time-based Resource-sharing account. *Cortex*, 89, 71–84. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.01.023>

Borragán, G., Slama, H., Destrebecqz, A., & Peigneux, P. (2016). Cognitive Fatigue Facilitates Procedural Sequence Learning. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00086>

Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, 108(3), 624–652. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.108.3.624>

Braver, T. S. (2012). The variable nature of cognitive control: A dual mechanisms framework. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(2), 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.12.010>

Braver, T. S., Gray, J. R., & Burgess, G. C. (2007). Explaining the many varieties of working memory variation: Dual mechanisms of cognitive control. In *Variation in working memory* (pp. 76–106). Oxford University Press.

Breckel, T. P. K., Thiel, C. M., Bullmore, E. T., Zalesky, A., Patel, A. X., & Giessing, C. (2013). Long-Term Effects of Attentional Performance on Functional Brain Network Topology. *PLoS ONE*, 8(9), e74125. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074125>

Brickner, R. M. (1936). *The intellectual functions of the frontal lobes* (pp. xvi, 354). Macmillan.

Brown, A. M., & Ransom, B. R. (2007). Astrocyte glycogen and brain energy metabolism. *Glia*, 55(12), 1263–1271. <https://doi.org/10.1002/glia.20557>

Brown, I. D. (1994). Driver Fatigue. *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society*, 36(2), 298–314. <https://doi.org/10.1177/001872089403600210>

Bryck, R. L., & Mayr, U. (2008). Task selection cost asymmetry without task switching. *Psychonomic Bulletin & Review*, 15(1), 128–134. <https://doi.org/10.3758/PBR.15.1.128>

Buckner, R. L., Andrews-Hanna, J. R., & Schacter, D. L. (2008). The Brain's Default Network: Anatomy, Function, and Relevance to Disease. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1124(1), 1–38. <https://doi.org/10.1196/annals.1440.011>

Bullmore, E., & Sporns, O. (2009). Complex brain networks: Graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(3), 186–198. <https://doi.org/10.1038/nrn2575>

Bullmore, E., & Sporns, O. (2012). The economy of brain network organization. *Nature Reviews Neuroscience*, 13(5), 336–349. <https://doi.org/10.1038/nrn3214>

Bureau d'Enquêtes et d'Analyses pour la sécurité de l'aviation civile. Final report on the accident on 1st June 2009 to the Airbus A330-203 registered F-GZCP operated by Air France flight AF 447 Rio de Janeiro - Paris. Le Bourget. 2012

Burle, B., Possamaï, C.-A., Vidal, F., Bonnet, M., & Hasbroucq, T. (2002). Executive control in the Simon effect: An electromyographic and distributional analysis. *Psychological Research*, 66(4), 324–336. <https://doi.org/10.1007/s00426-002-0105-6>

Burle, B., Spieser, L., Servant, M., & Hasbroucq, T. (2014). Distributional reaction time properties in the Eriksen task: Marked differences or hidden similarities with the Simon task? *Psychonomic Bulletin & Review*, 21(4), 1003–1010. <https://doi.org/10.3758/s13423-013-0561-6>

Buschman, T. J., Denovellis, E. L., Diogo, C., Bullock, D., & Miller, E. K. (2012). Synchronous Oscillatory Neural Ensembles for Rules in the Prefrontal Cortex. *Neuron*, 76(4), 838–846. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.09.029>

Buschman, T. J., & Miller, E. K. (2007). Top-Down Versus Bottom-Up Control of Attention in the Prefrontal and Posterior Parietal Cortices. *Science*, 315(5820), 1860–1862. <https://doi.org/10.1126/science.1138071>

Caldwell, J. A., Mu, Q., Smith, J. K., Mishory, A., Caldwell, J. L., Peters, G., Brown, D. L., & George, M. S. (2005). Are Individual Differences in Fatigue Vulnerability Related to Baseline Differences in Cortical Activation? *Behavioral Neuroscience*, 119(3), 694–707. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.119.3.694>

Canolty, R. T., Edwards, E., Dalal, S. S., Soltani, M., Nagarajan, S. S., Kirsch, H. E., Berger, M. S., Barbaro, N. M., & Knight, R. T. (2006). High Gamma Power Is Phase-Locked to Theta Oscillations in Human Neocortex. *Science*, 313(5793), 1626–1628. <https://doi.org/10.1126/science.1128115>

Capizzi, M., Ambrosini, E., Arbula, S., & Vallesi, A. (2020). Brain oscillatory activity associated with switch and mixing costs during reactive control. *Psychophysiology*, 57(11), e13642. <https://doi.org/10.1111/psyp.13642>

Carter, E. C., & McCullough, M. E. (2013). After a pair of self-control-intensive tasks, sucrose swishing improves subsequent working memory performance. *BMC Psychology*, 1(1), 22. <https://doi.org/10.1186/2050-7283-1-22>

Carter, E. C., & McCullough, M. E. (2014). Publication bias and the limited strength model of self-control: Has the evidence for ego depletion been overestimated? *Frontiers in Psychology*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00823>

Cavanagh, J. F., Wiecki, T. V., Cohen, M. X., Figueroa, C. M., Samanta, J., Sherman, S. J., & Frank, M. J. (2011). Subthalamic nucleus stimulation reverses mediofrontal influence over decision threshold. *Nature Neuroscience*, 14(11), 1462–1467. <https://doi.org/10.1038/nn.2925>

Cha, D. (2003). Driver Workload Comparisons among Road Sections of Automated Highway Systems. 2003-01–0119. <https://doi.org/10.4271/2003-01-0119>

Charbonnier, S., Roy, R. N., Bonnet, S., & Campagne, A. (2016). EEG index for control operators' mental fatigue monitoring using interactions between brain regions. *Expert Systems with Applications*, 52, 91–98. <https://doi.org/10.1016/j.eswa.2016.01.013>

Chaudhuri, A., & Behan, P. O. (2000). Fatigue and basal ganglia. *Journal of the Neurological Sciences*, 179(1–2), 34–42. [https://doi.org/10.1016/S0022-510X\(00\)00411-1](https://doi.org/10.1016/S0022-510X(00)00411-1)

Chaudhuri, A., & Behan, P. O. (2004). Fatigue in neurological disorders. *The Lancet*, 363(9413), 978–988. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(04\)15794-2](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(04)15794-2)

Chen, L., Sugi, T., Shirakawa, S., Zou, J., & Nakamura, M. (2010). Integrated design and evaluation system for the effect of rest breaks in sustained mental work based on neurophysiological signals. *International Journal of Control, Automation and Systems*, 8(4), 862–867. <https://doi.org/10.1007/s12555-010-0419-x>

Chong, T. T.-J., Apps, M., Giehl, K., Sillence, A., Grima, L. L., & Husain, M. (2017). Neurocomputational mechanisms underlying subjective valuation of effort costs. *PLOS Biology*, 15(2), e1002598. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002598>

Christie, S. T., & Schrater, P. (2015). Cognitive cost as dynamic allocation of energetic resources. *Frontiers in Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fnins.2015.00289>

Cohen, M. X., Ridderinkhof, K. R., Haupt, S., Elger, C. E., & Fell, J. (2008). Medial frontal cortex and response conflict: Evidence from human intracranial EEG and medial frontal cortex lesion. *Brain Research*, 1238, 127–142. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.07.114>

Cole, M. W., & Schneider, W. (2007). The cognitive control network: Integrated cortical regions with dissociable functions. *NeuroImage*, 37(1), 343–360. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.03.071>

Collette, F., & Salmon, É. (2014). Fonctionnement exécutif et réseaux cérébraux. *Revue de neuropsychologie*, 6(4), 256. <https://doi.org/10.3917/rne.064.0256>

Collette, F., Van der Linden, M., Laureys, S., Delfiore, G., Degueldre, C., Luxen, A., & Salmon, E. (2005). Exploring the unity and diversity of the neural substrates of executive functioning. *Human Brain Mapping*, 25(4), 409–423. <https://doi.org/10.1002/hbm.20118>

Connor, J., Whitlock, G., Norton, R., & Jackson, R. (2001). The role of driver sleepiness in car crashes: A systematic review of epidemiological studies. *Accident Analysis & Prevention*, 33(1), 31–41. [https://doi.org/10.1016/S0001-4575\(00\)00013-0](https://doi.org/10.1016/S0001-4575(00)00013-0)

Cools, R. (2001). Enhanced or Impaired Cognitive Function in Parkinson's Disease as a Function of Dopaminergic Medication and Task Demands. *Cerebral Cortex*, 11(12), 1136–1143. <https://doi.org/10.1093/cercor/11.12.1136>

Cools, R., Gibbs, S. E., Miyakawa, A., Jagust, W., & D'Esposito, M. (2008). Working Memory Capacity Predicts Dopamine Synthesis Capacity in the Human Striatum. *Journal of Neuroscience*, 28(5), 1208–1212. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4475-07.2008>

Cools, Roshan. (2015). The cost of dopamine for dynamic cognitive control. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 4, 152–159. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.05.007>

Cools, Roshan, & D'Esposito, M. (2011). Inverted-U-Shaped Dopamine Actions on Human Working Memory and Cognitive Control. *Biological Psychiatry*, 69(12), e113–e125. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2011.03.028>

Cools, Roshan, Froböse, M., Aarts, E., & Hofmans, L. (2019). Dopamine and the motivation of cognitive control. In *Handbook of Clinical Neurology* (Vol. 163, pp. 123–143). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804281-6.00007-0>

Cools, Roshan, & Robbins, T. W. (2004). Chemistry of the adaptive mind. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 362(1825), 2871–2888. <https://doi.org/10.1098/rsta.2004.1468>

Cooper, P. S., Karayanidis, F., McKewen, M., McLellan-Hall, S., Wong, A. S. W., Skippen, P., & Cavanagh, J. F. (2019). Frontal theta predicts specific cognitive control-induced behavioural changes beyond general reaction time slowing. *NeuroImage*, 189, 130–140. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.01.022>

Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 201–215. <https://doi.org/10.1038/nrn755>

Davranche, K., Burle, B., Audiffren, M., & Hasbroucq, T. (2005). Information processing during physical exercise: A chronometric and electromyographic study. *Experimental Brain Research*, 165(4), 532–540. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-2331-9>

De Gennaro, L., Marzano, C., Veniero, D., Moroni, F., Fratello, F., Curcio, G., Ferrara, M., Ferlazzo, F., Novelli, L., Concetta Pellicciari, M., Bertini, M., & Rossini, P. M. (2007). Neurophysiological correlates of sleepiness: A combined TMS and EEG study. *NeuroImage*, 36(4), 1277–1287. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.04.013>

Dehais, F., Lafont, A., Roy, R., & Fairclough, S. (2020). A Neuroergonomics Approach to Mental Workload, Engagement and Human Performance. *Frontiers in Neuroscience*, 14, 268. <https://doi.org/10.3389/fnins.2020.00268>

Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: An open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134(1), 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2003.10.009>

DeLuca, J. (Ed.). (2005). *Fatigue as a window to the brain*. MIT Press.

Desmond, P. A., & Hancock, P. A. (2001). Active and passive fatigue states. In *Stress, workload, and fatigue* (pp. 455–465). Lawrence Erlbaum Associates Publishers.

Desmond, P. A., & Hoyes, T. W. (1996). Workload variation, intrinsic risk and utility in a simulated air traffic control task: Evidence for compensatory effects. *Safety Science*, 22(1–3), 87–101. [https://doi.org/10.1016/0925-7535\(96\)00008-2](https://doi.org/10.1016/0925-7535(96)00008-2)

Dinges, D. F., & Powell, J. W. (1985). Microcomputer analyses of performance on a portable, simple visual RT task during sustained operations. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 17(6), 652–655. <https://doi.org/10.3758/BF03200977>

Dipoppa, M., Szwed, M., & Gutkin, B. S. (2016). Controlling Working Memory Operations by Selective Gating: The Roles of Oscillations and Synchrony. *Advances in Cognitive Psychology*, 12(4), 209–232. <https://doi.org/10.5709/acp-0199-x>

Dobryakova, E., DeLuca, J., Genova, H. M., & Wylie, G. R. (2013). Neural Correlates of Cognitive Fatigue: Cortico-Striatal Circuitry and Effort–Reward Imbalance. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 19(8), 849–853. <https://doi.org/10.1017/S1355617713000684>

Dodds, C. M., Clark, L., Dove, A., Regenthal, R., Baumann, F., Bullmore, E., Robbins, T. W., & Müller, U. (2009). The dopamine D2 receptor antagonist sulpiride modulates striatal BOLD signal during the manipulation of information in working memory. *Psychopharmacology*, 207(1), 35–45. <https://doi.org/10.1007/s00213-009-1634-0>

Doran, S. M., Dongen, H. P. A. V., & Dinges, D. F. (2001). Sustained attention performance during sleep deprivation: Evidence of state instability. *Archives Italiennes de Biologie*, 139(3), 253–267. <https://doi.org/10.4449/aib.v139i3.503>

Dosenbach, N. U. F., Fair, D. A., Miezin, F. M., Cohen, A. L., Wenger, K. K., Dosenbach, R. A. T., Fox, M. D., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Raichle, M. E., Schlaggar, B. L., & Petersen, S. E. (2007). Distinct brain networks for adaptive and stable task control in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(26), 11073–11078. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704320104>

Dosenbach, Nico U.F., Fair, D. A., Cohen, A. L., Schlaggar, B. L., & Petersen, S. E. (2008). A dual-networks architecture of top-down control. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(3), 99–105. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.01.001>

Dove, A., Pollmann, S., Schubert, T., Wiggins, C. J., & Yves von Cramon, D. (2000). Prefrontal cortex activation in task switching: An event-related fMRI study. *Cognitive Brain Research*, 9(1), 103–109. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(99\)00029-4](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(99)00029-4)

Dreher, J.-C., Koechlin, E., Ali, S. O., & Grafman, J. (2002). The Roles of Timing and Task Order during Task Switching. *NeuroImage*, 17(1), 95–109. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1169>

Dreisbach, G., & Fröber, K. (2019). On How to Be Flexible (or Not): Modulation of the Stability-Flexibility Balance. *Current Directions in Psychological Science*, 28(1), 3–9. <https://doi.org/10.1177/0963721418800030>

Dreisbach, G., Müller, J., Goschke, T., Strobel, A., Schulze, K., Lesch, K.-P., & Brocke, B. (2005). Dopamine and Cognitive Control: The Influence of Spontaneous Eyeblink Rate and Dopamine Gene Polymorphisms on Perseveration and Distractibility. *Behavioral Neuroscience*, 119(2), 483–490. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.119.2.483>

Drummond, S. P. A., Bischoff-Grethe, A., Dinges, D. F., Ayalon, L., Mednick, S. C., & Meloy, M. J. (2005). The Neural Basis of the Psychomotor Vigilance Task. *Sleep*, 28(9), 1059–1068. <https://doi.org/10.1093/sleep/28.9.1059>

Durstewitz, D., Seamans, J. K., & Sejnowski, T. J. (2000). Dopamine-Mediated Stabilization of Delay-Period Activity in a Network Model of Prefrontal Cortex. *Journal of Neurophysiology*, 83(3), 1733–1750. <https://doi.org/10.1152/jn.2000.83.3.1733>

Duthoo, W., Braem, S., Houtman, F., Schoupe, N., Santens, P., & Notebaert, W. (2013). Dopaminergic medication counteracts conflict adaptation in patients with Parkinson's disease. *Neuropsychology*, 27(5), 556–561. <https://doi.org/10.1037/a0033377>

Edwards, E. (1988). Introductory Overview. In *Human Factors in Aviation* (pp. 3–25). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-057090-7.50007-2>

Egner, T. (2007). Congruency sequence effects and cognitive control. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 7(4), 380–390. <https://doi.org/10.3758/CABN.7.4.380>

Eisenberger, R. (1992). Learned industriousness. *Psychological Review*, 99(2), 248–267. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.99.2.248>

Eldar, E., Cohen, J. D., & Niv, Y. (2013). The effects of neural gain on attention and learning. *Nature Neuroscience*, 16(8), 1146–1153. <https://doi.org/10.1038/nn.3428>

Elliott, R., Sahakian, B. J., Matthews, K., Bannerjea, A., Rimmer, J., & Robbins, T. W. (1997). Effects of methylphenidate on spatial working memory and planning in healthy young adults. *Psychopharmacology*, 131(2), 196–206. <https://doi.org/10.1007/s002130050284>

Emanuel, A., Herszage, J., Sharon, H., Liberman, N., & Censor, N. (2021). Inhibition of the supplementary motor area affects distribution of effort over time. *Cortex*, 134, 134–144. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2020.10.018>

Emch, M., von Bastian, C. C., & Koch, K. (2019). Neural Correlates of Verbal Working Memory: An fMRI Meta-Analysis. *Frontiers in Human Neuroscience*, 13, 180. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2019.00180>

Enoka, R. M., & Duchateau, J. (2016). Translating Fatigue to Human Performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 48(11), 2228–2238. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000929>

Esposito, F., Otto, T., Zijlstra, F. R. H., & Goebel, R. (2014). Spatially Distributed Effects of Mental Exhaustion on Resting-State FMRI Networks. *PLoS ONE*, 9(4), e94222. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094222>

Evans, D. R., Boggero, I. A., & Segerstrom, S. C. (2016). The nature of self-regulatory fatigue and “ego depletion”: Lessons from physical fatigue. *Personality and Social Psychology Review: An Official Journal of the Society for Personality and Social Psychology, Inc*, 20(4), 291–310. <https://doi.org/10.1177/1088868315597841>

Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J., & Blanke, L. (1991). Effects of crossmodal divided attention on late ERP components. II. Error processing in choice reaction tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 78(6), 447–455. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(91\)90062-9](https://doi.org/10.1016/0013-4694(91)90062-9)

Falkenstein, Michael, Hoormann, J., & Hohnsbein, J. (2002). Inhibition-related ERP components: Variation with modality, age, and time-on-task. *Journal of Psychophysiology*, 16(3), 167–175. <https://doi.org/10.1027/0269-8803.16.3.167>

Fan, X., Zhou, Q., Liu, Z., & Xie, F. (2015). Electroencephalogram assessment of mental fatigue in visual search. *Bio-Medical Materials and Engineering*, 26(s1), S1455–S1463. <https://doi.org/10.3233/BME-151444>

Fedorenko, E., Duncan, J., & Kanwisher, N. (2013). Broad domain generality in focal regions of frontal and parietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(41), 16616–16621. <https://doi.org/10.1073/pnas.1315235110>

Fell, J., & Axmacher, N. (2011). The role of phase synchronization in memory processes. *Nature Reviews Neuroscience*, 12(2), 105–118. <https://doi.org/10.1038/nrn2979>

Fielding, J., Georgiou-Karistianis, N., Bradshaw, J., Millist, L., & White, O. (2005). No sequence dependent modulation of the Simon effect in Parkinson's disease. *Cognitive Brain Research*, 25(1), 251–260. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2005.05.015>

Fluchère, F., Burle, B., Vidal, F., van den Wildenberg, W., Witjas, T., Eusebio, A., Azulay, J.-P., & Hasbroucq, T. (2018). Subthalamic nucleus stimulation, dopaminergic treatment and impulsivity in Parkinson's disease. *Neuropsychologia*, 117, 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.02.016>

Fornito, A., Zalesky, A., & Bullmore, E. T. (2016). *Fundamentals of brain network analysis*. Elsevier/Academic Press.

Forstmann, B. U., Dutilh, G., Brown, S., Neumann, J., von Cramon, D. Y., Ridderinkhof, K. R., & Wagenmakers, E.-J. (2008). Striatum and pre-SMA facilitate decision-making under time pressure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(45), 17538–17542. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805903105>

Forstmann, B. U., Jahfari, S., Scholte, H. S., Wolfensteller, U., van den Wildenberg, W. P. M., & Ridderinkhof, K. R. (2008). Function and Structure of the Right Inferior Frontal Cortex Predict Individual Differences in Response Inhibition: A Model-Based Approach. *Journal of Neuroscience*, 28(39), 9790–9796. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1465-08.2008>

Fox, M. D., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Corbetta, M., Van Essen, D. C., & Raichle, M. E. (2005). From The Cover: The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated

functional networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(27), 9673–9678. <https://doi.org/10.1073/pnas.0504136102>

Foxe, J. J., Murphy, J. W., & De Sanctis, P. (2014). Throwing out the rules: Anticipatory alpha-band oscillatory attention mechanisms during task-set reconfigurations. *European Journal of Neuroscience*, 39(11), 1960–1972. <https://doi.org/10.1111/ejn.12577>

Francis, Z. L., & Inzlicht, M. (2016). Proximate and Ultimate Causes of Ego Depletion. In *Self-Regulation and Ego Control* (pp. 373–398). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801850-7.00018-4>

Frank, M. J., Samanta, J., Moustafa, A. A., & Sherman, S. J. (2007). Hold Your Horses: Impulsivity, Deep Brain Stimulation, and Medication in Parkinsonism. *Science*, 318(5854), 1309–1312. <https://doi.org/10.1126/science.1146157>

Frank, Michael J. (2006). Hold your horses: A dynamic computational role for the subthalamic nucleus in decision making. *Neural Networks*, 19(8), 1120–1136. <https://doi.org/10.1016/j.neunet.2006.03.006>

Frank, Michael J., Scheres, A., & Sherman, S. J. (2007). Understanding decision-making deficits in neurological conditions: Insights from models of natural action selection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1485), 1641–1654. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2058>

Freeman, S. M., & Aron, A. R. (2016). Withholding a Reward-driven Action: Studies of the Rise and Fall of Motor Activation and the Effect of Cognitive Depletion. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 28(2), 237–251. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00893

Freunberger, R., Fellinger, R., Sauseng, P., Gruber, W., & Klimesch, W. (2009). Dissociation between phase-locked and nonphase-locked alpha oscillations in a working memory task. *Human Brain Mapping*, 30(10), 3417–3425. <https://doi.org/10.1002/hbm.20766>

Fries, P., Reynolds, J. H., Rorie, A. E., & Desimone, R. (2001). Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science (New York, N.Y.)*, 291(5508), 1560–1563. <https://doi.org/10.1126/science.1055465>

Fuster, J. M. (2009). *The prefrontal cortex* (4. ed., reprint). Elsevier, Acad. Press.

Gailliot, M. T., Baumeister, R. F., DeWall, C. N., Maner, J. K., Plant, E. A., Tice, D. M., Brewer, L. E., & Schmeichel, B. J. (2007). Self-control relies on glucose as a limited energy source: Willpower is more than a metaphor. *Journal of Personality and Social Psychology*, 92(2), 325–336. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.92.2.325>

Gergelyfi, M., Jacob, B., Olivier, E., & Zénon, A. (2015). Dissociation between mental fatigue and motivational state during prolonged mental activity. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2015.00176>

Gevers, W., Deliens, G., Hoffmann, S., Notebaert, W., & Peigneux, P. (2015). Sleep deprivation selectively disrupts top-down adaptation to cognitive conflict in the Stroop test. *Journal of Sleep Research*, 24(6), 666–672. <https://doi.org/10.1111/jsr.12320>

Grandjean, E. (1979). Fatigue in industry. *Occupational and Environmental Medicine*, 36(3), 175–186. <https://doi.org/10.1136/oem.36.3.175>

Gratton, G., Coles, M. G., & Donchin, E. (1992). Optimizing the use of information: Strategic control of activation of responses. *Journal of Experimental Psychology. General*, 121(4), 480–506. <https://doi.org/10.1037//0096-3445.121.4.480>

Grier, R. A., Warm, J. S., Dember, W. N., Matthews, G., Galinsky, T. L., Szalma, J. L., & Parasuraman, R. (2003). The Vigilance Decrement Reflects Limitations in Effortful Attention, Not Mindlessness. *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society*, 45(3), 349–359. <https://doi.org/10.1518/hfes.45.3.349.27253>

Griesmayr, B., Gruber, W. R., Klimesch, W., & Sauseng, P. (2010). Human frontal midline theta and its synchronization to gamma during a verbal delayed match to sample task. *Neurobiology of Learning and Memory*, 93(2), 208–215. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2009.09.013>

Groppe, D. M., Bickel, S., Keller, C. J., Jain, S. K., Hwang, S. T., Harden, C., & Mehta, A. D. (2013). Dominant frequencies of resting human brain activity as measured by the electrocorticogram. *NeuroImage*, 79, 223–233. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.04.044>

Gross, J., Schmitz, F., Schnitzler, I., Kessler, K., Shapiro, K., Hommel, B., & Schnitzler, A. (2004). Modulation of long-range neural synchrony reflects temporal limitations of visual attention in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(35), 13050–13055. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404944101>

Grueschow, M., Kleim, B., & Ruff, C. C. (2020). Role of the locus coeruleus arousal system in cognitive control. *Journal of Neuroendocrinology*. <https://doi.org/10.1111/jne.12890>

Guo, Z., Chen, R., Liu, X., Zhao, G., Zheng, Y., Gong, M., & Zhang, J. (2018). The impairing effects of mental fatigue on response inhibition: An ERP study. *PLOS ONE*, 13(6), e0198206. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198206>

Hagger, M. S., Wood, C., Stiff, C., & Chatzisarantis, N. L. D. (2010). Ego depletion and the strength model of self-control: A meta-analysis. *Psychological Bulletin*, 136(4), 495–525. <https://doi.org/10.1037/a0019486>

Hart, S. G. (2006). NASA-Task Load Index (NASA-TLX); 20 years later. *Proceedings of the Human Factors and Ergonomic Society Annual Meeting*, 50(9), 904–908. <https://doi.org/10.1177/154193120605000909>

Hasbroucq, T., Kaneko, H., Akamatsu, M., & Possamaï, C.-A. (1999). The time-course of preparatory spinal and cortico-spinal inhibition: An H-reflex and transcranial magnetic stimulation study in man. *Experimental Brain Research*, 124(1), 33–41. <https://doi.org/10.1007/s002210050597>

Hasbroucq, Thierry, Tandonnet, C., Micallef-Roll, J., Blin, O., & Possamaï, C.-A. (2003). An electromyographic analysis of the effect of levodopa on the response time of healthy subjects. *Psychopharmacology*, 165(3), 313–316. <https://doi.org/10.1007/s00213-002-1304-y>

Hebb, D. O. (1940). HUMAN BEHAVIOR AFTER EXTENSIVE BILATERAL REMOVAL FROM THE FRONTAL LOBES. *Archives of Neurology And Psychiatry*, 44(2), 421. <https://doi.org/10.1001/archneurpsyc.1940.02280080181011>

Herz, D. M., Christensen, M. S., Bruggemann, N., Hulme, O. J., Ridderinkhof, K. R., Madsen, K. H., & Siebner, H. R. (2014). Motivational Tuning of Fronto-Subthalamic Connectivity

Facilitates Control of Action Impulses. *Journal of Neuroscience*, 34(9), 3210–3217. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4081-13.2014>

Hirose, S., Chikazoe, J., Watanabe, T., Jimura, K., Kunimatsu, A., Abe, O., Ohtomo, K., Miyashita, Y., & Konishi, S. (2012). Efficiency of Go/No-Go Task Performance Implemented in the Left Hemisphere. *Journal of Neuroscience*, 32(26), 9059–9065. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0540-12.2012>

Hockey, G. R. J. (2011). A motivational control theory of cognitive fatigue. In P. L. Ackerman (Ed.), *Cognitive fatigue: Multidisciplinary perspectives on current research and future applications*. (pp. 167–187). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/12343-008>

Hockey, G. R. J., & Earle, F. (2006). Control over the scheduling of simulated office work reduces the impact of workload on mental fatigue and task performance. *Journal of Experimental Psychology: Applied*, 12(1), 50–65. <https://doi.org/10.1037/1076-898X.12.1.50>

Hockey, R. (1997). Compensatory control in the regulation of human performance under stress and high workload: A cognitive-energetical framework. *Biological Psychology*, 45(1–3), 73–93. [https://doi.org/10.1016/S0301-0511\(96\)05223-4](https://doi.org/10.1016/S0301-0511(96)05223-4)

Hockey, R. (2013). *The psychology of fatigue: Work, effort, and control*. Cambridge University Press.

Holroyd, C. B. (2016). The waste disposal problem of effortful control. In *Motivation and cognitive control* (pp. 235–260). Routledge/Taylor & Francis Group.

Holroyd, C. B., & Coles, M. G. H. (2002). The neural basis of human error processing: Reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity. *Psychological Review*, 109(4), 679–709. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.109.4.679>

Holroyd, C. B., & McClure, S. M. (2015). Hierarchical control over effortful behavior by rodent medial frontal cortex: A computational model. *Psychological Review*, 122(1), 54–83. <https://doi.org/10.1037/a0038339>

Holroyd, C. B., & Yeung, N. (2012). Motivation of extended behaviors by anterior cingulate cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(2), 122–128. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.12.008>

Holtzer, R., Shuman, M., Mahoney, J. R., Lipton, R., & Verghese, J. (2010). Cognitive Fatigue Defined in the Context of Attention Networks. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 18(1), 108–128. <https://doi.org/10.1080/13825585.2010.517826>

Hommel, B., Proctor, R. W., & Vu, K.-P. L. (2004). A feature-integration account of sequential effects in the Simon task. *Psychological Research*, 68(1), 1–17. <https://doi.org/10.1007/s00426-003-0132-y>

Hopstaken, J. F., van der Linden, D., Bakker, A. B., & Kompier, M. A. J. (2015a). A multifaceted investigation of the link between mental fatigue and task disengagement: Mental fatigue and task disengagement. *Psychophysiology*, 52(3), 305–315. <https://doi.org/10.1111/psyp.12339>

Hopstaken, J. F., van der Linden, D., Bakker, A. B., & Kompier, M. A. J. (2015b). The window of my eyes: Task disengagement and mental fatigue covary with pupil dynamics. *Biological Psychology*, 110, 100–106. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2015.06.013>

Hu, X., & Lodewijks, G. (2020). Detecting fatigue in car drivers and aircraft pilots by using non-invasive measures: The value of differentiation of sleepiness and mental fatigue. *Journal of Safety Research*, 72, 173–187. <https://doi.org/10.1016/j.jsr.2019.12.015>

Hübner, R., & Schlösser, J. (2010). Monetary reward increases attentional effort in the flanker task. *Psychonomic Bulletin & Review*, 17(6), 821–826. <https://doi.org/10.3758/PBR.17.6.821>

Hudson, A. N., Hansen, D. A., Hinson, J. M., Whitney, P., Layton, M. E., DePriest, D. M., Dongen, H. P. A. V., & Honn, K. A. (2020). Speed/accuracy trade-off in the effects of acute total sleep deprivation on a sustained attention and response inhibition task. *Chronobiology International*, 37(9–10), 1441–1444. <https://doi.org/10.1080/07420528.2020.1811718>

Huiskamp, G., Vroeijsstijn, M., van Dijk, R., Wieneke, G., & van Huffelen, A. C. (1999). The need for correct realistic geometry in the inverse EEG problem. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 46(11), 1281–1287. <https://doi.org/10.1109/10.797987>

Hyafil, A., Giraud, A.-L., Fontolan, L., & Gutkin, B. (2015). Neural Cross-Frequency Coupling: Connecting Architectures, Mechanisms, and Functions. *Trends in Neurosciences*, 38(11), 725–740. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2015.09.001>

Inzlicht, M., Berkman, E., & Elkins-Brown, N. (2016). The Neuroscience of “Ego Depletion.” In E. Harmon-Jones & M. Inzlicht (Eds.), *Social Neuroscience* (1st ed., pp. 101–123). Routledge. <https://doi.org/10.4324/9781315628714-6>

Inzlicht, M., Schmeichel, B. J., & Macrae, C. N. (2014). Why self-control seems (but may not be) limited. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(3), 127–133. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.12.009>

Inzlicht, M., Shenhav, A., & Olivola, C. Y. (2018). The Effort Paradox: Effort Is Both Costly and Valued. *Trends in Cognitive Sciences*, 22(4), 337–349. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2018.01.007>

Jahanshahi, M., Obeso, I., Rothwell, J. C., & Obeso, J. A. (2015). A fronto–striato–subthalamic–pallidal network for goal-directed and habitual inhibition. *Nature Reviews Neuroscience*, 16(12), 719–732. <https://doi.org/10.1038/nrn4038>

Jamadar, S., Hughes, M., Fulham, W. R., Michie, P. T., & Karayanidis, F. (2010). The spatial and temporal dynamics of anticipatory preparation and response inhibition in task-switching. *NeuroImage*, 51(1), 432–449. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.01.090>

James, W. (1890). *Principles of psychology*, New York: Holt.

Jensen, O. (2005). Reading the hippocampal code by theta phase-locking. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(12), 551–553. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.10.003>

Jensen, O., & Mazaheri, A. (2010). Shaping Functional Architecture by Oscillatory Alpha Activity: Gating by Inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00186>

Job, V., Dweck, C. S., & Walton, G. M. (2010). Ego Depletion—Is It All in Your Head?: Implicit Theories About Willpower Affect Self-Regulation. *Psychological Science*, 21(11), 1686–1693. <https://doi.org/10.1177/0956797610384745>

Jurado, M. B., & Rosselli, M. (2007). The Elusive Nature of Executive Functions: A Review of our Current Understanding. *Neuropsychology Review*, 17(3), 213–233. <https://doi.org/10.1007/s11065-007-9040-z>

Kaiser, J., Simon, N. A., Sauseng, P., & Schütz-Bosbach, S. (2019). Midfrontal neural dynamics distinguish between general control and inhibition-specific processes in the stopping of motor actions. *Scientific Reports*, 9(1), 13054. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49476-4>

Kamzanova, A. T., Kustubayeva, A. M., & Matthews, G. (2014). Use of EEG Workload Indices for Diagnostic Monitoring of Vigilance Decrement. *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society*, 56(6), 1136–1149. <https://doi.org/10.1177/0018720814526617>

Karadzic, V., & Mrsulja, B. (1969). DEPRIVATION OF PARADOXICAL SLEEP AND BRAIN GLYCOGEN. *Journal of Neurochemistry*, 16(1), 29–34. <https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1969.tb10340.x>

Kato, Y., Endo, H., & Kizuka, T. (2009). Mental fatigue and impaired response processes: Event-related brain potentials in a Go/NoGo task. *International Journal of Psychophysiology*, 72(2), 204–211. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2008.12.008>

Kato, Y., Endo, H., Kobayakawa, T., Kato, K., & Kitazaki, S. (2012). Effects of intermittent odours on cognitive-motor performance and brain functioning during mental fatigue. *Ergonomics*, 55(1), 1–11. <https://doi.org/10.1080/00140139.2011.633175>

Kiesel, A., Steinhauser, M., Wendt, M., Falkenstein, M., Jost, K., Philipp, A. M., & Koch, I. (2010). Control and interference in task switching—A review. *Psychological Bulletin*, 136(5), 849–874. <https://doi.org/10.1037/a0019842>

Killgore, W. D. S. (2010). Effects of sleep deprivation on cognition. *Progress in Brain Research*, 185, 105–129. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53702-7.00007-5>

Kim, C., Cilles, S. E., Johnson, N. F., & Gold, B. T. (2012). Domain general and domain preferential brain regions associated with different types of task switching: A Meta-Analysis. *Human Brain Mapping*, 33(1), 130–142. <https://doi.org/10.1002/hbm.21199>

Kim, H. (2011). Neural activity that predicts subsequent memory and forgetting: A meta-analysis of 74 fMRI studies. *NeuroImage*, 54(3), 2446–2461. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.09.045>

Kitzbichler, M. G., Henson, R. N. A., Smith, M. L., Nathan, P. J., & Bullmore, E. T. (2011). Cognitive Effort Drives Workspace Configuration of Human Brain Functional Networks. *Journal of Neuroscience*, 31(22), 8259–8270. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0440-11.2011>

Klaassen, E. B., Evers, E. A. T., de Groot, R. H. M., Backes, W. H., Veltman, D. J., & Jolles, J. (2014). Working memory in middle-aged males: Age-related brain activation changes and cognitive fatigue effects. *Biological Psychology*, 96, 134–143. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.11.008>

Klimesch, W., Fellinger, R., & Freunberger, R. (2011). Alpha Oscillations and Early Stages of Visual Encoding. *Frontiers in Psychology*, 2. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00118>

Klimesch, W., Freunberger, R., Sauseng, P., & Gruber, W. (2008). A short review of slow phase synchronization and memory: Evidence for control processes in different memory systems? *Brain Research*, 1235, 31–44. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.06.049>

Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition–timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, 53(1), 63–88. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.06.003>

Kluger, B. M. (2017). Fatigue in Parkinson's Disease. In *International Review of Neurobiology* (Vol. 133, pp. 743–768). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/bs.irn.2017.05.007>

Kluger, B. M., Krupp, L. B., & Enoka, R. M. (2013). Fatigue and fatigability in neurologic illnesses. *Neurology*, 80(4), 409–416. <https://doi.org/10.1212/WNL.0b013e31827f07be>

Koechlin, E. (2003). The Architecture of Cognitive Control in the Human Prefrontal Cortex. *Science*, 302(5648), 1181–1185. <https://doi.org/10.1126/science.1088545>

Koechlin, Etienne, & Summerfield, C. (2007). An information theoretical approach to prefrontal executive function. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(6), 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.04.005>

Koelega, H. S. (1992). Extraversion and vigilance performance: 30 years of inconsistencies. *Psychological Bulletin*, 112(2), 239–258. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.112.2.239>

Koelsch, S., Schulze, K., Sammler, D., Fritz, T., Müller, K., & Gruber, O. (2009). Functional architecture of verbal and tonal working memory: An FMRI study. *Human Brain Mapping*, 30(3), 859–873. <https://doi.org/10.1002/hbm.20550>

Korolczuk, I., Burle, B., Coull, J. T., & Smigajewicz, K. (2020). Mechanisms of Impulsive Responding to Temporally Predictable Events as Revealed by Electromyography. *Neuroscience*, 428, 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.12.022>

Kouneiher, F., Charron, S., & Koechlin, E. (2009). Motivation and cognitive control in the human prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, 12(7), 939–945. <https://doi.org/10.1038/nn.2321>

Krause, A. J., Simon, E. B., Mander, B. A., Greer, S. M., Saletin, J. M., Goldstein-Piekarski, A. N., & Walker, M. P. (2017). The sleep-deprived human brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 18(7), 404–418. <https://doi.org/10.1038/nrn.2017.55>

Kübler, A., Dixon, V., & Garavan, H. (2006). Automaticity and Reestablishment of Executive Control—An fMRI Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(8), 1331–1342. <https://doi.org/10.1162/jocn.2006.18.8.1331>

Kurniawan, I. T. (2011). Dopamine and effort-based decision making. *Frontiers in Neuroscience*, 5. <https://doi.org/10.3389/fnins.2011.00081>

Kurzban, R. (2010). Does the Brain Consume Additional Glucose during Self-Control Tasks? *Evolutionary Psychology*, 8(2), 147470491000800. <https://doi.org/10.1177/147470491000800208>

Kurzban, R., Duckworth, A., Kable, J. W., & Myers, J. (2013). An opportunity cost model of subjective effort and task performance. *Behavioral and Brain Sciences*, 36(6), 661–679. <https://doi.org/10.1017/S0140525X12003196>

Lachaux, J.-P., Rodriguez, E., Martinerie, J., & Varela, F. J. (1999). Measuring phase synchrony in brain signals. *Human Brain Mapping*, 8(4), 194–208. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0193\(1999\)8:4<194::AID-HBM4>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0193(1999)8:4<194::AID-HBM4>3.0.CO;2-C)

Lal, S. K. L., & Craig, A. (2001). A critical review of the psychophysiology of driver fatigue. *Biological Psychology*, 55(3), 173–194. [https://doi.org/10.1016/S0301-0511\(00\)00085-5](https://doi.org/10.1016/S0301-0511(00)00085-5)

Lange, F., & Eggert, F. (2014). Sweet delusion. Glucose drinks fail to counteract ego depletion. *Appetite*, 75, 54–63. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2013.12.020>

Langner, R., Steinborn, M. B., Chatterjee, A., Sturm, W., & Willmes, K. (2010). Mental fatigue and temporal preparation in simple reaction-time performance. *Acta Psychologica*, 133(1), 64–72. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2009.10.001>

Larue, G. S., Rakotonirainy, A., & Pettitt, A. N. (2011). Driving performance impairments due to hypovigilance on monotonous roads. *Accident Analysis & Prevention*, 43(6), 2037–2046. <https://doi.org/10.1016/j.aap.2011.05.023>

Laurent, F., Valderrama, M., Besserve, M., Guillard, M., Lachaux, J.-P., Martinerie, J., & Florence, G. (2013). Multimodal information improves the rapid detection of mental fatigue. *Biomedical Signal Processing and Control*, 8(4), 400–408. <https://doi.org/10.1016/j.bspc.2013.01.007>

Lavie, P. (1989). Ultradian Rhythms in Arousal-The Problem of Masking. *Chronobiology International*, 6(1), 21–28. <https://doi.org/10.3109/07420528909059139>

Lee, K. A., Hicks, G., & Nino-Murcia, G. (1991). Validity and reliability of a scale to assess fatigue. *Psychiatry Research*, 36(3), 291–298. [https://doi.org/10.1016/0165-1781\(91\)90027-M](https://doi.org/10.1016/0165-1781(91)90027-M)

Lee, T.-W., Girolami, M., & Sejnowski, T. J. (1999). Independent Component Analysis Using an Extended Infomax Algorithm for Mixed Subgaussian and Supergaussian Sources. *Neural Computation*, 11(2), 417–441. <https://doi.org/10.1162/089976699300016719>

Lim, J., Ebstein, R., Tse, C.-Y., Monakhov, M., Lai, P. S., Dinges, D. F., & Kwok, K. (2012). Dopaminergic Polymorphisms Associated with Time-on-Task Declines and Fatigue in the

Psychomotor Vigilance Test. PLoS ONE, 7(3), e33767.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033767>

Lim, J., Quevenco, F.-C., & Kwok, K. (2013). EEG alpha activity is associated with individual differences in post-break improvement. *NeuroImage*, 76, 81–89.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.03.018>

Lim, J., Teng, J., Wong, K. F., & Chee, M. W. L. (2016). Modulating rest-break length induces differential recruitment of automatic and controlled attentional processes upon task reengagement. *NeuroImage*, 134, 64–73. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.03.077>

Lim, J., Wu, W., Wang, J., Detre, J. A., Dinges, D. F., & Rao, H. (2010). Imaging brain fatigue from sustained mental workload: An ASL perfusion study of the time-on-task effect. *NeuroImage*, 49(4), 3426–3435. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.11.020>

Lin, H., Saunders, B., Friese, M., Evans, N. J., & Inzlicht, M. (2020). Strong Effort Manipulations Reduce Response Caution: A Preregistered Reinvention of the Ego-Depletion Paradigm. *Psychological Science*, 31(5), 531–547. <https://doi.org/10.1177/0956797620904990>

Liu, J., Zhu, Y., Sun, H., Ristaniemi, T., & Cong, F. (2020). Sustaining Attention for a Prolonged Duration Affects Dynamic Organizations of Frequency-Specific Functional Connectivity. *Brain Topography*, 33(6), 677–692. <https://doi.org/10.1007/s10548-020-00795-0>

Lorist, M. M., Bezdán, E., ten Caat, M., Span, M. M., Roerdink, J. B. T. M., & Maurits, N. M. (2009). The influence of mental fatigue and motivation on neural network dynamics; an EEG coherence study. *Brain Research*, 1270, 95–106. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.03.015>

Lorist, M. M., Boksem, M. A. S., & Ridderinkhof, K. R. (2005). Impaired cognitive control and reduced cingulate activity during mental fatigue. *Cognitive Brain Research*, 24(2), 199–205. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2005.01.018>

Lorist, M. M., & Faber, L. G. (2011). Consideration of the influence of mental fatigue on controlled and automatic cognitive processes and related neuromodulatory effects. In P. L. Ackerman (Ed.), *Cognitive fatigue: Multidisciplinary perspectives on current research and future applications*. (pp. 105–126). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/12343-005>

Lorist, M. M., & Jolij, J. (2012). Trial History Effects in Stroop Task Performance Are Independent of Top-Down Control. *PLoS ONE*, 7(6), e39802. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039802>

Lorist, M. M., Klein, M., Nieuwenhuis, S., Jong, R., Mulder, G., & Meijman, T. F. (2000). Mental fatigue and task control: Planning and preparation. *Psychophysiology*, 37(5), 614–625. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.3750614>

Luethi, M. S., Friese, M., Binder, J., Boesiger, P., Luechinger, R., & Rasch, B. (2016). Motivational incentives lead to a strong increase in lateral prefrontal activity after self-control exertion. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 11(10), 1618–1626. <https://doi.org/10.1093/scan/nsw073>

Luria, Aleksandr Romanovich. (1966). *Higher Cortical Functions in Man*. Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8579-4>

Luria, A.R. (1973). THE FRONTAL LOBES AND THE REGULATION OF BEHAVIOR. In *Psychophysiology of the Frontal Lobes* (pp. 3–26). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-564340-5.50006-8>

Ma, J., Gu, J., Jia, H., Yao, Z., & Chang, R. (2018). The Relationship Between Drivers' Cognitive Fatigue and Speed Variability During Monotonous Daytime Driving. *Frontiers in Psychology*, 9, 459. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00459>

MacDonald, A. W. (2000). Dissociating the Role of the Dorsolateral Prefrontal and Anterior Cingulate Cortex in Cognitive Control. *Science*, 288(5472), 1835–1838. <https://doi.org/10.1126/science.288.5472.1835>

MacDonald, S. W. S., Li, S.-C., & Bäckman, L. (2009). Neural underpinnings of within-person variability in cognitive functioning. *Psychology and Aging*, 24(4), 792–808. <https://doi.org/10.1037/a0017798>

Mackworth, N. H. (1948). The Breakdown of Vigilance during Prolonged Visual Search <sup/>. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1(1), 6–21. <https://doi.org/10.1080/17470214808416738>

Maffei, A., & Angrilli, A. (2018). Spontaneous eye blink rate: An index of dopaminergic component of sustained attention and fatigue. *International Journal of Psychophysiology: Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, 123, 58–63. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2017.11.009>

Manly, T. (1999). The absent mind: Further investigations of sustained attention to response. *Neuropsychologia*, 37(6), 661–670. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(98\)00127-4](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(98)00127-4)

Mansouri, F. A., Egner, T., & Buckley, M. J. (2017). Monitoring Demands for Executive Control: Shared Functions between Human and Nonhuman Primates. *Trends in Neurosciences*, 40(1), 15–27. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2016.11.001>

Mansouri, F. A., Tanaka, K., & Buckley, M. J. (2009). Conflict-induced behavioural adjustment: A clue to the executive functions of the prefrontal cortex. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(2), 141–152. <https://doi.org/10.1038/nrn2538>

Marcora, S. M., Staiano, W., & Manning, V. (2009). Mental fatigue impairs physical performance in humans. *Journal of Applied Physiology*, 106(3), 857–864. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.91324.2008>

Massar, S. A. A., Csathó, Á., & Van der Linden, D. (2018). Quantifying the Motivational Effects of Cognitive Fatigue Through Effort-Based Decision Making. *Frontiers in Psychology*, 9. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00843>

Matsui, T., Soya, S., Okamoto, M., Ichitani, Y., Kawanaka, K., & Soya, H. (2011). Brain glycogen decreases during prolonged exercise: Brain glycogen reduction and hypoglycaemia during prolonged exercise. *The Journal of Physiology*, 589(13), 3383–3393. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2011.203570>

Matthews, G., & Desmond, P. A. (2002). Task-induced fatigue states and simulated driving performance. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 55(2), 659–686. <https://doi.org/10.1080/02724980143000505>

Matuz, A., van der Linden, D., Kisander, Z., Hernádi, I., Kázmér, K., & Csathó, Á. (2020). Low Physiological Arousal in Mental Fatigue: Analysis of Heart Rate Variability during Time-on-

task, Recovery, and Reactivity [Preprint]. Neuroscience.
<https://doi.org/10.1101/2020.08.24.264812>

Mayr, U., Awh, E., & Laurey, P. (2003). Conflict adaptation effects in the absence of executive control. *Nature Neuroscience*, 6(5), 450–452. <https://doi.org/10.1038/nn1051>

McNab, F., & Dolan, R. J. (2014). Dissociating distractor-filtering at encoding and during maintenance. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 40(3), 960–967. <https://doi.org/10.1037/a0036013>

Meffert, H., Penner, E., VanTieghem, M. R., Sypher, I., Leshin, J., & Blair, R. J. R. (2018). The role of ventral striatum in reward-based attentional bias. *Brain Research*, 1689, 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2018.03.036>

Menon, V., & Uddin, L. Q. (2010). Saliency, switching, attention and control: A network model of insula function. *Brain Structure and Function*, 214(5–6), 655–667. <https://doi.org/10.1007/s00429-010-0262-0>

Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An Integrative Theory of Prefrontal Cortex Function. *Annual Review of Neuroscience*, 24(1), 167–202. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.24.1.167>

Mink, J. W. (1996). THE BASAL GANGLIA: FOCUSED SELECTION AND INHIBITION OF COMPETING MOTOR PROGRAMS. *Progress in Neurobiology*, 50(4), 381–425. [https://doi.org/10.1016/S0301-0082\(96\)00042-1](https://doi.org/10.1016/S0301-0082(96)00042-1)

Minzenberg, M. J., & Carter, C. S. (2008). Modafinil: A Review of Neurochemical Actions and Effects on Cognition. *Neuropsychopharmacology*, 33(7), 1477–1502. <https://doi.org/10.1038/sj.npp.1301534>

Miyake, A., Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, A. H., Howerter, A., & Wager, T. D. (2000). The Unity and Diversity of Executive Functions and Their Contributions to Complex “Frontal Lobe” Tasks: A Latent Variable Analysis. *Cognitive Psychology*, 41(1), 49–100. <https://doi.org/10.1006/cogp.1999.0734>

Möckel, T., Beste, C., & Wascher, E. (2015). The Effects of Time on Task in Response Selection—An ERP Study of Mental Fatigue. *Scientific Reports*, 5(1). <https://doi.org/10.1038/srep10113>

Molden, D. C., Hui, C. M., Scholer, A. A., Meier, B. P., Noreen, E. E., D'Agostino, P. R., & Martin, V. (2012). Motivational Versus Metabolic Effects of Carbohydrates on Self-Control. *Psychological Science*, 23(10), 1137–1144. <https://doi.org/10.1177/0956797612439069>

Monsell, S. (2003). Task switching. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(3), 134–140. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(03\)00028-7](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(03)00028-7)

Monsell, S., Yeung, N., & Azuma, R. (2000). Reconfiguration of task-set: Is it easier to switch to the weaker task? *Psychological Research*, 63(3), 250–264. <https://doi.org/10.1007/s004269900005>

Müller, T., & Apps, M. A. J. (2019). Motivational fatigue: A neurocognitive framework for the impact of effortful exertion on subsequent motivation. *Neuropsychologia*, 123, 141–151. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.04.030>

Muraven, M., & Baumeister, R. F. (2000). Self-regulation and depletion of limited resources: Does self-control resemble a muscle? *Psychological Bulletin*, 126(2), 247–259. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.126.2.247>

Muraven, M., Baumeister, R. F., & Tice, D. M. (1999). Longitudinal Improvement of Self-Regulation Through Practice: Building Self-Control Strength Through Repeated Exercise. *The Journal of Social Psychology*, 139(4), 446–457. <https://doi.org/10.1080/00224549909598404>

Naccache, L., Dehaene, S., Cohen, L., Habert, M.-O., Guichart-Gomez, E., Galanaud, D., & Willer, J.-C. (2005). Effortless control: Executive attention and conscious feeling of mental effort are dissociable. *Neuropsychologia*, 43(9), 1318–1328. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.11.024>

Nambu, A., Tokuno, H., & Takada, M. (2002). Functional significance of the cortico–subthalamo–pallidal ‘hyperdirect’ pathway. *Neuroscience Research*, 43(2), 111–117. [https://doi.org/10.1016/S0168-0102\(02\)00027-5](https://doi.org/10.1016/S0168-0102(02)00027-5)

Niendam, T. A., Laird, A. R., Ray, K. L., Dean, Y. M., Glahn, D. C., & Carter, C. S. (2012). Meta-analytic evidence for a superordinate cognitive control network subserving diverse executive functions. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 12(2), 241–268. <https://doi.org/10.3758/s13415-011-0083-5>

Nilsson, J. P., Söderström, M., Karlsson, A. U., Lekander, M., Åkerstedt, T., Lindroth, N. E., & Axelsson, J. (2005). Less effective executive functioning after one night's sleep deprivation. *Journal of Sleep Research*, 14(1), 1–6. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.2005.00442.x>

Nir, Y., Andrillon, T., Marmelshtein, A., Suthana, N., Cirelli, C., Tononi, G., & Fried, I. (2017). Selective neuronal lapses precede human cognitive lapses following sleep deprivation. *Nature Medicine*, 23(12), 1474–1480. <https://doi.org/10.1038/nm.4433>

Nir-Cohen, G., Kessler, Y., & Egner, T. (2019). Neural substrates of working memory updating [Preprint]. *Neuroscience*. <https://doi.org/10.1101/853630>

Niv, Y., Daw, N. D., Joel, D., & Dayan, P. (2007). Tonic dopamine: Opportunity costs and the control of response vigor. *Psychopharmacology*, 191(3), 507–520. <https://doi.org/10.1007/s00213-006-0502-4>

Norman, D. A., & Shallice, T. (1986). Attention to Action: Willed and Automatic Control of Behavior. In R. J. Davidson, G. E. Schwartz, & D. Shapiro (Eds.), *Consciousness and Self-Regulation* (pp. 1–18). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0629-1_1

O'Hare, D., Wiggins, M., Batt, R., & Morrison, D. (1994). Cognitive failure analysis for aircraft accident investigation. *Ergonomics*, 37(11), 1855–1869. <https://doi.org/10.1080/00140139408964954>

O'Keeffe, K., Hodder, S., & Lloyd, A. (2020). A comparison of methods used for inducing mental fatigue in performance research: Individualised, dual-task and short duration cognitive tests are most effective. *Ergonomics*, 63(1), 1–12. <https://doi.org/10.1080/00140139.2019.1687940>

Onton, J., Delorme, A., & Makeig, S. (2005). Frontal midline EEG dynamics during working memory. *NeuroImage*, 27(2), 341–356. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.04.014>

Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., & Schoffelen, J.-M. (2011). FieldTrip: Open Source Software for Advanced Analysis of MEG, EEG, and Invasive Electrophysiological Data. *Computational Intelligence and Neuroscience*, 2011, 1–9. <https://doi.org/10.1155/2011/156869>

Oostenveld, R., & Praamstra, P. (2001). The five percent electrode system for high-resolution EEG and ERP measurements. *Clinical Neurophysiology*, 112(4), 713–719. [https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(00\)00527-7](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(00)00527-7)

O'Reilly, R. C., & Frank, M. J. (2006). Making Working Memory Work: A Computational Model of Learning in the Prefrontal Cortex and Basal Ganglia. *Neural Computation*, 18(2), 283–328. <https://doi.org/10.1162/089976606775093909>

Osipova, D., Takashima, A., Oostenveld, R., Fernandez, G., Maris, E., & Jensen, O. (2006). Theta and Gamma Oscillations Predict Encoding and Retrieval of Declarative Memory. *Journal of Neuroscience*, 26(28), 7523–7531. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1948-06.2006>

Otto, A. R., & Daw, N. D. (2019). The opportunity cost of time modulates cognitive effort. *Neuropsychologia*, 123, 92–105. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.05.006>

Otto, T., Zijlstra, F. R. H., & Goebel, R. (2014). Neural correlates of mental effort evaluation—Involvement of structures related to self-awareness. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 9(3), 307–315. <https://doi.org/10.1093/scan/nss136>

Owen, A. M., McMillan, K. M., Laird, A. R., & Bullmore, E. (2005). N-back working memory paradigm: A meta-analysis of normative functional neuroimaging studies. *Human Brain Mapping*, 25(1), 46–59. <https://doi.org/10.1002/hbm.20131>

Palva, S., & Palva, J. M. (2007). New vistas for α -frequency band oscillations. *Trends in Neurosciences*, 30(4), 150–158. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.02.001>

Palva, S., & Palva, J. M. (2011). Functional Roles of Alpha-Band Phase Synchronization in Local and Large-Scale Cortical Networks. *Frontiers in Psychology*, 2. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00204>

Papadopetraki, D., Froböse, M. I., Westbrook, A., Zandbelt, B. B., & Cools, R. (2019). Quantifying the cost of cognitive stability and flexibility [Preprint]. *Neuroscience*. <https://doi.org/10.1101/743120>

Pattyn, N., Neyt, X., Henderickx, D., & Soetens, E. (2008). Psychophysiological investigation of vigilance decrement: Boredom or cognitive fatigue? *Physiology & Behavior*, 93(1–2), 369–378. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2007.09.016>

Pattyn, N., Van Cutsem, J., Dessy, E., & Mairesse, O. (2018). Bridging Exercise Science, Cognitive Psychology, and Medical Practice: Is “Cognitive Fatigue” a Remake of “The Emperor’s New Clothes”? *Frontiers in Psychology*, 9, 1246. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01246>

Paus, T. (2001). Primate anterior cingulate cortex: Where motor control, drive and cognition interface. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(6), 417–424. <https://doi.org/10.1038/35077500>

Peirce, J. W. (2007). PsychoPy—Psychophysics software in Python. *Journal of Neuroscience Methods*, 162(1–2), 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2006.11.017>

Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Echallier, J. F. (1989). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 72(2), 184–187. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(89\)90180-6](https://doi.org/10.1016/0013-4694(89)90180-6)

Persson, J., Larsson, A., & Reuter-Lorenz, P. A. (2013). Imaging Fatigue of Interference Control Reveals the Neural Basis of Executive Resource Depletion. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25(3), 338–351. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00321

Persson, J., Sylvester, C.-Y. C., Nelson, J. K., Welsh, K. M., Jonides, J., & Reuter-Lorenz, P. A. (2004). Selection requirements during verb generation: Differential recruitment in older and younger adults. *NeuroImage*, 23(4), 1382–1390. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.08.004>

Persson, J., Welsh, K. M., Jonides, J., & Reuter-Lorenz, P. A. (2007). Cognitive fatigue of executive processes: Interaction between interference resolution tasks. *Neuropsychologia*, 45(7), 1571–1579. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.12.007>

Petruo, V. A., Mückschel, M., & Beste, C. (2018). On the role of the prefrontal cortex in fatigue effects on cognitive flexibility—A system neurophysiological approach. *Scientific Reports*, 8(1), 6395. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24834-w>

Phillips, R. O. (2015). A review of definitions of fatigue – And a step towards a whole definition. *Transportation Research Part F: Traffic Psychology and Behaviour*, 29, 48–56. <https://doi.org/10.1016/j.trf.2015.01.003>

Pine, A., Shiner, T., Seymour, B., & Dolan, R. J. (2010). Dopamine, Time, and Impulsivity in Humans. *Journal of Neuroscience*, 30(26), 8888–8896. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.6028-09.2010>

Plukaard, S., Huizinga, M., Krabbendam, L., & Jolles, J. (2015). Cognitive flexibility in healthy students is affected by fatigue: An experimental study. *Learning and Individual Differences*, 38, 18–25. <https://doi.org/10.1016/j.lindif.2015.01.003>

Posner, M. I., & Boies, S. J. (1971). Components of attention. *Psychological Review*, 78(5), 391–408. <https://doi.org/10.1037/h0031333>

Possamai, C.-A., Burle, B., Osman, A., & Hasbroucq, T. (2002). Partial advance information, number of alternatives, and motor processes: An electromyographic study. *Acta Psychologica*, 111(1), 125–139. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(02\)00019-7](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(02)00019-7)

Pote, I., Torkamani, M., Kefalopoulou, Z.-M., Zrinzo, L., Limousin-Dowsey, P., Foltynie, T., Speekenbrink, M., & Jahanshahi, M. (2016). Subthalamic nucleus deep brain stimulation induces impulsive action when patients with Parkinson's disease act under speed pressure. *Experimental Brain Research*, 234(7), 1837–1848. <https://doi.org/10.1007/s00221-016-4577-9>

Powell, D. M. C., Spencer, M. B., Holland, D., Broadbent, E., & Petrie, K. J. (2007). Pilot fatigue in short-haul operations: Effects of number of sectors, duty length, and time of day. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 78(7), 698–701.

Power, J. D., & Petersen, S. E. (2013). Control-related systems in the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 23(2), 223–228. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2012.12.009>

Proskovec, A. L., Heinrichs-Graham, E., & Wilson, T. W. (2019). Load modulates the alpha and beta oscillatory dynamics serving verbal working memory. *NeuroImage*, 184, 256–265. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.09.022>

Proskovec, A. L., Wiesman, A. I., & Wilson, T. W. (2019). The strength of alpha and gamma oscillations predicts behavioral switch costs. *NeuroImage*, 188, 274–281. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.12.016>

Rabbitt, P. M. (1966). Errors and error correction in choice-response tasks. *Journal of Experimental Psychology*, 71(2), 264–272. <https://doi.org/10.1037/h0022853>

Raffaelli, Q., Mills, C., & Christoff, K. (2018). The knowns and unknowns of boredom: A review of the literature. *Experimental Brain Research*, 236(9), 2451–2462. <https://doi.org/10.1007/s00221-017-4922-7>

Raichle, M. E., & Mintun, M. A. (2006). BRAIN WORK AND BRAIN IMAGING. *Annual Review of Neuroscience*, 29(1), 449–476. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.29.051605.112819>

Ramdani, C., Carbonnell, L., Rabat, A., Meckler, C., Burle, B., Hasbroucq, T., & Vidal, F. (2013). Sleep deprivation affects the sensitivity of proactive and reactive action monitoring: A behavioural and ERP analysis. *Biological Psychology*, 93(1), 237–245. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.02.004>

Ramdani, C., Carbonnell, L., Vidal, F., Béranger, C., Dagher, A., & Hasbroucq, T. (2015). Dopamine precursors depletion impairs impulse control in healthy volunteers. *Psychopharmacology*, 232(2), 477–487. <https://doi.org/10.1007/s00213-014-3686-z>

Rapport d'enquête sur le crash du vol 409 de la compagnie Ethiopian airline (2012). <https://www.bea.aero/docspa/2010/et-b100125.en/pdf/et-b100125.en.pdf>

Rasmussen, J. (1982). Human errors. A taxonomy for describing human malfunction in industrial installations. *Journal of Occupational Accidents*, 4(2–4), 311–333. [https://doi.org/10.1016/0376-6349\(82\)90041-4](https://doi.org/10.1016/0376-6349(82)90041-4)

Ratcliff, R., & McKoon, G. (2008). The Diffusion Decision Model: Theory and Data for Two-Choice Decision Tasks. *Neural Computation*, 20(4), 873–922. <https://doi.org/10.1162/neco.2008.12-06-420>

Reason, J. T. (1990). *Human error*. Cambridge University Press.

Reinhart, R. O. (2008). *Basic flight physiology*. McGraw-Hill.
<http://public.ebookcentral.proquest.com/choice/publicfullrecord.aspx?p=4656782>

Rees, A., Wiggins, M. W., Helton, W. S., Loveday, T., & O'Hare, D. (2017). The Impact of Breaks on Sustained Attention in a Simulated, Semi-Automated Train Control Task: Breaks and sustained attention. *Applied Cognitive Psychology*, 31(3), 351–359.
<https://doi.org/10.1002/acp.3334>

Ridderinkhof, K., Forstmann, B. U., Wylie, S. A., Burle, B., & van den Wildenberg, W. P. M. (2011). Neurocognitive mechanisms of action control: Resisting the call of the Sirens: Neurocognitive mechanisms of action control. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 2(2), 174–192. <https://doi.org/10.1002/wcs.99>

Ridderinkhof, K. R. (2004). The Role of the Medial Frontal Cortex in Cognitive Control. *Science*, 306(5695), 443–447. <https://doi.org/10.1126/science.1100301>

Ridderinkhof, K. Richard, van den Wildenberg, W. P. M., Segalowitz, S. J., & Carter, C. S. (2004). Neurocognitive mechanisms of cognitive control: The role of prefrontal cortex in action selection, response inhibition, performance monitoring, and reward-based learning. *Brain and Cognition*, 56(2), 129–140. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2004.09.016>

Ridderinkhof, R. (2002). Micro- and macro-adjustments of task set: Activation and suppression in conflict tasks. *Psychological Research*, 66(4), 312–323.
<https://doi.org/10.1007/s00426-002-0104-7>

Rocklage, M., Williams, V., Pacheco, J., & Schnyer, D. M. (2009). White Matter Differences Predict Cognitive Vulnerability to Sleep Deprivation. *Sleep*, 32(8), 1100–1103.
<https://doi.org/10.1093/sleep/32.8.1100>

Rondeel, E. W. M., van Steenbergen, H., Holland, R. W., & van Knippenberg, A. (2015). A closer look at cognitive control: Differences in resource allocation during updating, inhibition and switching as revealed by pupillometry. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00494>

Roussel, M., Dujardin, K., Hénon, H., & Godefroy, O. (2012). Is the frontal dysexecutive syndrome due to a working memory deficit? Evidence from patients with stroke. *Brain*, 135(7), 2192–2201. <https://doi.org/10.1093/brain/aws132>

Sadaghiani, S., Dombert, P. L., Løvstad, M., Funderud, I., Meling, T. R., Endestad, T., Knight, R. T., Solbakk, A.-K., & D'Esposito, M. (2018). Lesions to the Fronto-Parietal Network Impact Alpha-Band Phase Synchrony and Cognitive Control. *Cerebral Cortex*. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhy296>

Salamone, J. D., & Correa, M. (2002). Motivational views of reinforcement: Implications for understanding the behavioral functions of nucleus accumbens dopamine. *Behavioural Brain Research*, 137(1–2), 3–25. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00282-6](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00282-6)

Salamone, J. D., Correa, M., Farrar, A. M., Nunes, E. J., & Pardo, M. (2009). Dopamine, behavioral economics, and effort. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 3. <https://doi.org/10.3389/neuro.08.013.2009>

Saunders, B., Milyavskaya, M., & Inzlicht, M. (2015). What does cognitive control feel like? Effective and ineffective cognitive control is associated with divergent phenomenology: What does control feel like? *Psychophysiology*, 52(9), 1205–1217. <https://doi.org/10.1111/psyp.12454>

Sauseng, P., Hoppe, J., Klimesch, W., Gerloff, C., & Hummel, F. C. (2007). Dissociation of sustained attention from central executive functions: Local activity and interregional connectivity in the theta range. *European Journal of Neuroscience*, 25(2), 587–593. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2006.05286.x>

Sauseng, P., Klimesch, W., Freunberger, R., Pecherstorfer, T., Hanslmayr, S., & Doppelmayr, M. (2006). Relevance of EEG alpha and theta oscillations during task switching. *Experimental Brain Research*, 170(3), 295–301. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-0211-y>

Sauseng, Paul, Griesmayr, B., Freunberger, R., & Klimesch, W. (2010). Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(7), 1015–1022. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.12.006>

Sawaguchi, T., & Goldman-Rakic, P. (1991). D1 dopamine receptors in prefrontal cortex: Involvement in working memory. *Science*, 251(4996), 947–950. <https://doi.org/10.1126/science.1825731>

Saxby, D. J., Matthews, G., Warm, J. S., Hitchcock, E. M., & Neubauer, C. (2013). Active and passive fatigue in simulated driving: Discriminating styles of workload regulation and their safety impacts. *Journal of Experimental Psychology: Applied*, 19(4), 287–300. <https://doi.org/10.1037/a0034386>

Schmaling, K. B., Lewis, D. H., Fiedelak, J. I., Mahurin, R., & Buchwald, D. S. (2003). Single-Photon Emission Computerized Tomography and Neurocognitive Function in Patients With Chronic Fatigue Syndrome: *Psychosomatic Medicine*, 65(1), 129–136. <https://doi.org/10.1097/01.PSY.0000038942.33335.9B>

Schneider, D. W., & Anderson, J. R. (2010). Asymmetric Switch Costs as Sequential Difficulty Effects. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 63(10), 1873–1894. <https://doi.org/10.1080/17470211003624010>

Schneider, W., & Shiffrin, R. M. (1977). Controlled and automatic human information processing: I. Detection, search, and attention. *Psychological Review*, 84(1), 1–66. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.84.1.1>

Schoenbaum, G., Roesch, M. R., & Stalnaker, T. A. (2006). Orbitofrontal cortex, decision-making and drug addiction. *Trends in Neurosciences*, 29(2), 116–124. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2005.12.006>

Schultz, W. (2017). Reward prediction error. *Current Biology*, 27(10), R369–R371. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.064>

Seeley, W. W., Menon, V., Schatzberg, A. F., Keller, J., Glover, G. H., Kenna, H., Reiss, A. L., & Greicius, M. D. (2007). Dissociable Intrinsic Connectivity Networks for Salience Processing and Executive Control. *Journal of Neuroscience*, 27(9), 2349–2356. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5587-06.2007>

Seger, C. A. (2013). The visual corticostriatal loop through the tail of the caudate: Circuitry and function. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2013.00104>

Shallice, T., Burgess, P., Robertson, I., Roberts, A. C., Robbins, T. W., & Weiskrantz, L. (1996). The domain of supervisory processes and temporal organization of behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1346), 1405–1412. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0124>

Shannon, C. E. (1948). A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, 27(3), 379–423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>

Shaw, T. H., Matthews, G., Warm, J. S., Finomore, V. S., Silverman, L., & Costa, P. T. (2010). Individual differences in vigilance: Personality, ability and states of stress. *Journal of Research in Personality*, 44(3), 297–308. <https://doi.org/10.1016/j.jrp.2010.02.007>

Shen, J., Barbera, J., & Shapiro, C. M. (2006). Distinguishing sleepiness and fatigue: Focus on definition and measurement. *Sleep Medicine Reviews*, 10(1), 63–76. <https://doi.org/10.1016/j.smr.2005.05.004>

Shenhav, A., Botvinick, M. M., & Cohen, J. D. (2013). The Expected Value of Control: An Integrative Theory of Anterior Cingulate Cortex Function. *Neuron*, 79(2), 217–240. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.07.007>

Shenhav, A., Musslick, S., Lieder, F., Kool, W., Griffiths, T. L., Cohen, J. D., & Botvinick, M. M. (2017). Toward a Rational and Mechanistic Account of Mental Effort. *Annual Review of Neuroscience*, 40(1), 99–124. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-072116-031526>

Sheth, S. A., Mian, M. K., Patel, S. R., Asaad, W. F., Williams, Z. M., Dougherty, D. D., Bush, G., & Eskandar, E. N. (2012). Human dorsal anterior cingulate cortex neurons mediate ongoing behavioural adaptation. *Nature*, 488(7410), 218–221. <https://doi.org/10.1038/nature11239>

Shigihara, Y., Tanaka, M., Ishii, A., Kanai, E., Funakura, M., & Watanabe, Y. (2013). Two types of mental fatigue affect spontaneous oscillatory brain activities in different ways. *Behavioral and Brain Functions*, 9(1), 2. <https://doi.org/10.1186/1744-9081-9-2>

Shigihara, Y., Tanaka, M., Ishii, A., Tajima, S., Kanai, E., Funakura, M., & Watanabe, Y. (2013). Two different types of mental fatigue produce different styles of task performance.

Neurology, Psychiatry and Brain Research, 19(1), 5–11.
<https://doi.org/10.1016/j.npbr.2012.07.002>

Siciliano, M., De Micco, R., Giordano, A., Di Nardo, F., Russo, A., Caiazzo, G., De Mase, A., Cirillo, M., Tedeschi, G., Trojano, L., & Tessitore, A. (2020). Supplementary motor area functional connectivity in “drug-naïve” Parkinson’s disease patients with fatigue. *Journal of Neural Transmission*, 127(8), 1133–1142. <https://doi.org/10.1007/s00702-020-02219-6>

Simon, J. R. (1969). Reactions toward the source of stimulation. *Journal of Experimental Psychology*, 81(1), 174–176. <https://doi.org/10.1037/h0027448>

Smallwood, J., Davies, J. B., Heim, D., Finnigan, F., Sudberry, M., O’Connor, R., & Obonsawin, M. (2004). Subjective experience and the attentional lapse: Task engagement and disengagement during sustained attention. *Consciousness and Cognition*, 13(4), 657–690. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2004.06.003>

Smallwood, J., Tipper, C., Brown, K., Baird, B., Engen, H., Michaels, J. R., Grafton, S., & Schooler, J. W. (2013). Escaping the here and now: Evidence for a role of the default mode network in perceptually decoupled thought. *NeuroImage*, 69, 120–125. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.12.012>

Soutschek, A., & Tobler, P. N. (2020). Causal role of lateral prefrontal cortex in mental effort and fatigue. *Human Brain Mapping*, 41(16), 4630–4640. <https://doi.org/10.1002/hbm.25146>

Spieser, L., van den Wildenberg, W., Hasbroucq, T., Ridderinkhof, K. R., & Burle, B. (2015). Controlling Your Impulses: Electrical Stimulation of the Human Supplementary Motor Complex Prevents Impulsive Errors. *Journal of Neuroscience*, 35(7), 3010–3015. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1642-14.2015>

Spieser, Laure, Servant, M., Hasbroucq, T., & Burle, B. (2017). Beyond decision! Motor contribution to speed–accuracy trade-off in decision-making. *Psychonomic Bulletin & Review*, 24(3), 950–956. <https://doi.org/10.3758/s13423-016-1172-9>

Staffen, W., Mair, A., Zauner, H., Unterrainer, J., Niederhofer, H., Kutzelnigg, A., Ritter, S., Golaszewski, S., Iglseder, B., & Ladurner, G. (2002). Cognitive function and fMRI in patients

with multiple sclerosis: Evidence for compensatory cortical activation during an attention task. *Brain*, 125(6), 1275–1282. <https://doi.org/10.1093/brain/awf125>

Stam, C. J., Nolte, G., & Daffertshofer, A. (2007). Phase lag index: Assessment of functional connectivity from multi channel EEG and MEG with diminished bias from common sources. *Human Brain Mapping*, 28(11), 1178–1193. <https://doi.org/10.1002/hbm.20346>

Stauder, G., Flachenecker, C., Daumer, M., & Wolf, W. (2001). Onset Detection in Surface Electromyographic Signals: A Systematic Comparison of Methods. *EURASIP Journal on Advances in Signal Processing*, 2001(2), 867853. <https://doi.org/10.1155/S1110865701000191>

Stemmer, B., Segalowitz, S. J., Dywan, J., Panisset, M., & Melmed, C. (2007). The error negativity in nonmedicated and medicated patients with Parkinson's disease. *Clinical Neurophysiology*, 118(6), 1223–1229. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.02.019>

Sun, Y., Lim, J., Kwok, K., & Bezerianos, A. (2014). Functional cortical connectivity analysis of mental fatigue unmasks hemispheric asymmetry and changes in small-world networks. *Brain and Cognition*, 85, 220–230. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2013.12.011>

Swanson, R. A. (1992). Physiologic coupling of glial glycogen metabolism to neuronal activity in brain. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 70(S1), S138–S144. <https://doi.org/10.1139/y92-255>

Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Hénaff, M.-A., Isnard, J., & Fischer, C. (2005). Attention Modulates Gamma-band Oscillations Differently in the Human Lateral Occipital Cortex and Fusiform Gyrus. *Cerebral Cortex*, 15(5), 654–662. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh167>

Tallon-Baudry, C., Kreiter, A., & Bertrand, O. (1999). Sustained and transient oscillatory responses in the gamma and beta bands in a visual short-term memory task in humans. *Visual Neuroscience*, 16(3), 449–459. <https://doi.org/10.1017/S0952523899163065>

Taren, A. A., Venkatraman, V., & Huettel, S. A. (2011). A Parallel Functional Topography between Medial and Lateral Prefrontal Cortex: Evidence and Implications for Cognitive Control. *Journal of Neuroscience*, 31(13), 5026–5031. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5762-10.2011>

Terentjeviene, A., Maciuleviciene, E., Vadopalas, K., Mickeviciene, D., Karanauskiene, D., Valanciene, D., Solianik, R., Emeljanovas, A., Kamandulis, S., & Skurvydas, A. (2018). Prefrontal Cortex Activity Predicts Mental Fatigue in Young and Elderly Men During a 2 h “Go/NoGo” Task. *Frontiers in Neuroscience*, 12, 620. <https://doi.org/10.3389/fnins.2018.00620>

Thackray, R. I., & Mark Touchstone, R. (1991). Effects of monitoring under high and low taskload on detection of flashing and coloured radar targets. *Ergonomics*, 34(8), 1065–1081. <https://doi.org/10.1080/00140139108964847>

Thiffault, P., & Bergeron, J. (2003). Monotony of road environment and driver fatigue: A simulator study. *Accident Analysis & Prevention*, 35(3), 381–391. [https://doi.org/10.1016/S0001-4575\(02\)00014-3](https://doi.org/10.1016/S0001-4575(02)00014-3)

Thomas, M., Sing, H., Belenky, G., Holcomb, H., Mayberg, H., Dannals, R., Wagner, H., Thorne, D., Popp, K., Rowland, L., Welsh, A., Balwinski, S., & Redmond, D. (2000). Neural basis of alertness and cognitive performance impairments during sleepiness. I. Effects of 24 h of sleep deprivation on waking human regional brain activity. *Journal of Sleep Research*, 9(4), 335–352. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2869.2000.00225.x>

Thurley, K., Senn, W., & Lüscher, H.-R. (2008). Dopamine Increases the Gain of the Input-Output Response of Rat Prefrontal Pyramidal Neurons. *Journal of Neurophysiology*, 99(6), 2985–2997. <https://doi.org/10.1152/jn.01098.2007>

Trotti, L. M. (2017). Waking up is the hardest thing I do all day: Sleep inertia and sleep drunkenness. *Sleep Medicine Reviews*, 35, 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.smrv.2016.08.005>

Tucker, R., & Noakes, T. D. (2009). The physiological regulation of pacing strategy during exercise: A critical review. *British Journal of Sports Medicine*, 43(6), e1–e1. <https://doi.org/10.1136/bjism.2009.057562>

Tzourio-Mazoyer, N., Landeau, B., Papathanassiou, D., Crivello, F., Etard, O., Delcroix, N., Mazoyer, B., & Joliot, M. (2002). Automated Anatomical Labeling of Activations in SPM Using a Macroscopic Anatomical Parcellation of the MNI MRI Single-Subject Brain. *NeuroImage*, 15(1), 273–289. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0978>

Ullsperger, M., Danielmeier, C., & Jocham, G. (2014). Neurophysiology of Performance Monitoring and Adaptive Behavior. *Physiological Reviews*, 94(1), 35–79. <https://doi.org/10.1152/physrev.00041.2012>

Unsworth, N., Redick, T. S., Spillers, G. J., & Brewer, G. A. (2012). Variation in working memory capacity and cognitive control: Goal maintenance and microadjustments of control. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 65(2), 326–355. <https://doi.org/10.1080/17470218.2011.597865>

Unsworth, N., & Robison, M. K. (2017). A locus coeruleus-norepinephrine account of individual differences in working memory capacity and attention control. *Psychonomic Bulletin & Review*, 24(4), 1282–1311. <https://doi.org/10.3758/s13423-016-1220-5>

Valdez, P., Reilly, T., & Waterhouse, J. (2008). Rhythms of Mental Performance. *Mind, Brain, and Education*, 2(1), 7–16. <https://doi.org/10.1111/j.1751-228X.2008.00023.x>

van Casteren, M., & Davis, M. H. (2006). Mix, a program for pseudorandomization. *Behavior Research Methods*, 38(4), 584–589. <https://doi.org/10.3758/BF03193889>

van den Wildenberg, W. P. M., Wylie, S. A., Forstmann, B. U., Burle, B., Hasbroucq, T., & Ridderinkhof, K. R. (2010). To Head or to Heed? Beyond the Surface of Selective Action Inhibition: A Review. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00222>

van der Linden, D., Frese, M., & Meijman, T. F. (2003). Mental fatigue and the control of cognitive processes: Effects on perseveration and planning. *Acta Psychologica*, 113(1), 45–65. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(02\)00150-6](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(02)00150-6)

van der Wel, P., & van Steenbergen, H. (2018). Pupil dilation as an index of effort in cognitive control tasks: A review. *Psychonomic Bulletin & Review*, 25(6), 2005–2015. <https://doi.org/10.3758/s13423-018-1432-y>

van Diessen, E., Numan, T., van Dellen, E., van der Kooi, A. W., Boersma, M., Hofman, D., van Lutterveld, R., van Dijk, B. W., van Straaten, E. C. W., Hillebrand, A., & Stam, C. J. (2015). Opportunities and methodological challenges in EEG and MEG resting state functional brain

network research. *Clinical Neurophysiology*, 126(8), 1468–1481.
<https://doi.org/10.1016/j.clinph.2014.11.018>

Van Dongen, H. P. A., Belenky, G., & Krueger, J. M. (2011). Investigating the temporal dynamics and underlying mechanisms of cognitive fatigue. In *Cognitive fatigue: Multidisciplinary perspectives on current research and future applications* (pp. 127–147). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/12343-006>

van Schouwenburg, M. R., den Ouden, H. E. M., & Cools, R. (2010). The Human Basal Ganglia Modulate Frontal-Posterior Connectivity during Attention Shifting. *Journal of Neuroscience*, 30(29), 9910–9918. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1111-10.2010>

Van Veen, B. D., Van Drongelen, W., Yuchtman, M., & Suzuki, A. (1997). Localization of brain electrical activity via linearly constrained minimum variance spatial filtering. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 44(9), 867–880. <https://doi.org/10.1109/10.623056>

van Veen, V., Krug, M. K., & Carter, C. S. (2008). The Neural and Computational Basis of Controlled Speed-Accuracy Tradeoff during Task Performance. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(11), 1952–1965. <https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20146>

van Wouwe, N. C., Kanoff, K. E., Claassen, D. O., Spears, C. A., Neimat, J., van den Wildenberg, W. P. M., & Wylie, S. A. (2016). Dissociable Effects of Dopamine on the Initial Capture and the Reactive Inhibition of Impulsive Actions in Parkinson's Disease. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 28(5), 710–723. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00930

Venables, L., & Fairclough, S. H. (2009). The influence of performance feedback on goal-setting and mental effort regulation. *Motivation and Emotion*, 33(1), 63–74. <https://doi.org/10.1007/s11031-008-9116-y>

Vidal, F., Burle, B., Grapperon, J., & Hasbroucq, T. (2011). An ERP study of cognitive architecture and the insertion of mental processes: Donders revisited: ERPs and the insertion assumption. *Psychophysiology*, 48(9), 1242–1251. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2011.01186.x>

Vigilance Requires Hard Mental Work and Is Stressful—Joel S. Warm, Raja Parasuraman, Gerald Matthews, 2008. (n.d.). Retrieved December 25, 2020, from <https://journals.sagepub.com/doi/abs/10.1518/001872008X312152>

Vinck, M., Oostenveld, R., van Wingerden, M., Battaglia, F., & Pennartz, C. M. A. (2011). An improved index of phase-synchronization for electrophysiological data in the presence of volume-conduction, noise and sample-size bias. *NeuroImage*, 55(4), 1548–1565. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.01.055>

Von Gunten, C. D., Volpert-Esmond, H. I., & Bartholow, B. D. (2018). Temporal dynamics of reactive cognitive control as revealed by event-related brain potentials. *Psychophysiology*, 55(3), e13007. <https://doi.org/10.1111/psyp.13007>

Vorwerk, J., Clerc, M., Burger, M., & Wolters, C. H. (2012). Comparison of Boundary Element and Finite Element Approaches to the EEG Forward Problem. *Biomedical Engineering / Biomedizinische Technik*, 57(SI-1 Track-O). <https://doi.org/10.1515/bmt-2012-4152>

Vorwerk, Johannes, Oostenveld, R., Piastra, M. C., Magyari, L., & Wolters, C. H. (2018). The FieldTrip-SimBio pipeline for EEG forward solutions. *BioMedical Engineering OnLine*, 17(1), 37. <https://doi.org/10.1186/s12938-018-0463-y>

Wager, T. D., Sylvester, C.-Y. C., Lacey, S. C., Nee, D. E., Franklin, M., & Jonides, J. (2005). Common and unique components of response inhibition revealed by fMRI. *NeuroImage*, 27(2), 323–340. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.01.054>

Wagner, D. D., Altman, M., Boswell, R. G., Kelley, W. M., & Heatherton, T. F. (2013). Self-Regulatory Depletion Enhances Neural Responses to Rewards and Impairs Top-Down Control. *Psychological Science*, 24(11), 2262–2271. <https://doi.org/10.1177/0956797613492985>

Wang, C., Ding, M., & Kluger, B. M. (2014). Change in intraindividual variability over time as a key metric for defining performance-based cognitive fatigability. *Brain and Cognition*, 85, 251–258. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2014.01.004>

Wang, C., Trongnetrpunya, A., Samuel, I. B. H., Ding, M., & Kluger, B. M. (2016). Compensatory Neural Activity in Response to Cognitive Fatigue. *Journal of Neuroscience*, 36(14), 3919–3924. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3652-15.2016>

Wang, L., Chang, W., Krebs, R. M., Boehler, C. N., Theeuwes, J., & Zhou, X. (2019). Neural Dynamics of Reward-Induced Response Activation and Inhibition. *Cerebral Cortex*, 29(9), 3961–3976. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhy275>

Warm, J. S., Dember, W. N., & Hancock, P. A. (1996). Vigilance and workload in automated systems. In *Automation and human performance: Theory and applications* (pp. 183–200). Lawrence Erlbaum Associates, Inc.

Wascher, E., Rasch, B., Sanger, J., Hoffmann, S., Schneider, D., Rinckenauer, G., Heuer, H., & Gutberlet, I. (2014). Frontal theta activity reflects distinct aspects of mental fatigue. *Biological Psychology*, 96, 57–65. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.11.010>

Wegmann, H. M., Gundel, A., Naumann, M., Samel, A., & et al. (1986). Sleep, sleepiness, and circadian rhythmicity in aircrews operating on transatlantic routes. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 57(12, Sect II), 53–64.

Westbrook, A., & Braver, T. S. (2016). Dopamine Does Double Duty in Motivating Cognitive Effort. *Neuron*, 89(4), 695–710. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.12.029>

Whitney, P., Hinson, J. M., Jackson, M. L., & Van Dongen, H. P. A. (2015). Feedback Blunting: Total Sleep Deprivation Impairs Decision Making that Requires Updating Based on Feedback. *Sleep*, 38(5), 745–754. <https://doi.org/10.5665/sleep.4668>

Wiecki, T. V., & Frank, M. J. (2010). Neurocomputational models of motor and cognitive deficits in Parkinson’s disease. In *Progress in Brain Research* (Vol. 183, pp. 275–297). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(10\)83014-6](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(10)83014-6)

Wiecki, T. V., & Frank, M. J. (2013). A computational model of inhibitory control in frontal cortex and basal ganglia. *Psychological Review*, 120(2), 329–355. <https://doi.org/10.1037/a0031542>

Wiegmann, D. A., & Shappell, S. A. (2017). *A Human Error Approach to Aviation Accident Analysis: The Human Factors Analysis and Classification System* (1st ed.). Routledge. <https://doi.org/10.4324/9781315263878>

Wiener, N. (1956). *The theory of prediction*. *Modern Mathematics for Engineers*. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10010977018/>

Willemsen, R., Müller, T., Schwarz, M., Hohnsbein, J., & Falkenstein, M. (2008). Error processing in patients with Parkinson's disease: The influence of medication state. *Journal of Neural Transmission*, 115(3), 461–468. <https://doi.org/10.1007/s00702-007-0842-1>

Winer, B. J. (1962). *Statistical principles in experimental design*. McGraw-Hill Book Company. <https://doi.org/10.1037/11774-000>

Wittmann, M. K., Kolling, N., Akaishi, R., Chau, B. K. H., Brown, J. W., Nelissen, N., & Rushworth, M. F. S. (2016). Predictive decision making driven by multiple time-linked reward representations in the anterior cingulate cortex. *Nature Communications*, 7(1), 12327. <https://doi.org/10.1038/ncomms12327>

Wu, S., Hitchman, G., Tan, J., Zhao, Y., Tang, D., Wang, L., & Chen, A. (2015). The neural dynamic mechanisms of asymmetric switch costs in a combined Stroop-task-switching paradigm. *Scientific Reports*, 5(1), 10240. <https://doi.org/10.1038/srep10240>

Wylie, G. R., Genova, H. M., DeLuca, J., & Dobryakova, E. (2017). The relationship between outcome prediction and cognitive fatigue: A convergence of paradigms. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 17(4), 838–849. <https://doi.org/10.3758/s13415-017-0515-y>

Wylie, S. A., Ridderinkhof, K. R., Bashore, T. R., & van den Wildenberg, W. P. M. (2010). The Effect of Parkinson's Disease on the Dynamics of On-line and Proactive Cognitive Control during Action Selection. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(9), 2058–2073. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21326>

Xia, M., Wang, J., & He, Y. (2013). BrainNet Viewer: A Network Visualization Tool for Human Brain Connectomics. *PLoS ONE*, 8(7), e68910. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068910>

Xiao, Y., Ma, F., Lv, Y., Cai, G., Teng, P., Xu, F., & Chen, S. (2015). Sustained Attention is Associated with Error Processing Impairment: Evidence from Mental Fatigue Study in Four-Choice Reaction Time Task. *PLOS ONE*, 10(3), e0117837. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117837>

Yeung, N., & Monsell, S. (2003). Switching between tasks of unequal familiarity: The role of stimulus-attribute and response-set selection. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 29(2), 455–469. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.29.2.455>

Young, M. S., & Stanton, N. A. (2002). Malleable Attentional Resources Theory: A New Explanation for the Effects of Mental Underload on Performance. *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society*, 44(3), 365–375. <https://doi.org/10.1518/0018720024497709>

Zahrt, J., Taylor, J. R., Mathew, R. G., & Arnsten, A. F. T. (1997). Supranormal Stimulation of D 1 Dopamine Receptors in the Rodent Prefrontal Cortex Impairs Spatial Working Memory Performance. *The Journal of Neuroscience*, 17(21), 8528–8535. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-21-08528.1997>

Zalesky, A., Cocchi, L., Fornito, A., Murray, M. M., & Bullmore, E. (2012). Connectivity differences in brain networks. *NeuroImage*, 60(2), 1055–1062. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.01.068>

Zalesky, A., Fornito, A., & Bullmore, E. T. (2010). Network-based statistic: Identifying differences in brain networks. *NeuroImage*, 53(4), 1197–1207. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.06.041>

Zarr, N., & Brown, J. W. (2016). Hierarchical error representation in medial prefrontal cortex. *NeuroImage*, 124, 238–247. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.08.063>

Zavala, B. A., Tan, H., Little, S., Ashkan, K., Hariz, M., Foltynie, T., Zrinzo, L., Zaghoul, K. A., & Brown, P. (2014). Midline Frontal Cortex Low-Frequency Activity Drives Subthalamic Nucleus Oscillations during Conflict. *Journal of Neuroscience*, 34(21), 7322–7333. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1169-14.2014>

Zavala, Baltazar A, Jang, A. I., & Zaghoul, K. A. (2017). Human subthalamic nucleus activity during non-motor decision making. *ELife*, 6, e31007. <https://doi.org/10.7554/eLife.31007>

Zénon, A., Sidibé, M., & Olivier, E. (2014). Pupil size variations correlate with physical effort perception. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 8. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2014.00286>

Zenon, A., Sidibe, M., & Olivier, E. (2015). Disrupting the Supplementary Motor Area Makes Physical Effort Appear Less Effortful. *Journal of Neuroscience*, 35(23), 8737–8744. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3789-14.2015>

Zerbi, V., Ielacqua, G. D., Markicevic, M., Haberl, M. G., Ellisman, M. H., A-Bhaskaran, A., Frick, A., Rudin, M., & Wenderoth, N. (2018). Dysfunctional Autism Risk Genes Cause Circuit-Specific Connectivity Deficits With Distinct Developmental Trajectories. *Cerebral Cortex*, 28(7), 2495–2506. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhy046>

Zhao, C., Zhao, M., Liu, J., & Zheng, C. (2012). Electroencephalogram and electrocardiograph assessment of mental fatigue in a driving simulator. *Accident Analysis & Prevention*, 45, 83–90. <https://doi.org/10.1016/j.aap.2011.11.019>

VI. Annexes

Annexe 1 : questionnaires

1. Echelle de somnolence de Karolinska

Entourez le chiffre correspondant à l'item décrivant le mieux votre état actuel.

1=extrêmement alerte

2=Très alerte

3= Alerte

4=Plutôt alerte

5=Ni alerte ni somnolent

6= Signes de somnolence

7= Somnolent, mais reste éveillé sans effort

8= Somnolent, efforts pour rester éveillé

9= Très somnolent, gros efforts pour rester éveillé, lutte contre le sommeil

2. Echelle Samn-Perelli

Entourez le chiffre correspondant à l'item décrivant le mieux votre état actuel.

1. Complètement alerte/vigilant, éveillé(e)

2. Très dynamique, réactif(ve) mais pas au maximum

3. Bien, assez frais/reposé(e)

4. Un peu fatigué(e), moins frais/reposé(e)

5. Modérément fatigué(e), relâché(e)

6. Extrêmement fatigué(e), très difficile de se concentrer

7. Complètement épuisé(e), incapable de fonctionner de manière effective.

3. Echelle visuelle analogique de fatigue cognitive

Dans quelle mesure êtes-vous mentalement fatigué(e) ?

Faiblement

Extrêmement

4. Echelle visuelle analogique de somnolence

Dans quelle mesure êtes-vous somnolent(e) ?

Faiblement

Extrêmement

5. Autres questions

Me concentrer pendant la tâche me demandait des efforts

Pas du tout	1	2	3	4	5	6	7	Totalement
vrai								vrai

Il était important pour moi de bien faire cette tâche

Pas du tout	1	2	3	4	5	6	7	Totalement
vrai								vrai

J'ai fait beaucoup d'efforts cognitifs pendant cette tâche

Pas du tout	1	2	3	4	5	6	7	Totalement
vrai								vrai

J'ai apprécié faire cette tâche

Pas du tout	1	2	3	4	5	6	7	Totalement
vrai								vrai

Je décrirais cette activité comme très intéressante

Pas du tout	1	2	3	4	5	6	7	Totalement
vrai								vrai

6. NASA RTLX

Ce questionnaire a pour but d'évaluer, sur plusieurs dimensions, le coût cognitif de la tâche que vous venez d'effectuer.

Lisez chaque item et la définition associée et entourez/barrez la graduation correspondant à votre état actuel.

Exigence mentale

Dans quelle mesure les opérations mentales et perceptives ont conduit à une tâche dont l'exigence était faible ou élevée ?

Faible _____ *Élevée*

Exigence physique

Dans quelle mesure les opérations physiques ont conduit à une tâche dont l'exigence était faible ou élevée ?

Faible _____ *Élevée*

Exigence temporelle

Dans quelle mesure la pression temporelle a conduit à une tâche dont l'exigence était faible ou élevée ?

Faible _____ *Élevée*

Performance

Dans quelle mesure vous pensez avoir réussi à la tâche ?

Bonne _____ *Mauvaise*

Effort

Quelle a été l'effort à fournir (mentalement et physiquement) sur la tâche pour obtenir votre niveau de performance ?

Faible _____ *Élevé*

Frustration

Au cours de la tâche, vous avez ressenti davantage de découragement, d'irritation et de stress ou davantage de gratification, satisfaction et décontraction ?

Faible _____ *Élevée*

7. Reduced Morningness–Eveningness Questionnaire (rMEQ)

1/ Si vous viviez à votre rythme (celui qui vous plaît le plus), à quelle heure vous lèveriez-vous, étant entièrement libre d'organiser votre journée ?

- 1 Entre 11h et midi
- 2 Entre 9h45 et 11h du matin
- 3 Entre 7h15 et 9h45 du matin
- 4 Entre 6h et 7h15 du matin
- 5 Entre 5h et 6h du matin

2/ Comment vous sentez-vous durant la demi-heure qui suit votre réveil du matin ?

- 1 Endormi(e)
- 2 Peu éveillé(e)
- 3 Assez éveillé(e)
- 4 Tout à fait éveillé(e)

3/ À quel moment de la soirée vous sentez-vous fatigué(e) au point de vous endormir ?

- 1 De 1h45 à 3h du matin
- 2 De 0h30 à 1h45 du matin
- 3 De 22h15 à 0h30
- 4 De 21h à 22h15
- 5 De 20h à 21h

4/ Quand vous sentez vous le plus en forme ?

- 1 Entre 22h et 5h du matin
- 2 Entre 17h et 22h
- 3 Entre 10h et 17h
- 4 Entre 8h et 10h du matin
- 5 Entre 5h et 8h du matin

5/ On dit parfois que quelqu'un est un « sujet du matin » ou un « sujet du soir ». Vous considérez-vous comme étant du matin ou du soir ?

- 0 Tout à fait un sujet du soir
- 2 Plutôt un sujet du soir
- 4 Plutôt un sujet du matin
- 6 Tout à fait un sujet du matin

Annexe 2 : nœuds observés - expérience 3

AAL Seed	Localization	Left/Right	Encoding				
			Same				
			Target				
			Theta 0-200ms	Theta 400- 600ms	Alpha 0-150ms	Alpha 500-600ms	Beta 0-600ms
Precentral gyrus	Parietal	L	4	2	3	0	0
	Parietal	R	1	0	0	8	0
Superior frontal gyrus dorsolateral	Frontal	L	2	0	1	0	0
	Frontal	R	2	0	2	0	0
Superior Frontal Orbital gyrus	Frontal	L	3	1	0	1	0
	Frontal	R	0	0	1	0	2
Middle Frontal gyrus	Frontal	L	0	0	2	1	0
	Frontal	R	0	0	4	0	0
Middle Frontal Orbital gyrus	Frontal	L	2	0	6	0	0
	Frontal	R	0	0	0	0	0
Inferior Frontal gyrus (pars opercularis)	Frontal	L	1	3	3	2	0
	Frontal	R	0	0	0	3	0
Inferior Frontal gyrus (pars triangularis)	Frontal	L	1	0	4	0	0
	Frontal	R	2	0	1	0	0
Inferior Frontal gyrus (pars orbitalis)	Frontal	L	2	3	2	0	0
	Frontal	R	0	2	0	1	0
Rolandic operculum	Frontal	L	1	7	1	1	0
	Frontal	R	0	0	0	0	3
Supplementary Motor Area	Frontal	L	4	0	0	0	0
	Frontal	R	0	0	0	0	0
Olfactory cortex	Frontal	L	0	0	0	1	3
	Frontal	R	0	0	0	2	3
Superior Medial Frontal gyrus	Frontal	L	0	0	0	0	0
	Frontal	R	6	0	0	2	2
Medial Orbitofrontal cortex	Frontal	L	1	1	0	4	1
Medial Orbitofrontal cortex	Frontal	R	3	0	1	0	2
Rectus gyrus	Frontal	L	0	2	0	0	0
	Frontal	R	2	1	2	1	0
Insula	Insula + Cingular	L	0	4	7	0	4
	Insula + Cingular	R	0	0	0	0	0
Anterior Cingulate gyrus	Insula + Cingular	L	1	2	0	2	2
	Insula + Cingular	R	2	0	0	4	6
Middle Cingulate gyrus	Insula + Cingular	L	0	1	2	0	1
	Insula + Cingular	R	3	2	0	2	0
Posterior Cingulate gyrus	Insula + Cingular	L	2	2	2	0	1
	Insula + Cingular	R	1	1	2	3	0
Hippocampus	Temporal	L	0	0	1	0	2
	Temporal	R	0	0	2	0	0
Parahippocampal gyrus	Temporal	L	0	2	0	0	3
	Temporal	R	3	0	0	1	0

Amygdala	Temporal	L	4	5	0	2	2
	Temporal	R	0	1	0	1	2
Calcarine fissure and surrounding cortex	Occipital	L	3	0	0	0	0
	Occipital	R	0	2	0	0	0
Cuneus	Occipital	L	2	0	0	0	0
	Occipital	R	1	0	0	0	0
Lingual gyrus	Occipital	L	2	3	1	0	0
	Occipital	R	1	0	0	0	0
Superior Occipital gyrus	Occipital	L	0	5	0	0	0
	Occipital	R	0	0	0	0	0
Middle Occipital gyrus	Occipital	L	4	0	0	0	0
	Occipital	R	0	0	0	0	0
Interior Occipital gyrus	Occipital	L	0	0	0	0	6
	Occipital	R	0	0	0	1	0
Fusiform gyrus	Occipital	L	4	0	0	1	0
	Occipital	R	1	0	1	0	0
Postcentral gyrus	Parietal	L	4	0	0	2	0
	Parietal	R	0	0	2	0	0
Superior Parietal lobule	Parietal	L	0	0	6	0	0
	Parietal	R	1	0	0	0	7
Inferior parietal lobule	Parietal	L	1	0	5	2	0
	Parietal	R	0	1	0	0	0
Supramarginal gyrus	Parietal	L	0	0	2	4	0
	Parietal	R	0	0	0	4	0
Angular gyrus	Parietal	L	2	0	5	0	0
	Parietal	R	0	0	0	0	1
Precuneus	Parietal	L	0	3	1	0	0
	Parietal	R	0	2	2	0	0
Paracentral lobule	Parietal	L	2	0	1	6	0
	Parietal	R	2	0	2	2	4
Caudate nucleus	Subcortical	L	1	2	1	0	2
	Subcortical	R	0	0	0	0	2
Putamen	Subcortical	L	0	1	0	2	2
	Subcortical	R	0	1	0	2	2
Pallidum	Subcortical	L	1	2	1	0	3
	Subcortical	R	0	2	0	1	1
Thalamus	Subcortical	L	0	1	0	0	1
	Subcortical	R	0	0	0	0	0
Heschl's gyrus	Temporal	L	0	2	1	0	2
	Temporal	R	1	0	0	2	0
Superior Temporal gyrus	Temporal	L	2	5	1	0	0
	Temporal	R	0	1	0	4	0
Superior Temporal pole	Temporal	L	0	0	1	2	0
	Temporal	R	0	0	0	0	0
Middle Temporal gyrus	Temporal	L	0	0	0	1	0
	Temporal	R	0	0	0	1	0
Middle Temporal pole	Temporal	L	1	0	0	1	1
	Temporal	R	3	0	0	0	1
Inferior Temporal gyrus	Temporal	L	0	1	2	0	0
	Temporal	R	0	0	0	0	0

			Encoding					
			Same			Change		Distractor
			Distractor		Target	Distractor		
			Theta 150-600ms	Alpha 0-600ms	Beta 0-600ms	Beta (15-19Hz) 50-200ms	Theta 50-150ms	
			Fatigue	Fatigue	Control			
AAL Seed	Localization	Left/Right						
Precentral gyrus	Parietal	L	0	0	4	0	0	1
	Parietal	R	0	0	0	0	0	0
Superior frontal gyrus dorsolateral	Frontal	L	0	0	0	0	0	1
	Frontal	R	0	0	2	0	2	1
Superior Frontal Orbital gyrus	Frontal	L	4	2	0	0	1	11
	Frontal	R	6	1	0	0	0	0
Middle Frontal gyrus	Frontal	L	0	0	4	0	0	0
	Frontal	R	0	2	2	0	0	0
Middle Frontal Orbital gyrus	Frontal	L	2	1	2	0	0	0
	Frontal	R	0	0	1	0	0	0
Inferior Frontal gyrus (pars opercularis)	Frontal	L	1	0	1	0	2	0
	Frontal	R	3	0	0	0	0	1
Inferior Frontal gyrus (pars triangularis)	Frontal	L	0	4	6	0	1	0
	Frontal	R	1	0	0	0	0	4
Inferior Frontal gyrus (pars orbitalis)	Frontal	L	2	0	0	0	0	0
	Frontal	R	0	0	0	0	0	1
Rolandic operculum	Frontal	L	0	2	1	0	1	0
	Frontal	R	3	1	0	1	0	0
Supplementary Motor Area	Frontal	L	0	0	0	2	1	0
	Frontal	R	0	0	0	0	2	1
Olfactory cortex	Frontal	L	0	0	0	1	0	1
	Frontal	R	0	0	0	3	0	4
Superior Medial Frontal gyrus	Frontal	L	2	2	0	0	0	0
	Frontal	R	1	0	1	0	0	0
Medial Orbitofrontal cortex	Frontal	L	1	0	4	0	1	1
Medial Orbitofrontal cortex	Frontal	R	2	0	1	0	0	1
Rectus gyrus	Frontal	L	0	0	1	0	0	0
	Frontal	R	1	0	1	1	0	0
Insula	Insula + Cingular	L	1	3	4	2	2	0
	Insula + Cingular	R	2	0	0	0	0	0
Anterior Cingulate gyrus	Insula + Cingular	L	4	0	2	2	1	2
	Insula + Cingular	R	0	0	1	3	2	2
Middle Cingulate gyrus	Insula + Cingular	L	0	2	0	0	3	0
	Insula + Cingular	R	2	0	0	0	4	1
Posterior Cingulate gyrus	Insula + Cingular	L	2	1	0	3	3	0
	Insula + Cingular	R	2	1	0	0	2	0
Hippocampus	Temporal	L	0	0	0	2	0	0
	Temporal	R	0	1	0	1	0	1
Parahippocampal gyrus	Temporal	L	1	0	0	1	9	0
	Temporal	R	2	3	1	2	0	1

Amygdala	Temporal	L	1	2	0	2	3	0
	Temporal	R	0	1	0	1	0	5
Calcarine fissure and surrounding cortex	Occipital	L	0	0	1	2	0	0
	Occipital	R	2	0	0	2	1	1
Cuneus	Occipital	L	0	0	1	2	0	0
	Occipital	R	0	4	0	0	0	0
Lingual gyrus	Occipital	L	0	0	2	3	0	0
	Occipital	R	1	0	5	2	0	0
Superior Occipital gyrus	Occipital	L	0	3	1	2	0	4
	Occipital	R	3	0	1	0	2	1
Middle Occipital gyrus	Occipital	L	0	0	2	0	0	0
	Occipital	R	0	0	2	0	2	2
Interior Occipital gyrus	Occipital	L	0	0	3	0	0	0
	Occipital	R	0	0	0	1	6	0
Fusiform gyrus	Occipital	L	1	2	3	9	0	2
	Occipital	R	0	2	0	2	0	0
Postcentral gyrus	Parietal	L	0	3	5	0	4	7
	Parietal	R	3	0	2	1	0	0
Superior Parietal lobule	Parietal	L	0	1	0	0	0	0
	Parietal	R	0	0	0	0	0	0
Inferior parietal lobule	Parietal	L	0	3	0	0	0	0
	Parietal	R	0	0	0	0	0	0
Supramarginal gyrus	Parietal	L	0	1	1	0	0	0
	Parietal	R	3	0	3	0	0	0
Angular gyrus	Parietal	L	1	4	0	0	0	0
	Parietal	R	0	1	0	4	0	0
Precuneus	Parietal	L	2	0	0	2	4	0
	Parietal	R	1	3	0	1	1	0
Paracentral lobule	Parietal	L	0	1	0	0	2	0
	Parietal	R	5	0	0	0	4	0
Caudate nucleus	Subcortical	L	2	0	0	2	0	0
	Subcortical	R	0	0	0	1	0	4
Putamen	Subcortical	L	2	1	0	0	1	0
	Subcortical	R	0	0	0	2	1	2
Pallidum	Subcortical	L	0	0	1	0	0	0
	Subcortical	R	0	0	0	2	1	2
Thalamus	Subcortical	L	0	2	0	2	1	0
	Subcortical	R	0	3	0	5	0	2
Heschl's gyrus	Temporal	L	0	6	2	5	2	0
	Temporal	R	6	0	2	0	0	0
Superior Temporal gyrus	Temporal	L	0	1	0	0	2	0
	Temporal	R	2	0	1	0	0	0
Superior Temporal pole	Temporal	L	0	0	0	0	0	0
	Temporal	R	0	1	0	0	0	1
Middle Temporal gyrus	Temporal	L	0	0	1	0	0	0
	Temporal	R	0	0	0	0	0	2
Middle Temporal pole	Temporal	L	0	0	2	0	0	0
	Temporal	R	0	4	0	0	0	2
Inferior Temporal gyrus	Temporal	L	0	6	0	1	0	7
	Temporal	R	0	1	0	0	0	1

Annexe 3 : nœuds observés - expérience 4

AAL Seed	Localization	Left/Right	Alpha - HE - 0-100ms	Alpha - HE - 450-600ms	Bêta (25-30Hz) - HE - 150-250ms	Bêta (15-20Hz) - EE - 0-250ms
Precentral gyrus	Parietal	L				
	Parietal	R				
Superior frontal gyrus dorsolateral	Frontal	L	0,35			0,07
	Frontal	R	0,06			
Superior Frontal Orbital gyrus	Frontal	L				0,08
	Frontal	R	0,29	0,08		0,13
Middle Frontal gyrus	Frontal	L				
	Frontal	R				
Middle Frontal Orbital gyrus	Frontal	L		0,01	-0,04	0,09
	Frontal	R	0,05	0,04	0,00	
Inferior Frontal gyrus (pars opercularis)	Frontal	L	0,10	0,07	0,15	
	Frontal	R				
Inferior Frontal gyrus (pars triangularis)	Frontal	L			0,13	
	Frontal	R				
Inferior Frontal gyrus (pars orbitalis)	Frontal	L	0,01	0,06	0,22	0,03
	Frontal	R	0,09	0,05		
Rolandic operculum	Frontal	L	0,11	-0,02		0,28
	Frontal	R			0,05	
Supplementary Motor Area	Frontal	L				
	Frontal	R		0,04	0,08	
Olfactory cortex	Frontal	L	0,01		0,08	0,07
	Frontal	R	0,08		0,11	0,07
Superior Medial Frontal gyrus	Frontal	L				
	Frontal	R	0,04			0,08
Medial Orbitofrontal cortex	Frontal	L	0,30			
	Frontal	R				
Rectus gyrus	Frontal	L			0,14	0,05
	Frontal	R	0,10			0,16
Insula	Insula + Cingular	L	-0,03		0,14	0,04
	Insula + Cingular	R				-0,01
Anterior Cingulate gyrus	Insula + Cingular	L				
	Insula + Cingular	R				
Middle Cingulate gyrus	Insula + Cingular	L	0,03	0,04		
	Insula + Cingular	R	0,11			
Posterior Cingulate gyrus	Insula + Cingular	L	-0,09		0,06	
	Insula + Cingular	R	0,14			

Hippocampus	Temporal	L	0,14		0,52	0,35
	Temporal	R	-0,01		0,02	
Parahippocampal gyrus	Temporal	L			0,31	
	Temporal	R	-0,02	0,14	0,08	0,12
Amygdala	Temporal	L		0,04		0,03
	Temporal	R			0,28	
Calcarine fissure and surrounding cortex	Occipital	L			0,07	
	Occipital	R			-0,01	
Cuneus	Occipital	L				
	Occipital	R				
Lingual gyrus	Occipital	L	-0,01			0,05
	Occipital	R				0,02
Superior Occipital gyrus	Occipital	L				
	Occipital	R				
Middle Occipital gyrus	Occipital	L				
	Occipital	R		0,08		
Interior Occipital gyrus	Occipital	L			0,01	
	Occipital	R		0,03		
Fusiform gyrus	Occipital	L			0,24	
	Occipital	R	0,01	0,08		0,16
Postcentral gyrus	Parietal	L	0,09			0,12
	Parietal	R	0,03			
Superior Parietal lobule	Parietal	L		0,13		
	Parietal	R				
Inferior parietal lobule	Parietal	L		0,03		
	Parietal	R				
Supramarginal gyrus	Parietal	L		0,07	0,37	0,04
	Parietal	R		0,18		
Angular gyrus	Parietal	L				
	Parietal	R				
Precuneus	Parietal	L	-0,06		0,05	
	Parietal	R	0,04		0,07	
Paracentral lobule	Parietal	L		0,25	0,01	
	Parietal	R	0,01	-0,01		
Caudate nucleus	Subcortical	L		0,09	0,05	0,15
	Subcortical	R		0,03		
Putamen	Subcortical	L				0,03
	Subcortical	R		0,01		
Pallidum	Subcortical	L			0,08	
	Subcortical	R		0,01		
Thalamus	Subcortical	L	-0,10			
	Subcortical	R				
Heschl's gyrus	Temporal	L	0,02	0,18	0,27	0,41
	Temporal	R		0,10		
Superior Temporal gyrus	Temporal	L		-0,02		
	Temporal	R				
Superior Temporal pole	Temporal	L			0,25	0,13
	Temporal	R	0,02			0,00
Middle Temporal gyrus	Temporal	L				0,02
	Temporal	R			0,18	
Middle Temporal pole	Temporal	L			0,00	
	Temporal	R	0,01	0,05	0,21	0,02
Inferior Temporal gyrus	Temporal	L		0,09	0,01	
	Temporal	R		-0,02		0,09