



**HAL**  
open science

# Principes comportementaux et neuronaux régissant la coordination entre la prise de décision et l'action chez l'humain et le primate non-humain

Clara Saleri

► **To cite this version:**

Clara Saleri. Principes comportementaux et neuronaux régissant la coordination entre la prise de décision et l'action chez l'humain et le primate non-humain. Neurosciences. Université Claude Bernard Lyon 1, 2024. Français. NNT: . tel-04928720

**HAL Id: tel-04928720**

**<https://hal.science/tel-04928720v1>**

Submitted on 6 Feb 2025

**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.

# THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD LYON 1

École Doctorale NSCo N°476  
Neurosciences & Cognition

**Discipline** : Neurosciences

Soutenue publiquement le 13/06/2024 par :

**Clara Saleri**

---

## **Principes comportementaux et neuronaux régissant la coordination entre la prise de décision et l'action chez l'humain et le primate non-humain**

---

Devant le jury composé de :

ROSSETTI Yves	PUPH - CRNL, Université Lyon 1	Président
DUQUE Julie	PU - Université catholique de Louvain	Rapporteure
APICELLA Paul	DR - INT, Université Aix-Marseille	Rapporteur
HADJ-BOUZIANE Fadila	CR - CRNL, Université Lyon 1	Examinatrice
BERNIER Pierre-Michel	PU - CHUS, Université de Sherbrooke	Examineur
THURA David	CR - CRNL, Université Lyon 1	Directeur de thèse

## RÉSUMÉ (français)

Au quotidien, les individus sont amenés à prendre de multiples décisions et à agir en conséquence. Il s'agit de fonctions essentielles permettant d'interagir de manière continue avec l'environnement qui nous entoure. Bien que la décision et l'action aient longtemps été considérées comme des processus sériels et indépendants, il est maintenant reconnu qu'elles sont étroitement liées lors de comportements dirigés vers un but et qu'elles doivent être étudiées de manière intégrée. Malgré ce constat, les principes régissant leurs interactions et les bases neuronales qui les sous-tendent restent encore mal compris. En effet, les connaissances actuelles sont issues de nombreux laboratoires de recherche, chacun utilisant divers paradigmes expérimentaux et une grande variété de tâches comportementales appliquées à différents modèles d'étude.

L'objectif de cette thèse est de proposer une description des principes comportementaux et neuronaux régissant la coordination entre la prise de décision et l'action en tenant compte de ces problématiques et de tester leur généralisation. Pour ce faire, nous avons adopté une approche comparative en étudiant deux espèces de primates (le singe macaque et l'humain sain) réalisant les mêmes tâches de prise de décision entre actions et nous avons également étudié deux contextes décisionnels distincts (perceptuel versus basé sur la valeur). Nous avons essayé de comprendre comment les individus déterminent (et coordonnent) leurs durées de décision et la vigueur de leur action qui les expriment. Nous avons également effectué des enregistrements électrophysiologiques unitaires dans différentes régions du réseau cortex sensorimoteur - ganglions de la base, notamment le cortex prémoteur dorsal, le striatum dorsal et le globus pallidus externe et interne, nous permettant ainsi de décrire leur contribution dans l'implémentation de ces principes chez le singe macaque et ainsi pouvoir inférer les principes neuronaux chez l'humain sain.

Les résultats montrent deux différents mécanismes de coordination décision - action que sont la co-régulation, où les deux processus sont contrôlés dans le même sens, et la compensation, caractérisée par des ajustements opposés des processus. Nous avons examiné ces mécanismes à différentes échelles, notamment à l'échelle des essais, des blocs d'essais, ainsi qu'entre les sessions chez les singes et entre les individus chez les humains. Le choix des différents modes de coordination semble répondre à des principes d'optimisation économique du comportement, et notamment la volonté des individus de limiter la dévaluation temporelle de la récompense.

Enfin, nous avons montré que la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base joue un rôle clé dans la coordination de la décision et de l'action en combinant et en traitant des paramètres importants, notamment les contingences de récompense et les coûts moteurs.

## **TITRE et RÉSUMÉ (anglais)**

### ***Behavioral and neural principles governing the coordination between decision-making and action in humans and non-human primates***

*On a daily basis, individuals are called upon to make multiple decisions and act accordingly. These are essential functions that allow us to interact continuously with the environment around us. Although decision and action have long been considered as serial and independent processes, it is now recognized that they are closely linked during goal-directed behaviors and must be studied in an integrated manner. Despite this observation, the principles governing their interactions and the neural bases underlying them are still poorly understood. Indeed, current knowledge comes from numerous research laboratories, each using various experimental paradigms and a wide variety of behavioral tasks applied to different study models.*

*The objective of this thesis is to propose a description of the behavioral and neuronal principles governing the coordination between decision-making and action, taking into account these issues and testing their generalization. To do this, we adopted a comparative approach by studying two primate species (the macaque monkey and the healthy human) performing the same decision-making tasks between actions and we also studied two distinct decisional contexts (perceptual vs. value-based). We tried to understand how individuals determine (and coordinate) their decision durations and the vigor of their action that expresses them. We also performed single-unit electrophysiological recordings in different regions of the sensorimotor cortex - basal ganglia network, including the dorsal premotor cortex, the dorsal striatum and the external and internal globus pallidus, thus allowing us to describe their contribution in the implementation of these principles in the macaque monkey and thus be able to infer the neuronal principles in healthy humans.*

*The results show two different decision-action coordination mechanisms, namely co-regulation, where the two processes are controlled in the same direction, and compensation, characterized by opposite adjustments of the processes. We examined these mechanisms at different scales, including at the trial level, blocks of trials, as well as between sessions in monkeys and between individuals in humans. The choice of different coordination modes seems to respond to principles of economic optimization of behavior, and in particular the desire of individuals to limit the temporal devaluation of reward.*

*Finally, we showed that the sensorimotor cortex - basal ganglia loop plays a key role in the coordination of decision and action by combining and processing important parameters, including reward contingencies and motor costs.*



## **MOTS CLÉS (français et anglais)**

prise de décision, contrôle moteur, taux de récompense, coordination décision et action, électrophysiologie, boucle cortex sensorimoteur - ganglion de la base, primates humains et non-humains

*decision-making, motor control, reward rate, decision and action coordination, neurophysiology, sensorimotor cortex - basal ganglia loop, human and non-human primates*

*Dans le tourbillon de la vie, il y a parfois des rencontres qui changent tout. Mon effet papillon, c'est de m'être levée pour aller à ce cours de cognition sociale primate ce matin-là. Je me souviens en être sortie débordante d'enthousiasme, sans savoir que cela marquerait le début de cette folle aventure.*

*J'aurais aimé pouvoir partager l'excitation de cette fin de thèse avec toi...  
mais je sais que tu n'es pas loin.*

# TABLE DES MATIÈRES

## LISTE DES ABRÉVIATIONS

## INTRODUCTION

<b>I. Évolution des répertoires moteurs et régions cérébrales associées</b> .....	<b>11</b>
1) Émergence des comportements dirigés vers un but .....	11
2) Diversification des répertoires moteurs .....	13
3) Cinématique des mouvements .....	17
<b>II. Décisions motrices - décider d'agir</b> .....	<b>20</b>
1) Prise de décision et théorie sérielle du traitement de l'information .....	20
2) Les types de prise de décision .....	22
a) Le continuum des prises de décision .....	22
b) Choix de la catégorie de mouvement - <i>quoi bouger ?</i> .....	25
c) Décisions motrices intra-catégorie - <i>où bouger ?</i> .....	28
3) L'étude de la prise de décision (motrice) en laboratoire .....	30
a) Les paradigmes expérimentaux .....	30
i. <i>Evidence</i> constante dans le temps .....	31
ii. <i>Evidence</i> changeante au cours du temps .....	32
b) Quelques modèles classiques de prise de décision .....	34
<b>III. Production d'un comportement adapté</b> .....	<b>37</b>
1) Interaction entre la prise de décision et de l'action .....	38
a) Influence du contexte décisionnel sur l'action .....	38
b) Les propriétés biomécaniques de l'action influencent la décision .....	41
c) <i>Overlap</i> anatomique et fonctionnel des réseaux neuronaux des deux processus .....	43
2) Facteurs importants influençant le comportement dirigé vers un but .....	46
a) Récompenses .....	47
b) Coûts .....	49
i. Temps .....	49
ii. Effort .....	52
c) Sensibilité idiosyncratique .....	56
3) Lois économiques régissant le comportement dirigé vers un but .....	58
a) Taux de récompense .....	58
b) <i>Marginal Value Theorem</i> .....	60
c) Compromis que cela implique .....	61
i. Vitesse - précision .....	61
ii. Temps - effort .....	62

<b>IV. Objectifs</b> .....	<b>64</b>
<b>V. Problématiques, hypothèses et prédictions</b> .....	<b>65</b>
<b>VI. Glossaire</b> .....	<b>71</b>

## CONTRIBUTIONS EXPÉRIMENTALES

<b>CHAPITRE 1</b> .....	<b>75</b>
<b>Co-régulation ou compensation des décisions et des actions chez les humains?</b>	

<b>Contexte</b> .....	<b>75</b>
-----------------------	-----------

Article : Reynaud A.J., Saleri C. & Thura D. (2020). *Humans sacrifice decision-making for action execution when a demanding control of movement is required*

<b>Transition</b> .....	<b>76</b>
-------------------------	-----------

Article : Saleri C., Reynaud A.J. & Thura D. (2021). *Dissociating the Impact of Movement Time and Energy Costs on Decision-Making and Action Initiation in Humans*

<b>Transition</b> .....	<b>77</b>
-------------------------	-----------

Article : Saleri C., Thura D. & Reynaud A.J. (2023). *Impact of decision and action outcomes on subsequent decision and action behaviors*

<b>Discussion intermédiaire</b> .....	<b>79</b>
---------------------------------------	-----------

<b>CHAPITRE 2</b> .....	<b>81</b>
<b>Comparaison du contrôle intégré des décisions et des actions entre primates humains et non-humains</b>	

<b>Contexte</b> .....	<b>81</b>
-----------------------	-----------

Preprint : Saleri C. & Thura D. *Evidence for interacting but decoupled controls of decisions and movements in non-human primates*

<b>Discussion intermédiaire</b> .....	<b>82</b>
---------------------------------------	-----------

<b>Coordination décision-action à l'échelle de l'essai individuel chez les humains</b> .	<b>85</b>
--	-----------

**CHAPITRE 3 ..... 88**  
**Généralisation des principes comportementaux du contrôle intégré des décisions et des actions grâce à une tâche de *foraging***

Contexte .....	88
Matériel et méthodes .....	89
Sujets .....	89
Tâche .....	91
Conditions .....	92
Analyses .....	94
Résultats .....	95
Données chez le singe .....	95
Coordination de la décision et de l'action .....	95
Influence du rythme de récompense sur la coordination décision-action ..	99
Influence des conditions motrices sur la coordination décision-action ..	100
Données chez l'humain .....	102
Discussion intermédiaire .....	104

**CHAPITRE 4 ..... 108**  
**Bases neurales du contrôle intégré des décisions et des actions dans une tâche de *foraging***

Contexte .....	108
Matériel et méthodes .....	109
Sujet .....	109
Chirurgies .....	109
Tâche et conditions .....	112
Enregistrements électrophysiologiques et critères d'inclusion des neurones .....	112
Analyses .....	113
Calcul de la préférence directionnelle des neurones .....	113
Caractérisation des types de cellules de PMd .....	114
Analyses des activités unitaires en lien avec le comportement .....	115
Analyses de la dynamique populationnelle de type " <i>state-space</i> " .....	116
Analyses des réponses unitaires en lien avec les informations pertinentes pour le comportement de <i>foraging</i> .....	118
Résultats .....	119
Impact de la durée d'exploitation et de la vigueur du mouvement sur l'activité des neurones .....	119
Approche basée sur l'analyse des réponses unitaires .....	119
Approche basée sur l'analyse de la dynamique neuronale (analyse de type " <i>state-space</i> ") .....	123

Impact du rythme des récompenses et du contexte moteur sur l'activité des neurones .....	127
Approche basée sur l'analyse sur les réponses unitaires .....	127
i. Modulations par les coûts moteurs .....	129
ii. Modulations par les rythmes de récompense des <i>patches</i> .....	130
Discussion intermédiaire .....	133

## DISCUSSION GÉNÉRALE

<b>Résumé des résultats .....</b>	<b>137</b>
1) Tâche de prise de décision perceptuelle (tâche des jetons) .....	137
2) Tâche de prise de décision basée sur la valeur ( <i>foraging</i> ) .....	138
3) Bases neurales de la coordination entre décision et action .....	140
<b>Généralisation des principes entre tâches et espèces .....</b>	<b>141</b>
1) Niveau computationnel : le taux de récompense comme facteur de haut-niveau guidant le comportement .....	142
a) Particularités des paradigmes expérimentaux étudiés .....	142
b) Différences entre les espèces étudiées .....	144
2) Niveau algorithmique : les mécanismes de coordination décision-action ....	145
a) Importance du contexte .....	145
i. Optimisation du taux de récompense non possible .....	145
ii. Optimisation du taux de récompense possible .....	147
b) Influence du paradigme expérimental .....	149
i. Pression temporelle / urgence .....	149
ii. Dissociation temps / effort nécessaire pour comprendre précisément ces principes économiques .....	150
c) Mécanismes de coordination dépendent des espèces étudiées ? .....	151
3) Niveau implémentational : bases neurales de la coordination .....	152
a) Fonctionnement de la boucle cortex sensorimoteur - GB .....	152
i. Où bouger ? .....	152
ii. Quand et comment bouger ? .....	153
iii. Coordination entre décisions et actions .....	154
iv. Intégration des informations guidant le comportement de <i>foraging</i> ...	156
b) Idiosyncrasie .....	157
c) Dysfonctionnements et aspect clinique .....	158
<b>Perspectives .....</b>	<b>159</b>
1) Approche holistique de la coordination décision-action .....	159
a) Différences entre répertoires moteurs ou autre type de décision ? .....	159
b) Formalisation des interactions décisions/actions grâce à des modèles computationnels .....	159
2) Spécificités des bases neurales .....	160

# LISTE DES ABRÉVIATIONS

## Régions cérébrales

ACC - cortex cingulaire antérieur (*anterior cingulate cortex*)  
AIP - aire intrapariétale antérieure (*anterior intraparietal area*)  
dStr - striatum dorsal (*dorsal striatum*)  
FEF - champ oculomoteur frontal (*frontal eye field*)  
GB - ganglions de la base  
GPe - globus pallidus externe  
GPi - globus pallidus interne  
LIP - aire intrapariétale latérale (*lateral intraparietal area*)  
MIP - aire intrapariétale médiane (*median intraparietal area*)  
M1 - cortex moteur primaire  
PFC - cortex préfrontal (*prefrontal cortex*)  
PMd - cortex prémoteur dorsal (*dorsal premotor cortex*)  
PMv - cortex prémoteur ventral (*ventral premotor cortex*)  
SMA - aire supplémentaire motrice (*supplementary motor area*)  
STN - noyau sous-thalamique (*subthalamic nucleus*)  
V1 - aire visuelle primaire

## Paradigmes expérimentaux et variables

DD - durée de décision (*decision duration*)  
ED - durée d'exploitation (*exploitation duration*)  
MD - durée du mouvement (*movement duration*)  
MC - coût moteur (*motor cost*)  
RR - taux de récompense (*reward rate*)  
rr - rythme des récompenses  
RT - temps de réaction (*reaction time*)  
SAT - compromis vitesse-précision (*speed-accuracy trade-off*)  
SP - probabilité de succès (*success probability*)  
VP - pic de vélocité (*velocity peak*)

## Autres

LFP - potentiels de champs locaux (*local field potentials*)  
IRM - imagerie par résonance magnétique  
IRMf - imagerie par résonance magnétique fonctionnelle  
TMS - stimulation magnétique transcrânienne (*transcranial magnetic stimulation*)  
SD - écart-type (*standard deviation*)  
SEM - erreur standard (*standard error of the mean*)

# INTRODUCTION



# I. Évolution des répertoires moteurs et régions cérébrales associées<sup>1</sup>

Le dénominateur commun à tout être vivant est d'être soumis à un environnement avec lequel il va devoir interagir de façon à subvenir à ses besoins. Alors que les végétaux sont contraints d'épandre leurs racines ou leur feuillage pour puiser l'eau ou la lumière dont ils ont besoin, les espèces animales peuvent, elles, se déplacer. Cette fonction essentielle, la locomotion, a émergé au cours de l'évolution des organismes vivants. Selon des estimations, elle serait apparue il y a environ 750 à 800 millions d'années, après que notre lignée se soit séparée de celle des éponges (Brunet & Arendt, 2016; Ereskovsky & Dondua, 2006; Mackie, 1970). La locomotion offre aux organismes vivants la capacité de se déplacer vers des sources de nourriture tout en évitant les prédateurs, augmentant ainsi leurs chances de survie et de reproduction. Au fil des millénaires, la locomotion s'est adaptée, diversifiée et spécialisée chez différentes espèces animales en fonction de leur environnement et de leurs besoins spécifiques (Cisek, 2019; Cisek & Thura, 2018). Ainsi, on observe des organismes capables de se déplacer sur terre, dans l'eau ou bien dans les airs.

## 1) Émergence des comportements dirigés vers un but

L'évolution des répertoires moteurs chez les organismes vivants a été marquée par une complexification progressive de ceux-ci. En effet, les organismes les plus primitifs, souvent des organismes unicellulaires (tels que les bactéries), ont des mouvements aléatoires et désordonnés. On parle de *random locomotion* en anglais (Keller et al., 1977). Au fur et à mesure de l'évolution, une locomotion plus contrôlée est apparue chez certaines espèces (telles que les hydres), caractérisée par des déplacements orientés. On parle alors de *directional* ou *controlled locomotion* et elle permet une meilleure exploration de l'environnement par les individus (Keller et al., 1977; Sims et al., 2014) Cette locomotion est étroitement liée au développement des systèmes nerveux chez les espèces et notamment des systèmes de neuromodulation. Un exemple est le système dopaminergique, que l'on retrouve déjà chez des espèces

---

<sup>1</sup> L'évolution et l'éthologie ne relevant pas de ma spécialité, les descriptions de cette section sont délibérément simplifiées. Elles me semblent néanmoins pertinentes, en particulier pour la discussion des résultats de ce travail de thèse.

primitives, telles que les méduses ou les lamproies. En effet, le rôle originel de la dopamine serait lié à l'émergence des comportements d'exploration et d'exploitation de ressources disponibles, plus précisément à l'arbitrage du comportement moteur entre exploitation locale et exploration à longue distance (Hills, 2006). Ce type de comportement de recherche de nourriture est couramment désigné sous le terme de "fourragement" ou *foraging* en anglais. Avec l'évolution des organismes, le système dopaminergique a été assigné à d'autres fonctions, telles que la régulation de la motivation, le traitement des récompenses, la gestion de l'apprentissage, de la prise de décision et du contrôle moteur (Berridge et al., 2009; Berridge & Robinson, 1998; Ryczko & Dubuc, 2023; Schultz, 2006; Schultz et al., 1993; Turner & Desmurget, 2010; Wise & Rompre, 1989), offrant ainsi à ceux-ci la capacité de s'adapter à leur environnement et d'optimiser leurs chances de survie et de reproduction.

Toutefois, afin de s'adapter à son environnement, il est important de pouvoir le percevoir. Cela a conduit à une complexification notable des systèmes nerveux, en particulier le développement des systèmes perceptifs et notamment de la modalité visuelle. L'émergence des comportements guidés par la vision a été un développement majeur dans la lignée des vertébrés et particulièrement chez les primates (Cisek, 2019, 2021). Les êtres vivants ont donc commencé à être en mesure d'élaborer des comportements plus sophistiqués pour la recherche de nourriture et/ou l'évitement des prédateurs (comportements de type "rapprochement- évitement"). Les systèmes perceptifs jouent donc un rôle fondamental dans la génération de ces comportements adaptatifs (Cisek, 2019; Lacalli, 2008). Avec l'apparition de ces systèmes perceptifs, des circuits sensorimoteurs se sont également développés pour permettre le traitement des informations sensorielles et la génération de comportements adaptatifs. La voie corticale dorsale, souvent appelée "voie du où ?", est un exemple bien documenté (Mishkin et al., 1983). Elle s'est développée chez les premiers vertébrés et elle connecte les parties du système nerveux responsables de la perception visuelle à celles sous-tendant les réponses motrices associées.

Ces évolutions des systèmes nerveux ont permis d'établir les bases des comportements dirigés vers un but et ont également ouvert la voie à la diversification des répertoires moteurs, permettant ainsi aux organismes d'exprimer une variété croissante de mouvements coordonnés pour atteindre leurs objectifs.

## 2) Diversification des répertoires moteurs

Le développement des circuits sensorimoteurs a été favorisé par l'expansion des opportunités de l'interaction sensorimotrice offertes par le monde terrestre. En effet, il y a environ 400 millions d'années, un événement majeur dans l'évolution a été l'émergence de la locomotion terrestre (Cisek, 2019, 2021; Striedter & Northcutt, 2019), marquant la transition des formes de vie aquatiques à la vie sur la terre ferme (*water-to-land transition*). Cette transition a créé de nouvelles opportunités et contraintes pour les organismes, conduisant au développement de répertoires moteurs plus diversifiés pour répondre aux exigences spécifiques de la vie terrestre (MacIver & Finlay, 2021). Initialement, les premiers tétrapodes, ancêtres des amphibiens et des vertébrés terrestres, étaient adaptés à la quadrupédie. Toutefois, des spécialisations ultérieures ont conduit à la bipédie chez certaines espèces et à la spécialisation des membres supérieurs pour diverses fonctions. Ces changements ont favorisé des développements majeurs au niveau des systèmes nerveux, ce qui a également entraîné la différenciation de circuits sensorimoteurs spécialisés pour différents types de mouvements.

Ainsi, chez les mammifères, notamment les primates, l'évolution a entraîné le développement et la spécialisation du cortex cérébral (Cisek, 2021; Kaas, 2013). Un exemple notable est le cortex préfrontal, région cruciale pour les fonctions dites "exécutives" ou encore le cortex pariétal qui joue un rôle essentiel dans le traitement des informations sensorielles liées à la perception de l'espace et dans la coordination et le contrôle "en temps réel" des mouvements. Ceci permet, entre autres, une meilleure adaptation aux environnements changeants (Wise, 2020). Parmi les caractéristiques principales de ces espèces, on retrouve les mouvements des membres supérieurs pour atteindre et saisir des objets (*reaching* et *grasping*). Ces répertoires moteurs se sont développés de manière spécifique chez les primates, leur permettant de manipuler des éléments de leur environnement avec une grande dextérité (Goldring & Krubitzer, 2017; Kaas et al., 2020).

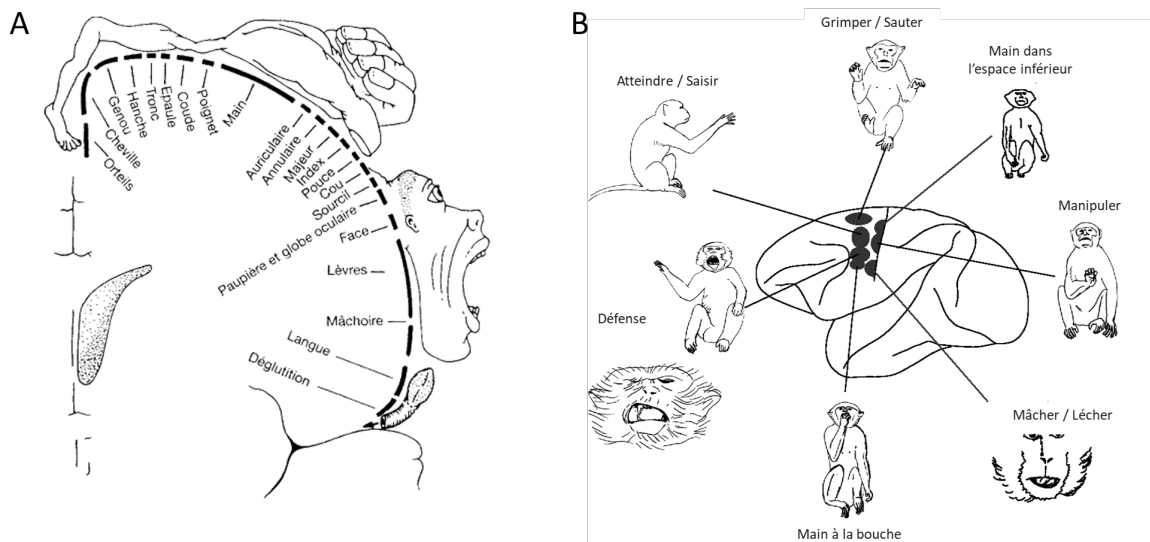
Les différents types de mouvements réalisables par un individu reposent sur la contraction de divers groupes musculaires. Cela permet de générer une grande variété de mouvements, tels que des saccades oculaires, des mouvements des bras ou bien encore la marche. Dans les années 30, dans le cadre de chirurgies visant à traiter des patients épileptiques, le neurochirurgien canadien Wilder Penfield a montré qu'en stimulant une zone précise du gyrus précentral du cortex cérébral, cela entraînait une contraction dans un groupe musculaire spécifique. Il montre ainsi que chaque région du corps est représentée à un endroit spécifique du cortex moteur. Cette organisation est souvent représentée sous forme d'un homonculus moteur qui reflète la somatotopie fonctionnelle du corps humain au niveau du cortex moteur primaire (Penfield & Boldrey, 1937; Penfield & Rasmussen, 1950) (Figure 1A).

Récemment, Gordon et ses collègues ont remis en question cette organisation et ont introduit une version plus complexe de l'homonculus moteur. En analysant des banques de données d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) chez l'humain, ils ont proposé un modèle présentant une alternance de régions spécifiques aux effecteurs moteurs (pieds, mains et bouche) et de régions inter-effecteurs qui participeraient à la coordination des actions (*integrate-isolate model*, Gordon et al., 2023).

En revanche, Graziano propose l'idée que le cortex moteur est structuré selon des cartes d'actions éthologiques, qui ne suivent pas une représentation somatotopique du corps, mais plutôt des catégories de comportements éthologiquement pertinents (*ethological action maps*, Graziano, 2016; Graziano et al., 2002). Ces résultats ont été obtenus chez le singe, avec de plus longues micro-stimulations (500 ms) que celles traditionnellement utilisées pour évoquer de simples contractions musculaires, permettant de recruter des populations de neurones plus larges et d'observer des mouvements complets. Il s'agit de zones fonctionnelles du cortex moteur qui représentent des comportements complexes observés dans le répertoire naturel de mouvements de l'animal, comme les déplacements, les actions d'atteinte et/ou de saisie, les interactions main-bouche ou encore les actions de défense (Figure 1B).

Le fait que des résultats similaires aient également été montrés dans d'autres zones cérébrales, telles que le cortex pariétal (Stepniewska et al., 2005) renforce l'idée que les régions sensorimotrices du cortex sont organisées en termes de cartes d'actions éthologiques (Graziano, 2016). De plus, le fait que ces cartes d'action éthologiques se retrouvent chez le singe nouveau-né (Arcaro et al., 2019), chez différents groupes de

mammifères, y compris chez l'humain (Desmurget et al., 2014; Huber et al., 2020) et le rat (Brown & Teskey, 2014), suggère qu'elles constituent un principe fondamental de l'organisation corticale motrice. Elles se seraient donc développées et complexifiées en parallèle avec la diversification des répertoires moteurs propres à chaque espèce au cours de l'évolution.



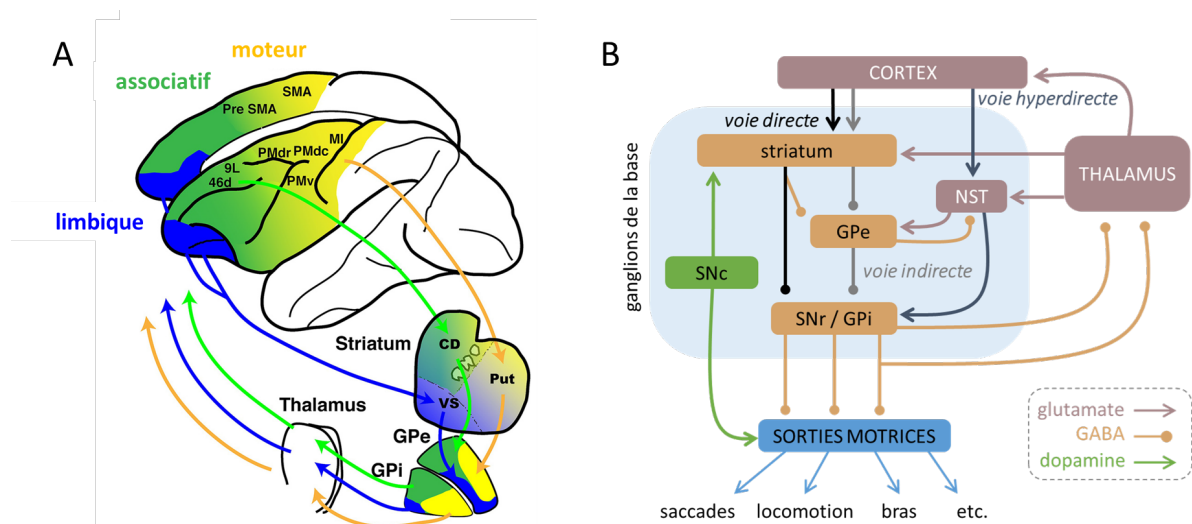
**Figure 1 – Comparaison des représentations de l'organisation du cortex cérébral moteur**

*A : organisation somatotopique du cortex moteur chez l'humain (homonculus moteur - Penfield & Rasmussen, 1950)*

*B : organisation du cortex moteur en zones éthologiques chez le singe macaque rhésus (Graziano, 2016; Graziano et al., 2002)*

La diversité des représentations du cortex moteur chez les mammifères témoigne de la complexité de l'organisation cérébrale pour la production de différents types d'actions. Toutefois, un point demeure constant : les régions cérébrales impliquées dans ces répertoires moteurs spécialisés conservent des connexions ancestrales avec les aires sensorielles. De plus, elles forment des boucles récurrentes avec les structures sous-corticales, comme les ganglions de la base (Figure 2A) (Alexander et al., 1986; Alexander & Crutcher, 1990; Cisek & Kalaska, 2010; Grillner et al., 2013; Hills, 2006; Reiner et al., 1998; Salas et al., 2003). Il est intéressant de noter que ces connexions existeraient également chez les espèces les plus primitives (boucles entre

le pallium<sup>2</sup> et les ganglions de la base chez les vertébrés inférieurs), telles que les lamproies, bien que ces animaux aient divergé de notre lignée il y a plus de 500 millions d'années (Grillner & Robertson, 2016; Kumar & Hedges, 1998). D'après les travaux de Grillner et collaborateurs, les lamproies possèdent en effet presque tous les composants des circuits des ganglions de la base présents chez les mammifères (Grillner & Robertson, 2015), y compris les différents neurotransmetteurs, les projections du pallium vers le striatum et la sortie du pallidum (globus pallidus) vers le thalamus, ainsi que l'organisation en voies directe, indirecte et hyperdirecte (Figure 2B). L'évolution étant par nature conservatrice, on peut donc supposer que, quelles que soient les fonctions des ganglions de la base chez les espèces actuelles, des fonctions similaires étaient déjà présentes il y a 500 millions d'années (Cisek, 2019; Cisek & Thura, 2018).



**Figure 2 – Circuits cérébraux corticaux et sous-corticaux impliqués dans le contrôle moteur**

A : représentation schématique des boucles anatomiques entre le cortex sensorimoteur, les ganglions de la base et le thalamus. Les territoires moteur (jaune), associatif (vert) et limbique (bleu) sont représentés dans les circuits reliant les aires corticales frontales et les ganglions de la base (figure issue de Saga et al., 2017).

B : représentation schématique des voies directe, indirecte et hyperdirecte basée sur une illustration de Sten Grillner. Ces voies sont des circuits neuronaux dont la fonction est historiquement associée à la sélection et au contrôle des mouvements volontaires. La voie

<sup>2</sup> En neuroanatomie, le terme *pallium* fait référence à la plus grande partie du télencéphale chez les amniotes (Medina et al., 2021), désignant ainsi de façon simplifiée la couche corticale du cerveau. L'autre partie du télencéphale est le *subpallium* qui a ensuite évolué pour former le striatum et le pallidum (Cisek, 2019).

*directe facilite l'initiation des mouvements, la voie indirecte exerce un effet inhibiteur sur les mouvements, tandis que la voie hyperdirecte est impliquée dans l'inhibition rapide des mouvements impulsifs.*

*Le striatum, en recevant des projections massives en provenance de l'ensemble du cortex, est généralement considéré comme le principal noyau d'entrée des ganglions de la base. Le globus pallidus interne, en projetant vers les centres moteurs du pont et du tronc cérébral, ainsi que vers le thalamus, est considéré comme leur sortie.*

*Abréviations : noyau caudé (CD), globus pallidus externe (GPe), globus pallidus interne (GPi), cortex moteur primaire (M1), putamen (Put), cortex prémoteur ventral (PMv), cortex prémoteur dorsal rostral (PMdr) et caudal (PMdc), aire supplémentaire motrice (SMA), substance noire pars compacta (SNc), substance noire pars reticulata (SNr), noyau subthalamique (NST), striatum ventral (VS)*

Il existe donc une multitude de mouvements possibles selon les répertoires écologiques des espèces considérées et en fonction des parties du corps mobilisées. Malgré cette diversité, les analyses cinématiques qui détaillent les caractéristiques spatiales, temporelles et directionnelles des mouvements reposent sur des principes qui sont applicables de manière similaire à tout type de mouvements.

### 3) Cinématique des mouvements

Le concept de mouvement se résume à déplacer une partie du corps d'un point A à un point B de l'espace, quel que soit la partie du corps en question, qu'il s'agisse des yeux, d'un bras ou de l'ensemble du corps lorsque nous marchons par exemple. Entre ces deux repères, nous pouvons mesurer la distance parcourue (**amplitude**) ainsi que le temps nécessaire (**durée**) pour effectuer ce déplacement. Ces variables ne sont pas indépendantes : il existe une relation empirique bien établie qui permet de décrire le temps nécessaire pour accomplir des mouvements vers une cible. En psychologie expérimentale, la loi de Fitts stipule par exemple que le temps requis pour effectuer un mouvement vers une cible dépend de la distance à parcourir jusqu'à celle-ci et de sa taille (Fitts, 1966). Ainsi, si la distance à parcourir est élevée, les mouvements seront plus longs, bien qu'également plus rapides en termes de vitesse. Si la cible est de petite taille alors les mouvements seront plus lents, et donc plus longs, pour être plus précis.



Un autre paramètre important est donc la **vitesse** du mouvement, qui se calcule selon la formule mathématique suivante :

$$vitesse\ moyenne = \frac{amplitude}{durée}$$

Tous ces paramètres étant interdépendants, de nombreux compromis entrent en jeu. Par exemple, à vitesse égale, une plus grande amplitude de mouvement nécessitera plus de temps pour être parcourue. De même, si pour une même amplitude la vitesse d'un mouvement est plus élevée, alors la durée de ce mouvement sera plus faible.

La **vigueur**\* peut être considérée comme une variable synthétisant ces divers aspects du comportement moteur. Cependant, bien que le concept de vigueur semble intuitif et qu'il soit fréquemment employé, il est souvent associé à des variables comportementales très variées dans la littérature neuroscientifique, ce qui rend sa définition complexe (Thura, 2021). En effet, la vigueur fait parfois référence à la vitesse et/ou à la durée du mouvement (Muhammed et al., 2020; Thura et al., 2014), à la vitesse ou à la durée normalisée par l'amplitude des actions (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014; Reppert et al., 2018; Thura, 2020) ou encore aux temps de réaction (Griffiths & Beierholm, 2017; Guitart-Masip et al., 2011). La vigueur est également parfois qualifiée par le taux de réponses (i.e. le nombre d'actions exécutées par unité de temps, Niv et al., 2007), le niveau d'engagement ou de motivation dans une tâche donnée (Mazzoni et al., 2007; Turner & Desmurget, 2010).

De la vigueur et de ces autres paramètres découle la notion d'effort\* mais, une fois de plus, il s'agit ici d'un terme générique souvent utilisé pour désigner plusieurs variables. Une mesure objective<sup>3</sup> de l'effort consiste néanmoins à calculer le coût métabolique (**dépense énergétique**) du mouvement. Indépendamment du type de mouvement étudié, cette variable co-varie avec la vitesse du mouvement (Ludlow & Weyand, 2016; Shadmehr et al., 2016) et est également liée à la masse de la partie du corps concernée.

---

<sup>3</sup> Il convient de noter que l'effort peut être défini de différentes manières et une approche plus subjective sera discutée ultérieurement dans cette introduction (voir section III).



Bien que les divers paramètres de l'action évoqués ici soient applicables à toutes les catégories de mouvements, il existe d'importantes différences d'échelle (Labaune et al., 2020; Shadmehr et al., 2016). Par exemple, les mouvements de locomotion, tels que la marche ou la course, se caractérisent par des amplitudes plus grandes et des durées plus longues. Lors de ces mouvements, on parcourt souvent des distances allant de quelques dizaines de centimètres à plusieurs mètres, ce qui peut prendre plusieurs secondes, voire minutes. Les mouvements des bras impliquent généralement des déplacements sur des distances de quelques centimètres et excèdent rarement quelques secondes. En revanche, les saccades oculaires sont des mouvements extrêmement brefs, fréquemment compris entre quelques dizaines et centaines de millisecondes, avec des amplitudes très courtes, souvent inférieures à quelques dizaines de degrés de rotation des yeux.

Ces variations dans la cinématique se traduisent également par des différences dans les coûts énergétiques associés aux différentes catégories de mouvements (puisque cela est étroitement lié à ces variables ainsi qu'à la masse de l'élément déplacé). En effet, les mouvements de locomotion qui mobilisent l'ensemble du corps sont généralement plus coûteux énergétiquement que des mouvements plus spécifiques, tels que ceux du bras ou des saccades oculaires.

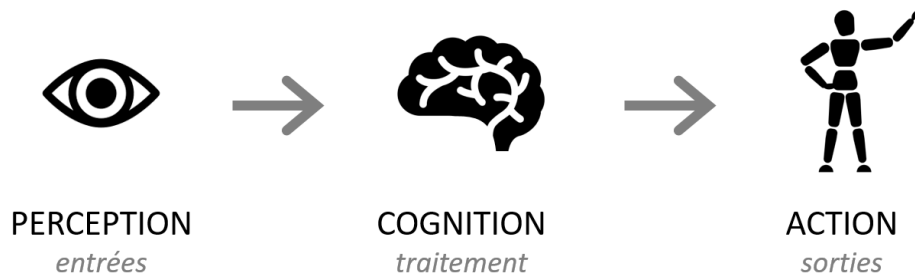
L'évolution a donc offert aux organismes une diversité remarquable de mouvements possibles. Cependant, la simple capacité de générer des mouvements ne suffit pas à produire un comportement adapté. En effet, il faut être capable de **sélectionner** parmi cette multitude d'options la plus propice en fonction du contexte, des ressources disponibles et d'autres paramètres. En ce sens, la prise de décision devient un processus crucial. C'est à travers cette aptitude à décider que les individus sélectionnent et adaptent leurs mouvements de manière appropriée pour répondre aux contraintes de leur environnement.

## II. Décisions motrices - décider d'agir

Agir est donc primordial pour interagir avec ce qui nous entoure mais la capacité à sélectionner les actions appropriées, à décider où, quand et comment agir est tout aussi cruciale (Wong et al., 2015). Wolpert et Landy (Wolpert & Landy, 2012) écrivent même que “le contrôle moteur est décision”.

### 1) Prise de décision et théorie sérielle du traitement de l'information

Aux 19<sup>ème</sup> et 20<sup>ème</sup> siècles, des chercheurs en neuropsychologie ont cherché à expliquer le comportement humain, éminemment complexe par nature, en le décomposant en différents processus indépendants (James, 1890). Cette approche a notamment donné naissance à la théorie sérielle de perception - cognition - action (Fodor, 1983; Hurley, 2001; Pylyshyn, 1986), connue également aujourd'hui sous le terme de “computationnalisme” ou encore de “métaphore de l'ordinateur” (Cisek, 1999). Dans ce cadre, le cerveau est conceptualisé comme un système de traitement de l'information, où la perception engendre la construction de représentations internes du monde, de plus en plus sophistiquées et abstraites. Ces représentations servent d'entrée aux systèmes cognitifs, qui rassemblent des informations saillantes dans une mémoire de travail temporaire. Cette mémoire permet la manipulation des représentations pour construire des connaissances complexes, réaliser des raisonnements et prendre des décisions. Enfin, les systèmes moteurs sont envisagés comme de simples outils mettant en œuvre les plans d'action élaborés par les processus cognitifs. Pour résumer, nous ressentons le monde, nous y pensons et nous agissons ensuite en conséquence. Dans ce cadre, les processus perceptifs, cognitifs et moteurs sont donc considérés comme distincts et indépendants (Figure 3).



**Figure 3 – Illustration de la théorie sérielle du traitement de l'information par le cerveau**  
(i.e. perception - cognition - action)

Cette conception simplifiée de l'organisation du comportement n'est pas sans fondement. Il est en effet plutôt intuitif de penser que la sélection de l'option doit précéder la production de la commande motrice. Ce cadre classique a été initialement formulé pour expliquer les capacités complexes de résolution de problèmes abstraits chez les humains, où le sujet doit recueillir des informations sur le monde et effectuer de nombreuses tâches avant d'entreprendre une action externe, comme dans une partie d'échecs ou lors de la prospection pour un achat immobilier par exemple. Cependant, l'architecture d'un tel système de traitement de l'information a été considérée comme si puissante que ses concepts de base en sont venus à influencer presque toutes les théories se proposant d'expliquer le fonctionnement cérébral. Or, comme nous l'examinerons en détail dans la partie 3 de cette introduction, une organisation strictement sérielle du comportement est moins pertinente dans le contexte de choix faits entre différentes actions, elles-mêmes exécutées dans un environnement imprédictible et dynamique.

Par ailleurs, de nombreuses données électrophysiologiques obtenues chez l'animal remettent en question cette théorie sérielle (pour une revue, voir [Cisek & Kalaska, 2010](#)). Par exemple, Schmolesky et al. ([Schmolesky et al., 1998](#)) ont enregistré l'activité neuronale dans différentes régions de la voie corticale dorsale (entre autres) chez le singe et ont mesuré la latence des réponses induites par la présentation de stimuli visuels. Leurs observations révèlent que les premières activités évoquées apparaissent au niveau de l'aire visuelle primaire (V1), puis rapidement dans des aires dites "exécutives" situées dans le cortex frontal, telles que le champ oculomoteur

frontal (*frontal eye field*, FEF). En revanche, une latence de réponse neuronale plus importante est constatée pour d'autres aires visuelles, telles que V2 et V4, pourtant impliquées dans le traitement perceptif dit de "bas niveau" et supposées à ce titre être recrutées *avant* les structures exécutives, selon les prédictions de la théorie sérielle du traitement de l'information. Ces résultats sont corroborés par l'étude de Ledberg et ses collègues ([Ledberg et al., 2007](#)), qui enregistrent les potentiels de champ locaux (*local field potentials* en anglais, LFP) dans diverses régions du cerveau du singe et montrent des réponses évoquées dans le FEF et le cortex prémoteur *avant* certaines aires visuelles (pour plus de détails, voir [Cisek & Kalaska, 2010](#) aussi).

On constate donc que le cerveau obéit à un fonctionnement globalement sériel, mais aussi que cette hiérarchie n'est pas stricte et que certains processus opèrent en parallèle et de façon distribuée, une même fonction mobilisant toujours de nombreuses régions cérébrales.

Pour apprécier le lien entre le comportement moteur et la prise de décision, il est crucial de préciser tout d'abord le type de décisions auquel on s'intéresse.

## **2) Les types de prise de décision**

### **a) Le continuum des prises de décision**

La prise de décision est une notion complexe, hétérogène, qu'il convient d'essayer de définir. Une façon de définir la prise de décision est de catégoriser ce sur quoi elle se base. Par exemple, supposons que vous souhaitiez dîner au restaurant ce soir. Si vous décidez de réserver à l'avance, votre choix pourrait être influencé par des avis en ligne et/ou vos préférences du moment, ce qui reflète plutôt une évaluation basée sur la valeur attribuée aux différentes options. En revanche, si vous optez pour une déambulation dans le quartier des restaurants de votre ville à la recherche de votre bonheur, le choix du restaurant pourrait alors reposer davantage sur des indices perceptuels : reste-t-il suffisamment de places en terrasse, est-ce trop bruyant, d'où vient cette odeur de pizza, etc.

Une autre approche consiste à examiner comment la prise de décision s'exprime et à caractériser la distance temporelle et spatiale entre ce qui influence le choix et les mouvements qui permettent de le concrétiser. En effet, chaque décision se manifeste finalement par une action, mais le lien entre décision et action est plus ou moins étroit. Dans ce cadre, on peut considérer les décisions comme appartenant à un continuum d'incarnation, allant des décisions abstraites aux décisions motrices (on parle d'*embodied decisions* en anglais - Figure 4).

D'un côté du continuum, nous trouvons les décisions abstraites, telles que le choix d'une maison à acheter, d'une carrière à entreprendre ou encore de la destination de nos prochaines vacances. Ces décisions impliquent généralement de longues périodes de réflexion et de délibération entre différentes options, basées sur des informations et des évaluations souvent déconnectées et indépendantes d'un mouvement physique direct. De l'autre côté du continuum, nous avons les décisions motrices, c'est-à-dire les plus incarnées, comme celles que l'on prend lorsqu'on fait du sport ou lorsqu'on conduit une voiture par exemple (Lepora & Pezzulo, 2015). Ces décisions exigent une interaction étroite entre l'individu et l'environnement. Les informations sensorielles et les représentations cognitives influencent directement les propriétés des mouvements et la prise de décision est alors étroitement intégrée au comportement moteur (voir la section III de cette introduction). Entre ces deux extrêmes, il existe une gamme de décisions qui combinent des aspects abstraits et incarnés. Par exemple, lorsqu'un musicien improvise une performance, il doit à la fois prendre des décisions basées sur des concepts musicaux abstraits mais il doit aussi tenir compte du niveau de difficulté du contrôle moteur permettant de les exprimer à travers des mouvements spécifiques et précis sur l'instrument.

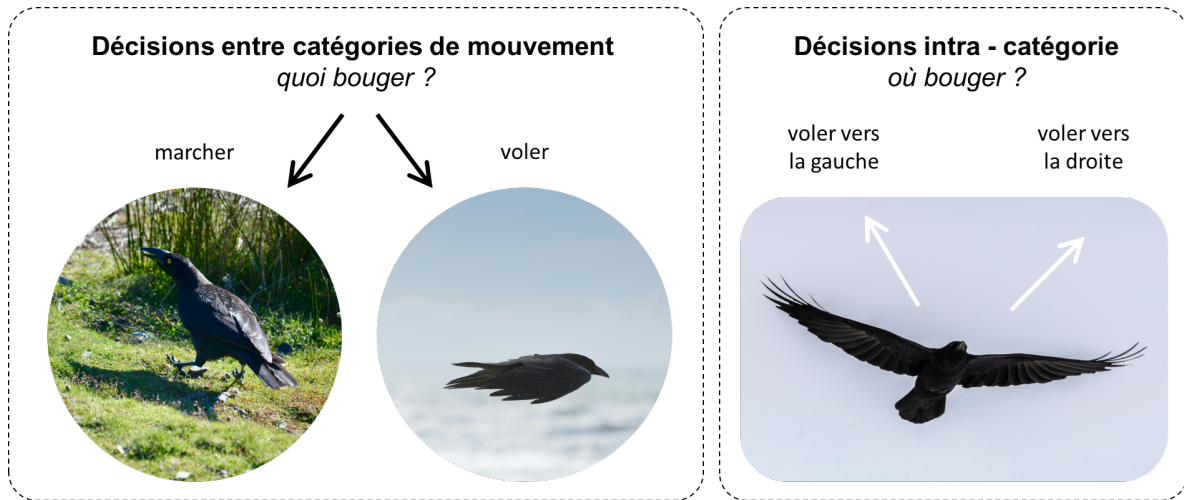
**Cette thèse se concentre spécifiquement sur l'étude de décisions basées sur des informations perceptives ou motivationnelles et exprimées très rapidement à l'aide d'un mouvement du bras**, mettant l'accent sur la coordination entre les processus cognitifs et les comportements moteurs dans des contextes comportementaux variés.



**Figure 4 – Illustration du continuum des types de décisions défini selon la “distance” temporelle et spatiale séparant le choix de son expression via un mouvement**  
 (photos libres de droit - Unsplash)

Au sein de ces décisions motrices, il est possible de distinguer encore deux grands types de choix (Figure 5). Tout d'abord, il y a ceux qui visent à sélectionner une catégorie de mouvement parmi plusieurs potentielles. Comme précédemment évoqué, chaque espèce possède un répertoire moteur spécifique comprenant diverses catégories de mouvements. Par exemple, le répertoire moteur des primates englobe une variété de mouvements tels que la locomotion (marche et course), l'escalade, les mouvements des membres supérieurs pour saisir des objets, se nourrir et/ou s'épouiller, ainsi que des expressions faciales ou de vocalisation. Bien que cette liste ne soit pas exhaustive, elle englobe différentes catégories de mouvements adaptées aux besoins spécifiques des primates dans leur environnement. Ainsi, le premier type de décisions motrices consiste à choisir quelle catégorie de mouvement sera exécutée dans un contexte donné. Ensuite, on retrouve le type de décisions motrices qui, au sein d'une catégorie d'action donnée, permet de sélectionner la direction, le moment et la cinématique du mouvement en question. C'est le cas lorsque l'on choisit de déplacer le bras vers la droite ou vers la gauche pour se saisir d'un objet par exemple.

Ce travail de thèse s'intéresse à ce dernier type de décisions motrices mais il est pertinent de mentionner le premier également, à la fois à des fins d'exhaustivité mais aussi pour préparer la discussion des résultats de mes travaux et l'énoncé de perspectives pour de futures recherches.



**Figure 5 – Illustration des types de décisions motrices : entre catégories de mouvement ou bien intra-catégorie**  
(photos libres de droit - Unsplash)

### **b) Choix de la catégorie de mouvement - *quoi bouger ?***

Les décisions entre catégories de mouvement se produisent lorsque nous devons choisir entre différents comportements à entreprendre en fonction du contexte. Prenons l'exemple d'une tasse de café posée devant vous sur une table. Vous pourriez simplement tendre le bras pour la saisir et la boire. Cependant, si le café a refroidi car il est resté là un moment, vous pourriez choisir de vous lever pour le remplir à la cafetière. Cette décision entre deux catégories de mouvement, le mouvement de saisie (*reaching*) ou le déplacement vers la cafetière (locomotion), est influencée par divers facteurs tels que votre motivation, la distance à parcourir, le temps disponible avant votre prochaine réunion et d'autres considérations contextuelles.

Ces décisions entre catégories de mouvement sont en partie des décisions spatiales car les options sont définies par la disposition géométrique des objets autour du corps. Cela permet de faire face à une variété de situations et de contextes, donnant la



flexibilité nécessaire pour agir de manière appropriée dans des environnements changeants et dynamiques.

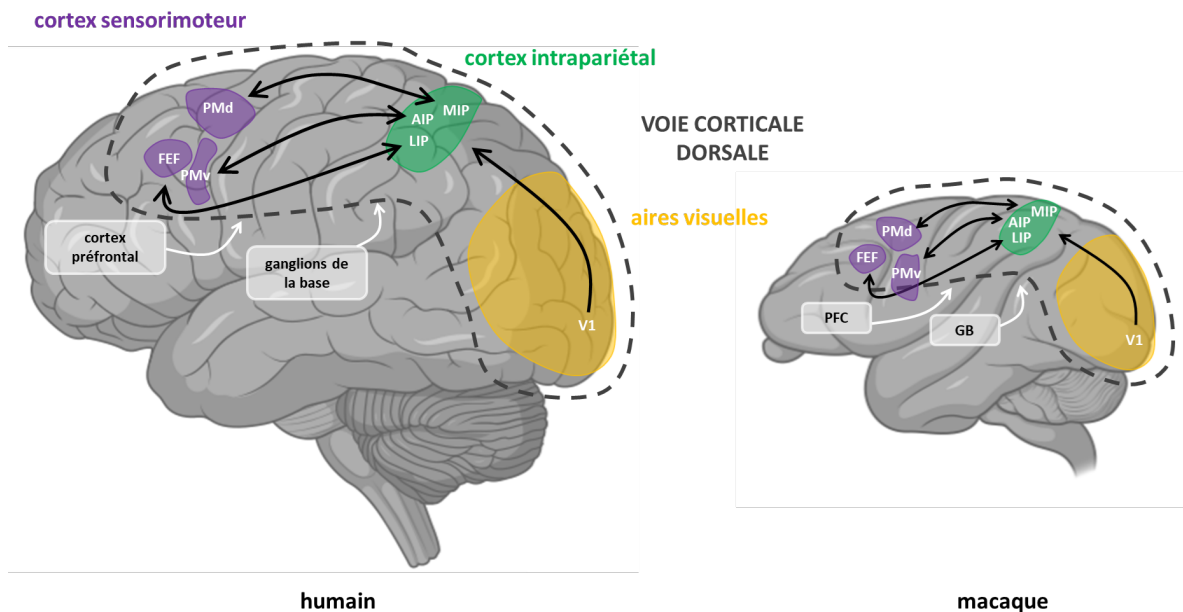
La voie corticale dorsale, évoquée précédemment, joue donc un rôle essentiel dans ce type de prise de décision en établissant des liens entre les systèmes perceptifs et moteurs. Toutefois, cette voie ne contient pas de représentation unifiée de l'espace qui nous entoure et elle se subdivise en plusieurs "sous-voies", chacune spécialisée pour répondre aux besoins de différents types d'actions (Andersen et al., 1997; Colby & Goldberg, 1999; Matelli & Luppino, 2001; Stein, 1992; Wise et al., 1997). Cette spécialisation trouve ses bases neuronales au niveau du cortex pariéto-frontal (Figure 6). Ainsi, l'aire intrapariétale latérale (LIP) est fortement et réciproquement connectée au champ oculomoteur frontal (FEF, Paré & Wurtz, 2001) qui contrôle les mouvements oculaires, dont les saccades. En revanche, l'aire intrapariétale médiane (MIP) est associée aux mouvements d'atteinte du bras (Ferraina & Bianchi, 1994; Kalaska & Crammond, 1995; Snyder et al., 1998) et est interconnectée avec des régions frontales contrôlant les mouvements du bras, dont le cortex prémoteur dorsal (PMd, Johnson et al., 1996; Marconi et al., 2001). Pour les mouvements de saisie, ce sont l'aire intrapariétale antérieure (AIP) et le cortex prémoteur ventral (PMv, Theys et al., 2015) qui interviennent.

De plus, la voie corticale dorsale est connectée à plusieurs régions préfrontales qui jouent un rôle crucial dans des fonctions cognitives dites de "haut niveau", telles que la planification du mouvement, la prise de décision, le contrôle moteur et l'attention (Chafee & Heilbronner, 2022; Koehlin et al., 2003; Rangel et al., 2008; Rushworth et al., 2011). Elle est également étroitement connectée aux ganglions de la base. En effet, selon les recherches menées par Grillner et ses collaborateurs, les ganglions de la base permettraient de sélectionner parmi les différentes catégories d'actions du répertoire moteur de l'espèce grâce à une organisation modulaire, chaque module permettant de mettre en oeuvre un programme moteur spécifique, tant chez la lamproie que chez d'autres vertébrés (Grillner et al., 2013; Grillner & Robertson, 2016).

Dans le cas de la lamproie, le répertoire est relativement restreint puisqu'il comprend uniquement des comportements tels que la locomotion et l'alimentation. Néanmoins, à mesure que les espèces évoluent vers des formes corporelles plus complexes capables d'un ensemble plus varié de comportements, on observe une multiplication



des modules au sein des ganglions de la base (Cisek & Thura, 2018; Stephenson-Jones et al., 2012). Cette expansion est nécessaire pour faciliter la sélection parmi un répertoire enrichi d'actions et permet ainsi aux organismes de s'adapter et de répondre de manière flexible aux exigences changeantes de leur environnement.



**Figure 6 – Représentation schématique et simplifiée de la voie corticale dorsale et de ses subdivisions en fonction de la catégorie de mouvements chez l'humain et le singe macaque**

(illustrations cerveaux Biorender)

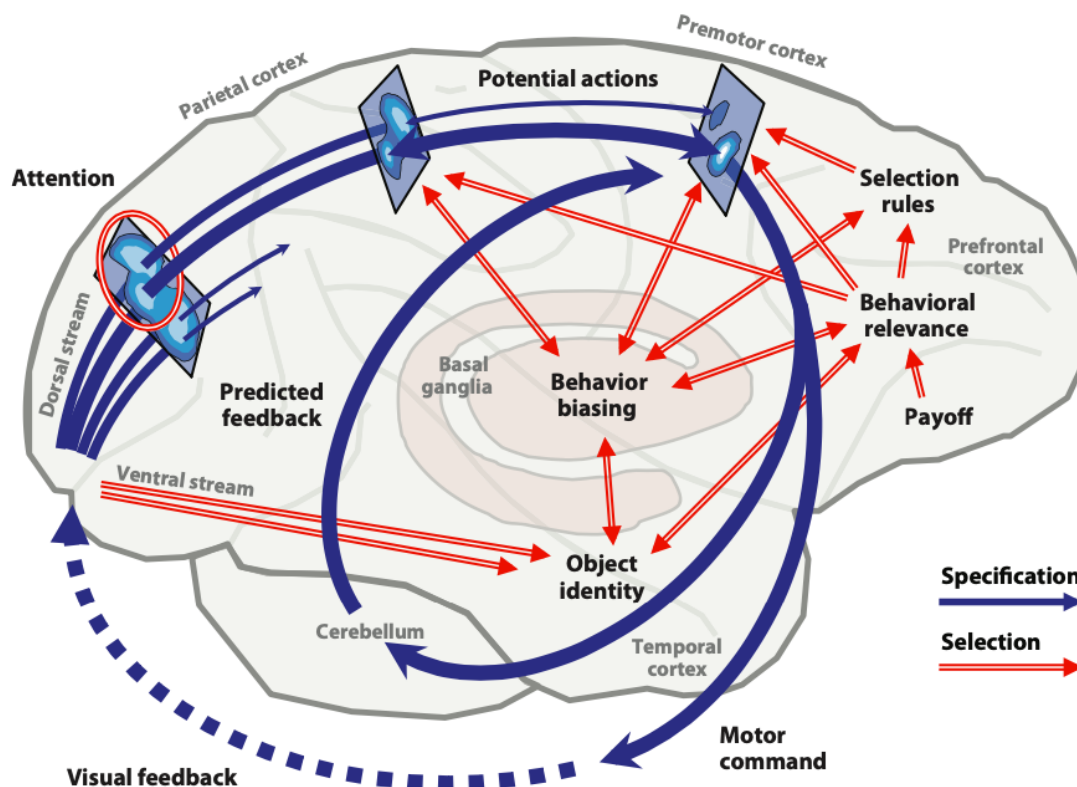
Abréviations : aire intrapariétale antérieure (AIP), champ oculomoteur frontal (frontal eye field, FEF), ganglions de la base (GB), aire intrapariétale latérale (LIP), aire intrapariétale médiale (MIP), cortex préfrontal (PFC), cortex prémoteur dorsal (PMd) et ventral (PMv), aire visuelle primaire (V1)

Comme mentionné ci-dessus, cette thèse ne traite pas de ce type de décision entre catégories de mouvements et, par conséquent, elle ne les présente pas en détail. Néanmoins, une fois que la catégorie de mouvement a été choisie, il reste encore à décider de la direction et de la cinématique précise du mouvement à exécuter, représentant ainsi l'autre type de décisions motrices.

### c) Décisions motrices intra-catégorie - où bouger ?

Ces décisions motrices intra-catégorie constituent donc une autre phase cruciale de la planification et de l'exécution d'actions dirigées vers un but. Il est nécessaire de préciser les détails de l'action, tels que l'emplacement spatial exact, afin de l'exécuter. Ces décisions spatiales sont étroitement liées aux caractéristiques physiques de l'environnement et à l'objectif de l'action.

Il a été proposé que ce type de décision motrice implique une compétition entre différentes actions potentielles. C'est ce qu'on appelle l'hypothèse de la compétition des affordances (*affordance competition hypothesis*, [Cisek, 2007](#); [Cisek & Kalaska, 2010](#)) (Figure 7). Cette compétition exige l'intégration d'informations variées pour déterminer le choix le plus approprié dans un contexte donné. Le processus de spécification de l'action commencerait dans le cortex visuel et se poursuivrait à travers le lobe pariétal, transformant les informations visuelles en représentations d'actions potentielles, ou "affordances" entrant en compétition les unes contre les autres. Cette compétition est influencée par des signaux en provenance des régions corticales préfrontales qui recueillent les informations nécessaires à la sélection de l'action ainsi que des ganglions de la base (combinaison des informations sensorielles et cognitives pertinentes entre autres). La décision finale est résolue au sein des structures sensorimotrices frontales, dans les régions dédiées à la préparation et à l'exécution du mouvement ([Churchland et al., 2006](#); [Cisek & Kalaska, 2005](#)). Cela garantit une rapidité et une efficacité du comportement dans ce type de situation.



**Figure 7 – Affordance competition hypothesis.**

Proposition des substrats neuronaux dans le contexte de la sélection d'un mouvement guidé par la vue (Cisek, 2007, figure issue de Cisek & Kalaska, 2010). Cette hypothèse suggère que pour un comportement visuellement guidé, plusieurs actions potentielles sont spécifiées en parallèle (flèches bleues) sous forme de cartes d'activité établies dans les canaux sensorimoteurs du cortex fronto-pariétal. Ces actions potentielles, ou "affordances", s'engagent dans une compétition biaisée par les informations provenant de diverses régions cérébrales corticales et sous-corticales (flèches rouges) en fonction du type de décision à prendre. Par exemple, les signaux pouvant faire pencher la balance en faveur d'une option comprennent les représentations de la valeur des stimuli en provenance du cortex orbitofrontal et du cortex préfrontal ventromédian, les représentations de la valeur des actions en provenance du cortex cingulaire antérieur, les représentations des règles dépendantes du contexte en provenance du cortex préfrontal latéral et les prédictions de récompense et de pression temporelle en provenance des ganglions de la base.

Cette théorie va à l'encontre de la vision sérielle traditionnelle selon laquelle la décision précède l'action. Selon cette nouvelle perspective, au lieu de décider d'abord, notre cerveau prépare initialement plusieurs options d'action. Ensuite, ces options entrent en compétition et la "gagnante" est celle qui se concrétise finalement. Cela souligne que le processus décisionnel pour l'action est plus complexe et dynamique, ne suivant pas simplement une séquence linéaire (Lepora & Pezzulo, 2015). En d'autres termes,

au lieu de choisir puis d'agir, notre cerveau prépare d'abord des possibilités, puis décide laquelle réaliser dans un processus concurrentiel. Il est important de préciser ici que ce mécanisme pourrait être spécifique des décisions entre actions et que, pour les décisions les plus abstraites, les choix pourraient être déterminés dans les aires cérébrales de plus haut niveau (comme le cortex préfrontal) à la suite d'un mécanisme compétitif similaire (Cisek, 2012). Il est aussi nécessaire de mentionner que cette capacité du cerveau à planifier plusieurs programmes moteurs simultanés pour choisir ensuite l'un d'entre eux est une hypothèse actuellement contestée, d'autres études ayant suggéré que le cerveau prépare en réalité une option intermédiaire avant de sélectionner le mouvement approprié sous l'influence d'informations pertinentes, permettant ainsi de gagner en temps de traitement et en précision d'exécution (Alhussein & Smith, 2021; Haith et al., 2015; Meirhaeghe et al., 2022; Wong & Haith, 2017).

### 3) L'étude de la prise de décision (motrice) en laboratoire

#### a) Les paradigmes expérimentaux

Pour étudier la prise de décision en laboratoire, où les conditions peuvent être soigneusement contrôlées, il est souvent nécessaire de simplifier la situation à laquelle le sujet sera confronté. Ainsi, les chercheurs se tournent généralement vers des expérimentations où le choix se réduit à deux options. En fonction des paradigmes expérimentaux, la décision peut être guidée par des **informations perceptives** (*perceptual decision-making* ; stimuli visuels, auditifs ou tactiles par exemple) ou par la **valeur** que l'on accorde aux différentes options (*value-based decision-making* ; des récompenses à chercher ou bien des coûts\* à éviter selon les règles de la tâche par exemple). Bien que la perception implique une certaine forme d'interprétation, le premier type de paradigme est néanmoins plus objectif car il repose sur des indices externes. En anglais, on parle souvent d'*evidence*\* sensorielle pour parler des informations qui permettent de déterminer si (et éventuellement quand) il faut s'engager dans une décision particulière (Cisek & Thura, 2022; Gold & Shadlen, 2007). À l'inverse, le second type de choix repose plutôt sur des signaux internes au sujet et donc plus subjectifs (motivation, préférences personnelles, expériences antérieures,

etc.) qui modulent le comportement en attribuant une valeur positive ou négative à différentes options (Rangel et al., 2008).

On peut ensuite distinguer des paradigmes expérimentaux, caractérisés par des règles ou indices constants au cours temps, et d'autres qui cherchent à reproduire de manière plus fidèle l'aspect fluctuant de l'environnement dans lequel nous évoluons. Dans cette section, les divers paradigmes fréquemment rencontrés vont être brièvement présentés.

### **i. Evidence constante dans le temps**

Traditionnellement, on favorisait l'utilisation de tâches expérimentales où l'information guidant les décisions est stable au cours d'un essai car elles sont plus simples à contrôler. Cela facilite l'analyse des mécanismes sous-jacents à la prise de décision en réduisant les variables confondantes notamment. Pour les prises de décision perceptuelles, un paradigme expérimental fréquemment utilisé, à la fois chez l'humain et l'animal, est la "discrimination des mouvements aléatoires de points" (*Random Dot Motion Discrimination*, Britten et al., 1992; Palmer et al., 2005). Le stimulus visuel présenté aux sujets consiste en un certain nombre de points en mouvement. Parmi ces points, une fraction se déplace de manière cohérente dans une direction spécifique tandis que les autres suivent un mouvement aléatoire. Les sujets doivent alors identifier la direction du mouvement décrite par les points se déplaçant de façon cohérente. La proportion de points se déplaçant dans une direction donnée (la cohérence du stimulus) est constante au cours de chaque essai et peut varier d'un essai à l'autre. En fonction du bruit (c'est-à-dire le reste du signal qui n'est pas informatif), la discrimination sera plus ou moins aisée. La modalité visuelle n'est pas la seule à pouvoir être testée bien entendu. Par exemple, dans une étude menée chez l'humain par Bowman et ses collègues (Bowman et al., 2012), les participants ont été invités à effectuer une tâche de discrimination olfactive. Ils devaient indiquer l'odeur prédominante dans un mélange de clou de girofle et de citron, avec des proportions variables à chaque essai. La quantité d'évidence sensorielle était donc également constante au sein de chaque essai mais la difficulté de la décision réside dans les proportions du mélange (un essai avec 82.5 % de clou de girofle et 12.5 % de citron étant plus facile qu'un essai avec 75/25 ou 50/50).

Un autre paradigme fréquemment rencontré dans la littérature consiste à présenter deux stimuli consécutifs et à demander au sujet, humain ou non-humain, de déterminer s'ils sont identiques ou non. Cette approche peut être appliquée aussi bien avec des stimuli visuels (e.g. [Miller et al., 1996](#)), auditifs (e.g. [Brunton et al., 2013](#)) que tactiles. Par exemple, dans la tâche utilisée par Romo et collaborateurs ([Hernández et al., 2002](#); [Romo et al., 2002, 2004](#)), les singes ressentait une première vibration à une certaine fréquence sur le doigt, suivie par une seconde stimulation après un certain temps. Le singe devait ensuite indiquer si la fréquence de la seconde stimulation tactile était plus basse ou plus élevée que la première. De manière similaire, dans ces tâches, les indices sensoriels présentés restent constants au sein d'un essai, tandis que la complexité est déterminée par la similarité ou non des deux stimuli.

Néanmoins, dans la vie quotidienne, nous sommes fréquemment confronté·e·s à des situations où **les informations guidant les choix évoluent au fil du temps, parfois rapidement, souvent de façon imprévisible**. De même, nous devons parfois prendre des décisions **sous la pression du temps**. C'est la raison pour laquelle certaines équipes choisissent de travailler avec d'autres paradigmes expérimentaux où ces paramètres sont pris en compte, simulant davantage des scénarios écologiques.

## ii. *Evidence changeante au cours du temps*

Dans certaines tâches, les indices permettant de décider ne sont pas donnés intégralement dès le début de l'essai. Par exemple, dans la tâche utilisée par Yang & Shadlen ([Yang & Shadlen, 2007](#)) ou Kira et collaborateurs ([Kira et al., 2015](#)), le singe doit choisir entre deux cibles pour recevoir une récompense - une seule des cibles étant récompensée. Pour le guider dans cette décision, quatre formes géométriques lui sont présentées successivement. Il y a 10 formes différentes possibles, chacune étant associée à une probabilité spécifique en faveur de l'une des deux cibles. Bien que les quatre formes présentées au singe soient sélectionnées de manière aléatoire, le singe apprend à combiner ces informations probabilistes afin de choisir la cible susceptible de donner la récompense. Dans cette tâche, l'information guidant le choix évolue donc au cours de l'essai en fonction des formes présentées.

On retrouve le même principe dans la tâche des "jetons" (*tokens* en anglais, [Cisek et al., 2009](#); [Thura, 2020](#); [Thura et al., 2014](#)). Dans cette tâche, la décision se base sur

15 jetons qui sautent un à un de manière aléatoire d'un cercle central vers l'une ou l'autre des deux cibles potentielles situées de part et d'autre de celui-ci. L'objectif pour le sujet est de décider quelle cible recevra la majorité des jetons avant la fin de l'essai, marqué par le déplacement du dernier jeton dans sa cible attirée. Les informations sensorielles (ici, visuelles) permettant de décider évoluent donc constamment au cours d'un essai, tout comme la probabilité que telle ou telle cible soit la cible correcte. Dans cette tâche, les sujets, humains et non-humains, sont libres de décider et d'exprimer leur choix quand ils sont suffisamment confiants pour le faire, mais ils doivent le faire au plus tard avant que le dernier jeton n'ait sauté dans sa cible attirée, créant ainsi une pression temporelle croissante pendant la délibération. **Une première partie des contributions expérimentales de ce travail de thèse repose sur différentes variantes de cette tâche des jetons (voir chapitres 1 et 2).**

Les décisions basées sur la valeur des options peuvent également être étudiées avec des tâches où les informations évoluent au cours du temps (voir par exemple l'étude de [Gluth et al., 2012](#) pour plus de détails). Les tâches de *foraging*\* reposent également sur ce principe puisque généralement les sujets doivent décider entre rester exploiter l'option sélectionnée (pour récolter des récompenses souvent) ou bien la quitter pour aller en exploiter une autre ([Barack et al., 2017](#); [Hayden et al., 2011](#) entre autres). Cette décision de changer d'option est souvent motivée par le fait que la quantité de récompenses récoltées n'est plus suffisamment avantageuse, ce qui se produit souvent à mesure que la source de récompenses est exploitée et que les récompenses diminuent donc progressivement. **Une seconde partie des contributions expérimentales de cette thèse repose sur une tâche de *foraging* (voir chapitres 3 et 4).**

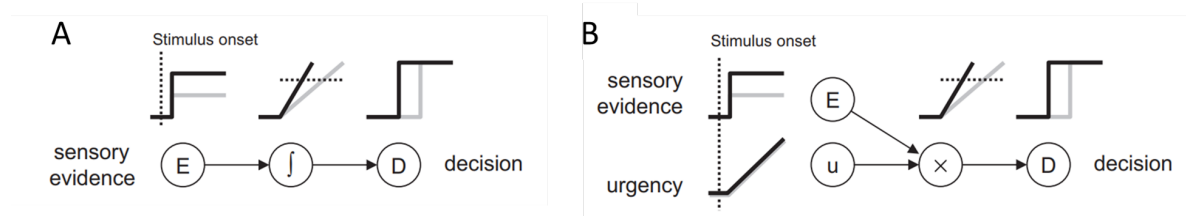
Bien que cette présentation des paradigmes expérimentaux ne soit pas exhaustive, elle reflète bien la variété des contextes de prise de décision étudiés en laboratoire. L'utilisation d'outils mathématiques permet d'intégrer cette diversité en formalisant le mécanisme décisionnel en modèles computationnels dont le but est d'expliquer et de prédire le comportement des sujets engagés dans des scénarios simulés et de confronter ces prédictions aux données expérimentales. Cette approche théorique impose souvent de simplifier grandement la complexité du processus en question tout



en tentant de l'expliquer pour le plus grand nombre de paradigmes possibles (i.e. généralisation).

### b) Quelques modèles classiques de prise de décision

La description mathématique des prises de décision implique fréquemment l'utilisation du principe **d'accumulation (ou d'intégration) d'evidences au cours du temps** (i.e. au cours d'une délibération). En présence d'un stimulus saillant (c'est-à-dire non bruité), la décision est évidente et rapide. En revanche, lorsque le stimulus est bruité, l'accumulation temporelle d'evidences en faveur d'une des options devient nécessaire car, d'un point de vue mathématique, l'intégration temporelle permet d'éliminer progressivement le bruit par moyennages successifs. Le modèle de diffusion (*Drift Diffusion Model* - DDM), décrit par Ratcliff en 1978 (Ratcliff, 1978), est sans doute le modèle le plus utilisé à ce jour pour simuler ce processus. Ce modèle suppose que, lorsque confronté à deux options, le cerveau accumule au fil du temps des *evidences* (bruitées par nature) en faveur de l'une ou l'autre des deux options possibles. Cette accumulation se poursuit jusqu'à ce que la variable de décision atteigne un seuil critique dont le niveau est fixé au préalable et est maintenu constant au cours de la délibération. Le moment où la variable de décision atteint le seuil marque la fin de la délibération et entérine le choix ("*commitment*" en anglais). La durée d'accumulation, du point de départ jusqu'au franchissement du seuil de décision, dépend de la qualité des informations sensorielles à disposition (Figure 8).



**Figure 8 – Exemples de modèles de prise de décision** (figure issue de Cisek et al., 2009)  
 A : Drift Diffusion Model dans lequel l'information, ou evidence, sensorielle (E) est intégrée au cours du temps ( $\int$ ) et comparée à un seuil, aboutissant à une décision (D). Lorsque l'evidence est forte (lignes noires), l'accumulation d'activité dans l'intégrateur neuronal est plus rapide et produit une décision plus précoce que lorsque l'evidence est plus faible (lignes grises).



*B : Urgency Gating Model dans lequel l'information sensorielle est multipliée par un signal croissant lié à l'urgence de répondre ( $u$ ). Le produit de ces deux signaux provoque une accumulation d'activité qui, comme dans A, est plus rapide pour des évidences fortes (en noir) que lorsque l'information guidant le choix est faible (gris).*

Néanmoins, l'une des limites du DDM, dans sa forme la plus simple, est qu'il repose uniquement sur l'intégration "parfaite" du stimulus au cours du temps. Il sera donc performant à prédire le comportement décisionnel dans un environnement stable, dans lequel l'information guidant le choix est forte et lorsque les sujets ne sont pas soumis à une pression temporelle importante. En revanche, le modèle sera moins performant dans un environnement dynamique, dans lequel les informations varient rapidement au cours du temps ou lorsque l'information guidant le choix est faible ou ambiguë. Dans le premier cas, l'intégration temporelle du modèle sera trop lente pour répondre à des changements rapides de l'environnement, pouvant conduire à des erreurs de prédiction. Dans le second, le modèle aura besoin d'énormément de temps pour faire transiter la variable de décision du point de départ au seuil de décision, surestimant ainsi de façon importante la durée des délibérations (Cisek & Thura, 2022). Les conditions pour lesquelles les modèles d'accumulation se sont montrés très performants ne reflète donc pas toujours la réalité des décisions que nous prenons dans un environnement changeant et dynamique, c'est-à-dire écologique. En effet, dans de nombreuses situations réelles, les stimuli peuvent varier rapidement et de manière imprévisible. De plus, dans la vie quotidienne, nous sommes souvent confronté·e·s à des décisions qui doivent être prises rapidement, sous la pression du temps. Le DDM ne prend pas en compte explicitement cette dimension temporelle, ce qui peut être une autre limitation pour décrire avec précision les décisions prises dans des contextes d'urgence.

Ces limitations du DDM ont poussé les chercheurs à complexifier le modèle depuis la proposition originelle de Ratcliff en 1978 (Ratcliff et al., 2016), mais elles ont aussi motivé le développement d'autres modèles, tels que le modèle d'urgence (*Urgency Gating Model* - UGM, Cisek et al., 2009; Thura et al., 2012). L'UGM se concentre sur le rôle crucial de la pression temporelle dans le processus de prise de décision. Il propose que l'intégration des évidences sensorielles est très rapide (inférieure à 200 ms pour la plupart des stimuli visuels, même bruités) et amplifiée par un signal

d'urgence qui croît au cours du temps (Figure 8B). Dans le modèle d'urgence, le dépassement du seuil de décision n'est pas le résultat de la seule intégration progressive de l'information au fil du temps. Il est plutôt attribuable à la combinaison de deux signaux distincts : l'un représentant l'information guidant le choix, traitée rapidement par le sujet et l'autre reflétant l'urgence de la décision. L'UGM est donc plus prompt à répondre aux changements rapides et imprévisibles d'informations sensorielles guidant le choix que le DDM. De plus, il permet de simuler la pression croissante du temps dans le processus de décision. Ainsi, ce modèle prédit qu'une décision rapide sera principalement guidée par de l'information pertinente et un faible niveau d'urgence, alors qu'une décision longue, résultat d'*evidences* ambiguës, sera principalement guidée par l'urgence, implémentant de fait le concept de critère d'exigence qui baisse avec le temps qui passe.

Ces modèles de prise de décision jouent donc un rôle important en nous fournissant un cadre conceptuel pour comprendre les mécanismes sous-jacents aux décisions. Ils permettent également de faire des prédictions sur le comportement des individus et, éventuellement, sur les bases neuronales associées. Cependant, il est essentiel de noter qu'aucun de ces modèles ne rend pleinement compte de la complexité et de l'interaction des processus cognitifs et moteurs impliqués dans les décisions motrices. Aussi, on peut imaginer que le cerveau "navigue" à travers un continuum de modèles en choisissant le plus pertinent en fonction du contexte dans lequel il se trouve au moment du choix (Cisek & Thura, 2022; Thura, 2016). L'utilisation d'un mécanisme d'accumulation lente sera pertinente lorsque l'on devra choisir, sans pression du temps, par exemple un restaurant parmi plusieurs établissements potentiels. En revanche, un mécanisme basé sur l'urgence permettra d'être efficace lors de prises de décision successives et rapides, comme pendant un déplacement en voiture. Cette flexibilité joue un rôle essentiel dans la production de comportements adaptés au contexte et aux exigences de notre environnement.

Au cours de ces deux premières sections d'introduction, nous avons examiné l'évolution des répertoires moteurs, mettant en lumière la diversité des catégories de mouvements qu'une espèce peut accomplir. Par la suite, nous avons vu que, pour agir, il est nécessaire de prendre des décisions en amont. Cependant, bien que décision et action aient été présentées de manière distincte, il devient évident qu'elles sont

étroitement liées. La prochaine section vise donc à expliquer comment est produit un comportement dirigé vers un but et adapté au contexte.

### **III. Production d'un comportement adapté**

Comme évoqué précédemment, dans la vie quotidienne, de nombreuses décisions doivent être rapidement exprimées à l'aide d'actions. Par exemple, imaginez un individu en train de se promener en ville, sur le point de traverser une rue lorsque le feu passe au rouge. Face à cette situation, la personne devra évaluer rapidement les circonstances, telles que le trafic environnant, pour prendre une décision sur l'action à entreprendre à cet instant précis. Cette décision sera ensuite exprimée par une action spécifique : soit en s'arrêtant immédiatement, soit en pressant le pas pour traverser rapidement.

La recherche demande des protocoles rigoureux pour pouvoir tester les hypothèses et les modèles théoriques. Cela passe souvent par des choix méthodologiques visant à réduire les degrés de liberté et autres potentiels facteurs confondants, comme déjà évoqué précédemment. Ainsi, les tâches comportementales en laboratoire sont souvent conçues pour éliminer une grande partie de la variabilité et de la complexité qui façonnent intrinsèquement le comportement naturel des individus. Dans les études sur la prise de décision, l'expression du choix se fait souvent par un mouvement simple comme appuyer sur un bouton poussoir (Servant et al., 2021 par exemple). Ce type de réponse motrice, bien qu'utile pour évaluer certains paramètres comme les temps de réaction (ou de décision<sup>4</sup>), est relativement limité en termes de complexité comportementale. Il ne permet pas de mesurer la durée ni la vitesse du mouvement par exemple. En revanche, lorsque l'on étudie des comportements complexes et plus proches de la réalité "écologique", cela brouille les frontières conceptuelles

---

<sup>4</sup> La plupart des études mesurent les temps de réaction (RT) ou les temps de décision (DT) : cela représente le plus souvent la durée entre la présentation des stimuli et le début du mouvement de réponse. Bien que cela soit souvent considéré comme la période de délibération et de décision (c'est-à-dire sélection de l'option), cela englobe des processus en amont de l'exécution de l'action tels que la planification, la sélection, la spécification, etc. Tous ces processus ne sont ni purement moteurs ni vraiment décisionnels. Il existe une confusion sémantique sur ces différentes notions et, actuellement, aucun consensus n'émerge de la littérature sur ces questions.

traditionnelles entre ces différents processus et permet alors de sonder l'interaction de ces divers processus (Maselli et al., 2023; Nastase et al., 2020).

## 1) Interaction entre la prise de décision et de l'action

Les approches méthodologiques employées doivent donc permettre d'étudier les influences potentielles et réciproques entre décisions et actions. Ainsi, de plus en plus d'études optent pour des réponses motrices plus complexes, permettant d'étudier comment les paramètres cinématiques du mouvement sont éventuellement influencés par la prise de décision et vice versa. L'analyse des trajectoires, des vitesses ou des durées de mouvements, que ce soit de saccades oculaires ou bien de mouvements du bras par exemple, peut fournir des indications précieuses sur cette interconnexion entre processus décisionnels et contrôle moteur.

### a) Influence du contexte décisionnel sur l'action

Plusieurs équipes de recherche se sont intéressées à l'influence de la prise de décision sur l'action, que le choix repose sur des indices perceptifs (*perceptual decision-making*) ou sur la valeur que l'on accorde aux différentes options (*value-based decision-making*) comme évoqué dans la section II de cette introduction.

Pour commencer, nous allons voir de manière plus détaillée certaines études, car ce projet de thèse s'inscrit dans leur continuité.

Le paradigme de la tâche des jetons, fréquemment utilisé dans les travaux de Paul Cisek et David Thura (Cisek et al., 2009; Thura, 2020; Thura et al., 2012, 2014) permet notamment d'étudier l'influence du **contexte décisionnel** sur la réponse motrice du bras, à la fois chez l'humain et chez le singe. Comme mentionné précédemment, cette tâche implique une prise de décision guidée par des stimuli visuels, les sujets devant décider quel des deux cercles recevra la majorité des jetons avant que ceux-ci ne se déplacent tous. Une fois que le sujet a répondu en effectuant un mouvement du bras vers le côté choisi, les jetons restant dans le cercle central sautent plus rapidement dans leurs cibles respectives. Le contexte décisionnel peut être manipulé en

définissant deux blocs d'essais : celui où les jetons restants accélèrent légèrement (bloc dit "lent") et celui où ils accélèrent considérablement (bloc "rapide"). La première condition encourage les sujets à prendre des décisions précises et donc globalement plutôt lentes, tandis que la seconde les incite à être plus hâtifs dans leurs délibérations, puisqu'une décision rapide raccourcit le temps entre chaque essai grâce à la forte accélération des jetons restants dans le cercle central au moment du choix, permettant ainsi de maximiser le taux de succès (i.e. le nombre de décisions correctes par unité de temps) à l'échelle de la session en cas de réponses correctes.

Comme attendu, les auteurs ont observé que le contexte décisionnel a un effet significatif sur la façon dont les sujets, qu'ils soient humains ou singes, décident dans cette tâche. Les décisions sont plus rapides dans le bloc "rapide" que dans le bloc "lent". Une observation particulièrement intéressante (et inattendue à l'époque), est que ce contexte décisionnel a également des répercussions sur la cinématique des mouvements de réponse. En effet, les mouvements du bras exécutés pour exprimer les choix sont plus vigoureux dans le bloc d'essais qui encourage les décisions rapides que dans celui qui encourage les décisions lentes, à la fois chez le singe et l'humain (Thura, 2020; Thura et al., 2014). On constate également que la durée de décision affecte la vigueur des saccades oculaires dans le même sens, chez le singe (Thura et al., 2014) et, dans une moindre mesure, chez l'humain (Thura, 2020) et ceci bien que le comportement oculomoteur ne soit pas directement lié à l'expression des choix dans cette tâche. Ces travaux ont permis de conclure que plus l'urgence décisionnelle est élevée, plus la vigueur des mouvements l'est également. Cela a conduit les auteurs à proposer l'hypothèse d'une régulation unique de la décision et de l'action par l'urgence (Thura et al., 2014).

**Tester cette hypothèse de co-régulation constitue un des objectifs majeurs de ce travail de thèse afin d'approfondir notre compréhension de l'interaction entre la prise de décision et l'action (voir section V).<sup>5</sup>**

Dans une étude récente, Herz et ses collaborateurs (Herz et al., 2022) ont également utilisé une tâche de prise de décision perceptuelle, mais ici basée sur le paradigme

---

<sup>5</sup> Pendant ma thèse, des études menées par deux équipes distinctes ont été publiées, visant spécifiquement à tester l'hypothèse de régulation unique que nous avons abordée (Carsten et al., 2023; Fievez et al., 2023; Kita et al., 2023). Elles seront présentées et discutées en détails dans la partie Discussion générale de ce manuscrit.

des “*moving dots*”, où les sujets, humains sains et patients parkinsoniens, ont reçu une instruction leur demandant de décider le plus rapidement ou le plus précisément possible (et donc plus lentement). Tout comme dans les travaux précédemment cités, les auteurs ont observé que les décisions rapides prises dans la condition favorisant la vigueur sont suivies des mouvements les plus rapides également (comparé à la condition “précision”) et ce chez les sujets sains ainsi que chez les patients. Le contexte décisionnel a donc des répercussions sur la stratégie de prise de décision mais également sur la façon dont les sujets agissent, même si cela n’est pas demandé et si cela ne conduit pas à un gain particulier.

Des résultats similaires ont également été trouvés pour les décisions reposant sur la valeur des options. C’est le cas, par exemple, d’une étude récente menée par Korbisch et collaborateurs ([Korbisch et al., 2022](#)) qui montre que la délibération lors de la prise de décision se reflète dans la vigueur des saccades chez le sujet humain : lorsque la délibération est rapide, la vigueur des mouvements est également augmentée. Ce résultat est également en faveur d’une co-régulation des processus décisionnel et moteur.

L’influence de la décision sur l’action ne se limite pas à la vigueur des mouvements, elle peut également affecter leurs trajectoires, comme le met en évidence l’étude de Molano-Mazón et collègues ([Molano-Mazón et al., 2024](#)) qui examine l’impact de l’accumulation d’*evidences* (informations préalables et stimulus actuel) sur les trajectoires des mouvements de réponse chez le rat (orientation du corps) et chez l’humain (glissement du doigt). En utilisant une tâche de discrimination d’intensité sonore, ils ont montré chez les deux espèces que la trajectoire des mouvements de réponse dépend fortement de la congruence des *evidences* perçues par les sujets pour guider leurs choix.

Ces différents travaux mettent en évidence l’impact important du contexte décisionnel sur la façon dont nous exprimons ces décisions à l’aide de mouvements, chez diverses espèces et pour différents types de mouvements, tels que les saccades, les mouvements du bras et la locomotion (pour une revue récente, voir [Gallivan et al., 2018](#)). Dans un cadre de travail où la décision et l’action sont des processus étroitement intégrés, il est également crucial de **considérer la possibilité d’une**

**influence réciproque**, à savoir dans quelle mesure les propriétés biomécaniques spécifiques à chaque type de mouvement peuvent, à leur tour, modeler les processus décisionnels.

### b) Les propriétés biomécaniques de l'action influencent la décision

Plusieurs études ont montré que les propriétés biomécaniques d'un mouvement exercent une influence significative sur les processus de prise de décision, allant au-delà de leur impact sur l'exécution motrice.

Plusieurs études ont démontré que les coûts moteurs influencent la prise de décision lorsque les choix dépendent uniquement des propriétés du mouvement à sélectionner. En effet, les sujets ont tendance à favoriser les options associées aux propriétés biomécaniques présentant le coût<sup>6</sup> le plus bas (Cos et al., 2011, 2014; Morel et al., 2017). Michalski et collaborateurs (Michalski et al., 2020) ont constaté que les facteurs biomécaniques affectent la sélection des actions également pendant l'exécution des mouvements. Les coûts moteurs sont donc pris en compte pendant la prise de décision, impactant la valeur attribuée aux différentes options et ce, même lorsque le choix repose sur la récompense associée à ces options (Pierrieau et al., 2021).

Dans ces contextes où les décisions sont basées sur la valeur des options (c'est-à-dire les coûts biomécaniques, énergétiques et/ou temporels associés à chaque option), on peut s'attendre à de tels résultats étant donné que les coûts moteurs définissent la valeur de ces options. Cependant, des résultats similaires peuvent également être observés dans des tâches de prise de décision perceptuelles, où seuls des paramètres non moteurs sont censés orienter le choix des sujets.

Par exemple, Marcos et al. (Marcos et al., 2015) ont demandé à des sujets humains de réaliser une tâche de *random dot motion discrimination*, où les mouvements de réponse présentaient différents coûts biomécaniques. Ils ont constaté un biais significatif des décisions en faveur des mouvements de moindre coût. De manière similaire, Hagura et ses collègues (Hagura et al., 2017) ont montré le même résultat, bien que cette fois-ci, les coûts biomécaniques étaient liés à la résistance appliquée

---

<sup>6</sup> Par coût, nous entendons ici les coûts biomécaniques tels que le temps, la dépense énergétique, la complexité, etc.

par un *manipulandum* et non à la trajectoire des mouvements. Enfin, Burk et al. (Burk et al., 2014) ont montré que l'effort physique a un impact sur la proportion de changements d'avis effectués par les sujets pendant la période de délibération : plus le changement d'avis implique un coût énergétique élevé, moins les sujets sont enclins à le réaliser.

Bien que plusieurs études montrent l'impact des propriétés biomécaniques des mouvements de réponse sur la décision et témoignent ainsi de l'interdépendance des processus (pour un exemple de formalisation théorique de ce phénomène, voir Lepora & Pezzulo, 2015), cette relation ne semble pas systématique. Les données récentes d'une étude réalisée par Manzone & Welsh (Manzone & Welsh, 2023) contredisent en effet les résultats de Marcos et al. (Marcos et al., 2015) ainsi que ceux de Hagura et al. (Hagura et al., 2017), ne révélant pas d'impact significatif du niveau d'effort nécessaire pour exprimer un choix à l'aide d'un mouvement du bras sur la prise de décision perceptuelle. Cependant, il convient de noter que, dans cette étude, l'effort demandé aux sujets l'était de façon beaucoup plus explicite que dans les études mentionnées ci-dessus, pour lesquelles la manipulation de l'effort était plus subtil. Ceci suggère que le lien entre la prise de décision et les actions dépend du contexte dans lequel le comportement se déroule.

Nous avons décrit dans ces deux premières sous-parties (III.1.a et III.1.b) un ensemble de données soulignant l'interaction entre décision et action au niveau comportemental. Celle-ci semble répondre à des principes d'optimisation économique, notamment la réduction des différents types de coûts associés à la production du comportement.<sup>7</sup> Dans la sous-partie suivante, nous allons voir que cette interaction trouve également un support au niveau neurophysiologique.

---

<sup>7</sup> Ce point sera développé dans la partie III.2.



### c) *Overlap* anatomique et fonctionnel des réseaux neuronaux des deux processus

Deux études électrophysiologiques récentes, menées pour l'une chez la souris, pour l'autre chez le singe, ont révélé un niveau de mixité des réponses neuronales à l'échelle du cerveau entier et dans le cortex préfrontal, respectivement, jusqu'alors insoupçonné (on parle en anglais de *mixed selectivity*). En effet, leurs résultats montrent que, dans des tâches de prise de décision, ce sont les mouvements, dont ceux non directement liés à la tâche, qui expliquent le plus la variance du taux de décharge des neurones enregistrés, y compris dans les aires traditionnellement considérées comme sensorielles ou cognitives (Musall et al., 2019; Tremblay et al., 2023). Cette "contamination" des activités corticales non motrices par des mouvements met en évidence l'importance du contrôle moteur pour le fonctionnement global du cerveau, soutenant ainsi l'idée selon laquelle le cerveau existe avant tout pour contrôler le comportement (Fine & Hayden, 2022).

Avant la publication de ces résultats remarquables, de nombreuses études électrophysiologiques avaient déjà mis en évidence un recouvrement d'activités liées à la décision et à l'action, notamment dans les cortex sensorimoteurs ainsi que dans les ganglions de la base (Cisek & Kalaska, 2010; Gold & Shadlen, 2007; Robbe & Dudman, 2020). En effet, une observation majeure issue de ces travaux, menés pour la plupart chez le singe, est que les décisions, particulièrement celles exprimées rapidement à travers des actions, **semblent être déterminées dans les mêmes circuits que ceux connus depuis longue date pour être impliqués dans la planification et l'exécution des mouvements permettant de les exprimer.**

Ainsi, les décisions exprimées par des saccades oculaires engagent les circuits oculomoteurs, notamment l'aire intrapariétale latérale (LIP) (Dorris & Glimcher, 2004; Gold & Shadlen, 2007; Platt & Glimcher, 1999; Sugrue et al., 2004; Yang & Shadlen, 2007), le champ oculomoteur frontal (FEF) (Coe et al., 2002; Schall & Bichot, 1998) et le colliculus supérieur (Basso & Wurtz, 1998; Carello & Krauzlis, 2004; Thevarajah et al., 2009). Ce dernier est une structure du tronc cérébral située à seulement deux synapses des motoneurones qui permettent de déplacer l'œil.

Concernant les décisions exprimées par un mouvement du bras, on retrouve le même phénomène. Par exemple, Romo et collègues ([Hernández et al., 2002](#); [Romo et al., 2002, 2004](#)) ont montré que lors de tâches dans lesquelles une décision perceptive tactile est rapportée par un mouvement du bras, les processus d'encodage, de mémoire, de discrimination et de prise de décision sont beaucoup plus représentés dans les régions prémotrices (PMd/PMv notamment) que dans les aires sensorielles et cognitives traditionnellement associées à ces processus non-moteurs.

Autre exemple, l'enregistrement de l'activité unitaire de neurones dans le cortex prémoteur dorsal (PMd) et le cortex moteur primaire (M1) de singes effectuant la tâche des jetons a révélé une forte implication de ces deux régions à la fois dans la délibération et l'entérinement du choix ([Thura & Cisek, 2014](#)). Cette étude a montré que l'information pertinente pour guider la décision influence de façon continue l'activité de ces régions et que cette activité signale le moment du choix en atteignant un seuil critique. Différents travaux ont confirmé depuis l'implication des aires prémotrices et motrices dans d'autres paradigmes de prise de décision ([Chandrasekaran et al., 2017](#); [Coallier et al., 2015](#)), renforçant l'hypothèse selon laquelle elles ne seraient pas uniquement liées à la production de mouvements ([Cisek & Kalaska, 2005](#); [Gold & Shadlen, 2000](#); [Salinas & Romo, 1998](#); [Wallis & Miller, 2003](#)).

Ce recouvrement anatomique des régions cérébrales impliquées dans la prise de décision et dans l'action n'est pas spécifique au cortex, comme nous l'avons évoqué ci-dessus avec le colliculus supérieur qui possède à la fois des activités décisionnelles et oculomotrices par exemple. Un autre ensemble de noyaux sous-corticaux, les **ganglions de la base**, présente également un fort niveau d'intégration des activités décisionnelles et motrices. Ces noyaux sont subdivisés en territoires moteur, associatif et limbique ([Saga et al., 2017](#)) et contribuent ainsi à des comportements tant moteurs que non moteurs.

Une des fonctions les plus souvent associées aux ganglions de la base est la **sélection de l'action**, implémentée au niveau des voies directe et indirecte dépendantes de la dopamine. Ces voies permettent respectivement l'activation et l'inhibition des programmes moteurs souhaités et non souhaités ([Mink, 1996](#); [Redgrave et al., 1999](#) - Figure 2B). Cette hypothèse a reçu de nombreuses validations expérimentales, parmi lesquelles celles issues des travaux de Kravitz et collaborateurs

(Kravitz et al., 2010). En effet, ils sont parvenus à activer sélectivement les voies directe et indirecte des ganglions de la base par stimulation optogénétique du striatum chez le rongeur. Leurs résultats ont montré que la stimulation de la voie indirecte diminue la capacité des animaux à s'engager dans un comportement alors que celle de la voie directe rétablit cette capacité. À l'aide d'une approche électrophysiologique, il a été également montré que les neurones du noyau caudé (autre structure d'entrée des ganglions de la base) participent à différents aspects du processus de prise de décision en étant notamment sensibles à l'accumulation de l'information sensorielle guidant le choix au cours du temps (Ding & Gold, 2010, 2013).

Au-delà de la sélection des mouvements, les ganglions de la base sont également souvent associés au **contrôle des mouvements pendant leur exécution**, notamment en lien avec leur vigueur. Ce rôle est historiquement lié à la description des troubles comportementaux observés dans la maladie de Parkinson, parmi lesquels la bradykinésie (i.e. la lenteur des mouvements - Parkinson, 1817).

En soutien de cette proposition, des études ont montré que l'activité des neurones du noyau caudé est modulée pendant l'exécution de mouvements, suggérant qu'au-delà de son rôle dans la prise de décision, cette structure pourrait également contribuer au contrôle des actions (Aldridge et al., 1980a, 1980b; Jaeger et al., 1995; Schultz & Romo, 1992). Un autre exemple concerne les neurones du globus pallidus interne (GPi, structure de sortie des ganglions de la base) dont l'activité est modulée par la vitesse des mouvements (Desmurget & Turner, 2008; Robbe & Dudman, 2020). Cette observation a été corroborée par des études d'inactivation transitoire de ce noyau chez le singe montrant alors une diminution de la vigueur des mouvements (Horak & Anderson, 1984a, 1984b; Mink & Thach, 1991; Turner & Desmurget, 2010). Ces résultats sont également confortés par des recherches impliquant la stimulation optogénétique de neurones du striatum chez le rongeur, activant ainsi sélectivement la voie directe (inhibe GPi) ou indirecte (stimule GPi) et entraînant une modification de la vitesse des mouvements (Yttri & Dudman, 2016). Par ailleurs, des lésions ou des ablations de certaines parties du globus pallidus peuvent conduire à un état apathique (Laplane et al., 1984) ou, au contraire, maniaque (Okun et al., 2003) et des observations cliniques vont également dans ce sens.

Prises dans leur ensemble, les observations (non-exhaustives) mentionnées ci-dessus conduisent à la définition de plusieurs problématiques. D'une part, les aires cérébrales responsables de la prise de décision et de l'action **sont hautement distribuées** dans le cerveau. En d'autres termes, il n'y a pas de "centre de la décision" ou de "région du contrôle moteur", mais un **réseau de structures** impliquées dans chacune de ces fonctions. Nous avons souligné en particulier le **cortex sensorimoteur** et les **ganglions de la base** comme régions clés de ce réseau. De plus, on observe une **grande mixité des réponses neuronales** au sein de chaque région. D'un côté le cortex sensorimoteur, historiquement connu pour planifier et exécuter les mouvements volontaires, possède également des activités décisionnelles. De l'autre, l'activité des ganglions de la base, traditionnellement associés à la sélection de l'action, est de fait plus facilement décrite en termes de contrôle moteur.

**Ces deux caractéristiques et les questionnements qui en découlent (*qui fait quoi, pourquoi et comment* dans le réseau cortex-ganglions de la base pendant la prise de décision entre actions ?) sont à la base de la contribution expérimentale neurophysiologique de ce travail de thèse (voir section V de cette introduction).**

## **2) Facteurs importants influençant le comportement dirigé vers un but**

L'interdépendance entre la prise de décision et l'action repose sur plusieurs facteurs clés qui exercent une influence déterminante sur les comportements orientés vers un but. Parmi ces facteurs, la récompense et les différents coûts impactent directement la motivation des individus à décider et à agir. La notion d'**utilité** entre alors en jeu, représentant le degré de bénéfice qu'un individu retire d'un choix particulier. Cette variable est souvent subjective, variant d'une personne à l'autre en fonction de ses préférences et besoins, tout en étant influencée par des facteurs contextuels et environnementaux. Les individus sont généralement orientés vers des choix visant à maximiser leur utilité (Rigoux & Guigon, 2012; Shadmehr et al., 2019; Von Neumann & Morgenstern, 1944).

Le but de cette section est de caractériser plus en détail ce que nous savons déjà de ces différents facteurs et de rappeler les bases neurales qui sous-tendent la prise en compte de ces paramètres. Nous nous focaliserons particulièrement sur les régions

du cortex sensorimoteur frontal et des ganglions de la base, dont nous avons évoqué plus haut l'implication probable dans les interactions entre prise de décision et action.

### a) Récompenses

La notion de récompense est étroitement liée à la motivation, englobant une multitude de stimuli qui varient selon les préférences individuelles et les contextes écologiques. On peut définir une récompense comme un stimulus, un événement ou une expérience perçue comme agréable et capable de renforcer des comportements spécifiques. Toutefois, ce qui peut être motivant pour un humain ne l'est pas nécessairement pour une autre espèce. Par exemple, il est évident que l'argent n'aura pas le même effet que du jus ou de la compote sur des rats ou des singes, et inversement pour les humains. Cette variabilité s'étend également aux individus au sein d'une même espèce, soulignant l'importance de considérer les préférences individuelles (voir sous-partie III.2.c de cette introduction). Malgré ces différences, certaines récompenses, comme l'argent ou des systèmes de points associés à des gains, sont souvent perçues comme universellement motivantes pour les humains, tout comme la nourriture appétissante l'est pour de nombreux animaux.

Indépendamment du type de récompense envisagé, il est indéniable qu'elle joue le rôle de puissant motivateur, guidant les comportements dirigés vers un but. Elle exerce une influence sur tous les aspects du comportement, de la perception à l'action en passant par la prise de décision, indépendamment du répertoire moteur impliqué ([Kaduk et al., 2023](#); [Shadmehr et al., 2019](#)).

Ainsi, les individus tendent à choisir des options en fonction de leurs préférences liées à la valeur attribuée à chaque choix ou à la quantité de récompense associée ([Revol et al., 2019](#); [Xu-Wilson et al., 2009](#); [Yoon et al., 2018](#)).

De façon très intéressante, les sujets non seulement choisissent l'option pour laquelle ils attribuent le plus d'utilité, mais ils la choisissent plus rapidement et ils expriment ce choix plus vigoureusement lors de l'exécution motrice. Des recherches indiquent en effet que la récompense a tendance à diminuer les temps de réaction chez les individus ([Bendiksbj & Platt, 2006](#); [Kawagoe et al., 1998](#); [Manohar et al., 2015](#); [Summerside et al., 2018](#)) et à envigorer\* la réponse motrice, que ce soit pour les

saccades ([Kawagoe et al., 1998](#); [Manohar et al., 2015](#); [Reppert et al., 2015](#); [Takikawa et al., 2002](#); [Xu-Wilson et al., 2009](#)), les mouvements du bras ([Summerside et al., 2018](#)), de la langue ([Hage et al., 2023](#)) ou la locomotion ([Shadmehr & Ahmed, 2020](#)).

D'un point de vue neurophysiologique, il a été montré que l'ensemble des régions cérébrales mentionnées ci-dessus (voir sous-partie III.1.c), celles potentiellement impliquées dans l'interaction décision/action, telles que le cortex sensorimoteur et les ganglions de la base, est influencé par les contingences de récompenses dans des tâches de prise de décision exprimées par des actions (Figure 10). En particulier, il est maintenant communément admis que le système dopaminergique est étroitement impliqué dans la motivation et le renforcement de comportements adaptatifs, en modulant les circuits cortico-striataux ([Kawagoe et al., 1998](#); [Schultz, 1997](#)). En effet, le striatum reçoit des projections dopaminergiques de la voie nigrostriatale qui proviennent de la substance noire. Ces projections jouent un rôle crucial dans la modulation de l'activité du striatum en réponse aux récompenses. À noter néanmoins que des études ont mis en évidence une distinction fonctionnelle entre la partie ventrale et la partie dorsale du striatum en ce qui concerne leur sensibilité à la récompense ([Apicella et al., 1991](#); [Balleine et al., 2007](#); [Cromwell et al., 2005](#)). La partie ventrale du striatum, comprenant notamment le noyau accumbens, est fortement liée aux processus de récompense et de motivation ([Bowman et al., 1996](#); [Schultz et al., 1992](#)) tandis que la partie dorsale du striatum serait davantage impliquée dans le contrôle moteur et les processus cognitifs (e.g. [Rueda-Orozco & Robbe, 2015](#)).

Au niveau cortical, des études électrophysiologiques chez le singe ont montré que l'activité de PMd et M1 est influencée par la récompense donnée à la fin de l'essai ([Ramkumar et al., 2016](#)). En particulier, les auteurs décrivent une population de neurones de ces régions prémotrices et motrices qui augmente son activité quand un essai n'est pas récompensé, indépendamment d'erreurs de prédiction de récompense ou d'autres facteurs potentiellement confondants. Chez les humains, les résultats de Klein et al. ([Klein et al., 2012](#)) montrent que la récompense module l'excitabilité motrice pendant la préparation des mouvements. Des travaux antérieurs ont observé une activité liée à la récompense dans le cortex moteur au moyen de la stimulation magnétique transcrânienne (TMS, [Kapogiannis et al., 2008](#)). Toujours chez les humains, [Derosière et collègues](#) ([Derosiere et al., 2017](#)) ont également altéré l'activité

de M1 tandis que les sujets effectuaient une tâche de prise de décision dans laquelle la récompense associée aux réponses dépendait de règles (explicites ou implicites) basées sur la valeur. Leurs résultats indiquent que l'inactivation transitoire de M1 diminue la capacité des sujets à prendre les décisions les plus profitables, suggérant que M1 contribue à la mise en œuvre de règles implicites basées sur la valeur.

## b) Coûts

Nous avons constaté que la récompense joue un rôle primordial en tant que motivateur, exerçant une influence directe sur la vigueur des comportements.

En revanche, tout ce qui est perçu comme pénalisant par les individus, que nous désignerons comme des “coûts”, a la capacité de diminuer la valeur de la récompense, exerçant ainsi une influence significative sur les processus décisionnels et les actions. Ces coûts peuvent être liés au temps qui passe, à l'effort, aux risques, etc. Chacun de ces paramètres a le potentiel de moduler l'utilité d'un comportement et par conséquent, la manière dont il est choisi et réalisé.

### i. Temps

Demandez à un individu s'il préfère recevoir un billet de 10 euros de suite ou bien à la fin de la semaine prochaine, il optera sans aucun doute pour une réception immédiate. Bien que la valeur monétaire reste inchangée, la nécessité d'attendre plusieurs jours avant de recevoir la somme déprécie considérablement sa valeur ([Frederick et al., 2002](#); [Samuelson, 1937](#)). Ce phénomène, connu sous le nom de dévaluation temporelle (*temporal discounting* en anglais), s'accroît à mesure que la période d'attente s'allonge. Il s'observe chez de nombreuses espèces, telles que les pigeons ([Calvert et al., 2011](#)), rongeurs ([Green et al., 2004](#); [Richards et al., 1997](#)), primates non-humains ([Hwang et al., 2009](#)) et humains ([Green et al., 1994](#); [Morel et al., 2017](#)).

Cependant, cette dévaluation temporelle peut également découler directement de nos comportements. En effet, décider et agir requièrent du temps, ce qui diffère l'obtention de la récompense dans le temps. Bien que des comportements plus lents puissent améliorer la précision des individus et augmenter ainsi la probabilité d'obtenir la récompense, les durées prolongées entraînent une dévaluation de ladite récompense.



Il est intéressant de noter que Shadmehr et collaborateurs ont montré que la durée des mouvements (saccadiques) peut être prédite par le taux avec lequel les sujets dévaluent la récompense au cours du temps (Shadmehr, 2010; Shadmehr et al., 2010). De manière générale, plus la dévaluation temporelle de la récompense est importante, plus le cerveau cherche à limiter cette dévaluation en produisant des mouvements rapides. Par exemple, les singes macaques rhésus dévaluent beaucoup plus rapidement les récompenses au cours du temps que les humains (Jimura et al., 2009). Cela se traduit par un coût du temps qui augmente beaucoup plus rapidement chez ces animaux, entraînant des saccades nettement plus rapides chez les singes que chez les humains. Ces observations renforcent l'hypothèse selon laquelle il existe des principes d'optimisation économique, ici la limitation de la dévaluation de la récompense par le temps, qui affectent à la fois la prise de décision et le contrôle des mouvements.

La représentation du temps est une fonction complexe et hétérogène (dépendante par exemple des échelles considérées) et largement distribuée au niveau neuronal, comme le montrent de nombreuses études de neuro-imagerie, de neuropsychologie et d'électrophysiologie à la fois chez l'humain et l'animal (Clarke et al., 1996; Mauk & Buonomano, 2004). Par exemple, des études en IRMf chez l'humain ont révélé que le striatum ventral et le cortex préfrontal sont impliqués dans l'évaluation subjective des récompenses différées dans le temps (Ballard & Knutson, 2009; Gregorios-Pippas et al., 2009; Kable & Glimcher, 2007; Prévost et al., 2010). Ces résultats sont corroborés par des études impliquant des lésions du striatum ventral ou du cortex orbitofrontal chez les rongeurs, lesquelles induisent des déficits comportementaux dans des paradigmes basés sur l'estimation de délais temporels (Cardinal et al., 2001; Rudebeck et al., 2006).

Le réseau cortex sensorimoteur-ganglions de la base-thalamus<sup>8</sup> contribue également à l'estimation du temps pour des comportements dont la durée s'étend de quelques millisecondes à quelques minutes (Merchant et al., 2013). En particulier, plusieurs

---

<sup>8</sup> Notez que dans la suite du manuscrit nous parlerons de la "boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base" sans mentionner explicitement le thalamus par souci de concision et parce que nous ne l'avons pas étudié dans ce travail de thèse. Cependant, nous ne négligeons pas son implication puisqu'une étude récente indique qu'il participerait à la sélection de l'action conjointement avec le cortex sensorimoteur (Schwab et al., 2020).



études ont montré l'implication du cortex moteur dans l'estimation du temps chez le singe (Kilavik et al., 2014; Renoult et al., 2006; Roux et al., 2003), tout comme l'aire motrice supplémentaire (SMA) (Macar et al., 2006). Les travaux de Merchant et collaborateurs ont notamment permis de démontrer le rôle important joué par le cortex prémoteur médian (SMA et pré-aire motrice supplémentaire - preSMA) dans la représentation des intervalles de temps permettant l'exécution de mouvements rythmiques (e.g. Merchant & Averbek, 2017).

Dans les ganglions de la base, il a été montré chez le singe que les neurones du globus pallidus externe (GPe) et interne (GPi) ont des activités liées au temps qui passe pendant les délibérations lors de la tâche des jetons décrite précédemment. Ces activités sont également modulées en fonction du contexte vitesse/précision dans lequel les animaux exécutent la tâche. Les neurones dont l'activité augmente pendant le choix voient en effet leur réponse amplifiée quand la vitesse de ces choix prime sur la précision. Ces profils d'activité ont été interprétés par les auteurs comme un corrélat neural possible du signal d'urgence décisionnelle mis en évidence au niveau comportemental dans ce type de tâche (Thura & Cisek, 2017).

Comme précédemment mentionné dans cette introduction, il convient de souligner que les échelles de temps varient en fonction du type de mouvement sollicité. Par exemple, la durée d'une saccade oculaire sera plus courte que celle d'un déplacement du corps entier lors de la locomotion. Cependant, le phénomène de dévaluation de la récompense persiste dans tous les cas. Un autre paramètre susceptible de dévaluer la récompense est l'effort qui, lui aussi, dépend du type de mouvement impliqué.

## **ii. Effort**

Le concept d'effort englobe un spectre assez vaste, allant des aspects physiques aux aspects cognitifs. Il est essentiel de souligner que, dans le cadre de cette thèse, nous nous concentrerons spécifiquement sur l'aspect physique de l'effort, en lien avec l'exécution de mouvements.

Les recherches portant sur l'effort peuvent le manipuler en type et en magnitude en variant différents aspects des mouvements, tels que leur vitesse, le contrôle moteur nécessaire (comprenant la précision ou la complexité des trajectoires), ainsi que la

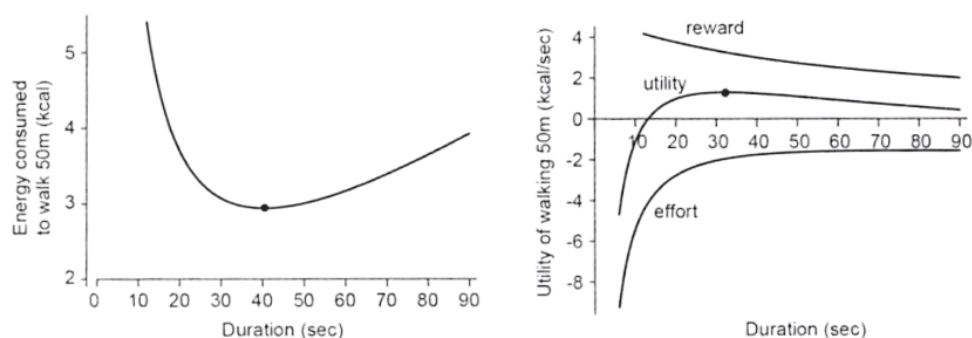
force requise. Comme mentionné précédemment dans l'introduction, il existe plusieurs façons de caractériser l'effort. En premier lieu, il peut être défini en termes de dépense énergétique associée à un comportement spécifique, représentant ainsi son coût métabolique. Cette définition établit l'effort en tant que mesure objective, liée aux paramètres cinématiques du mouvement. Une autre approche consiste à envisager l'effort en fonction du temps (en Joules par unité de temps) lui conférant ainsi une valeur subjective liée à la nature idiosyncratique de la sensibilité au temps qui passe (Klein-Flügge et al., 2015; Morel et al., 2017; Shadmehr et al., 2016). Quelle que soit la variable étudiée, elles co-varient : si la dépense énergétique est élevée alors l'effort associé le sera également, permettant ainsi une comparaison relative des options.

Des études comportementales sur la prise de décision montrent que les individus manifestent une préférence pour les options exigeant le moins d'effort, même si la décision repose principalement sur l'interprétation d'indices perceptifs (Cos et al., 2011; Hagura et al., 2017; Kurniawan et al., 2010; Marcos et al., 2015). L'effort influence également la réalisation des mouvements, entraînant une diminution de leur vigueur lorsqu'ils sont coûteux (Hage et al., 2023) et un allongement de leur durée (Prévost et al., 2010) que ce soit chez le singe ou bien chez l'humain. De plus, il est important de noter que l'effort influence aussi les temps de réaction.<sup>9</sup> Ainsi, les temps de réaction augmentent pour les options impliquant un plus grand effort comme observé dans les travaux de Prévost et al. (Prévost et al., 2010) ou bien Reppert et al. (Reppert et al., 2018). Ces derniers ont mesuré les mouvements des yeux et du bras de sujets lors de mouvements d'atteinte d'une cible. Ils ont constaté que, à mesure que la distance de la cible augmente, les temps de réaction augmentent également. Stelmach et Worringham (Stelmach & Worringham, 1988) ont montré que les temps de réaction des sujets sains augmentent en fonction de la magnitude de la force requise lorsqu'ils doivent produire différents niveaux de force par flexion du coude. Des résultats similaires se retrouvent également dans des tâches de *foraging* (Niv et al., 2007; Yoon et al., 2018). Cette augmentation des temps de réaction en cas de mouvements coûteux pourrait refléter une baisse de la motivation implicite à agir des individus, comme le suggère l'étude de Mazzoni et al. (Mazzoni et al., 2007).

---

<sup>9</sup> On parle ici de temps de réaction mais cela peut également être le temps de décision en fonction des études.

Une explication de l'impact de l'effort sur l'action et la prise de décision réside dans son influence directe sur l'utilité d'un comportement puisque cette dernière repose sur la balance bénéfices-coûts (Klein-Flügge et al., 2015; Niv et al., 2007; Prévost et al., 2010; Rigoux & Guigon, 2012; Shadmehr et al., 2016). Shadmehr et collègues (Shadmehr et al., 2016) montrent que l'effort peut être décrit par une fonction convexe en fonction du temps, avec un minimum, et qu'il existe donc une durée optimale de mouvement (pour une amplitude donnée) du point de vue énergétique, que ce soit pour un mouvement du bras ou bien pour de la marche. Par exemple, il a été calculé que la durée optimale, en termes de dépense énergétique, d'une marche de 50 mètres (m) pour une personne pesant 75 kg est d'environ 40 secondes (sec). Mais le but de l'individu n'est pas seulement de minimiser la dépense énergétique du mouvement mais d'optimiser son utilité en limitant également la dévaluation de la récompense par le temps. En tenant compte de ce critère, la durée optimale d'une marche de 50 m est de 32 sec, correspondant à une vitesse de 94 m/minute. L'utilité d'un mouvement prend donc en compte la valeur de la récompense que ce mouvement va permettre d'obtenir et l'effort associé à l'exécution de ce mouvement, ces deux paramètres étant dévalués par le temps (Figure 9).



**Figure 9 – Représentation de la dépense énergétique et de l'utilité de la marche**

A : relation entre l'énergie dépensée pour parcourir 50 m en marchant par une personne pesant 75 kg et la durée de cette marche de 50 m. La durée qui minimise l'énergie consommée (3 kcal) est d'environ 40 secondes.

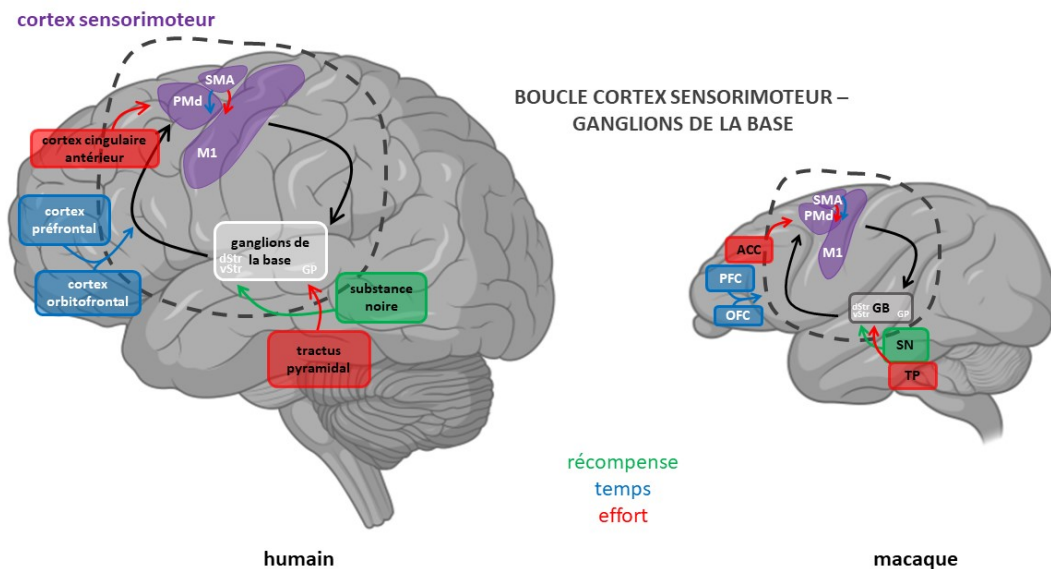
B : relation entre la récompense apportée par une marche de 50 m, l'effort associé à cette marche, l'utilité qui en découle et la durée de cette marche. Les courbes représentent la récompense dévaluée par le temps et le coût énergétique en fonction de la durée de la marche. La courbe du milieu illustre l'utilité qui est la somme de la récompense et de l'effort dévalués par le temps. Cette courbe présente un maximum (point noir) correspondant à la durée du mouvement qui maximise l'utilité (environ 32 sec).

(figure issue de Shadmehr & Ahmed, 2020)

Des études ont montré que les bases neurales impliquées dans la prise en compte de l'effort diffèrent de celles qui prennent en considération le coût temporel (Massar et al., 2015; Prévost et al., 2010). Chez les rongeurs, des lésions du cortex cingulaire antérieur (ACC), une zone impliquée dans la prise de décision et la sélection d'actions entraînent des déficits dans les comportements de choix basés sur l'effort (Le Heron et al., 2018; Rudebeck et al., 2006). Hauber et Sommer (Hauber & Sommer, 2009) et Porter et al. (Porter et al., 2019) ont réalisé des enregistrements électrophysiologiques chez le rat mettant également en évidence l'implication de ACC dans l'évaluation des comportements demandant un effort. Ces résultats sont corroborés par des études menées chez les singes (Walton et al., 2006) et les humains également (Croxson et al., 2009; Husain & Roiser, 2018; Klein-Flügge et al., 2016; Prévost et al., 2010). Les recherches menées par Zénon et ses collègues (Zénon et al., 2015) révèlent que la perception de l'effort repose sur un signal provenant des circuits neuronaux liés au mouvement en amont de M1 et que la SMA joue un rôle crucial dans ce processus. On peut donc supposer que l'effort influence indirectement l'activité de PMd et M1 par les projections provenant de l'ACC et de SMA.

En ce qui concerne les ganglions de la base, l'implication du striatum dans la prise en compte de l'effort demeure moins claire (Kurniawan et al., 2010; Schmidt et al., 2012; Suzuki et al., 2020). Cependant, il a été montré que la diminution de la dopamine dans le striatum chez un modèle murin de la maladie de Parkinson conduit à une bradykinésie (Panigrahi et al., 2015) et à une diminution de la motivation de l'animal à entreprendre des actions exigeant un effort en vue de recevoir une récompense (Salamone & Correa, 2012). Les résultats de l'étude menée par Jurado-Parras et ses collègues (Jurado-Parras et al., 2020) suggèrent également que les altérations cinématiques observées suite à une lésion du striatum dorsal sont étroitement liées à une sensibilité accrue à l'effort. Ces résultats sont confortés par les travaux de Mazzoni et al. (Mazzoni et al., 2007) où des patients parkinsoniens présentent une réticence à effectuer des mouvements rapides en raison de la dépense énergétique requise. Hwang (Hwang, 2013) a également avancé l'idée que la voie indirecte des ganglions de la base pourrait être impliquée dans le calcul des coûts liés à l'effort. En effet, les neurones striataux de la voie indirecte reçoivent des signaux en provenance des

neurones corticaux du tractus pyramidal qui relaient les signaux de commande motrice descendante. Ces signaux moteurs sont les plus pertinents pour déterminer des facteurs de coûts liés à l'exécution motrice, tels que les coûts énergétiques. À l'appui de cette possibilité, il a été démontré que l'activation pharmacologique de la voie indirecte affecte le choix d'actions dépendant de l'effort (Salamone et al., 2007).



**Figure 10 – Représentation schématique et simplifiée de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base et signaux concernant la récompense, le temps et l'effort chez l'humain et le singe macaque**

(illustrations cerveaux Biorender)

Abréviations : aire supplémentaire motrice (SMA), cortex cingulaire antérieur (ACC), cortex préfrontal (PFC), cortex prémoteur dorsal (PMd), cortex moteur primaire (M1), cortex orbitofrontal (OFC), ganglions de la base (GB), globus pallidus (GP), striatum dorsal (dStr), striatum ventral (vStr), tractus pyramidal (TP).

Bien que d'autres paramètres<sup>10</sup> puissent également être perçus comme des coûts potentiels et exercer une influence sur la prise de décision et l'action, ils ne seront pas évoqués dans ce manuscrit.

<sup>10</sup> Parmi ces facteurs figurent la perte d'argent (pour les humains) ou bien les stimuli aversifs, comme la douleur, qui peuvent engendrer des réponses d'évitement par exemple. L'évaluation du risque joue un rôle crucial dans la façon dont les individus orientent leurs choix et modulent leur comportement en fonction des conséquences anticipées.

### c) Sensibilité idiosyncratique

Les divers facteurs mentionnés précédemment exercent une influence significative sur le comportement des individus, et ce, indépendamment de l'espèce étudiée. Cependant, des différences inter-espèces ont été observées, tout comme des variations interindividuelles au sein d'une même espèce. Concernant la récompense, il a en effet été montré que sa nature impactait la motivation et les performances cognitives des sujets engagés dans différentes tâches, selon leurs préférences vis à vis de ces récompenses (e.g. [Capa & Bouquet, 2018](#)). On parle de sensibilité individuelle à la récompense et celle-ci peut être estimée pour chaque individu à l'aide de questionnaires ([Carver & White, 1994](#) par exemple). Cette sensibilité idiosyncratique se retrouve également dans la perception des coûts liés à la production d'un comportement, quel que soit le répertoire moteur considéré ([Labaune et al., 2020](#)).

Une façon d'étudier les coûts est de les caractériser par des modèles mathématiques. Par exemple, des recherches indiquent que les individus, qu'ils soient humains ou non, ont tendance à dévaluer la valeur des récompenses en fonction du temps qui passe selon une fonction hyperbolique, c'est-à-dire que l'importance de la dévaluation diminue à mesure que le temps s'écoule ([Haith et al., 2012](#); [Klein-Flügge et al., 2015](#); [Myerson & Green, 1995](#); [Rachlin, 2006](#); [Shadmehr, 2010](#)). Ce modèle permet d'extraire le coefficient de dévaluation  $k$  (*rate of discounting* en anglais). Ainsi, un individu ayant une valeur de  $k$  élevée aura une forte sensibilité au temps et donc une préférence pour les récompenses immédiates. À l'inverse, un  $k$  plus petit indique un impact moindre du temps sur la valeur de la récompense. Dans une étude publiée en 2018, Berret et collaborateurs ([Berret et al., 2018](#)) ont montré que la vitesse à laquelle les sujets humains choisissent d'exécuter des mouvements du bras est largement idiosyncratique et reflète cette sensibilité au temps qui passe propre à chaque individu. La dévaluation temporelle varie donc d'un individu à l'autre, révélant des différences interindividuelles dans la façon dont les gens évaluent l'effet du temps sur la récompense. Les traits de caractère peuvent également avoir un impact sur cette sensibilité au temps, les individus impulsifs étant plus sensibles à la dévaluation temporelle que les individus "neurotypiques" ([Levitt et al., 2020](#)). Green et collègues ([Green et al., 1994](#)) ont également montré des différences de sensibilité au temps

selon l'âge en comparant des enfants, des jeunes adultes et des personnes âgées : les individus jeunes étant plus sensibles au temps que les personnes âgées.

De manière similaire, la sensibilité à l'effort varie d'un individu à l'autre. Par exemple, dans une étude menée par Bonnelle et ses collègues (Bonnelle et al., 2015), des sujets sains ont été soumis à une tâche de prise de décision basée sur l'effort, tout en évaluant leur score d'apathie avec des questionnaires. Les résultats ont révélé que les individus présentant des scores d'apathie plus élevés étaient plus sensibles à l'effort, entraînant une diminution de leur volonté de fournir un effort lorsque les récompenses étaient petites. Cependant, il est intéressant de noter qu'il existe un paradoxe associé à l'effort. Il peut parfois être perçu de manière positive par les individus en ajoutant de la valeur à l'option (Inzlicht et al., 2018; Kurzban, 2016). Par exemple, des études ont montré que les rats accordent une valeur plus élevée aux récompenses qui suivent un effort important par rapport à des aliments identiques obtenus avec moins d'effort (Lydall et al., 2010).

Divers paramètres influent donc sur la production des comportements dirigés vers un but. **Il est alors nécessaire de comprendre comment ces éléments sont calculés, combinés et intégrés par le cerveau.**

### 3) Lois économiques régissant le comportement dirigé vers un but

Un constat évident réside dans le fait qu'un comportement se révèle bénéfique pour l'individu qui le réalise s'il conduit aux résultats escomptés. Il est essentiel que la décision soit correcte<sup>11</sup> et que l'action qui en découle soit exécutée de manière adéquate. Dans le cas contraire, cela entraînerait juste une perte de temps et d'énergie sans atteindre l'objectif visé. Ainsi, un compromis est recherché à la fois en termes de précision, de dépense énergétique et de temps. Cela nécessite que les individus soient flexibles et donc capables de s'adapter aux ressources et contextes.

---

<sup>11</sup> Pour les tâches de prise de décision basée sur la valeur des options (*value-based*), le terme "correcte" est alors utilisé pour désigner des décisions qui sont considérées comme adaptées ou pertinentes dans ce contexte expérimental.



## a) Taux de récompense

Les comportements dirigés vers un but sont donc soumis à des lois économiques visant à maximiser les gains tout en minimisant les dépenses énergétiques et temporelles (Balci et al., 2011; Bogacz et al., 2010; Carland et al., 2019; Garcia et al., 2021). Comme mentionné précédemment dans cette introduction, nous avons introduit le concept d'utilité d'un comportement, qui représente subjectivement le niveau de bénéfice qu'un individu retire d'un choix particulier. Nous avons également constaté que l'effort et le temps sont des paramètres pris en compte dans ces calculs économiques, dévaluant l'utilité d'un comportement.

Ainsi, la variable comportementale qui intègre l'ensemble de ces paramètres est le **taux de récompense** (*reward rate*<sup>12</sup> en anglais). Cette variable formalise de façon objective les calculs économiques qui guident les comportements dirigés vers un but :

$$\text{taux de récompense} = \frac{\text{probabilité d'obtenir la récompense} - \text{dépense énergétique}}{\text{temps total nécessaire à l'obtention de la récompense}}$$

Lorsque l'on représente le taux de récompense en fonction de la durée totale nécessaire à l'obtention de la récompense, on observe une durée optimale pour laquelle il est maximal. Si la durée est inférieure à ce point, le taux de récompense est diminué car la probabilité de succès peut être moindre ou l'effort requis pour un mouvement rapide peut être trop pénalisant. En revanche, au-delà de cette durée optimale, la dévaluation temporelle devient plus prononcée.

Des données empiriques indiquent que la meilleure façon d'expliquer le comportement de sujets humains engagés dans des tâches impliquant des prises de décision successives est de considérer l'optimisation du taux de récompense comme leur objectif (et non la précision des choix comme on pourrait le supposer) (Balci et al., 2011; Bogacz et al., 2010). En effet, dans les tâches où l'objectif est d'effectuer un nombre important de choix corrects, la plupart des sujets vont optimiser le temps nécessaire pour atteindre ce but (quantifié en termes de nombre de choix corrects par

---

<sup>12</sup> Les termes taux de capture (*capture rate*) ou encore taux de succès (*success rate*) peuvent également être utilisés dans la littérature pour faire référence au taux de récompense.



unité de temps), en cherchant à raccourcir la durée du comportement testé, sans que cela n'impacte leur précision de façon significative, de façon à atteindre l'objectif fixé le plus rapidement possible. À noter tout de même que, dans ces études, les sujets ne se comportent pas tous de façon optimale par rapport à ce critère : la plupart d'entre eux étant légèrement plus lents et plus précis en comparaison d'un critère basé sur la maximisation du taux de récompense (Bogacz et al., 2010). Enfin, cette capacité à maximiser le taux de récompense semble dépendre de l'expérience, les individus s'approchant au plus du critère de maximisation avec l'accumulation de séances effectuées (Balci et al., 2011).

Les données décrites ci-dessus suggèrent une influence importante du taux de récompense sur le comportement décisionnel des individus. Mais comme nous l'avons vu à de nombreuses reprises à ce stade de l'introduction, le comportement interactif ne se résume pas à une prise de décision. Il inclut aussi l'expression de celle-ci par un mouvement. Il reste donc à déterminer comment répartir de manière optimale la durée entre la phase de décision et celle de l'action. À ce jour néanmoins, l'étude de la manière dont les individus coordonnent leurs décisions et leurs actions en prenant en compte cette multitude de paramètres en est à ses débuts.

### ***b) Marginal Value Theorem***

Le *Marginal Value Theorem* (Charnov, 1976; Yoon et al., 2018) offre un cadre théorique permettant de clarifier comment décision et action doivent se coordonner, en termes de durée et de vigueur, respectivement, afin de maximiser le taux de récompense. Cette théorie repose sur le paradigme de fourragement (*foraging* en anglais), dans lequel des individus recherchent de la nourriture dans leur environnement (équilibre entre exploration du territoire et exploitation des ressources). Lorsqu'il y a des ressources sur la parcelle où ils se trouvent, les individus les exploitent. Cependant, cette consommation des ressources appauvrit la parcelle, rendant son exploitation moins bénéfique. Cela incite alors les individus à explorer d'autres parcelles. Cela peut être assimilé à une phase de décision, c'est-à-dire décider de rester ou de se déplacer vers une autre parcelle. Cette théorie repose sur l'idée que les individus cherchent l'optimalité, adoptant une stratégie de *foraging* qui

maximise les bénéfices (quantité de nourriture) tout en minimisant les coûts liés aux déplacements (notamment leur durée et la dépense énergétique associée).

Dans la proposition originelle du modèle par Charnov ([Charnov, 1976](#)), seule la durée optimale d'exploitation d'une source de nourriture est donnée. Elle est déterminée de façon à maximiser le rapport entre la consommation de ressources et le temps passé à chercher d'autres sources de nourriture. Récemment, la théorie a été enrichie pour tenir compte des coûts moteurs associés à la phase d'exploration de ce comportement de *foraging* ([Sukumar et al., 2023](#); [Yoon et al., 2018](#)). Dans cette version, le modèle permet de prédire à la fois la durée optimale de la décision de quitter une parcelle en cours d'exploitation et la vitesse à laquelle se déplacer dans une autre parcelle en fonction des contraintes (ou des coûts) liées à l'environnement dans lequel le fourragement a lieu (distance entre les parcelles, etc.).

### c) **Compromis que cela implique**

À la recherche d'un taux de récompense optimal, les individus se retrouvent donc confrontés à de multiples compromis, imposant des ajustements complexes entre paramètres concurrents, tels que la vitesse et la précision, le temps et l'effort.

#### i. **Vitesse - précision**

Un compromis très bien décrit dans la littérature réside dans la relation entre la vitesse et la précision d'un comportement (on parle de *speed-accuracy trade-off* en anglais). Dans le domaine du contrôle moteur, on observe en effet fréquemment une nette diminution de la précision des mouvements lorsque ceux-ci sont exécutés rapidement, comme l'ont mis en évidence les travaux de Fitts ([Fitts, 1954, 1966](#)) (Figure 11A). De manière similaire, de nombreuses études ont souligné que pour un même niveau de difficulté, les décisions perceptuelles rapides s'accompagnent d'une réduction de leur précision (e.g. [Wickelgren, 1977](#)). Ce phénomène est observé chez de nombreuses espèces, y compris les insectes, les rongeurs et les primates ([Chittka et al., 2009](#), voir [Heitz, 2014](#) pour une revue sur ce sujet spécifique).

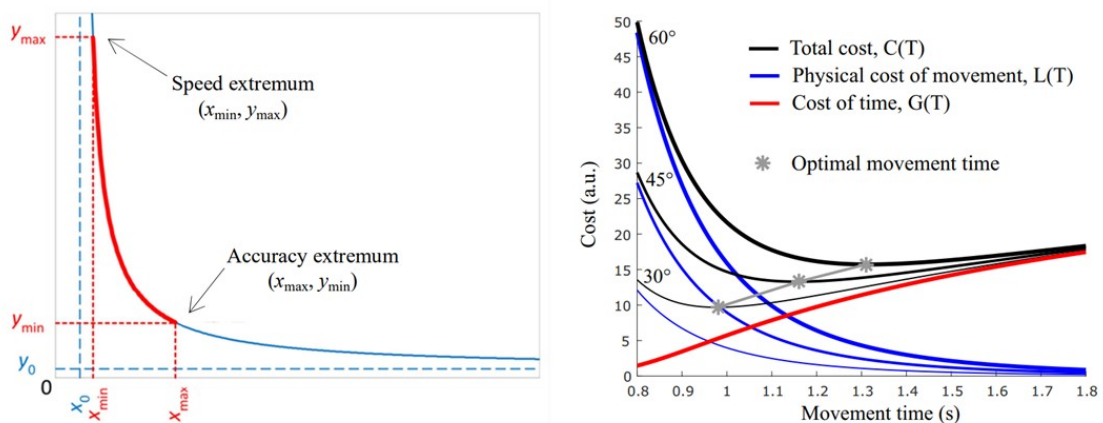
Sans instruction particulière, les individus vont donc tendre vers un compromis entre la précision et la durée de leur comportement mais il est important de souligner qu'en

fonction du contexte dans lequel on se trouve, on peut favoriser tantôt une approche hâtive, tantôt une approche plus prudente. Ces ajustements du compromis vitesse/précision en fonction du contexte sont fréquemment étudiés en laboratoire. Généralement, cela implique de donner une instruction explicite aux sujets comme *“Décidez le plus rapidement (ou le plus précisément) possible”* pour les humains ou en utilisant des signaux spécifiques pour les singes (Palmer et al., 2005 pour un exemple chez l'humain, Heitz & Schall, 2012 chez le singe). Parfois, ces ajustements sont encouragés simplement en manipulant des paramètres de la tâche permettant de “jouer” sur le taux de récompense (Cisek et al., 2009; Thura, 2020; Thura et al., 2014). Cet équilibre subtil entre vitesse et précision met en évidence la nécessité pour les individus de trouver un juste milieu entre ces deux aspects afin d'optimiser leurs performances dans des situations diverses. De plus, la question de la vitesse introduit un autre compromis à négocier pour les individus, celui entre le temps et l'effort.

## **ii. Temps - effort**

Nous venons donc de noter que le temps permettait d'augmenter la probabilité de succès d'un comportement. En ce sens, il peut être considéré comme un facteur positif. Mais précédemment, nous avons également souligné que le temps était souvent considéré comme un facteur pénalisant par les individus car il contribue à dévaluer les récompenses. Ainsi, pour limiter cet effet, une stratégie consiste à adopter des comportements plus rapides, plus vigoureux. Cependant, comme nous venons de le constater, cette accélération du comportement a des répercussions directes non seulement sur sa précision, mais également sur l'effort nécessaire à sa mise en œuvre. Or, nous avons vu que, tout comme le temps, l'effort agit comme un facteur de dévaluation de la récompense, soulignant encore un peu plus le lien inextricable qu'il existe entre récompense, temps et effort.

La modélisation mathématique permet de montrer qu'il existe une durée optimale de mouvement, point d'équilibre subtil où les avantages liés à la rapidité ne sont pas annulés par une augmentation excessive de l'effort (Figure 11B). Cependant, peu d'études se sont penchées sur la dissociation des effets du temps et de l'effort sur le comportement décisionnel et moteur. Il reste donc encore à déterminer quel aspect, entre la dévaluation temporelle et l'intensité de l'effort, exerce la plus grande influence sur le comportement des individus.



**Figure 11 – Modélisation des compromis vitesse-précision et temps-effort**

*A : modélisation du compromis vitesse-précision (figure issue de Guiard & Rioul, 2015).*

*La modélisation se fait par une fonction théorique infinie s'étendant de  $y = +\infty$  à  $x_0$  jusqu'à  $y = y_0$  quand  $x$  tend vers  $+\infty$ . On s'intéresse à une fenêtre particulière qui représente la précision en abscisses (entre  $x_{min} = 0$  et  $x_{max} = 100\%$ ) et la vitesse en ordonnées.*

*B : modélisation du compromis vitesse-précision (figure issue de Berret et al., 2018).*

*Le coût biomécanique du mouvement est représenté en bleu et dépend de l'amplitude du mouvement. Dans les modèles classiques de contrôle moteur, il s'agit d'une fonction décroissante de la durée du mouvement. Le coût du temps est représenté en rouge. Notez, qu'à l'inverse, il est indépendant de l'amplitude du mouvement et qu'il augmente avec sa durée. Le coût total, somme de ces deux coûts, donne des durées de mouvement optimales (étoiles grises).*

L'ensemble de ces observations montre à quel point la réalisation d'un comportement dirigé vers un but est un processus complexe, reposant sur de multiples compromis, modulés par de nombreux facteurs contextuels et hautement dépendant des sensibilités propres à chaque individu et à chaque espèce.

**Mieux comprendre comment les individus intègrent les différents facteurs influençant le comportement, leur permettant de décider et d'agir de façon adaptée, et mettre en évidence une partie des bases neurales permettant cela est le but global de ce travail de thèse, dont les objectifs spécifiques sont décrits ci-après.**

## IV. Objectifs

La littérature traitant des comportements dirigés vers un but met en évidence la complexité inhérente à la formulation des principes qui les gouvernent. Pour simplifier, les problématiques abordées, les différentes fonctions et leurs bases neurales associées sont la plupart du temps étudiées de façon isolée, négligeant alors le caractère très intégré du comportement lorsqu'il est réalisé dans un contexte écologique. Enfin, pour ajouter à cette complexité, les connaissances actuelles sont issues d'un grand nombre de laboratoires de recherche, chacun utilisant différents protocoles expérimentaux (dont une grande variété de tâches comportementales) appliquées à différents modèles d'étude (rongeurs, primates non-humains et humains), rendant la comparaison des différents résultats extrêmement difficile, ralentissant considérablement l'expression de conclusions permettant de faire avancer l'état des connaissances.

**Le but de cette thèse est de tenir compte de ces problématiques en proposant une description et une généralisation des principes comportementaux et neuronaux régissant la coordination entre la prise de décision et l'action chez les primates humains et non-humains.**

Ce but général s'articule autour de quatre objectifs spécifiques :

- identifier les marqueurs comportementaux et les principes économiques déterminant la coordination entre prise de décision et action
- tester et comparer ces marqueurs et ces principes entre deux espèces de primates (humain et singe macaque)
- tester la généralisation de ces marqueurs et de ces principes dans deux contextes décisionnels distincts (*perceptual* versus *value-based*)
- décrire la contribution du réseau cortex sensorimoteur - ganglions de la base dans l'implémentation de ces marqueurs et de ces principes chez le singe macaque.

Pour ce faire, nous avons adopté une approche basée sur l'étude de deux espèces primates, le singe macaque et l'humain sain, réalisant les mêmes tâches de prise de décision entre actions, l'une dans laquelle le choix est guidé par des indices perceptifs et l'autre dans laquelle le choix repose sur la valeur des options.

Concernant les mécanismes neuronaux, les travaux s'intéressant aux différentes régions de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base utilisent des paradigmes expérimentaux et des modèles variés (rongeurs, primates, humains sains et même patients), de telle sorte qu'il n'existe pas, à l'heure actuelle, de modèle unifié décrivant le fonctionnement de cette boucle dans le cadre de prises de décisions exprimées par des mouvements. Pour répondre à cette problématique, nous avons effectué des enregistrements d'activités neuronales dans différentes régions de ce réseau, le plus souvent de façon simultanée, chez le même animal réalisant une même tâche comportementale. Notre objectif ici étant de décrire le rôle spécifique de chaque région au sein du réseau et ainsi mieux comprendre son mécanisme et sa contribution aux divers calculs économiques inhérents à la coordination de la décision et de l'action lors du comportement dirigé vers un but.

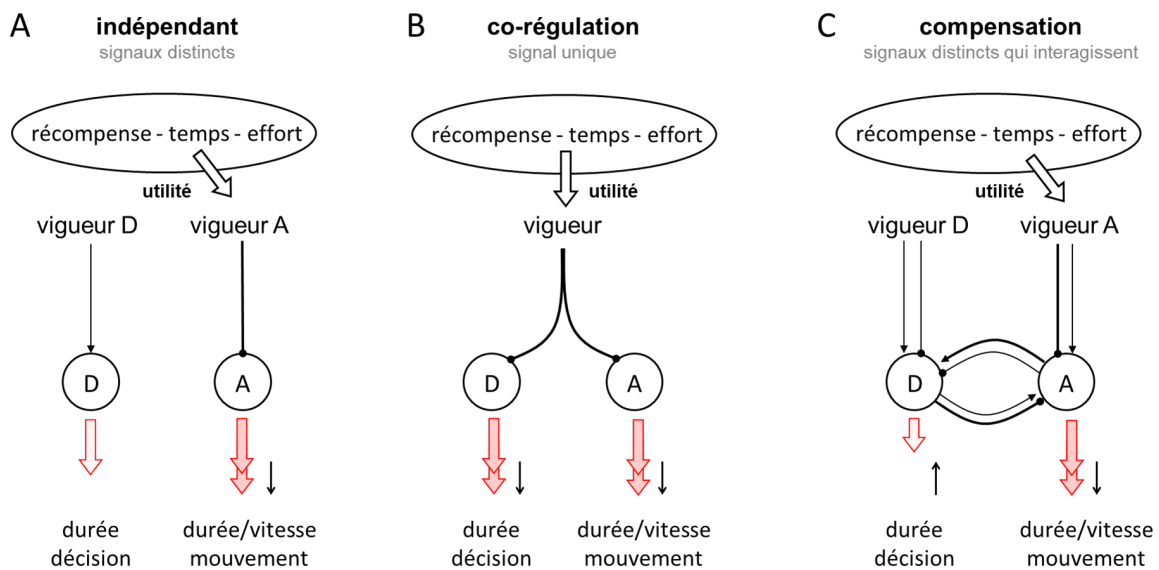
## V. Problématiques, hypothèses et prédictions

Depuis une petite quinzaine d'années, les interactions entre décisions et actions sont régulièrement mises en évidence par les quelques laboratoires tenant compte de la dimension intégrée et dynamique du comportement dirigé vers un but. Les observations présentées dans la section III de cette introduction suggèrent que la prise de décision et le contrôle moteur, notamment lors de comportements interactifs rapides, ne sont pas des processus indépendants comme on le pensait auparavant (Figure 12A). Malgré ces avancées, de nombreuses questions importantes restent en suspens.

Tout d'abord, **le mécanisme computationnel et neuronal sous-tendant ces interactions n'est pas connu**. Une série d'études menées chez les humains et les singes dans les laboratoires de Paul Cisek et David Thura suggère que **les décisions et les actions seraient régulées par un signal unique** (Figure 12B). Ceci a été proposé suite à l'observation que l'urgence avec laquelle des décisions sont prises influence la vigueur avec laquelle les mouvements sont exécutés (Thura, 2020; Thura et al., 2014). Toutefois, une validation complète de l'hypothèse de régulation unique implique de tester la composante réciproque à ce mécanisme, à savoir **l'impact d'une modulation de la vigueur des mouvements sur la façon dont les sujets prennent**

**leurs décisions.** L'hypothèse de régulation unique prédit alors que, si un contexte particulier encourage l'exécution de mouvements vigoureux, cette augmentation de la vigueur motrice sera accompagnée d'une augmentation de l'urgence décisionnelle (**mécanisme de "co-régulation"** car les deux processus sont contrôlés par un signal unique), conduisant à des décisions plus courtes dans ce contexte particulier.

Une autre possibilité serait néanmoins que la décision et l'action soient contrôlées par des **signaux interagissant entre eux mais distincts**, permettant à la fois une coordination et une flexibilité du contrôle intégré des choix et des mouvements qui en découlent. Dans ce cas de figure, une diminution contrainte de la vigueur d'un mouvement pourrait être **"compensée"** par un raccourcissement de la décision précédant cette action, permettant par exemple de limiter la perte de temps due au mouvement à l'échelle globale du comportement (Figure 12C).



**Figure 12 – Mécanismes possibles du contrôle de la durée des décisions et de la vigueur des actions**

*A : mécanisme de contrôle indépendant de la décision et de l'action (les processus sont contrôlés par des signaux distincts)*

*B : mécanisme de co-régulation ou régulation unique de la décision et de l'action (les deux processus sont contrôlés par un même signal)*

*C : mécanisme de compensation entre décision et action (les deux processus sont contrôlées par des signaux distincts mais qui interagissent)*

Une question cruciale en lien avec ce mécanisme de contrôle concerne **sa spécificité** vis-à-vis d'un **contexte décisionnel et/ou moteur précis** et vis-à-vis de l'**échelle de temps considérée**. En particulier, ce mécanisme dépend-il de la nature de la décision, lorsque celle-ci se base sur des indices perceptifs ou bien sur la valeur des options proposées ? En effet, dans les tâches perceptives, les erreurs de choix sont la plupart du temps associées à une absence de récompense. Les sujets pourraient donc être motivés à optimiser la précision plutôt que de réduire la dévaluation temporelle dans ce cas de figure précis. À l'inverse, pour des choix basés sur la valeur des options, tels que dans les tâches de type *foraging* où aucune réponse n'est incorrecte, la compensation entre la décision et l'action pourrait être favorisée afin d'optimiser le taux de récompense à l'échelle de la session.

Cette dernière possibilité pose la question **de l'échelle de temps à laquelle ce mécanisme opère**. Est-il mis en œuvre par les individus de façon à **maximiser le nombre de succès pour une durée donnée**, typiquement plusieurs minutes, ou intervient-il également à une échelle temporelle plus courte, en permettant des ajustements des choix et des mouvements **d'un essai à l'autre** ?

Une autre question primordiale concerne **les principes économiques régissant la façon dont la décision et l'action interagissent**. Est-ce que des facteurs tels que le temps et l'effort, qui influent à la fois sur la décision et sur l'action, ont également un impact sur la coordination entre les deux processus ? Et si tel est le cas, lequel de ces deux facteurs a le plus de poids dans la détermination de cette coordination ? En d'autres termes, **comment les individus arbitrent-ils lorsqu'ils sont confrontés aux différents compromis énoncés plus haut lors de décisions exprimées rapidement à l'aide d'actions** ?

Dans une tâche de décision perceptive, on peut supposer que si l'on impose une contrainte temporelle au mouvement de réponse, en fixant une durée spécifique par exemple, les sujets pourraient compenser en accélérant leurs décisions pour réduire la dévaluation temporelle, mais ils pourraient également choisir d'allonger leurs décisions afin d'être sûrs de leur choix avant d'entreprendre un mouvement coûteux.



De manière similaire, cela pourrait s'appliquer à des mouvements impliquant une dépense énergétique accrue.

En revanche, dans une tâche de type *foraging*, les prédictions du *Marginal Value Theorem* suggèrent que les individus auront tendance à rester plus longtemps pour récolter des récompenses (exploitation) lorsque les mouvements (exploration) sont coûteux.

Il est également important de se demander si les points évoqués ci-dessus restent toujours valables ou s'ils sont influencés par l'état motivationnel de l'individu au moment  $t$ , voire plus généralement par son tempérament.

Puisqu'un objectif majeur de cette thèse est la description des bases neurales de la coordination entre la décision et l'action par le biais de l'électrophysiologie chez le singe, il est primordial de se demander **si ce mécanisme est similaire entre les deux espèces**. Cette question revêt une importance cruciale pour légitimer l'utilisation de données électrophysiologiques provenant du singe afin d'inférer les mécanismes neuronaux sous-tendant ces processus chez les humains. La co-régulation des processus décisionnels et moteurs (i.e. hypothèse de régulation unique) a été décrit chez le macaque (Thura et al., 2014) et chez l'humain (Thura, 2020). Tester la validité de cette hypothèse dans son ensemble, en faisant varier le contexte moteur pour en mesurer l'impact sur la prise de décision, est également nécessaire sur les deux espèces. On peut en effet émettre l'hypothèse selon laquelle la capacité à dissocier de manière flexible décision et action (si cela se vérifiait bien entendu) dépend en partie de la sophistication des circuits neuronaux ayant sous-tendu ces deux processus au cours de l'évolution. Il est donc nécessaire de questionner cette capacité chez des primates non-humains ayant divergé de la lignée des humains il y a 25 millions d'années. De plus, il est pertinent de se demander si le mécanisme de coordination de la décision et de l'action reste stable dans le temps ou s'il évolue avec l'expérience de la tâche et la répétition, étant donné que les singes deviennent "experts" après de nombreuses sessions effectuées, contrairement aux sujets humains qui réalisent typiquement une voire deux sessions expérimentales seulement.

Enfin, concernant le dernier objectif de ce travail de thèse, à savoir **la description de la neurophysiologie de la coordination de la décision et de l'action chez le**

**primate non-humain**, nous avons vu dans cette introduction que de nombreuses régions corticales et sous-corticales pouvaient prétendre à un tel rôle par leurs propriétés neuronales et leurs connexions anatomiques. En particulier, les circuits incluant le cortex sensorimoteur (du lobe frontal), les ganglions de la base et le thalamus sont composées de structures de choix pour l'implémentation de ce mécanisme de coordination. La problématique majeure liée à l'étude de ce réseau néanmoins est qu'il présente un fort taux de mixité fonctionnelle dans chacune de ses composantes, parfois même à l'échelle du neurone unique, et qu'il fonctionne en boucle avec des activités récurrentes qui rendent l'identification de structures sources et/ou cibles quasiment impossible (Figure 2A). Il n'est donc pas étonnant de constater qu'il n'existe actuellement aucun modèle unifié du fonctionnement global de ce réseau dans le contexte d'un comportement interactif dirigé vers un but. En particulier, on ignore à ce jour si et comment les différentes régions de la boucle prennent en charge les différents paramètres pertinents d'un tel comportement, comme la récompense et les divers coûts, et comment chacune de ces régions opère au sein du réseau pour permettre d'implémenter les principes sous-tendant la coordination de la décision et de l'action.

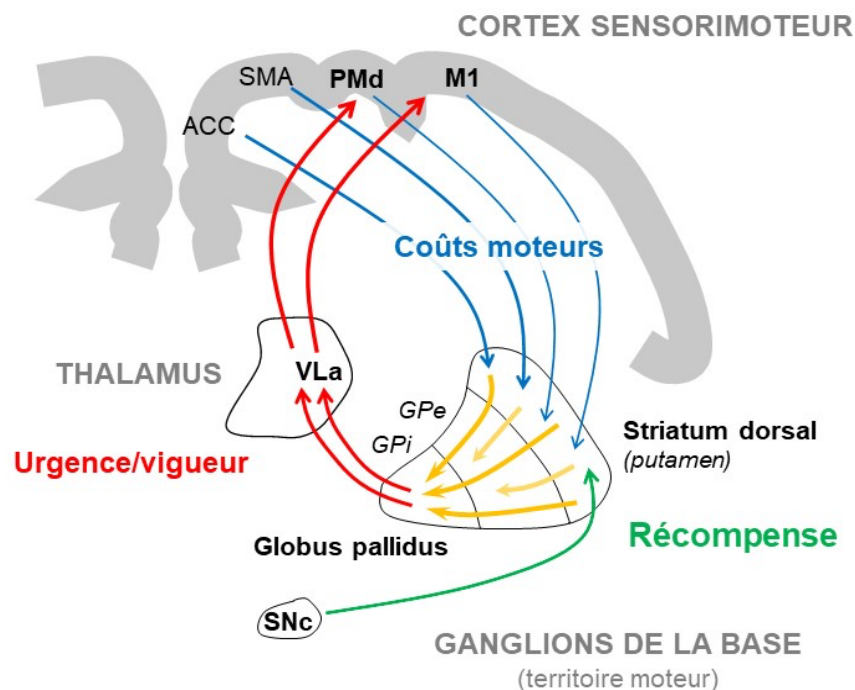
Dans ce travail de thèse, nous avons concentré nos investigations sur le cortex prémoteur dorsal, le striatum dorsal et les sections externe et interne du globus pallidus.<sup>13</sup> Nos hypothèses se basent sur l'organisation anatomo-fonctionnelle de cette boucle, dont nous rappelons rapidement les propriétés ainsi que les prédictions associées ci-après (Figure 13).

En tant que "porte d'entrée" des ganglions de la base, le striatum (dorsal) reçoit de nombreuses projections des régions corticales en lien avec la spécification des actions potentielles et le contexte dans lequel le comportement se déroule. Il reçoit également des informations liées aux contingences de récompense associées au but du comportement, en provenance de la substance noire compacte. Au vu de cette organisation anatomo-fonctionnelle, notre hypothèse est que le **striatum dorsal** joue un rôle important dans **l'intégration des divers paramètres liés à la tâche à**

---

<sup>13</sup> Bien que ces régions d'intérêt soient des candidates pertinentes pour sous-tendre les comportements dirigés vers un but, il est évident qu'elles ne sont pas les seules impliquées. En effet, nous avons vu que les réseaux impliqués sont distribués dans le cerveau mais des choix méthodologiques ont dû être faits et les résultats seront discutés en relation avec les travaux existants dans la littérature.

**effectuer.** Une réduction drastique du nombre de neurones est observée entre le striatum, le globus pallidus externe et le globus pallidus interne. Par exemple, imaginons un cortex hypothétique qui compterait 100 neurones. Dans ce cas, il y aurait environ 16 neurones dans le striatum, 1 dans le GPe et seulement 0.2 dans le GPi (Robbe & Dudman, 2020). Cette propriété anatomique suggère qu'entre l'entrée et la sortie des ganglions de la base s'opère une réduction de dimensions de l'information véhiculée au sein de ces noyaux, permettant de proposer qu'ils participeraient à la **formation d'un signal intégré, tenant compte de l'ensemble des informations pertinentes à la réalisation de la tâche.** Enfin, le globus pallidus interne étant considéré comme la "porte de sortie" des ganglions de la base, nous faisons l'hypothèse que ce signal intégré participe à la modulation de l'activité corticale sensorimotrice (via le thalamus, dont le rôle reste à établir) afin d'intégrer ces informations contextuelles aux activités prémotrices et motrices liée à la sélection et à l'exécution des mouvements.



**Figure 13 – Schéma du fonctionnement hypothétique de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base lors d'un comportement interactif faisant intervenir les mouvements du bras**

*Le striatum dorsal reçoit des projections du cortex sensorimoteur ainsi que des informations liées aux contingences de récompense en provenance de la substance noire compacte. Ces*

*informations sont ensuite intégrées à travers les ganglions de la base grâce à la réduction du nombre de neurones, conduisant à la formation de signaux intégrés au niveau du globus pallidus interne qui modulerait alors l'activité corticale (via le thalamus) pour produire le comportement. Abréviations : aire supplémentaire motrice (SMA), cortex cingulaire antérieur (ACC), cortex prémoteur dorsal (PMd), cortex moteur primaire (M1), globus pallidus externe (GPe) et interne (GPi), substance noire pars compacta (SNc), thalamus ventrolatéral antérieur (VL<sub>a</sub>)*

## **VI. Glossaire**

Afin de faciliter la compréhension des termes utilisés dans la suite du manuscrit, il est important de clarifier ici les choix sémantiques effectués et la signification attribuée aux mots employés.

Notez que les mots définis dans ce glossaire seront marqués d'un \* dans le texte pour faciliter leur identification.

**Coût** : se rapporte à l'aspect moteur et non cognitif du comportement dans le cadre de cette thèse. Cela englobe divers paramètres tels que le coût biomécanique, temporel ou énergétique associé à un mouvement, ainsi que tout autre aspect pouvant dévaluer la valeur de la récompense. Il peut être quantifié objectivement mais le ressenti pour les individus est subjectif du fait de la sensibilité idiosyncratique aux coûts.

**Evidence** : terme emprunté à la langue anglaise pour désigner les informations qui permettent de déterminer si (et éventuellement quand) il faut s'engager dans une décision particulière grâce à leur accumulation au cours du temps.

**Effort** : fait référence au paramètre associé aux mouvements et non à l'aspect cognitif dans ce manuscrit. Il est considéré en termes de coût métabolique ramené à la durée du mouvement.

**Envigorer** : anglicisme provenant de *to invigorate* en anglais, utilisé pour exprimer l'idée de donner de la vigueur à un comportement.

**Foraging** : fait référence à une tâche comportementale dans laquelle le sujet exploite une source de récompense dont la quantité diminue au fil du temps, encourageant ainsi la décision de quitter cette source pour explorer l'environnement à la recherche d'une autre source de récompense. Il s'agit d'une tâche écologique car elle simule ce que les animaux font dans leur environnement naturel.

**Patch** : terme anglais couramment utilisé en écologie comportementale pour désigner les sources de récompense dans le paradigme de *foraging*.

**Vigueur** : variable pouvant faire référence à divers aspects du comportement moteur dans la littérature neuroscientifique, rendant complexe sa définition. Néanmoins, dans ce manuscrit, ce terme est employé pour parler de la vitesse et/ou de la durée d'un mouvement. Ainsi, pour une amplitude donnée, plus la vitesse d'un mouvement est élevée, plus il est vigoureux et idem pour un mouvement dont la durée est courte (puisque cela signifie que sa vitesse est alors élevée).

# CONTRIBUTIONS EXPÉRIMENTALES

La partie *Contributions expérimentales* de ce manuscrit est structurée en quatre chapitres, chacun explorant différents aspects et/ou niveau de la coordination entre décision et action à travers des études comportementales menées sur des sujets humains sains et des macaques rhésus et une étude électrophysiologique menée chez le singe. Le **premier chapitre** est consacré à la description de deux études *publiées dans des revues à comité de lecture* et menées chez des sujets humains sains, utilisant des versions modifiées de la tâche des jetons. Elles visent à tester l'effet du contexte moteur dans lequel les mouvements du bras exprimant les choix sont exécutés sur la stratégie de prise de décision perceptive des participants. Le **deuxième chapitre** étend ces investigations avec la description d'une étude *pré-publiée sur bioRxiv* visant à décrire les modes de coordination entre décision et action chez une espèce de primate différente, le macaque rhésus. Des résultats non publiés traitant de la coordination décision - action à l'échelle de l'essai individuel chez les sujets humains sont également présentés, permettant de déterminer si ces modes de coordination sont similaires entre les espèces et comment les coûts moteurs les influencent. Le **troisième chapitre** explore la coordination décision - action dans un paradigme expérimental différent, axé sur la prise de décision basée sur la valeur des options, grâce à une tâche de type *foraging*. L'objectif est de tester la généralisation des principes comportementaux régissant cette coordination dans un contexte décisionnel différent. Les résultats de cette étude concernent les deux espèces de primate étudiées dans ce travail de thèse. Enfin, le **quatrième chapitre** se penche sur les bases neurales de la coordination décision - action, en détaillant les résultats des enregistrements électrophysiologiques réalisés dans le réseau cortex-ganglions de la base chez un singe effectuant la tâche de *foraging*.

# CHAPITRE 1 : Co-régulation ou compensation des décisions et des actions chez les humains ?

## Contexte

Il est donc indéniable que les processus de décision et d'action sont étroitement interdépendants et ne doivent pas être étudiés de manière isolée. Cependant, le mode de coordination entre ces deux processus reste peu clair, sans consensus dans la littérature. Les travaux antérieurs de mon superviseur, David Thura, suggèrent une co-régulation entre l'urgence de la décision et la vigueur du mouvement dans la tâche des jetons (Thura, 2020; Thura et al., 2014). Dans cette tâche, l'urgence décisionnelle était manipulée dans deux blocs d'essais distincts en faisant varier la vitesse de déplacement des jetons restant dans le cercle central après la réponse du sujet. Comme mentionné dans l'introduction, cette accélération des jetons permet d'encourager les sujets à répondre plus rapidement car ils peuvent ainsi gagner du temps en raccourcissant l'intervalle de temps entre chaque essai. En fonction de la magnitude de cette accélération (200 ms entre deux sauts de jetons avant la décision versus 150 ou 50 ms après la décision), deux blocs d'essais étaient définis : le premier dans lequel le gain de temps est modéré et qui incite donc les sujets à prendre leur temps pour décider, le second dans lequel le gain de temps est considérable, encourageant les sujets à décider rapidement. Comme attendu, ces ajustements décisionnels ont été observés, mais ces blocs d'essais ont également eu des répercussions sur la vigueur des mouvements. En effet, les études menées chez les singes (Thura et al., 2014) et chez les humains (Thura, 2020) ont montré que les sujets répondent avec des mouvements plus vigoureux dans les blocs d'essais où l'urgence décisionnelle est élevée, mettant ainsi en évidence l'impact du contexte décisionnel sur la vigueur du mouvement. C'est ainsi que l'hypothèse selon laquelle les deux processus sont contrôlés par un signal de régulation unique a émergé (voir Carland et al., 2019 pour une revue). Cependant, pour confirmer ou infirmer cette hypothèse, il était essentiel d'examiner sa composante réciproque. En d'autres termes, en encourageant ou non des mouvements vigoureux, il était important d'étudier comment cela se traduit sur l'urgence des décisions dans la même tâche des jetons. Pour ce faire, nous avons utilisé dans l'étude 1 une tâche similaire à celle décrite ci-dessus, dans laquelle la composante décisionnelle était strictement identique, mais en faisant varier la taille et/ou la distance des cibles motrices que les sujets devaient atteindre



pour exprimer leur choix, et ce afin de moduler la vigueur de leurs mouvements dans des blocs d'essais spécifiques et ainsi estimer la répercussion de cette manipulation du contexte moteur sur leur stratégie de prise de décision.

### **ÉTUDE 1**

**Article : Reynaud A.J., Saleri C. & Thura D. (2020). Humans sacrifice decision-making for action execution when a demanding control of movement is required. *Journal of Neurophysiology*.**

RESEARCH ARTICLE | *Higher Neural Functions and Behavior*

# Humans sacrifice decision-making for action execution when a demanding control of movement is required

Amélie J. Reynaud, Clara Saleri Lunazzi, and  David Thura

Lyon Neuroscience Research Center – IMPACT Team, INSERM U1028 – CNRS UMR5225 – University of Lyon 1, Bron, France

Submitted 21 April 2020; accepted in final form 6 July 2020

**Reynaud AJ, Saleri Lunazzi C, Thura D.** Humans sacrifice decision-making for action execution when a demanding control of movement is required. *J Neurophysiol* 124: 497–509, 2020. First published July 8, 2020; doi:10.1152/jn.00220.2020.—A growing body of evidence suggests that decision-making and action execution are governed by partly overlapping operating principles. Especially, previous work proposed that a shared decision urgency/movement vigor signal, possibly computed in the basal ganglia, coordinates both deliberation and movement durations in a way that maximizes the reward rate. Recent data support one aspect of this hypothesis, indicating that the urgency level at which a decision is made influences the vigor of the movement produced to express this choice. Here we investigated whether, conversely, the motor context in which a movement is executed determines decision speed and accuracy. Twenty human subjects performed a probabilistic decision task in which perceptual choices were expressed by reaching movements toward targets whose size and distance from a starting position varied in distinct blocks of trials. We found strong evidence for an influence of the motor context on most of the subjects' decision policy, but contrary to the predictions of the “shared regulation” hypothesis, we observed that slow movements executed in the most demanding motor blocks in terms of accuracy were often preceded by faster and less accurate decisions compared with blocks of trials in which big targets allowed expression of choices with fast and inaccurate movements. These results suggest that decision-making and motor control are not regulated by one unique “invigoration” signal determining both decision urgency and action vigor, but more likely by independent, yet interacting, decision urgency and movement vigor signals.

**NEW & NOTEWORTHY** Recent hypotheses propose that choices and movements share optimization principles derived from economy, possibly implemented by one unique context-dependent regulation signal determining both processes' speed. In the present behavioral study conducted on human subjects, we demonstrate that action properties indeed influence perceptual decision-making, but that decision duration and action vigor are actually independently set depending on the difficulty of the movement executed to report a choice.

decision-making; human; reaching; speed-accuracy trade-off; urgency

## INTRODUCTION

Animals, including humans, are faced with decisions about actions on a daily basis, and they behave to seek rewards while avoiding punishments and minimizing energy expenditure. Because the evaluation of reward, risk, and effort governs our

action choices, investigating how the brain processes these variables is critical to improve our understanding of adapted or dysfunctional goal-directed behavior.

Importantly, the subjective value of a given activity is not only limited to its related reward, risks, and efforts. It also depends on the amount of time invested in it, as time strongly discounts the value of rewards (Myerson and Green 1995). Therefore, what is ultimately most adaptive is to choose options that maximize one's global reward rate (Balci et al. 2011; Bogacz et al. 2010), which occurs when the decision and action processes are sufficiently accurate but not overly effortful and time-consuming. As a consequence, nearly all decision scenarios present decision-makers with speed-accuracy-effort trade-offs during both decision-making and action execution, and the brain must control both processes to maximize the rate of reward.

Because trade-offs during decision and action have been typically studied in isolation, mechanisms allowing a coordinated maximization of reward rate are still elusive. Recent promising advances suggest, however, that motor control and choices, including economic ones, are governed by partly overlapping optimization principles (Carland et al. 2019; Choi et al. 2014; Haith et al. 2012; Shadmehr et al. 2010, 2019; Yoon et al. 2018). First, human and nonhuman primates move faster and with a shorter reaction time toward items that they value more (Kawagoe et al. 1998; Revol et al. 2019; Summerfield et al. 2018). Second, humans take motor costs into account during both motor (Cos et al. 2011, 2012, 2014; Morel et al., 2017) and nonmotor decisions (Burk et al. 2014; Diamond et al. 2017; Hagura et al. 2017; Marcos et al. 2015), and effortful reaches impose a cost for decision-making similar to cost functions in motor control (Morel et al. 2017; Reppert et al. 2018; Shadmehr et al. 2016; Wickler et al. 2000). Finally, in the foraging paradigm, where one makes decisions regarding how long to stay and accumulate reward from one patch and then moves with certain speed to another patch, the goods collection duration and the vigor (movement speed and duration) with which human subjects move from one reward site to another are governed by a mechanism allowing one to maximize the overall capture rate (Yoon et al. 2018).

In line with this shared optimization hypothesis, we and others have proposed that control of urgency is critical for reward rate maximization during decision-making between actions (Churchland et al. 2008; Ditterich 2006; Malhotra et al.

Correspondence: D. Thura (david.thura@inserm.fr).

2017, 2018; Standage et al. 2011; Thura et al. 2012). Urgency is a context-dependent, motor-related signal that grows over the time course of deliberation, pushing the decision-related neural activity toward the commitment threshold (Kira et al. 2015; Murphy et al. 2016; Steinemann et al. 2018; Thura and Cisek 2014). Remarkably, we demonstrated in a changing evidence decision task that urgency level at decision time strongly influences speed and duration of the following motor commands: early decisions, usually made based on strong sensory evidence but low urgency, were followed by long movements (in terms of duration), whereas late decisions, relying on weak sensory evidence but strong urgency, were followed by faster movements. Moreover, when subjects were encouraged to make faster and less accurate decisions in distinct blocks of trials, movements were faster compared with blocks encouraging slow and accurate choices. These results imply that a shared invigoration signal, possibly computed in the basal ganglia, coordinates the unified adaptation of the speed-accuracy trade-off during both decision-making and action execution to control the rate of reward (Cisek and Thura 2018; Thura et al. 2014; Thura and Cisek 2016, 2017; Thura, 2020).

We proposed a model of this hypothetical mechanism, labeled the “shared regulation” hypothesis (Fig. 1A; Thura et al. 2014). In this model, speed-accuracy trade-offs for deciding and acting are influenced by a shared decision urgency/movement vigor signal. As a consequence, the context-dependent urgency level at which a decision is made should determine the vigor (duration and speed scaled by amplitude) of movements produced to express this choice, and conversely, the context-dependent vigor of movements executed to express a choice should predict the level of urgency with which that choice is made. Recent behavioral and neurophysiological data collected

in both trained monkeys and naive humans strongly support the former prediction (Thura et al. 2014; Thura and Cisek 2016; Thura 2020). The latter prediction, namely, whether or not the fastest choices are made in motor contexts encouraging the most vigorous movements (Fig. 1B), remains, however, to be tested.

To this aim, we conducted an experiment in which human subjects performed a probabilistic decision task in which perceptual choices were expressed by reaching movements toward targets whose size and distance from the starting point varied across blocks of trials, allowing us to assess the effects of the motor context on subjects’ decision policy. In the present work, the speed and duration of the movements are considered as indicators of action vigor and the movement speed-accuracy trade-off are used to modulate this vigor.

## MATERIALS AND METHODS

**Participants.** Twenty-three healthy human subjects (ages: 18–41 yr; 17 women; 21 right-handed) participated in this study. All gave their written consent before starting the experiment. The ethics committee of INSERM (IRB00003888) approved the protocol on March 19, 2019. Each participant was asked to perform two experimental sessions. They received monetary compensation (20 € per completed session) for participating in this study. Among them, 20 (ages: 20–41 yr; 16 women; 18 right-handed) completed at least two sessions and have thus been included in the present data set.

**Data set.** The decision and motor behaviors of most of the subjects (17/20) have been described in a recent publication aimed to report the effect of decision strategy on movement properties in human subjects (Thura 2020). This analysis showed that according to the shared regulation hypothesis, the urgency level at the time of decision commitment strongly influences movement kinematics, with urgency-based decisions leading to vigorous movements. In the present study, we analyzed data of the same subjects along with data from three additional ones, but we grouped trials depending on movement con-

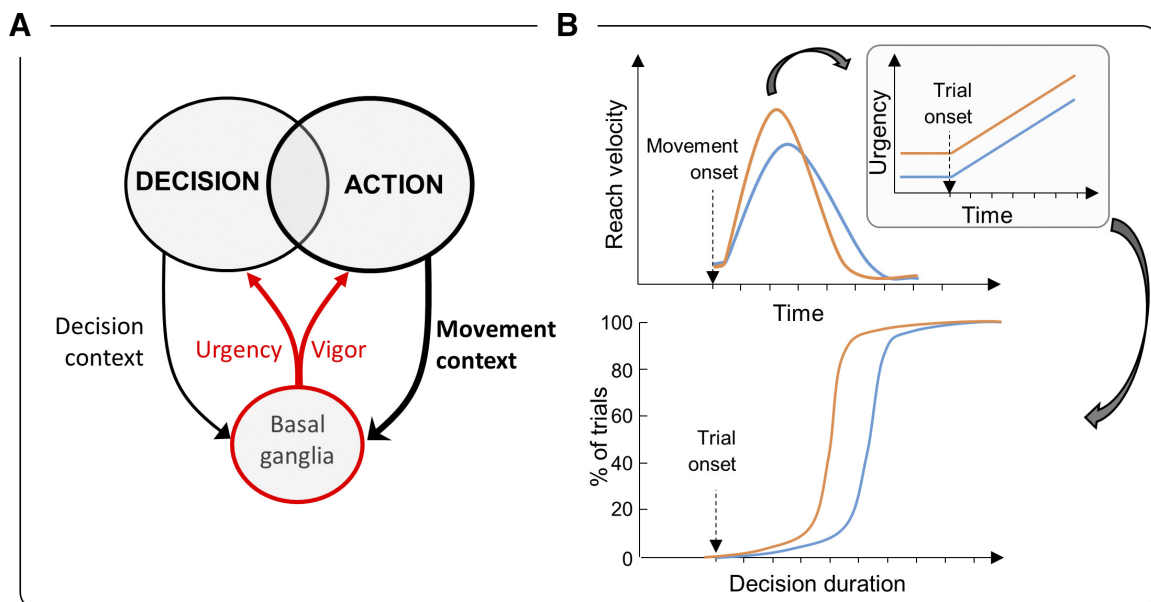


Fig. 1. “Shared regulation” hypothesis. *A*: simplified hypothetical mechanism of a shared regulation of decision and movement durations by one unique invigoration (decision urgency/movement vigor) signal, possibly computed in the basal ganglia (Thura et al. 2014; Thura and Cisek 2017). Thick black lines illustrate the manipulation of the motor context, tested in the present study, leading to the modulation of the urgency/vigor signal. *B*: the shared regulation hypothesis makes a simple prediction regarding the effect of the motor context in which a decision is made on the duration of that decision: if a context encourages execution of vigorous (faster, shorter) movements (orange) to report choices, then the urgency level in this context should be raised compared with another context in which movements need to be less vigorous but more accurate (blue). As a consequence, equally difficult decisions made in the vigorous block of trials should be, on average, shorter than those made in the block encouraging slow and accurate movements.

straints (target size/movement amplitude configurations, see below), allowing us to test on the same subjects the reverse side of the shared regulation hypothesis, i.e., the effects of motor context on decision policy.

**Setup.** The subjects sat in an armchair and made planar reaching movements using a handle held in their dominant hand (Fig. 2A). A digitizing tablet (GTCO CalComp) continuously recorded the handle horizontal and vertical positions (100 Hz with 0.013-cm accuracy). Target stimuli and cursor feedback were projected by a Dell P2219H LCD monitor (60-Hz refresh rate) onto a half-silvered mirror suspended 26 cm above and parallel to the digitizer plane, creating the illusion that targets floated on the plane of the tablet. Unconstrained eye movements and pupil area of a subset of subjects were recorded using an infrared camera (ISCAN; sampling rate of 120 Hz; data not shown).

**Tasks.** The subjects performed a modified version of the tokens task (Fig. 2B; see Cisek et al. 2009 for the original version). They were faced with a visual display consisting of three blue circles (1.5-cm radius) placed horizontally at a distance of 6 cm from each other (the “decision” stimuli). In the central blue circle, 15 small tokens were randomly arranged. Positioned 12 cm below, three black circles, organized horizontally as well, defined the “movement” stimuli. While the central black circle radius was kept constant at 0.75 cm, the size of the two lateral black circles and their distance from the central circle could vary, set to either 0.75 (small) or 1.5 cm (big) of radius and either 6 (short) or 12 cm (long) of distance from the central circle, in distinct blocks of trials. This design allowed us to define four motor blocks depending on the size/distance combination of the two targets: “small/short,” “small/long,” “big/short,” and “big/long” (Fig. 2C).

A trial was initiated when the subject moved and hold the handle into the small black central circle (starting position) for 500 ms. Tokens then started to jump, one by one, every 200 ms in one of the two possible lateral blue circles. The subjects’ task was to decide which of the two lateral blue circles would receive the majority of the tokens at the end of the trial. They reported their decisions by moving the handle into the lateral black circle corresponding to the side of the chosen blue circle. Importantly, subjects were allowed to make and report their choice at any time between the first and the last jump. Arm movement duration could not exceed 800 ms, irrespective of the motor block. If a movement exceeded 800 ms (too slow) or if it reached the target but failed to stop in it within 800 ms (inaccurate), the trial was considered as a movement error trial. Once the choice was properly reported, the remaining tokens jumped more quickly to their final circles. In separate blocks of trials, this postdecision interval was set to either 20 ms (“fast” decision block) or 150 ms (“slow” decision block). The acceleration of the remaining tokens implicitly encouraged subjects to decide before all tokens had jumped into their

respective lateral circles, to save time and increase their rate of reward. Note that each reaching movement carries a temporal cost with respect to reward rate maximization (see Eq. 3) because the remaining tokens accelerate only when action is completed. After the handle was held in the target for 500 ms, visual feedback about decision success or failure (the chosen decision circle turning either green or red, respectively) was provided after the last token jump. A 1,500-ms period (the intertrial interval) preceded the following trial.

Before and after the tokens task described above, each subject also performed 100 trials of a delayed reach task (DR task). This task was identical to the tokens task except that there was only one lateral decision circle displayed at the beginning of the trial (at either the right or the left side of the central circle with 50% probability), and all tokens moved from the central circle to this unique circle at a GO signal occurring after a variable delay ( $1,000 \pm 150$  ms). They executed 2 different motor blocks of 25 trials each before the tokens task and the 2 other motor blocks (25 trials each) after the tokens task. This DR task was used to estimate the sum of the delays attributable to sensory processing of the stimulus display as well as to response initiation in each motor condition.

**Instructions.** In a given session, subjects were asked to complete one slow decision block and one fast decision block of the tokens task. To complete a decision block (either fast or slow), subjects had to make 160 correct choices, indirectly motivating them to optimize successes per unit of time. After the first block was completed, a short break was offered to the subject. Within each decision block, the size of the movement targets and their distance from the starting circle, i.e., the motor blocks, were varied every 40 trials. In a session, each motor block was thus performed twice, once in the slow decision block and once in the fast decision block.

Subjects performed two sessions (test-retest design), one a day, and each of them separated by a maximum of 7 days. In *session 1*, subjects always started the tokens task in the slow decision block with the following succession of motor blocks: small/short, small/long, big/short, and big/long; followed by the execution of the fast decision block with the same order of motor blocks. To prevent any block-related confounding effect, the order of decision and motor block presentation was reversed in *session 2*. Before the first session, we explicitly described to the subjects the principle of each decision block, specifying that deciding quickly in the fast block was more advantageous in terms of time-saving than in the slow block (because of the larger acceleration of the remaining tokens) but that such hasty behavior could also lead to more erroneous decisions. A short recall was provided before the second session started. Because subjects were informed that they had to complete a given number of correct responses in each session, they were all aware that they were presented with a speed/accuracy trade-off in this task. A practice period

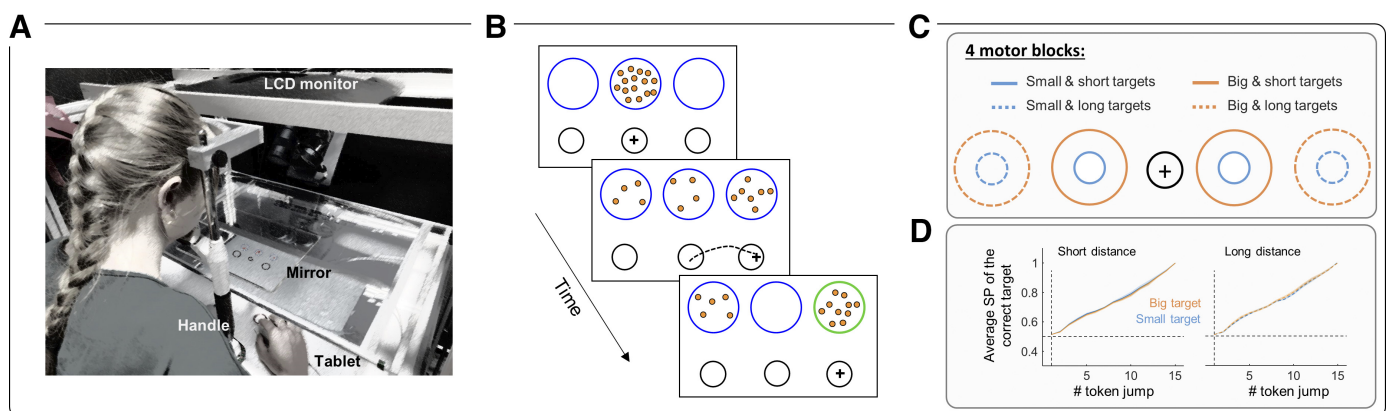


Fig. 2. Apparatus, experimental design, and conditions. *A*: experimental apparatus. *B*: time course of a trial in the tokens task. *C*: motor conditions, i.e., movement target size and distance combinations. In distinct blocks of trials, both lateral targets could be either small and located close to the starting circle (black), small and located far from the starting circle, big and located close to the starting circle, or big and located far from the starting circle. *D*: average success probability (SP) profiles of trials experienced by subjects in each of the 4 motor conditions.



consisting of performing 20 tokens task trials in the slow decision and big/short motor blocks was proposed at the beginning of the first session, mainly allowing subjects to get familiar and comfortable with the manipulation of the handle on the tablet. Among the 23 subjects who participated in this study, two have been tested six and seven times. The additional sessions performed by these two subjects are not described in the present report.

**Data analysis.** All arm movement data were analyzed off-line using MATLAB (MathWorks). Reaching characteristics were assessed using the subjects' movement kinematics. Horizontal and vertical position data were first filtered using a tenth-degree polynomial filter and then differentiated to obtain a velocity profile. Onset and offset of movements were determined using a 3.75 cm/s velocity threshold. Peak velocity was determined as the maximum value between these two events, and end point error was defined as the Euclidian distance separating the target center from the movement end point location. The dispersion of movement end points is visualized with confidence ellipses representing an isocontour of the Gaussian distribution, defining the region that contains 95% of all samples in each condition.

We computed at each moment during a trial the success probability  $p_i(t)$  associated with choosing each target  $i$ . For a total of 15 tokens, if at a particular moment in time the right target contains  $N_R$  tokens, whereas the left contains  $N_L$  tokens, and there are  $N_C$  tokens remaining in the center, then the probability that the target on the right will ultimately be the correct one (i.e., the success probability of guessing right) is as follows:

$$p(R|N_R, N_L, N_C) = \frac{N_C!}{2^{N_C}} \sum_{k=0}^{\min(N_C, 7-N_L)} \frac{1}{k!(N_C-k)!} \quad (1)$$

To characterize the success probability profile of each trial, we calculated this quantity (with respect to either the correct target or the target ultimately chosen by the subject, depending on purposes) for each token jump. To ensure that the difficulty of decisions was homogeneous among subjects and experimental conditions, we controlled the sequence of trials experienced by subjects in each session. Especially, we interspersed among fully random trials (20% of the trials in which each token is 50% likely to jump into the right or the left lateral circle) three special types of trials characterized by particular temporal profiles of success probability. Subjects were not told about the existence of these trials. Thirty percent of trials were so-called "easy" trials, in which tokens tended to move consistently toward one of the circles, quickly driving the success probability  $p_i(t)$  for each toward either 0 or 1. Another 30% of trials were "ambiguous," in which the initial token movements were balanced, making the  $p_i(t)$  function close to 0.5 until later in the trial. The last special trial type was called "misleading" trials (20%) in which the two to three first tokens jumped into the incorrect circle and the remaining ones into the correct circle. In all cases, even when the temporal profile of success probability of a trial was pre-designed, the actual correct target was randomly selected on each trial. Importantly, the sequence of trials was designed such as the proportion of each trial type was similar in each decision and motor condition (Fig. 2D).

To estimate the time at which subjects committed to their choice (decision time, DT) on each trial in the tokens task, we detected the time of movement onset, defining the subject's reaction time (RT), and subtracted from it her/his mean sensorimotor delays (SM) estimated based on her/his reaction times in the same motor block of the delayed reach task performed the same day. Decision duration (DD) was computed as the duration between the DT and the first token jump. Equation 1 was then used to compute for each trial the success probability at the time of the decision (SP).

Calculation of subjects' accuracy criterion at decision time relies on the available sensory evidence at that time. Because it is very unlikely that subjects can calculate Eq. 1, we computed a simple "first-order" approximation of sensory evidence as the sum of log-likelihood ratios (SumLogLR) of individual token movements, as

follows (Cisek et al. 2009, p. 11567, provides more details on this analysis):

$$\text{SumLogLR}(n) = \sum_{k=1}^n \log \frac{p(e_k|S)}{p(e_k|U)}, \quad (2)$$

where  $p(e_k|S)$  is the likelihood of a token event  $e_k$  (a token jumping into either the selected or unselected target) during trials in which the selected target  $S$  is correct, and  $p(e_k|U)$  is its likelihood during trials in which the unselected target  $U$  is correct. The SumLogLR metric is thus proportional to the difference in the number of tokens that have moved in each circle before the moment of decision. To characterize the decision policy of a given subject in a given block of trials, we binned trials as a function of the total number of tokens that moved before the decision and calculated the average SumLogLR for each bin.

To quantify subjects' performance relative to the task objective, i.e., complete a given number of correct decisions, assuming they tried to complete each block as quickly as possible, we first calculated for correct and bad decisions the reward rate (RR), using a local definition (Haith et al. 2012; Thura et al. 2012) that corresponds to the expected number of correct choices per unit of time. This is computed as follows:

$$RR_n = \frac{SP_n}{DD_n + SM + MD_n + RD_n + ITI}, \quad (3)$$

where  $SP_n$  is the probability that the choice made on trial  $n$  was correct,  $DD_n$  is the time taken to make the decision,  $SM$  is the sensorimotor delays (specific to each motor context but constant for a given session),  $MD_n$  is the movement duration,  $RD_n$  is the duration of the remaining token jumps after the target is reached, and  $ITI$  is the intertrial interval (fixed at 1,500 ms). From the average reward rate computed in each motor block, we then calculated the average number of correct choices per minute and deducted from it the time necessary to complete a given number of correct choices in each condition of interest.

Comparisons of decision duration, success probability, movement duration, peak velocity, accuracy, and block duration between conditions performed for each subject are statistically tested with Wilcoxon-Mann-Whitney (WMW; two-sided rank sum) tests. The effect of motor condition on sensory evidence at decision time as a function of decision duration is statistically tested with analyses of covariance (ANCOVAs). For these analyses, very fast decisions made before token *jump 4* are discarded. Decisions made before *jump 4* were rare (see Thura 2020), and success probability homogeneity (if subjects decide before token *jump 4*, it is likely because the first 3 tokens jumped into the same target) at that time makes data exclusion reasonable. The proportion of inadequate movements in small-target conditions (small/short and small/long blocks) is statistically compared with the proportion of inadequate movements in big-target conditions (big/short and big/long blocks) for each subject with chi-square tests. For all statistical tests, the significance level is set a 0.05.

## RESULTS

**Effect of motor context on motor behavior in the tokens task.** As expected, the motor context in which decisions were reported strongly influenced subjects' movement properties and performance. First, we calculated the percentage of trials in which an inadequate movement was performed to express a choice, i.e., a movement exceeding 800 ms (too slow) or failing to stop and maintain the position in the target within 800 ms (inaccurate). In the first session, most subjects (18/20) performed significantly more inadequate movements in the small-target (small/short and small/long blocks) condition compared

with the big-target (big/short and big/long blocks) condition (chi-square tests,  $P < 0.05$ ). Movement “error” rates within blocks are the following across the population: small/long target blocks,  $18.8\% \pm 6.8$ ; small/short,  $5.5\% \pm 3.1$ ; big/long,  $4.5\% \pm 2.7$ ; and big/short,  $1\% \pm 1.3$ . Despite an overall slight decrease, the same impact of motor constraint was observed on movement error rate during *session 2*: 19 of 20 subjects made more inadequate movements in the small-target compared with the big-target condition (chi-square tests,  $P < 0.05$ ), with the following error rates in each of the four motor contexts: small/long target blocks,  $16.7\% \pm 4.5$ ; small/short,  $4.8\% \pm 1.8$ ; big/long,  $2.35\% \pm 1.5$ ; and big/short,  $1.1\% \pm 1.3$ . Figure 3A shows the dispersion of movement end points in one example subject who performed the tokens task in the four motor blocks. In this plot, correct and inadequate (too slow or inaccurate) movements trials are included. Confidence ellipses (containing 95% of all samples in each condition) largely extend outside of movement targets in small-target trials, especially when targets are far from the starting center, whereas they almost entirely fit into movement targets in big-target trials.

We then focused analyses on trials in which an adequate movement was performed to express a choice, irrespective of the outcome of that choice. As expected, reaching movement properties, in terms of velocity peak, duration, and end-point “error” (the distance between target center and movement offset location), were affected by the motor context in which movements were executed. Figure 3B shows for the same representative subject the reaching velocity profiles in trials sorted as a function of the four motor blocks. Unsurprisingly, movement velocity was largely higher and duration longer in long-target (dotted lines) compared with short-target trials (solid lines), regardless of the size of the target. The size of the target also modulated movement speed and duration, but to a lesser extent. Movements were indeed slightly faster and shorter when executed toward big targets (orange lines) compared with those executed toward small targets (blue lines).

This effect of motor context on movement properties was observed on the vast majority of subjects performing either the tokens or the delayed reach (DR) task. To simplify comparisons in the following analyses, we grouped trials depending on 1) target size, defining two conditions, small-target vs. big-target conditions, regardless of target distance from the starting circle, and 2) target distance from the starting circle, defining

two other conditions, short-target vs. long-target conditions, regardless of target size.

First, most of the subjects reported decisions by making significantly faster (15/20 subjects, WMW test,  $P < 0.05$ ), shorter, in terms of duration (17/20 subjects, WMW test,  $P < 0.05$ ), and more dispersed (18/20 subjects, WMW test,  $P < 0.05$ ) movements in the big-target compared with the small-target condition (Fig. 4A). Second, all subjects reached long targets with significantly faster and longer movements compared with movements executed toward short targets (WMW test,  $P < 0.05$ ; Fig. 4B, *left* and *middle*). In this distance contrast, we observed that end-point distances from target center were not as consistently modulated as in the size contrast, being significantly larger for the long target compared with the short-target condition in only 9 of 20 subjects (WMW test,  $P < 0.05$ , Fig. 4B). The same influence of target characteristics on reaching velocity, duration, and accuracy was found in the DR task (not shown). Finally, the influence of target characteristics on movement parameters was similar in the two experimental sessions and the two decision blocks (slow and fast; not shown).

To summarize, manipulating the target characteristics in distinct blocks of trials successfully modulated reaching movement properties, encouraging subjects to either emphasize speed or accuracy to execute movements in these blocks to express their choices. Next, we assess whether or not these context-dependent adjustments of motor parameters influenced the decision policy leading to the actions executed to report choices.

*Effect of motor context on subjects’ decision behavior.* To determine the potential impact of movement context on decision policy, we first analyzed subjects’ decision duration (regardless of the decision outcome) by sorting trials depending on target characteristics, irrespective of the session and the decision condition (slow or fast).

By first comparing decisions made in big-target (big/short and big/long) vs. small-target (small/short and small/long) trials, we found that decisions were overall shorter in the small-target compared with the big-target condition (1,099 vs. 1,154 ms). Remarkably, the difference is significant for half of the population (WMW test,  $P < 0.05$ ; Fig. 5A, *left*). Only one subject behaved the opposite way, making significantly faster

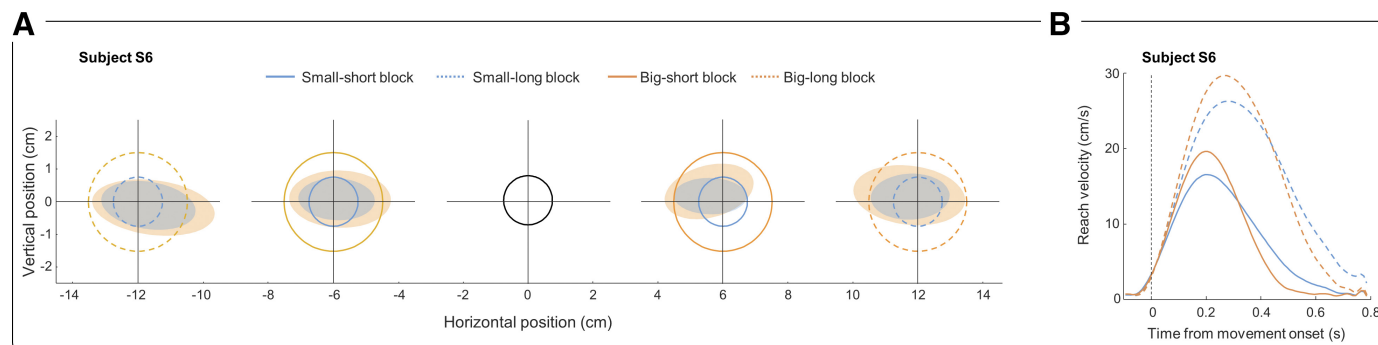


Fig. 3. Motor behavior in one example subject. *A*: the motor visual display depicted in Fig. 2 along with shaded ellipses illustrating, for each motor condition and side with respect to the start circle (black), the dispersion (an isocontour of the Gaussian distribution) of one example subject (S6) reaching end points in the tokens task. Each ellipse contains 95% of the data in each condition, and trials include correct and inadequate (too slow or inaccurate) movements executed in the 2 sessions and the 2 decision conditions (slow and fast). *B*: reach velocity profiles of the same subject in the 4 motor conditions. Same color/style convention as in *A*. Only adequate movements are included.

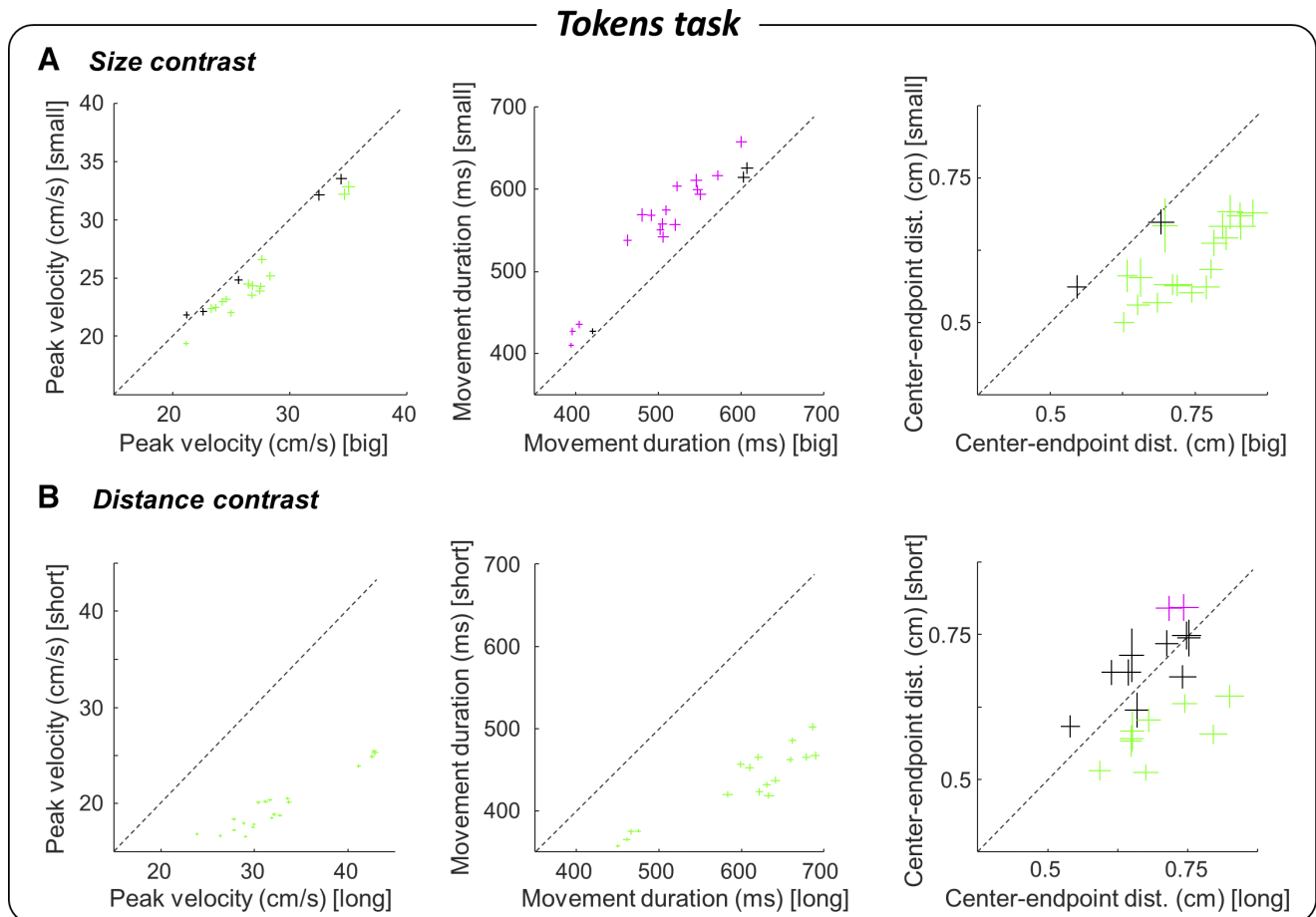


Fig. 4. Effect of motor context on population motor behavior. *A*: average reaching movement peak velocity (*left*), duration (*middle*), and target center-end point distance (*right*) of each subject during big-target (big/short and big/long blocks, x-axis) and small-target (small/short and small/long blocks, y-axis) conditions performed in the tokens task. Green (magenta) pluses indicate the mean and SE for subjects for whom data are larger (smaller) in the big-target condition compared with the small-target condition and the difference is significant (Wilcoxon–Mann–Whitney test,  $P < 0.05$ ). Data include trials collected from both *sessions 1* and *2*, in both the slow and fast decision blocks. *B*: same as *A* for trials executed in the long-target (small/long and big/long blocks, x-axis) vs. the short-target (small/short and big/short blocks, y-axis) condition. dist., Distance.

choices when allowed to report them with fast, less accurate reaching movements. Importantly, we found virtually no difference between the average decision difficulties (quantified as success probability profiles; see MATERIALS AND METHODS and Fig. 2*D*) in the two motor conditions, excluding a role of the sensory evidence experienced by the subjects in the difference of decision duration observed between small- and big-target contexts. Did this shortening of decision duration affect choice accuracy? To answer that question, we analyzed the amount of sensory evidence that subjects needed to commit to their choices (i.e., their accuracy criterion, computed as the sum of the log-likelihood ratios; see MATERIALS AND METHODS) as a function of decision duration for the two motor conditions, small- and big-target trials (Fig. 5*A*, *middle*). First, the level of sensory evidence that subjects required before committing to a choice decreased as a function of decision duration, irrespective of motor conditions (ANCOVA, SumLogLR, time effect,  $F_{1,347} = 164$ ,  $P < 0.0001$ ). This observation suggests that the more time is elapsing over the time course of a trial, the more decisions rely on a sensory-agnostic signal. In our previous studies as well as in others, this decreasing accuracy criterion is interpreted as a behavioral signature of an urgency-gating mechanism of decision-making, which in short describes the

decision variable as the combination of sensory evidence with an urgency signal, and the decision is made when the decision variable reaches a constant threshold (Cisek et al. 2009; Thura et al. 2012).

Importantly for the present report, we found that the accuracy criterion of subjects performing the tokens task in small-target trials was significantly lower than in big-target trials, for any decision made after token *jump 3* (ANCOVA, SumLogLR, target size effect,  $F_{1,347} = 4.63$ ,  $P = 0.03$ ). This indicates that subjects were more willing to tolerate less sensory evidence to make their choices in small-target compared with big-target trials. As a consequence, decisions were usually less likely to be correct in the small-target compared with the big-target context (Fig. 5*A*, *right*). This decrease of success probability in small-target trials was significant in 7 of the 10 subjects showing a significant decrease of decision duration as a function of target size (WMW test,  $P < 0.05$ ).

We next compared decision durations in short- vs. long-target trials, a contrast that strongly modulates movement speed of all subjects (Fig. 4*B*, *left*). We found that the impact of target distance, and thus movement speed, on decision duration was less consistent at the population level compared with the impact of target size described above (Fig. 5*B*, *left*).

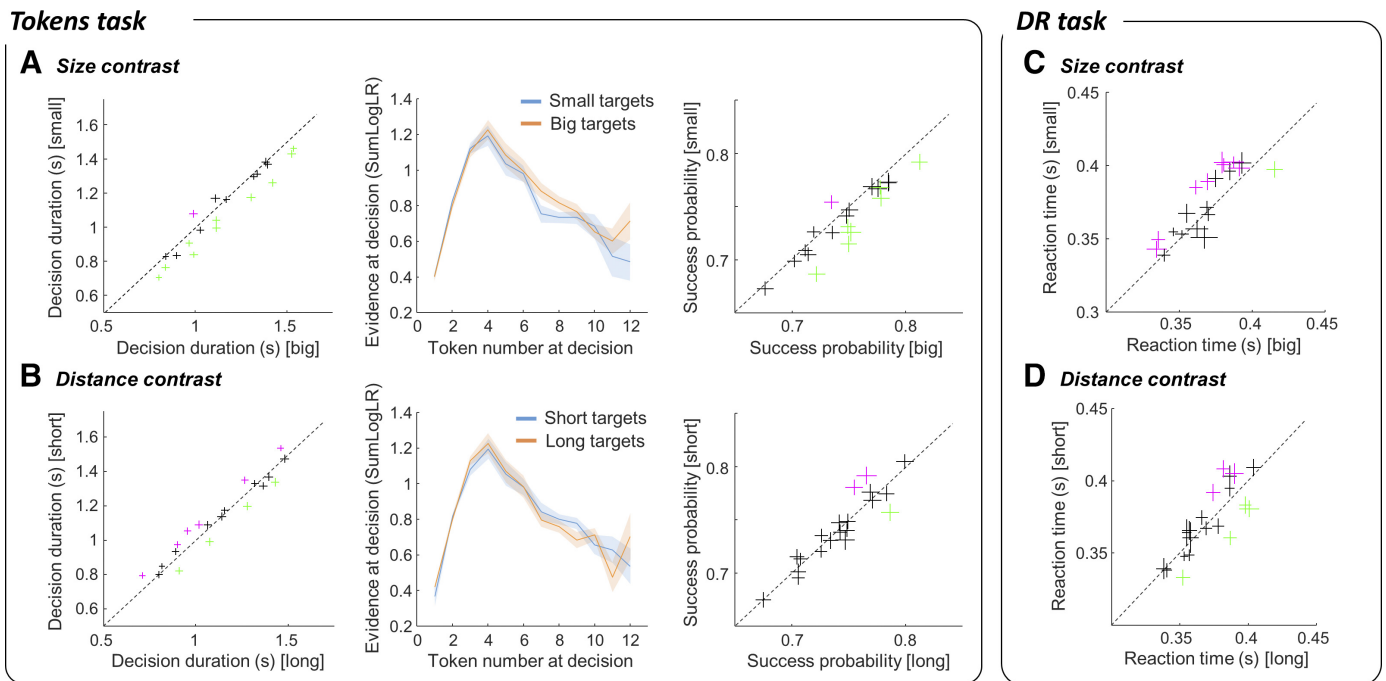


Fig. 5. Effect of motor context on decision behavior. *A, left*: average decision duration of each subject during big-target (*x*-axis) and small-target (*y*-axis) conditions performed in the tokens task. Green (magenta) pluses indicate the mean and SE for subjects for whom data are larger (smaller) in the big-target condition compared with the small-target condition and the difference is significant (Wilcoxon–Mann–Whitney test,  $P < 0.05$ ). *Middle*: average ( $\pm$ SE) evidence at decision time across subjects as a function of decision duration in the small-target (blue) and the big-target (orange) conditions of the tokens task. *Right*: mean success probability of each subject during big-target (*x*-axis) and small-target (*y*-axis) conditions performed in the tokens task. Same convention as at *left*. Data include trials collected from both *sessions 1* and *2*, in both the slow and fast decision blocks. *B*: same as *A* for trials executed in the long-target vs. short-target conditions. *C*: average reaction time of each subject during big-target (*x*-axis) and small-target (*y*-axis) conditions performed in the delayed reach task. *D*: same as *C* for trials executed in the long-target (*x*-axis) vs. the short-target (*y*-axis) condition. SumLogLR, sum of log-likelihood ratios.

Indeed, we observed that 6 subjects made significantly longer decisions in the short-target compared with the long-target condition (WMW test,  $P < 0.05$ ), 4 subjects behaved the opposite way (WMW test,  $P < 0.05$ ), and the 10 remaining subjects did not behave differently, in terms of decision duration, between the two motor conditions. We also found that target distance did not significantly influence the quantity of sensory information used by subjects to commit to their choice (ANCOVA, SumLogLR, target distance effect,  $F_{1,346} = 0.13$ ,  $P = 0.72$ ; Fig. 5*B, middle*), and the success probability of these choices was only rarely significantly modulated as a function of target distance (Fig. 5*B, right*).

We next analyzed the effect of target size and distance on subjects' reaction times (RT) in the delayed reach (DR) task. In the DR task, no volitional commitment needed to be made as

subjects were instructed with both the correct target and when to execute their response (see MATERIALS AND METHODS). In this task, we found that subjects' RTs were overall longer in small-target compared with big-target trials (375 vs. 367 ms), with a significant difference for 8 of 20 subjects (WMW test,  $P < 0.05$ ) and only 1 subject behaving significantly the opposite way (Fig. 5*C*). Interestingly, we found a significant correlation between the modulation of decision duration by target size in the tokens task and the modulation of reaction time in the same conditions in the DR task. In other words, the more subjects expedited decisions in the small-target condition of the tokens tasks, the more they slowed down their response initiation in the same condition in the DR task (Pearson correlation,  $r = -0.495$ ,  $P = 0.026$ ; Fig. 6). By contrast, reaction times were less homogeneously affected

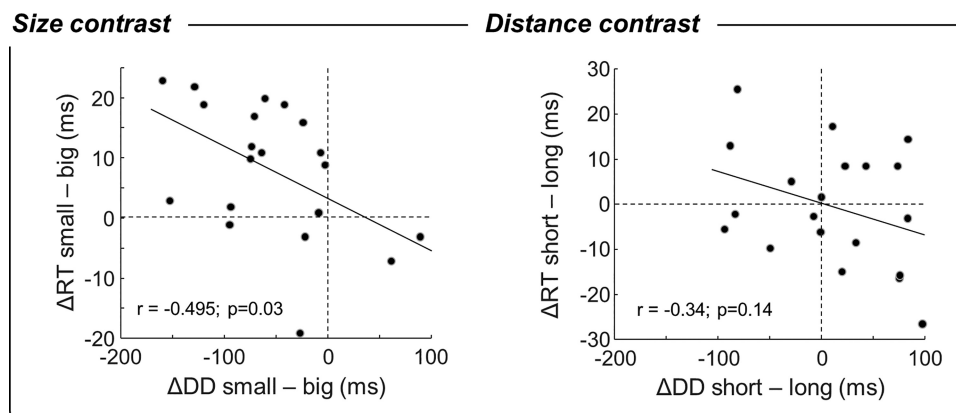


Fig. 6. Relationship between the effect of motor context on the decision and instructed tasks. *Left*: correlation between the difference of decision duration ( $\Delta$ DD) in small- vs. big-target conditions in the tokens task (*x*-axis) and the difference of reaction time ( $\Delta$ RT) in the same conditions in the delayed reach task (*y*-axis). Each circle shows data from 1 individual subject. *Right*: same as *left* for the distance contrast (short- vs. long-target conditions).



by the distance condition in the DR task. Four subjects reacted faster in short- compared with long-target blocks, and three subjects behaved the opposed way (WMW test,  $P < 0.05$ ; Fig. 5D).

To assess whether the effect of target size on decision policy was dependent on the decision context, i.e., the slow or fast decision blocks of the tokens task, we computed subjects' decision duration, success probability, and sensory evidence at decision time for each of the two size conditions, separately for the two decision blocks. In a recent report (Thura 2020), I described in detail subjects' behavior in the two decision conditions. Quickly, the "slow" decision block of trials encourages slow and accurate decisions because the tokens that remain in the central decision circle after movement completion accelerate only a little compared with the predecision period (see MATERIALS AND METHODS). By contrast, in the "fast" block of trials, the remaining tokens accelerate a lot, allowing subjects to potentially save a lot of time by deciding quickly, permitting them to eventually maximize their reward rate. In Thura (2020), I showed that subjects behaved accordingly, making faster (1,028 vs. 1229 ms across subjects) and less accurate (0.87 vs. 0.97) decisions in the fast block compared with the slow block of trials (see the average distributions of decision duration across subjects in the 2 decision blocks in Fig. 7, A and B).

In the present report, we demonstrate that the impact of target size on decision policy, especially accuracy, is larger in the slow block than in the fast block of trials. Indeed, decision durations were significantly modulated by target size in 8 of 20

subjects performing the slow block, whereas they were modulated in only 6 subjects performing the tokens task in the fast condition (WMW test,  $P < 0.05$ ). Moreover, the accuracy criterion was significantly higher for big-target compared with small-target trials in the slow block (ANCOVA, SumLogLR, size effect,  $F_{1,345} = 13.6$ ,  $P = 0.0003$ ) but not in the fast block ( $F_{1,298} = 0.1$ ,  $P = 0.75$ ; Fig. 7, A and B, left). As a consequence, success probability was strongly influenced by target size in the slow block (significantly modulated in 9 of 20 subjects; WMW test,  $P < 0.05$ ), whereas effects were more balanced in the fast blocks (Fig. 7, A and B, right).

Next, we analyzed the effect of target size on decision policy depending on the level of experience of subjects in the tokens task. To do this, we computed subjects' decision duration, success probability, and sensory evidence at decision time for decisions made in the slow decision block for each of the two target size conditions, separately for the two experimental sessions. Overall, we found that the impact of the target size on decision policy did not strongly evolve with training. Decision durations were slightly more modulated by target size in the first session than in the second sessions (5/20 and 3/20 subjects with a significant effect of target size on success probability in *session 1* and 2, respectively; WMW test,  $P < 0.05$ ), but accuracy criterion (ANCOVA, SumLogLR, size effect,  $F_{1,320} = 2.5$ ,  $P = 0.1$  in *session 1*;  $F_{1,330} = 10.5$ ,  $P = 0.0013$  in *session 2*) and, to a lesser extent, success probability (4/20 and 5/20 subjects with a significant effect of target size on success probability in *session 1* and 2, respectively; WMW

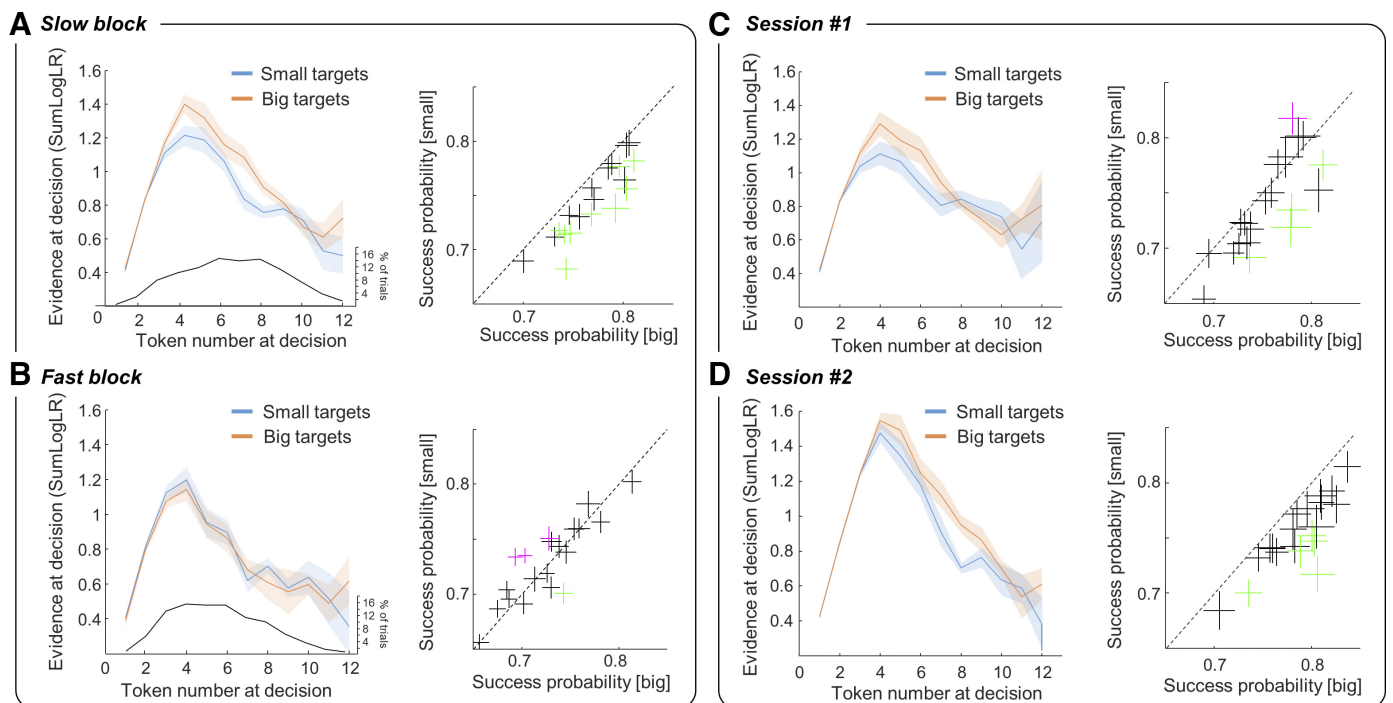


Fig. 7. Effect of motor context on decision accuracy depending on decision context and experience. A, left: average ( $\pm$ SE) evidence at decision time across subjects as a function of decision duration in small-target (blue) and big-target (orange) conditions performed in the "slow" decision block of the tokens task. Black line below shows the average distribution of decision duration across subjects in the slow block. Right: average success probability of each subject during big-target (x-axis) and small-target (y-axis) conditions performed in the slow decision block of the tokens task. Data from both *sessions 1* and 2 are included. Green (magenta) pluses indicate the mean and SE for subjects for whom data are larger (smaller) in the big-target condition compared with the small-target condition and the difference is significant (Wilcoxon–Mann–Whitney test,  $P < 0.05$ ). B: same as A for decisions made in the "fast" decision block of the tokens task. C: same as A for decisions made in the first session, including only slow decision blocks. D: same as C for decisions made during the second session. SumLogLR, sum of log-likelihood ratios.

test,  $P < 0.05$ ) were more affected by target size in *session 2* compared with *session 1* (Fig. 7, *C* and *D*).

Finally, we evaluated the impact of the faster and less accurate choices in the small-target condition compared with the big-target condition on subjects' performance in the tokens task. Because it has been shown that subjects seek to optimize their rate of correct responses rather than their absolute accuracy (Balci et al. 2011), performance is estimated as the duration that subjects needed to complete each motor block. Thus, by calculating the rate of reward and deducting from it the amount of time necessary to complete the different motor blocks in each session (see MATERIALS AND METHODS), we found that this duration was significantly longer in the small-target condition compared with the big-target condition across subjects, regardless of the session performed, when subjects performed the tokens task in the slow decision block (WMW test,  $P = 0.0013$ ; Fig. 8, *left*). By contrast, we found no significant difference in block duration between small- and big-target conditions in the fast decision block of trials (WMW test,  $P = 0.11$ ; Fig. 8, *right*).

## DISCUSSION

In this study, we assessed whether the motor context in which perceptual decisions between actions are made influences human subjects' decision strategy, as predicted by the recently proposed "shared regulation" hypothesis (Thura et al. 2014). This model conceives decision and action as a continuum, regulated by unspecific signals. As a consequence, a motor context favoring vigorous movements should be preceded by fast decisions because of the activation of one unique invigoration signal possibly computed in the basal ganglia (Cisek and Thura 2018). We found that motor context indeed often influenced decision-making, but contrary to the prediction of the shared regulation hypothesis, decisions preceding slow and accurate actions were faster, rather than slower, compared with decisions made in blocks allowing more vigorous and less accurate actions.

In the present task, the action vigor (indicated by movement speed and duration) is assumed to be determined depending on

the speed-accuracy trade-off of each motor condition. However, motivation factors, such as the movement energetic cost, may have contributed to shape action vigor as well (Mazzoni et al. 2007). With the present design, we cannot disentangle the contribution of the accuracy and energy costs on vigor definition, the slower movements executed toward the small targets being also less energetically costly. However, if we assume that the less energetically costly movements should increase the subjects' implicit motivation to decide and act (Mazzoni et al. 2007), those movements should be executed faster than the effortful ones. Yet, our data indicate the opposite results. We thus believe that the accuracy requirement is the main factor that determined movement vigor in our experiment.

*Motor costs influence motor and perceptual decision-making.* The present results first add to the many recent observations that challenge the classic view of behavior organization, inherited from cognitive psychology, in which perception, decision, and action are considered as temporally separate and serial processes (Pylyshyn 1984). Indeed, in ecological scenarios, sensory or value-based decisions are very often expressed by actions that are themselves associated with risks and costs. For instance, a monkey deciding between reaching toward a grape or a nut may prefer the nut, but time and energy expenditure associated with opening its shell may rather encourage him to go for the grape. Because it has been extensively demonstrated that the brain tends to control behavior in such a way that the expected value of a choice is maximized while all types of cost are minimized (Christopoulos and Schrater 2015; Christopoulos et al. 2015; Diamond et al. 2017; Gold and Shadlen 2007; Todorov and Jordan, 2002; von Neumann and Morgenstern 1944), any potentially penalizing factor, including motor costs, should influence the perceptual judgment leading to a potential reward.

In the past decade, several studies have demonstrated that motor costs influence decision-making when choices only rely on movement properties (i.e., motor decisions). Cos and colleagues (Cos et al. 2011, 2014) showed that when humans make rapid choices between reaching actions, they tend to choose the one that carries the lowest biomechanical cost. Morel et al. (2017) found that biomechanics affects action selection, too, but among duration, amplitude, direction, and force, they observed that movement duration is perceived as the greatest cost by subjects. Finally, Michalski et al. (2020) observed that movement amplitude and direction influence the probability of switching from one ongoing movement to another in a common real-life scenario where one has to decide while already acting.

Other work addressed the effects of motor costs on decision-making beyond purely motor choices, i.e., when the decision primarily relies on perceptual or value information, as in the present work. In three of these experiments using the random dots motion discrimination task, data indicate an effect of motor constraints on nonmotor decision-making. Burk et al. (2014) demonstrated that physical effort affects the proportion of changes of mind made by subjects during the deliberation period: the more the change of mind requires a significant energetic cost, the less subjects are willing to perform it. Another study showed that asymmetric biomechanical cost biases perceptual decisions, with subjects more systematically choosing targets associated with movements of lower cost, even if these choices were detrimental to accuracy (Marcos et

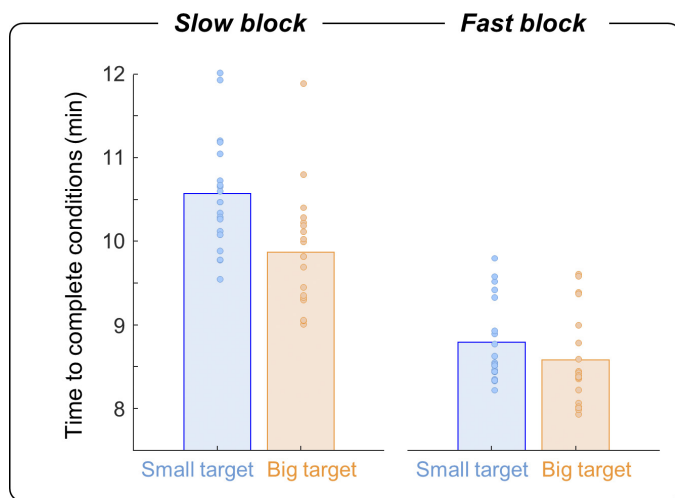


Fig. 8. Influence of target size on the expected duration of blocks. Bars show the average expected time necessary to complete a block of 80 trials, computed based on reward rate in each condition, in the small-target (blue) and big-target (orange) blocks across subjects and sessions, in the slow (*left*) and fast (*right*) decision blocks of trials. Circles illustrate individual data.

al. 2015). In agreement with this observation, Hagura et al. (2017) demonstrated that motion discrimination is influenced by the physical resistance applied to the response. Intriguingly, they showed that motor costs also bias vocally expressed judgments, suggesting that actions changed how subjects perceived the stimuli themselves. It is important to note that in these three studies, each of the two potential targets was assigned a specific motor cost during a given choice. By contrast, in the present work, the two targets were always associated with the same motor cost, and that cost was varied between blocks of trials. The present report is thus to our knowledge the first to show that the motor context in which a movement is performed influences the strategy of subjects during decision-making.

*A flexible mechanism for regulating decision and movement durations.* Decisions about actions typically include a period of deliberation that ends with the commitment to a choice, which then leads to the overt expression of that choice through action execution, at the end of which the reward can be at last consumed. Because decision and action processes are so inextricably linked, it is natural to imagine that they could at least partly share operating principles to maximize the utility of behavior. Decision and action could indeed be considered as a continuum during which regulation signals would affect both processes agnostically, in a unified manner. In agreement with this hypothesis, it has been proposed that movement selection, preparation, and execution are parameterized following economical rules, varying depending on utility estimation: high-valued options lead to faster reaction times and movement speed, and high-perceived effort discounts an option's value, leading to slower reaction and longer movements (Choi et al. 2014; Haith et al. 2012; Kawagoe et al. 1998; Morel et al. 2017; Reppert et al. 2018; Revol et al. 2019; Shadmehr et al. 2010, 2016, 2019; Summerside et al. 2018; Wickler et al. 2000; Yoon et al. 2018).

Our previous results support this hypothesis of a coordination between decision and action durations during behavior. For instance, within fixed decision and motor contexts, both humans and monkeys shorten their movement duration in trials in which decision duration is prolonged, as if extended deliberation duration was compensated by increasing the action speed so that the next opportunity can be encountered more quickly. Between decision contexts, choices made in a fast speed-accuracy trade-off regime are usually followed by faster movements compared with those made in a regime encouraging slow and accurate choices (Thura et al. 2014; Thura 2020). Altogether, these observations indicate that the level of urgency at which a decision is made directly influences movement vigor, suggesting that decision and movement durations are determined by a global decision urgency/movement vigor signal that invigorates behavior to control reward rate (Carland et al. 2019; Cisek and Thura 2018). However, a missing test of the shared regulation hypothesis required to vary the motor context in which a decision is made and assess whether or not a motor context permitting execution of vigorous movements to express choices leads to faster decisions compared with the same difficult decisions made in a demanding motor context, imposing slow and accurate movements. Contrary to this prediction, we did not observe a robust and consistent effect of movement speed per se on decision duration and accuracy (by comparing short- vs. long-target conditions; Fig. 5B). Instead,

data indicate that target size imposes a motor accuracy cost that is tackled by some subjects by shortening the deliberation period (Fig. 5A) so that more time is available to prepare the following movement execution. This interpretation is supported by a postexperiment interview during which most of the participants declared having consciously expedited and thus "sacrificed" their decisions to better prepare action execution in small-target trials.

One critical assumption in this experiment is that action toward the smaller targets requires less vigor compared with the action executed toward large targets. However, an alternative interpretation would state that because small targets impose more preparation time (reaction times are overall longer for small targets than for big targets in the DR task; Fig. 5C), a potential preparation-related urgency would have more time to increase in the small-target blocks compared with the big-target blocks, leading to movements initiated under higher urgency in the small blocks compared with the big blocks. The slower velocity and longer movement duration observed in the small blocks (Fig. 4A for the tokens task) would then be explained by possible different systems for governing action preparation and execution (e.g., Haith et al. 2016). However, we do not believe that a putative preparation-related urgency signal could explain our results because no influence of this urgency is expected at the beginning of the trial and during the deliberation process. Instead, the preparation-related urgency level might differ between the blocks only after commitment, i.e., during movement preparation.

Thus the present results more likely demonstrate that an unconditional and unidirectional relationship between action vigor and decision duration, as predicted by the shared regulation hypothesis, is absent. Instead, our results claim for a flexible mechanism in which decision and action durations are regulated by independent, yet interacting, decision urgency and movement vigor signals. Such flexibility is certainly advantageous given the inherent complexity of the many variable interrelationships at play during goal-directed behavior, where no single decision policy is guaranteed to maximize the reward rate across all contexts.

Flexibility between decision-making and action execution is well illustrated by the relationship between the effect of target size on decision duration in the tokens task and the effect of target size on reaction time in the delayed reach (DR) task. The significant correlation (Fig. 6) indicates that subjects who are slower to initiate a movement in the small-target trials of the DR task are also the subjects who adjust their decision policy the most in these difficult trials in the tokens task. The former result is consistent with data suggesting that effortful movements discount reward value, thus motivation, delaying the initiation of movements (Mazzoni et al. 2007; Shadmehr et al. 2019; Summerside et al. 2018). This relationship thus suggests that economic principles governing behavior utility in non-decision tasks extend to decision-making. It also indicates that when the task difficulty mainly relies on movement execution, as in the DR task, movement effort slows down reaction times, whereas when task difficulty is shared between decision and action, as in the tokens task, movement effort influences the decision process in an opposite way. What could be the relevance of this behavior in terms of performance?

*Impact of a demanding movement on reward rate.* The present data indicate that movement accuracy requirements,



more than speed or duration, forced some subjects to hasten their decisions. It seems that they took advantage of the potentially long deliberation period permitted in the task (up to 3 s) to sometimes shorten their judgment in order to focus on the following movement execution. Interestingly, such adjustment only occurred in blocks of trials in which decisions were encouraged to be conservative (“slow” decision blocks; Fig. 7). Indeed, the large and very profitable, in terms of reward rate, shortening of decision durations observed in the “fast” decision blocks (Fig. 8) probably constrained decision policy too much, preventing any other adjustments of behavior. It is also important to remember that in the tokens task, deciding more quickly does not provide additional time to execute the movement, the maximum movement duration being fixed at 800 ms regardless of subjects’ reach onset time. How then can one explain this suboptimal strategy? One possibility is that our limited cognitive and motor resources imposed a necessary trade-off between decision and action when task constraints were too demanding (Wickens 2002). In this view, subjects had to choose between allocating resources on decision-making while taking the risk of producing inaccurate movements or rather sacrificing decision-making to presumably better prepare and execute their movements. Knowing that in ecological situations as in the present task, a movement usually follows the decision, it is possible that subjects gave priority to the action process, considering that movement failure would prevent reward acquisition even if the decision was correct. Although it may be advantageous in terms of reward rate to decide very quickly while sacrificing a little bit of precision (see *Eq. 3*), as observed when humans and monkeys decide faster in the fast compared with the slow decision block of trials (Fig. 8 and Thura et al. 2014; Thura 2020), our results show, however, that the strategy consisting of sacrificing decision accuracy to execute accurate movements led to a drop of reward rate compared with a condition in which such adjustment was not necessary. This is probably because in small-target trials, the probability of choosing the correct target decreased, even if the amount of time saved during the deliberation period compensated the longer movements made in this condition (Fig. 4).

*Possible neurophysiological origin of the decision and action regulation mechanism.* The interaction between the decision and action regulations provides a clue to the neural origins of the signals implicated in this mechanism. Interacting decision urgency and movement vigor signals would be expected to originate from a region that projects to a wide range of cortical areas to influence both decision-making and action execution. In this respect, the basal ganglia (BG) provide a natural candidate. The BG have long been functionally associated with the regulation of motivated behavior and reinforcement learning for maximizing reward (Frank 2011; Graybiel 2005), and multiple lines of neuropsychological, neurological, and neurophysiological evidence suggest that effort expenditure and movement vigor are largely under the control of activity within a variety of BG structures, including the striatum, substantia nigra, ventral pallidum, and the globus pallidus (Carland et al. 2019; da Silva et al. 2018; Dudman and Krakauer 2016; Fobbs et al. 2020; Mazzoni et al. 2007; Rueda-Orozco and Robbe 2015; Thura and Cisek 2017; Turner and Desmurget 2010; Yttri and Dudman 2018). All these studies along with results from the present report suggest a mechanism in which different populations of cells, located in the BG output nuclei, vary their

activity to adjust both decision and motor durations under specific circumstances, to control the rate of reward. Future experiments designed to record the activity of individual BG cells during decision-making between actions in different decision and motor contexts should allow us to better understand the neural correlates of this regulation mechanism.

*Limitations.* A limitation of the present study, as often in investigations of primate cognition and behavior, relates to the between-subject variability of the results. The average decision duration ranges from ~700 ms to ~1,600 ms depending on subjects (Fig. 5), even though participants faced the same trials under identical conditions. This indicates individual “traits” of decision behavior. Similarly, a subgroup of four subjects was more vigorous than the others to execute their movements (Fig. 4). While revealing probable unaddressed phenomena, these multiple levels of variability are still compatible with a flexible regulation mechanism of decision and action durations that would be idiosyncratic in nature. Another limitation concerns the absence of analysis of decision data in inaccurate or slow movement trials for methodology reasons. In the present report, we show that a difficult movement is often preceded by a fast and inaccurate decision, but this occurs when movements are properly executed. It is possible that subjects sometimes allocated their attention on the decision process, leading in that case to a “sacrifice” of motor control, resulting in failed movements. Further experiments or analyses are needed to reveal which of the two processes, the decision or the action, is typically prioritized by participants in this kind of demanding goal-directed behavior.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank Sonia Alouche and Jean-Louis Borach for effective administrative assistance, Paul Cisek for contributing to setting up of the software environment, Frédéric Volland for expertise during the technical preparation of this experiment, and Martine Meunier for helpful suggestions on the manuscript.

#### GRANTS

This work was supported by a CNRS/INSERM ATIP/Avenir grant and an INSERM Young Investigator Fellowship (to D.T.)

#### DISCLOSURES

No conflicts of interest, financial or otherwise, are declared by the authors.

#### AUTHOR CONTRIBUTIONS

D.T. conceived and designed research; D.T. performed experiments; A.J.R., C.S.L., and D.T. analyzed data; A.J.R., C.S.L., and D.T. interpreted results of experiments; A.J.R. and D.T. prepared figures; A.J.R. and D.T. drafted manuscript; A.J.R., C.S.L., and D.T. edited and revised manuscript; A.J.R. and D.T. approved final version of manuscript.

#### REFERENCES

- Balci F, Simen P, Niyogi R, Saxe A, Hughes JA, Holmes P, Cohen JD. Acquisition of decision making criteria: reward rate ultimately beats accuracy. *Atten Percept Psychophys* 73: 640–657, 2011. doi:10.3758/s13414-010-0049-7.
- Bogacz R, Hu PT, Holmes PJ, Cohen JD. Do humans produce the speed-accuracy trade-off that maximizes reward rate? *Q J Exp Psychol (Hove)* 63: 863–891, 2010. doi:10.1080/17470210903091643.
- Burk D, Ingram JN, Franklin DW, Shadlen MN, Wolpert DM. Motor effort alters changes of mind in sensorimotor decision making. *PLoS One* 9: e92681, 2014. doi:10.1371/journal.pone.0092681.

- Carland MA, Thura D, Cisek P.** The urge to decide and act: implications for brain function and dysfunction. *Neuroscientist* 25: 491–511, 2019. doi:10.1177/1073858419841553.
- Choi JE, Vaswani PA, Shadmehr R.** Vigor of movements and the cost of time in decision making. *J Neurosci* 34: 1212–1223, 2014. doi:10.1523/JNEUROSCI.2798-13.2014.
- Christopoulos V, Bonaiuto J, Andersen RA.** A biologically plausible computational theory for value integration and action selection in decisions with competing alternatives. *PLoS Comput Biol* 11: e1004104, 2015. doi:10.1371/journal.pcbi.1004104.
- Christopoulos V, Schrater PR.** Dynamic integration of value information into a common probability currency as a theory for flexible decision making. *PLoS Comput Biol* 11: e1004402, 2015. doi:10.1371/journal.pcbi.1004402.
- Churchland AK, Kiani R, Shadlen MN.** Decision-making with multiple alternatives. *Nat Neurosci* 11: 693–702, 2008. [Erratum in *Nat Neurosci* 11: 851, 2008.] doi:10.1038/nn.2123.
- Cisek P, Puskas GA, El-Murr S.** Decisions in changing conditions: the urgency-gating model. *J Neurosci* 29: 11560–11571, 2009. doi:10.1523/JNEUROSCI.1844-09.2009.
- Cisek P, Thura D.** Neural circuits for action selection. In: *Reach-to-Grasp Behavior: Brain, Behavior, and Modelling Across the Life Span*, edited by Corbetta D, Santello M. New York: Routledge, 2018, p. 91–118. Frontiers of Developmental Science
- Cos I, Bélanger N, Cisek P.** The influence of predicted arm biomechanics on decision making. *J Neurophysiol* 105: 3022–3033, 2011. doi:10.1152/jn.00975.2010.
- Cos I, Duque J, Cisek P.** Rapid prediction of biomechanical costs during action decisions. *J Neurophysiol* 112: 1256–1266, 2014. doi:10.1152/jn.00147.2014.
- Cos I, Medleg F, Cisek P.** The modulatory influence of end-point controllability on decisions between actions. *J Neurophysiol* 108: 1764–1780, 2012. doi:10.1152/jn.00081.2012.
- da Silva JA, Tecuapetla F, Paixão V, Costa RM.** Dopamine neuron activity before action initiation gates and invigorates future movements. *Nature* 554: 244–248, 2018. doi:10.1038/nature25457.
- Diamond JS, Wolpert DM, Flanagan JR.** Rapid target foraging with reach or gaze: The hand looks further ahead than the eye. *PLoS Comput Biol* 13: e1005504, 2017. doi:10.1371/journal.pcbi.1005504.
- Ditterich J.** Evidence for time-variant decision making. *Eur J Neurosci* 24: 3628–3641, 2006. doi:10.1111/j.1460-9568.2006.05221.x.
- Dudman JT, Krakauer JW.** The basal ganglia: from motor commands to the control of vigor. *Curr Opin Neurobiol* 37: 158–166, 2016. doi:10.1016/j.conb.2016.02.005.
- Fobbs WC, Bariselli S, Licholai JA, Miyazaki NL, Matikainen-Ankney BA, Creed MC, Kravitz AV.** Continuous representations of speed by striatal medium spiny neurons. *J Neurosci* 40: 1679–1688, 2020. doi:10.1523/JNEUROSCI.1407-19.2020.
- Frank MJ.** Computational models of motivated action selection in corticostriatal circuits. *Curr Opin Neurobiol* 21: 381–386, 2011. doi:10.1016/j.conb.2011.02.013.
- Gold JI, Shadlen MN.** The neural basis of decision making. *Annu Rev Neurosci* 30: 535–574, 2007. doi:10.1146/annurev.neuro.29.051605.113038.
- Graybiel AM.** The basal ganglia: learning new tricks and loving it. *Curr Opin Neurobiol* 15: 638–644, 2005. doi:10.1016/j.conb.2005.10.006.
- Hagura N, Haggard P, Diedrichsen J.** Perceptual decisions are biased by the cost to act. *eLife* 6: e18422, 2017. [Erratum in *eLife* 6: e26902, 2017.] doi:10.7554/eLife.18422.
- Haith AM, Pakpoor J, Krakauer JW.** Independence of movement preparation and movement initiation. *J Neurosci* 36: 3007–3015, 2016. doi:10.1523/JNEUROSCI.3245-15.2016.
- Haith AM, Reppert TR, Shadmehr R.** Evidence for hyperbolic temporal discounting of reward in control of movements. *J Neurosci* 32: 11727–11736, 2012. doi:10.1523/JNEUROSCI.0424-12.2012.
- Kawagoe R, Takikawa Y, Hikosaka O.** Expectation of reward modulates cognitive signals in the basal ganglia. *Nat Neurosci* 1: 411–416, 1998. doi:10.1038/1625.
- Kira S, Yang T, Shadlen MN.** A neural implementation of Wald's sequential probability ratio test. *Neuron* 85: 861–873, 2015. doi:10.1016/j.neuron.2015.01.007.
- Malhotra G, Leslie DS, Ludwig CJ, Bogacz R.** Overcoming indecision by changing the decision boundary. *J Exp Psychol Gen* 146: 776–805, 2017. doi:10.1037/xge0000286.
- Malhotra G, Leslie DS, Ludwig CJ, Bogacz R.** Time-varying decision boundaries: insights from optimality analysis. *Psychon Bull Rev* 25: 971–996, 2018. doi:10.3758/s13423-017-1340-6.
- Marcos E, Cos I, Girard B, Verschure PF.** Motor cost influences perceptual decisions. *PLoS One* 10: e0144841, 2015. doi:10.1371/journal.pone.0144841.
- Mazzoni P, Hristova A, Krakauer JW.** Why don't we move faster? Parkinson's disease, movement vigor, and implicit motivation. *J Neurosci* 27: 7105–7116, 2007. doi:10.1523/JNEUROSCI.0264-07.2007.
- Michalski J, Green AM, Cisek P.** Reaching decisions during ongoing movements. *J Neurophysiol* 123: 1090–1102, 2020. doi:10.1152/jn.00613.2019.
- Morel P, Ulbrich P, Gail A.** What makes a reach movement effortful? Physical effort discounting supports common minimization principles in decision making and motor control. *PLoS Biol* 15: e2001323, 2017. doi:10.1371/journal.pbio.2001323.
- Murphy PR, Boonstra E, Nieuwenhuis S.** Global gain modulation generates time-dependent urgency during perceptual choice in humans. *Nat Commun* 7: 13526, 2016. [Erratum in *Nat Commun* 8: 14299, 2017.] doi:10.1038/ncomms13526.
- Myerson J, Green L.** Discounting of delayed rewards: models of individual choice. *J Exp Anal Behav* 64: 263–276, 1995. doi:10.1901/jeab.1995.64-263.
- Pylyshyn Z.** *Computation and Cognition: Toward a Foundation for Cognitive Science*. Cambridge, MA: MIT Press, 1984.
- Reppert TR, Rigas I, Herzfeld DJ, Sedaghat-Nejad E, Komogortsev O, Shadmehr R.** Movement vigor as a traitlike attribute of individuality. *J Neurophysiol* 120: 741–757, 2018. doi:10.1152/jn.00033.2018.
- Revol P, Collette S, Boulot Z, Foncelle A, Niki C, Thura D, Imai A, Jacquin-Courtois S, Cabanac M, Osiurak F, Rossetti Y.** Thirst for intention? Grasping a glass is a thirst-controlled action. *Front Psychol* 10: 1248, 2019. doi:10.3389/fpsyg.2019.01248.
- Rueda-Orozco PE, Robbe D.** The striatum multiplexes contextual and kinematic information to constrain motor habits execution. *Nat Neurosci* 18: 453–460, 2015. doi:10.1038/nn.3924.
- Shadmehr R, Huang HJ, Ahmed AA.** A representation of effort in decision-making and motor control. *Curr Biol* 26: 1929–1934, 2016. doi:10.1016/j.cub.2016.05.065.
- Shadmehr R, Orban de Xivry JJ, Xu-Wilson M, Shih TY.** Temporal discounting of reward and the cost of time in motor control. *J Neurosci* 30: 10507–10516, 2010. doi:10.1523/JNEUROSCI.1343-10.2010.
- Shadmehr R, Reppert TR, Summerside EM, Yoon T, Ahmed AA.** Movement vigor as a reflection of subjective economic utility. *Trends Neurosci* 42: 323–336, 2019. doi:10.1016/j.tins.2019.02.003.
- Standage D, You H, Wang DH, Dorris MC.** Gain modulation by an urgency signal controls the speed-accuracy trade-off in a network model of a cortical decision circuit. *Front Comput Neurosci* 5: 7, 2011. doi:10.3389/fncom.2011.00007.
- Steinemann NA, O'Connell RG, Kelly SP.** Decisions are expedited through multiple neural adjustments spanning the sensorimotor hierarchy. *Nat Commun* 9: 3627, 2018. doi:10.1038/s41467-018-06117-0.
- Summerside EM, Shadmehr R, Ahmed AA.** Vigor of reaching movements: reward discounts the cost of effort. *J Neurophysiol* 119: 2347–2357, 2018. doi:10.1152/jn.00872.2017.
- Thura D.** Decision urgency invigorates movement in humans. *Behav Brain Res* 382: 112477, 2020. doi:10.1016/j.bbr.2020.112477.
- Thura D, Beauregard-Racine J, Fradet CW, Cisek P.** Decision making by urgency gating: theory and experimental support. *J Neurophysiol* 108: 2912–2930, 2012. doi:10.1152/jn.01071.2011.
- Thura D, Cisek P.** Deliberation and commitment in the premotor and primary motor cortex during dynamic decision making. *Neuron* 81: 1401–1416, 2014. doi:10.1016/j.neuron.2014.01.031.
- Thura D, Cisek P.** Modulation of premotor and primary motor cortical activity during volitional adjustments of speed-accuracy trade-offs. *J Neurosci* 36: 938–956, 2016. doi:10.1523/JNEUROSCI.2230-15.2016.
- Thura D, Cisek P.** The basal ganglia do not select reach targets but control the urgency of commitment. *Neuron* 95: 1160–1170.e5, 2017. doi:10.1016/j.neuron.2017.07.039.
- Thura D, Cos I, Trung J, Cisek P.** Context-dependent urgency influences speed-accuracy trade-offs in decision-making and movement execution. *J Neurosci* 34: 16442–16454, 2014. doi:10.1523/JNEUROSCI.0162-14.2014.
- Todorov E, Jordan MI.** Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nat Neurosci* 5: 1226–1235, 2002. doi:10.1038/nn963.
- Turner RS, Desmurget M.** Basal ganglia contributions to motor control: a vigorous tutor. *Curr Opin Neurobiol* 20: 704–716, 2010. doi:10.1016/j.conb.2010.08.022.

- von Neumann J, Morgenstern O. *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1944.
- Wickens CD. Multiple resources and performance prediction. *Theor Issues Ergon Sci* 3: 159–177, 2002. doi:[10.1080/14639220210123806](https://doi.org/10.1080/14639220210123806).
- Wickler SJ, Hoyt DF, Cogger EA, Hirschbein MH. Preferred speed and cost of transport: the effect of incline. *J Exp Biol* 203: 2195–2200, 2000.
- Yoon T, Geary RB, Ahmed AA, Shadmehr R. Control of movement vigor and decision making during foraging. *Proc Natl Acad Sci USA* 115: E10476–E10485, 2018. [Erratum in *Proc Natl Acad Sci USA* 115: E11884, 2018.] doi:[10.1073/pnas.1812979115](https://doi.org/10.1073/pnas.1812979115).
- Yttri EA, Dudman JT. A proposed circuit computation in basal ganglia: history-dependent gain. *Mov Disord* 33: 704–716, 2018. doi:[10.1002/mds.27321](https://doi.org/10.1002/mds.27321).



## Transition

Cette étude montre que le contexte moteur dans lequel une décision est prise (mouvement plus ou moins vigoureux en fonction de la précision requise ou de la distance à couvrir) influence la façon dont la plupart des sujets prennent cette décision. Cette influence confirme l'interdépendance des deux processus et nous renseigne également sur le mécanisme sous-tendant cette interaction. En particulier, les effets observés sont contraires aux prédictions de l'hypothèse de signal de régulation unique, les sujets prenant des décisions plus rapidement dans les blocs d'essais où les mouvements de réponse sont plus longs (c'est-à-dire moins vigoureux). Ainsi, on observe ici **un mécanisme de compensation entre la décision et l'action plutôt qu'une co-régulation des deux processus.**

On interprète cette compensation en s'appuyant sur deux principes d'optimisation économique, qui ne s'excluent pas mutuellement. Il est d'un côté possible que les sujets aient raccourci leurs décisions dans le contexte moteur nécessitant le plus de contrôle et d'effort (celui des petites cibles) pour prioriser et investir la quantité d'énergie nécessaire à l'exécution de ces mouvements plus exigeants. Une autre possibilité est que les sujets aient cherché à limiter la dévaluation temporelle d'un essai correct en raccourcissant les décisions précédant l'exécution des mouvements les plus précis et donc les plus longs.

Le protocole de cette étude ne permet pas de trancher entre ces deux interprétations. En effet, la manipulation de la vigueur des mouvements module à la fois la durée de ces mouvements et la dépense énergétique associée. Il était donc important de réaliser **une seconde étude permettant de manipuler spécifiquement le coût temporel et le coût énergétique des mouvements dans des blocs d'essais distincts, ceci afin de tester leur impact respectif sur la prise de décision des sujets.** Dans l'étude 2 décrite ci-après, la même tâche décisionnelle était donc réalisée, mais ces décisions pouvaient être exprimées dans trois conditions motrices distinctes : une condition *Référence* dans laquelle les sujets exécutaient les mouvements exprimant leurs choix à leur vitesse spontanée, une condition *Temps* dans laquelle les sujets devaient exécuter des mouvements deux fois plus longs qu'en condition *Référence* (pour une dépense énergétique comparable) et une condition *Effort* dans laquelle les sujets devaient effectuer des mouvements deux fois plus coûteux énergétiquement qu'en condition *Référence* (pour une même durée).

## **ÉTUDE 2**

**Article : Saleri C., Reynaud A.J. & Thura D. (2021). Dissociating the Impact of Movement Time and Energy Costs on Decision-Making and Action Initiation in Humans. *Frontiers in Human Neuroscience*.**





# Dissociating the Impact of Movement Time and Energy Costs on Decision-Making and Action Initiation in Humans

Clara Saleri Lunazzi, Amélie J. Reynaud and David Thura\*

Lyon Neuroscience Research Center, ImpAct Team, Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale U1028, Centre National de la Recherche Scientifique UMR5292, Lyon 1 University, Bron, France

## OPEN ACCESS

### Edited by:

Maximilian Jonas Wessel,  
École Polytechnique Fédérale  
de Lausanne, Switzerland

### Reviewed by:

Tarkeshwar Singh,  
University of Georgia, United States  
Tim Lehmann,  
University of Paderborn, Germany

### \*Correspondence:

David Thura  
david.thura@inserm.fr

### Specialty section:

This article was submitted to  
Motor Neuroscience,  
a section of the journal  
Frontiers in Human Neuroscience

**Received:** 26 May 2021

**Accepted:** 11 October 2021

**Published:** 01 November 2021

### Citation:

Saleri Lunazzi C, Reynaud AJ and  
Thura D (2021) Dissociating  
the Impact of Movement Time  
and Energy Costs on  
Decision-Making and Action Initiation  
in Humans.  
*Front. Hum. Neurosci.* 15:715212.  
doi: 10.3389/fnhum.2021.715212

Recent theories and data suggest that adapted behavior involves economic computations during which multiple trade-offs between reward value, accuracy requirement, energy expenditure, and elapsing time are solved so as to obtain rewards as soon as possible while spending the least possible amount of energy. However, the relative impact of movement energy and duration costs on perceptual decision-making and movement initiation is poorly understood. Here, we tested 31 healthy subjects on a perceptual decision-making task in which they executed reaching movements to report probabilistic choices. In distinct blocks of trials, the reaching duration (“Time” condition) and energy (“Effort” condition) costs were independently varied compared to a “Reference” block, while decision difficulty was maintained similar at the block level. Participants also performed a simple delayed-reaching (DR) task aimed at estimating movement initiation duration in each motor condition. Results in that DR task show that long duration movements extended reaction times (RTs) in most subjects, whereas energy-consuming movements led to mixed effects on RTs. In the decision task, about half of the subjects decreased their decision durations (DDs) in the Time condition, while the impact of energy on DDs were again mixed across subjects. Decision accuracy was overall similar across motor conditions. These results indicate that movement duration and, to a lesser extent, energy expenditure, idiosyncratically affect perceptual decision-making and action initiation. We propose that subjects who shortened their choices in the time-consuming condition of the decision task did so to limit a drop of reward rate.

**Keywords:** time cost, reaching, decision making, energy expenditure, reward rate, action, goal directed behavior

## INTRODUCTION

For humans and animals in general, life presents a constant stream of decisions about actions to make regarding food, mobility, social interactions, and many other situations. Crucially, decision and action often involve context-dependent computations during which effort is traded against time to obtain rewards as soon as possible while spending the least possible amount of energy (Shadmehr and Ahmed, 2020). These computations are complex to solve because strong interactions exist between reward valuation, elapsing time, and energy expenditure (**Figure 1A**). For example, human and non-human primates expecting large rewards reduce their reaction

time and increase the vigor of the movements executed to obtain these rewards (Kawagoe et al., 1998; Manohar et al., 2015; Reppert et al., 2015; Yoon et al., 2018; Revol et al., 2019). But increasing vigor usually means increasing energetic expenditure, which discounts reward value (Sugiawaka and Okouchi, 2004; Klein-Flügge et al., 2015). Indeed, when an effortful movement is anticipated, reaction times are increased, and action vigor is reduced (Morel et al., 2017; Summerside et al., 2018). Besides, to be rewarded, it is often necessary to execute accurate movements. A fundamental and long-established observation is the so-called speed-accuracy trade-off: when actions are performed faster, they tend to be less precise (Fitts, 1954). This principle applies to both motor and cognitive performances (Heitz, 2014). Individuals could thus benefit from maximizing accuracy and minimizing effort by making slow movements. However, this strategy implies increasing behavior duration, which inevitably delays the completion of the task and the acquisition of the reward, leading to the well-known temporal discounting of reward value (Myerson and Green, 1995; Shadmehr et al., 2010; Haith et al., 2012; Choi et al., 2014; Berret and Jean, 2016). To summarize, both time and effort discount the value of reward, and reducing reward temporal discounting requires increasing energy expenditure, which in turn discounts the value of reward too.

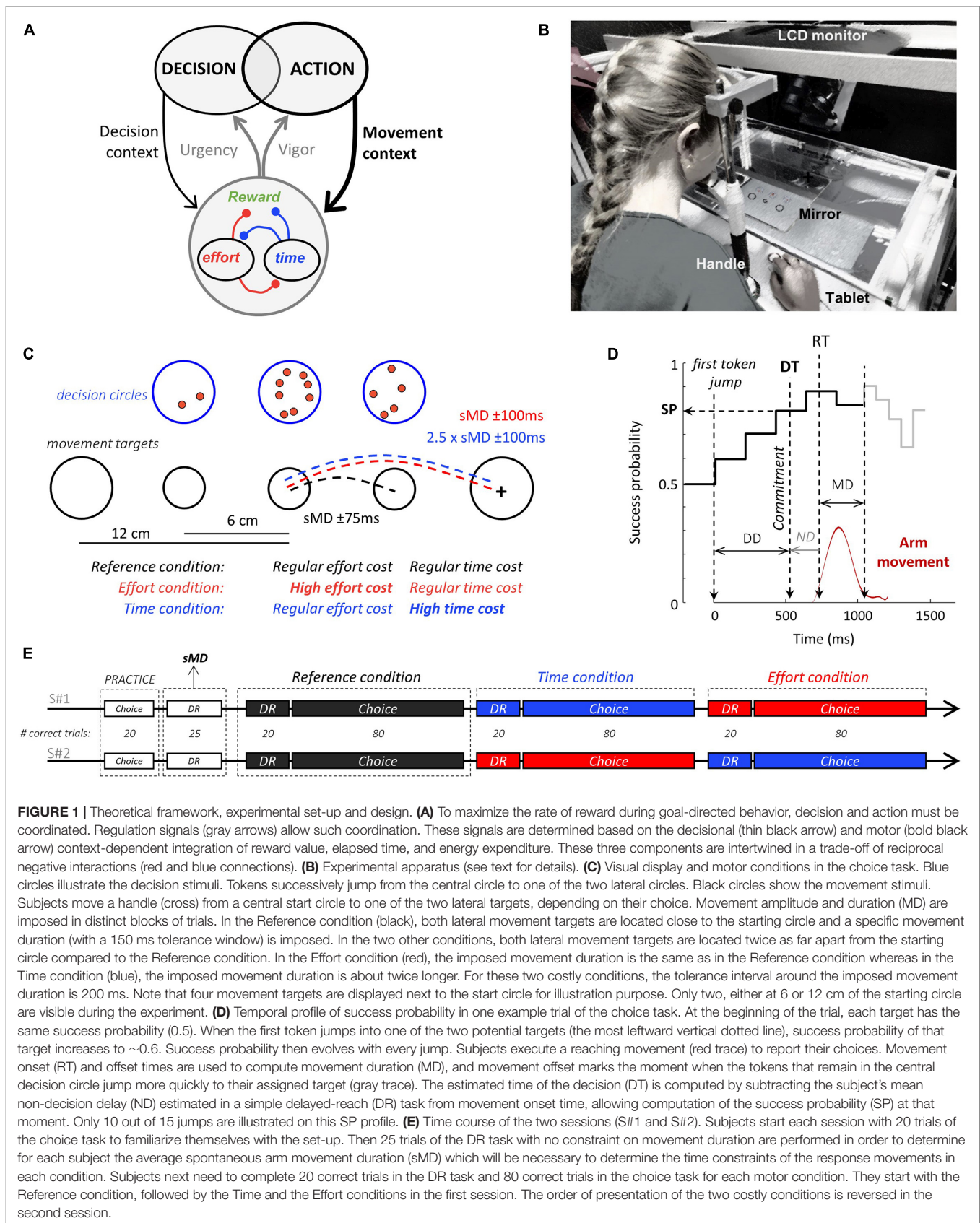
What are the implications of these relationships during goal-directed behavior? For anyone making a decision, the most adaptive strategy is to choose options that maximize the global rate of reward (Bogacz et al., 2010; Balci et al., 2011), which occurs when *both* decision and action are sufficiently accurate but not overly effortful and time consuming. Because trade-offs during decision and action have been typically studied in isolation, mechanisms allowing a coordinated computation of reward rate are still elusive. Recent promising advances suggest, however, that motor control and choices share important principles (Morel et al., 2017; Yoon et al., 2018; Carland et al., 2019). First, motor costs influence human decision-making when choices rely on movements of different costs (Cos et al., 2011, 2014; Morel et al., 2017; Michalski et al., 2020) or when they are driven by perceptual stimuli (Marcos et al., 2015; Hagura et al., 2017). During motor decisions for instance, humans usually prefer close and big targets compared to small and distant ones (e.g., Michalski et al., 2020). Importantly, movements of longer durations are judged by humans as more effortful regardless of amplitude. This suggests that time, and not distance nor speed, increases the perception of effort (Morel et al., 2017). Whether or not this result generalizes beyond motor choices is unknown. Second, in a foraging paradigm, humans make decisions regarding how long to stay and collect rewards from one patch, and then move with certain speed to another patch. In this situation, the harvest duration and the vigor with which subjects move from one site to another are governed by a mechanism allowing to maximize the overall capture rate (Yoon et al., 2018). Finally, both human and monkey level of decision urgency predicts the duration of the movements executed to express these choices, allowing to maximize the rate of reward (Ditterich, 2006; Churchland et al., 2008; Drugowitsch et al., 2012; Thura et al., 2012, 2014; Thura, 2020).

Together, these studies suggest that movement vigor is coordinated with decision-making urgency to optimize the rate of reward. Recently, we provided strong support for this hypothesis by showing that when movement accuracy requirements are relaxed, decision duration is extended, allowing human subjects to increase their choice accuracy (Reynaud et al., 2020). The present work is designed to investigate this coordination between decision and action further and assess whether, how and why motor time and/or energy costs influence perceptual choices in human subjects. More specifically, we aimed at addressing three questions: (1) Does the motor context in which a choice is made, costly or not, influence decision-making? Because decision and action need to be coordinated in order to maximize the rate of reward, we predict that decision speed and/or accuracy will be modulated depending on the cost of the movement executed to express that choice; (2) What is the most impactful motor cost (time or energy) context during perceptual decision-making? Because several studies have shown that movement duration is the parameter that subjects tend to control to increase their rate of reward (Shadmehr et al., 2010; Haith et al., 2012; Choi et al., 2014), we predict that movement duration should have the largest impact on subjects' choices; (3) How variable are these effects between subjects? Recent studies revealed individual "traits" of decision and motor behavior, showing that despite facing identical trials, some subjects could decide and act much faster than others (Berret et al., 2018; Reppert et al., 2018; Labaune et al., 2020; Thura, 2020). This suggests variable sensitivities to motor costs at the population level. We thus predict that the impact of the movement energy and/or temporal costs on decision-making will be idiosyncratic.

## MATERIALS AND METHODS

### Power Analysis

We performed an *a priori* power analysis to estimate the optimal combination of trials per condition and participant numbers, depending on expected effect sizes and variabilities (Baker et al., 2021). Calculations were performed based on the duration of decisions made by 20 human subjects performing a similar decision task where movement properties were varied between blocks of trials (Reynaud et al., 2020). We estimated a mean difference of decision duration between motor conditions of 150 ms, a within-subject standard deviation (SD) of 420 ms, a between-subject SD of 230 ms, and we set the alpha level to 0.05. For a standard power of 80%, 22 subjects had to be tested on 32 trials per condition. To increase the power and reach 90%, we needed to test at least 28 subjects in about 80 trials per conditions. Given our past experience with similar experiments (Reynaud et al., 2020; Thura, 2020), executing a minimum of 80 trials per condition in an experiment that is designed to include 3 conditions takes about 1 h, which is an acceptable duration for a healthy, young subject. But to further increase the statistical power of our results without increasing session duration, we tested each participant twice, in two separate sessions. The effect of the session on the impact of motor costs on goal-directed behavior will be addressed in another publication.



**FIGURE 1 |** Theoretical framework, experimental set-up and design. **(A)** To maximize the rate of reward during goal-directed behavior, decision and action must be coordinated. Regulation signals (gray arrows) allow such coordination. These signals are determined based on the decisional (thin black arrow) and motor (bold black arrow) context-dependent integration of reward value, elapsed time, and energy expenditure. These three components are intertwined in a trade-off of reciprocal negative interactions (red and blue connections). **(B)** Experimental apparatus (see text for details). **(C)** Visual display and motor conditions in the choice task. Blue circles illustrate the decision stimuli. Tokens successively jump from the central circle to one of the two lateral circles. Black circles show the movement stimuli. Subjects move a handle (cross) from a central start circle to one of the two lateral targets, depending on their choice. Movement amplitude and duration (MD) are imposed in distinct blocks of trials. In the Reference condition (black), both lateral movement targets are located close to the starting circle and a specific movement duration (with a 150 ms tolerance window) is imposed. In the two other conditions, both lateral movement targets are located twice as far apart from the starting circle compared to the Reference condition. In the Effort condition (red), the imposed movement duration is the same as in the Reference condition whereas in the Time condition (blue), the imposed movement duration is about twice longer. For these two costly conditions, the tolerance interval around the imposed movement duration is 200 ms. Note that four movement targets are displayed next to the start circle for illustration purpose. Only two, either at 6 or 12 cm of the starting circle are visible during the experiment. **(D)** Temporal profile of success probability in one example trial of the choice task. At the beginning of the trial, each target has the same success probability (0.5). When the first token jumps into one of the two potential targets (the most leftward vertical dotted line), success probability of that target increases to ~0.6. Success probability then evolves with every jump. Subjects execute a reaching movement (red trace) to report their choices. Movement onset (RT) and offset times are used to compute movement duration (MD), and movement offset marks the moment when the tokens that remain in the central decision circle jump more quickly to their assigned target (gray trace). The estimated time of the decision (DT) is computed by subtracting the subject's mean non-decision delay (ND) estimated in a simple delayed-reach (DR) task from movement onset time, allowing computation of the success probability (SP) at that moment. Only 10 out of 15 jumps are illustrated on this SP profile. **(E)** Time course of the two sessions (S#1 and S#2). Subjects start each session with 20 trials of the choice task to familiarize themselves with the set-up. Then 25 trials of the DR task with no constraint on movement duration are performed in order to determine for each subject the average spontaneous arm movement duration (sMD) which will be necessary to determine the time constraints of the response movements in each condition. Subjects next need to complete 20 correct trials in the DR task and 80 correct trials in the choice task for each motor condition. They start with the Reference condition, followed by the Time and the Effort conditions in the first session. The order of presentation of the two costly conditions is reversed in the second session.

## Participants

Thirty-one healthy human subjects (age range: 18–36, mean  $\pm$  standard deviation:  $24.4 \pm 4.2$ ; 20 females / 11 males; 29 right-handed / 2 left-handed) participated in this study. All gave their consent before starting the experiment. The INSERM ethics committee (IRB00003888) approved the protocol on March 19th, 2019. Each participant was asked to perform two experimental sessions (with a maximum of 7 days between sessions) and they received a monetary compensation (15 euros per completed session) for participating in this study. All subjects completed the two sessions and are included in the present dataset.

## Experimental Set Up

Subjects sat in an armchair and made planar reaching movements using a handle held in their dominant hand. A digitizing tablet (GTCO CalComp) continuously recorded the handle horizontal and vertical positions (100 Hz with 0.013 cm accuracy). Target stimuli and cursor feedback were projected by a DELL P2219H LCD monitor (60 Hz refresh rate) onto a half-silvered mirror suspended 26 cm above and parallel to the digitizer plane, creating the illusion that targets floated on the plane of the tablet (**Figure 1B**).

## Tasks and Experimental Design

Subjects were instructed to perform alternations of two tasks: a choice task, modified from Cisek et al. (2009), and a delayed-reaching (DR) task. In the choice task (**Figure 1C**), participants faced a visual display consisting of three blue circles (the decision circles; 1.5 cm radius) placed horizontally at a distance of 6 cm of each other and three black circles positioned 12 cm below (the movement targets). At the beginning of each trial, 15 red tokens are randomly arranged in the central blue circle. The position of the decision stimuli was constant, but the distance between the central and lateral movement targets varied, set to either 6 cm (short distance) or 12 cm (long distance) from the central circle in distinct blocks of trials. The size of the central movement circle (the starting circle) was constant (0.75 cm radius) whereas the size of lateral movement circles was set to either 1 cm radius in the short distance trials or 1.5 cm radius in the long distance ones to minimize the perceived size and accuracy requirement differences between conditions (Sperandio and Chouinard, 2015). Importantly, the size of the movement target was chosen to be large enough to minimize the motor accuracy constraints and avoid major speed-accuracy tradeoff adjustments. The effect of motor accuracy on decision-making has been investigated in a recent publication (Reynaud et al., 2020).

A choice task trial (**Figure 1D**) starts when the subject places the handle in the starting position and remains still for 500 ms. The tokens then start to jump, one by one, every 200 ms, in one of the two possible lateral blue circles. The subject has to decide which of the two decision circles will receive the majority of the tokens at the end of the trial. To report a decision, the subject has to move and hold the handle into the lateral movement target corresponding to the side of the chosen decision circle for 500

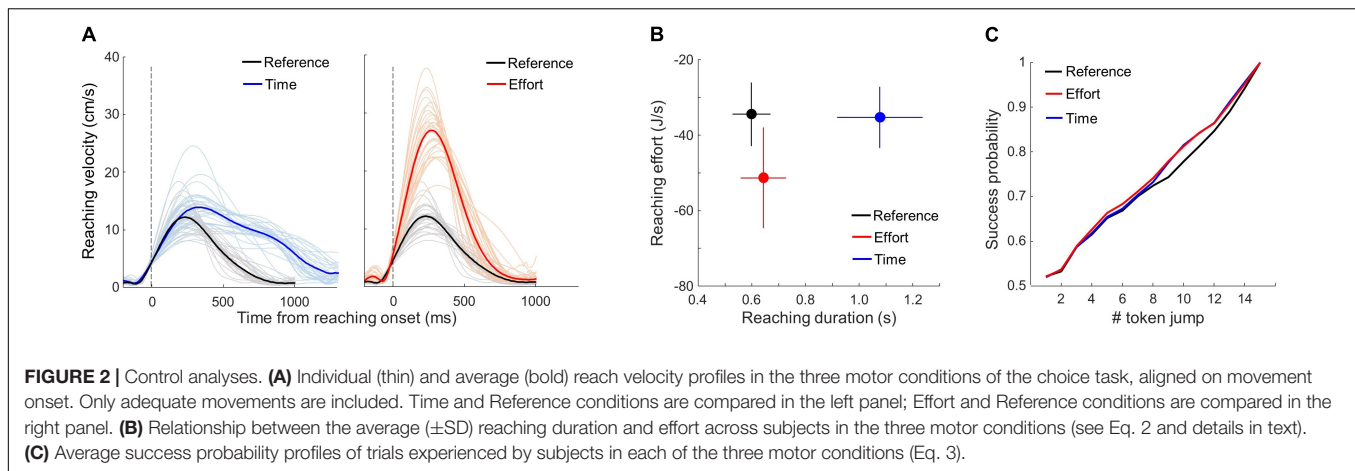
ms. Subjects were allowed to make and report their choice at any time between the first and the last token jump. The tokens that remain in the central circle once the target is reached then jump more quickly (every 50 ms), motivating subjects to answer before all tokens have jumped to increase their rate of correct decisions. Note that this feature entails that movement duration carries a temporal cost with respect to the subject's rate of correct decisions. A visual feedback about decision success or failure (the chosen decision circle turning either green or red, respectively) is provided after the last jump. A 1,500 ms period (the inter-trial interval, ITI) precedes the following trial.

The delayed-reach (DR) task is similar to the choice task except that only one lateral decision circle along with its associated movement target are displayed at the beginning of the trial (either at the right or at the left side of the central circle with 50% probability). Moreover, all tokens move from the central circle to this unique circle at a GO signal occurring after a variable delay ( $1,000 \pm 150$  ms). This task is used to estimate the spontaneous movement duration of each subject and their mean reaction (i.e., non-decision) time in each motor condition (see below).

At the beginning of the session, a practice period consisting of performing 20 choice task trials with short and long distance targets (with 50% probability) was proposed, mainly allowing subjects to get familiar and comfortable with the manipulation of the handle on the tablet. Then, the subject had to perform 25 trials of the DR task with short distance movements and no constraint on movement duration. This block of trials was used to determine the average spontaneous arm movement duration (sMD) necessary to reach short distance targets in each subject. Based on this duration, we determined for each subject the spontaneous MD interval ( $sMD \pm 75$  ms) and the long-distance MD interval ( $2.5 \times sMD \pm 100$  ms). The first six subjects performed the tasks with a lower temporal tolerance ( $\pm 50$  and  $\pm 75$  ms for the short and long distance movements, respectively), but based on their motor performance and post-session interviews, we decided to relax the temporal constraints of the movements for the rest of the population ( $\pm 75$  and  $\pm 100$  ms for the short and long distance movements, respectively). Subjects then performed alternations of DR and choice task trials in the three different motor conditions described in the next paragraph (**Figure 1E**).

To assess the influence of the time and energy costs of movements on decision-making and movement initiation, the position of the lateral movement targets as well as the movement duration (MD) interval allowed to reach these targets were varied in three distinct blocks of trials (**Figure 1C**). In the "Reference" condition, subjects were instructed to execute short distance movements, within their spontaneous MD interval. In the "Time" condition, subjects had to execute long distance movements within their long MD interval, thus doubling movement duration (**Figure 2A**, left) without much of an increase of energy expenditure compared to the Reference condition (**Figure 2B**). In the "Effort" condition, subjects were instructed to execute long distance movements, just as in the Time condition, but within their spontaneous MD interval. This Effort condition thus required about twice faster movements than





the Reference condition, substantially increasing their energy cost (**Figure 2B**) without increasing their duration (**Figure 2A**, right). Importantly, the decision component of the task was strictly similar between the three motor conditions. For instance, the maximum decision time allowed (15 token jumps, 2,800 ms) wasn't shorter in the Time condition compared to the two other blocks. A trial was considered incorrect if movement did not meet these block-dependent spatio-temporal constraints. In this case, the subject received a visual feedback (both movement targets turned red) as well as a 500 ms audio feedback indicating that movement was too fast or too slow (800 or 400 Hz sound, respectively). If the movement was executed within the imposed duration interval and the subject chose the target receiving the majority of tokens at the end of the trial, that trial was considered as correct. The goal for each subject was to perform in each of the two sessions 20 correct DR task trials in each condition and 80 correct choice task trials in each condition. This objective encouraged them to maximize their rate of correct responses. Subjects started both sessions in the Reference condition. In the first session, the Reference condition was followed by the Time and the Effort conditions, whereas this order was reversed in the second session (**Figure 1E**).

## Data Analysis

The present analyses were performed on trials collected from all subjects performing both sessions #1 and #2. Data were analyzed off-line using custom-written MATLAB (MathWorks) and R<sup>1</sup> scripts. Unless stated otherwise, data have been combined across sessions, and are reported as mean  $\pm$  standard deviation (SD).

We first analyzed the kinematic properties of the reaching movements performed by subjects in each of the three motor blocks. Horizontal and vertical handle position data were filtered using a fifteen-degree polynomial filter and then differentiated to obtain velocity profiles (see one example reach velocity profile depicted in **Figure 1D**). Movement onset and offset were determined using a 3.75 cm/s velocity threshold (1.5 pixel/10 ms for a screen resolution of 0.025 cm/pixel). Peak

velocity and movement duration (MD) were, respectively, computed as the maximum value and the time between these two events.

In the present work, we manipulated subjects' reaching speed (for a given amplitude) to vary movement energetic expenditure between conditions, as reaching speed and metabolic rate strongly co-vary (Ludlow and Weyand, 1985; Shadmehr et al., 2016). But we also estimated, *post hoc*, the energy  $e_r$  spent during each reaching movement as a function of the reaching distance  $d$  (in meters) and duration  $t$  (in seconds) using the following equation, from Shadmehr et al. (2016) in which the energetic cost of 2D reaching movements was measured (via expired gas analysis) and parameterized as a function of movement duration, arm mass, and distance:

$$e_r = amt + b \frac{md^i}{t^{j-1}} \quad (1)$$

In Eq. (1),  $m$  is a constant which represents the mass of the arm, estimated in the present work based on subjects' weight data ( $m = \text{weight} \times \sim 0.05$ , de Leva, 1996). Terms  $a$ ,  $b$ ,  $i$ , and  $j$  are fixed coefficients determined in Shadmehr et al.'s (2016) experiment. For the present estimations, we set  $a = 15$ ,  $b = 77$ ,  $i = 1.1$ , and  $j = 2.7$ . Energetic consumption may represent an objective measure of movement effort. We used this estimation to compute participants' expected reward rate in the choice task (see Eq. 4). In the context of reaching movements however, past studies proposed that effort is rather subjectively perceived as the temporally discounted metabolic cost of performing an action (Körding et al., 2004; Shadmehr et al., 2016), resulting in the following equation:

$$E(t) = - \frac{e_r}{1 + \gamma t} \quad (2)$$

where  $\gamma$  is the hyperbolic temporal discounting parameter. Thus, assuming that movement duration delays the acquisition of reward, the act of moving fast leads to acquisition of a large reward in exchange for a large effort, whereas moving slowly leads to acquisition of smaller, discounted reward later in exchange for payment of small effort. We used this metric to control for the

<sup>1</sup><https://www.r-project.org/>

efficiency of our experimental conditions to dissociate reaching duration from effort (**Figure 2B**).

The analysis of participants' decision-making behavior in the choice task focused on the duration of the decision (DD) and the success probability of the choice (SP). To estimate the time at which subjects committed to their choice on each trial, we first defined the reaction time (RT) as the time of movement onset with respect to the first token jump. We then subtracted from each RT the mean non-decision delay estimated based on subjects' RTs in the same motor condition of the DR task, providing the time at which the deliberation ends (decision time, DT). RTs measured in the DR task also allowed us to assess the effects of the motor context on movement initiation (**Figure 3**). Then, DD was computed as the duration between the first token jump and DT in the choice task (**Figure 1D**).

The choice task design allows to calculate, at each moment in time during a trial, the success probability  $p_i(t)$  associated with choosing each target  $i$  (Eq. 3). For instance, for a total of 15 tokens, if at a particular moment in time the right target contains  $N_R$  tokens, whereas the left target contains  $N_L$  tokens, and there are  $N_C$  tokens remaining in the center, then the probability that the target on the right will ultimately be the correct one, i.e., the success probability (SP) of guessing right is as follows:

$$p(R | N_R, N_L, N_C) = \frac{N_C!}{2^{N_C}} \sum_{k=0}^{\min(N_C, 7-N_L)} \frac{1}{k!(N_C - k)!} \quad (3)$$

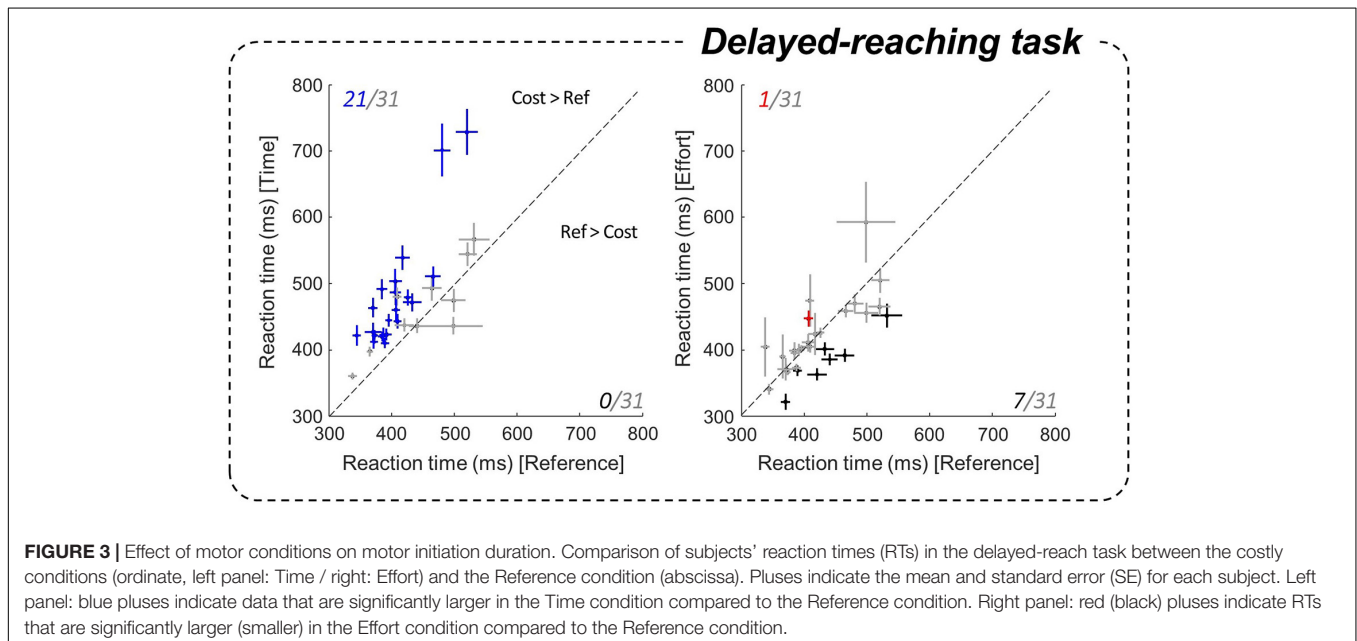
To control for the average decision difficulty between motor conditions and make sure that this difficulty could not account for potential differences in the subjects' decision strategy, all subjects faced the same sequence of trials in which we interspersed among fully random trials (20% of the trials in which each token is 50% likely to jump into the right or into

the left lateral circle) three special types of trials characterized by particular temporal profiles of success probability. Subjects were not told about the existence of these trials. 30% of trials were so-called "easy" trials, in which tokens tended to move consistently toward one of the circles, quickly driving the success probability  $p_i(t)$  for each toward either 0 or 1. Another 30% of trials were "ambiguous", in which the initial token movements were balanced, making the  $p_i(t)$  function close to 0.5 until late in the trial. The last special trial type was called "misleading" trials (20%) in which the 2–3 first tokens jumped into the incorrect circle and the remaining ones into the correct circle. Crucially, the sequence was designed so that the proportion of trial types was continuously controlled and kept constant within and between motor conditions. Even if the above criteria leave some room for variability within each trial type, the sequence provided subjects with an overall same level of decision difficulty between motor conditions (**Figure 2C**). In all cases, even when the temporal profile of success probability of a trial was pre-designed, the actual correct target was randomly selected on each trial.

We computed subjects' mean reward rate in each motor condition in order to assess the impact of each motor cost on this metric. We quantified the expected reward rate in each trial  $i$  with the following equation:

$$RR_i = \frac{(\Delta \cdot SP_i) - e_i}{DD_i + ND + MD_i + rT_i + ITI} \quad (4)$$

where  $\Delta$  is a hypothetic value (in Joules) assigned by the brain to a positive outcome in each trial (arbitrarily set to 500), SP is the probability of choosing the correct target in trial  $i$  (Eq. 3),  $e$  is the energetic consumption of reaching toward the chosen target in trial  $i$  (Eq. 1), DD is the decision duration for trial  $i$ , ND is the condition-dependent non-decision delay (estimated in the DR task), MD is the duration of the movement in trial  $i$ ,  $rT$  is the time taken by the remaining tokens to jump in their assigned target in



trial  $i$ , and ITI is the fixed inter-trial interval. We then computed the average reward rate across trials and compared this average rate between motor conditions at the population level.

## Statistics

We used linear mixed effects models to examine the effect of motor conditions on the different dependent measures described above for each subject. Analyses were performed using the “lme4” package for R (Bates et al., 2015). We defined a model containing the most appropriate random effects (i.e., factors of non-interest) for each variable using Likelihood Ratio Tests. For the DR task variable (i.e., RT), *sessions* (#1 and #2) were included in the model as a random intercept. For the motor (duration, velocity peak, effort) and decision (duration, success probability, and reward rate) variables of the choice task, *sessions* (#1 and #2), and *trial types* (random, easy, misleading, and ambiguous) were included as a random intercept. We then tested the effect of the motor conditions (Reference, Time, and Effort) as a fixed factor in order to evaluate their influence on each dependent variable tested. We also computed a linear mixed effect model for each dependent variable tested across all subjects by adding *subjects* as a random factor. Finally, *post-hoc* comparisons were carried out using pairwise comparisons through the “lsmeans” package for R ( $p$ -adjusted with false discovery rate method, Benjamini and Hochberg, 1995; Lenth, 2016) to assess the effect of the different motor conditions (Reference vs. Time and Reference vs. Effort). For each *post-hoc* comparison, we report  $p$ -values and absolute  $z$ -ratios, which corresponds to the ratio between estimated effect size and the standard error of this effect.

## RESULTS

Across the two sessions, subjects performed  $179 \pm 36$  trials (average  $\pm$  SD, correct and incorrect) in the Reference condition,  $128 \pm 23$  in the Effort condition and  $202 \pm 51$  in the Time condition. Subjects' movement error rate was 40% (session #1: 46%; #2: 32%) in the Reference condition, 22% (session #1: 24%; #2: 19%) in the Effort condition and 48% (session #1: 49%; #2: 44%) in the Time condition. When movements were adequate, the overall percentage of correct choices was 80% across the population (Reference condition: 79%; Effort condition: 83%; Time condition: 80%).

### Control Analysis: Effect of Motor Conditions on Movement Kinematic

To verify that the motor conditions effectively induced time- or energy-consuming reaching movements with respect to the reference condition, we analyzed reaching velocity peak and duration in each of the three motor blocks. We only report data collected in the choice task but results are similar in the DR task. Only trials in which an adequate movement was performed to express a choice, irrespective of the outcome of that choice, were included. As expected, reaching movement velocity peaks and durations were significantly modulated by the motor context in which movements were executed. **Figure 2A** shows each subject's mean reaching velocity profile averaged across trials as a function

of the motor condition. On average ( $\pm$ SD), for a similar duration ( $642 \pm 85$  ms vs.  $597 \pm 71$  ms), movement peak velocity was about twice higher in the Effort condition compared to the Reference ( $28.5 \pm 5.3$  cm/s vs.  $13.3 \pm 2.6$  cm/s,  $|z| = 246.0$ ,  $p < 0.001$ ), whereas movement duration was about twice longer in the Time condition compared to the Reference condition ( $1,076 \pm 159$  ms vs.  $597 \pm 71$  ms,  $|z| = 245.9$ ,  $p < 0.001$ ). In the Time condition, the average ( $\pm$ SD) movement peak speed was slightly higher compared to the Reference condition ( $15.2 \pm 3.3$  cm/s vs.  $13.3 \pm 2.6$  cm/s,  $|z| = 32.1$ ,  $p < 0.001$ ), but still much lower compared to the Effort condition ( $28.5 \pm 5.3$  cm/s,  $|z| = 213.3$ ,  $p < 0.001$ ).

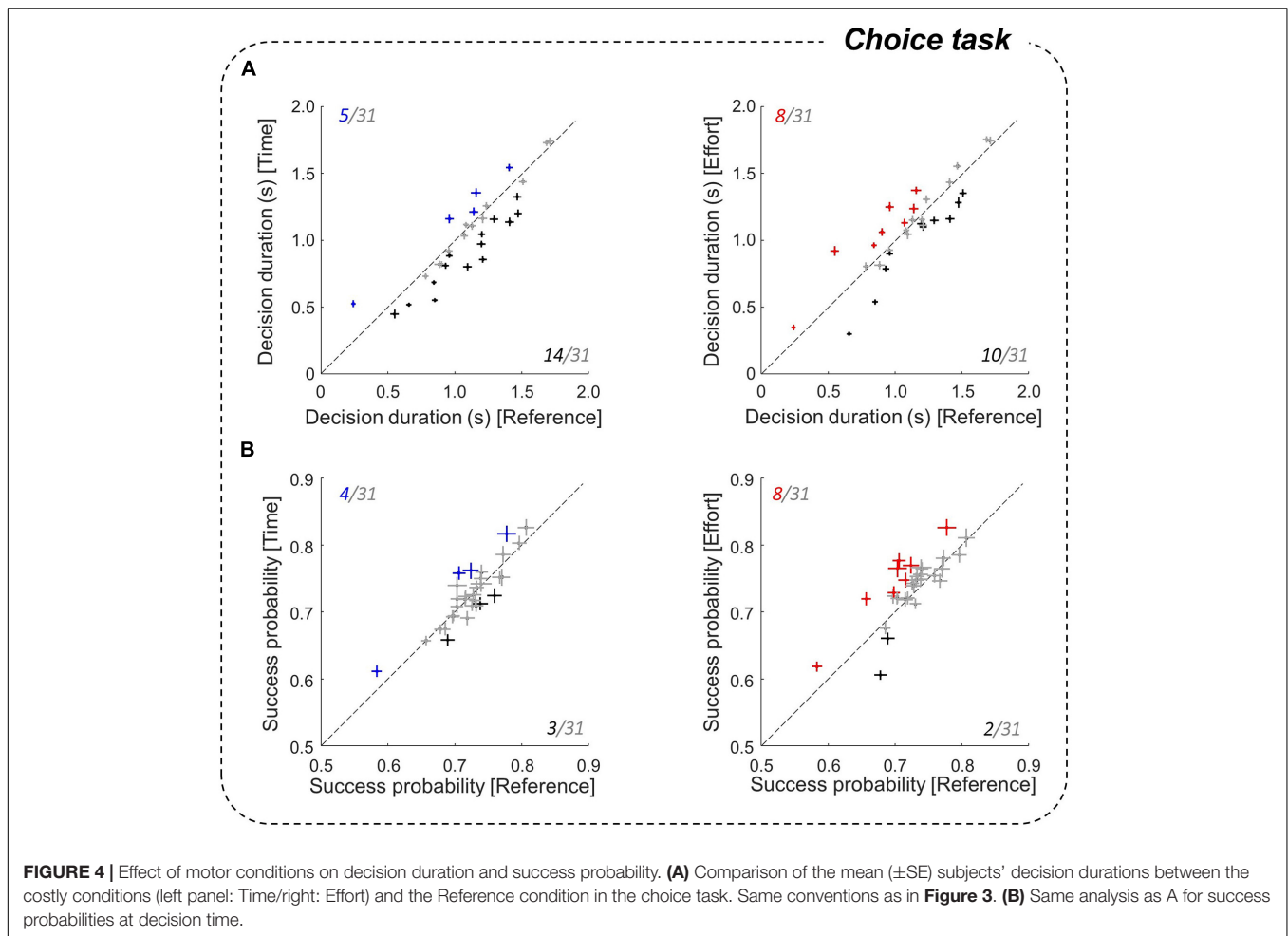
As noted above, it has been proposed that reaching effort is subjectively perceived as the temporally discounted metabolic cost of performing the movement. By estimating the effort of each reaching movement using (Eq. 2), we observed that the effort level associated with executing reaching movements in the Effort condition is largely increased compared to the Reference condition ( $-51.3 \pm 13$  J/s vs.  $-34.4 \pm 8$  J/s,  $|z| = 165.0$ ,  $p < 0.001$ , **Figure 2B**). In the Time condition, however, by imposing the same motion speed as in the Reference condition and doubling the distance to be covered, participants subjective reaching effort is much comparable, yet significantly different, to the Reference condition ( $-35.2 \pm 8$  J/s vs.  $-34.4 \pm 8$  J/s  $|z| = 8.3$ ,  $p < 0.001$ , **Figure 2B**).

### Effect of Motor Conditions on Motor Initiation

We first address the effects of motor conditions on action initiation. Indeed, the fully instructed delayed-reach (DR) task allows to assess the effects of the motor context on non-decision delays, mainly reflecting the motor initiation process. To do so, we compared subjects' average reaction times (RTs) under each motor condition of the DR task. At the population level, we found that RTs in the DR task were significantly longer in the Time condition, i.e., when reaching duration was longer, compared to the Reference condition ( $475 \pm 79$  ms in Time and  $420 \pm 53$  ms in Reference,  $|z| = 12.13$ ,  $p < 0.001$ ). The increase of a temporal motor cost extended RTs in the vast majority of subjects (21/31,  $p < 0.05$ ) compared to the Reference condition (**Figure 3**, left). This increase of RT was not observed in the Effort condition at the population level ( $414 \pm 53$  ms). The effect of effort was also less pronounced and more variable at the individual level (**Figure 3**, right). Within-subject data indeed show that energy-consuming movements usually led to similar RTs compared to the Reference block ( $p > 0.05$  for 23/31 subjects), although some participants (7/31) reacted significantly faster ( $p < 0.05$ ).

### Effect of Motor Conditions on Decision Behavior

To investigate subjects' decision behavior in the choice task, we analyzed their decision durations (DDs) and success probabilities (SPs) as a function of the motor context in which choices were reported. We first found at the population level that DDs were significantly shorter in the Time condition than in the Reference condition ( $1,033 \pm 334$  ms vs.  $1,104 \pm 321$  ms,  $|z| = 9.91$ ,  $p < 0.001$ ). This observation is robust within subjects, as about



half (14/31) of them made significantly faster decisions when the required movement duration was doubled (**Figure 4A**, left). Only five subjects showed the opposite pattern, i.e., a decrease of decision speed in the Time condition compared to the Reference condition. By contrast, we found no significant difference in DDs between the Reference and Effort conditions at the population level ( $1,104 \pm 321$  ms vs.  $1,092 \pm 333$  ms), and effort had a mixed influence on decision speed at the individual level (**Figure 4A**, right). 13 out of 31 participants did not adjust their DDs in the Effort condition compared to the Reference block, 8 were longer to decide in the Effort condition compared to the Reference condition, and 10 participants showed the opposite pattern.

To assess the consequences of a modulation of DDs on choice accuracy, we calculated subjects' SPs at decision time (**Figure 4B**). At the population level, SPs at decision time were similar in the Time and the Reference conditions ( $0.73 \pm 0.05$  vs.  $0.72 \pm 0.04$ ) and were significantly higher in the Effort condition compared to the Reference condition ( $0.74 \pm 0.05$  vs.  $0.72 \pm 0.04$ ,  $|z| = 5.98$ ,  $p < 0.001$ ). However, individual data revealed inconsistent effects, with only 8 subjects that showed a higher SP in the Effort condition compared to the Reference condition and for the majority of subjects (21/31), SPs were similar between conditions. Thus, despite the modulation of DDs described above, choice SP

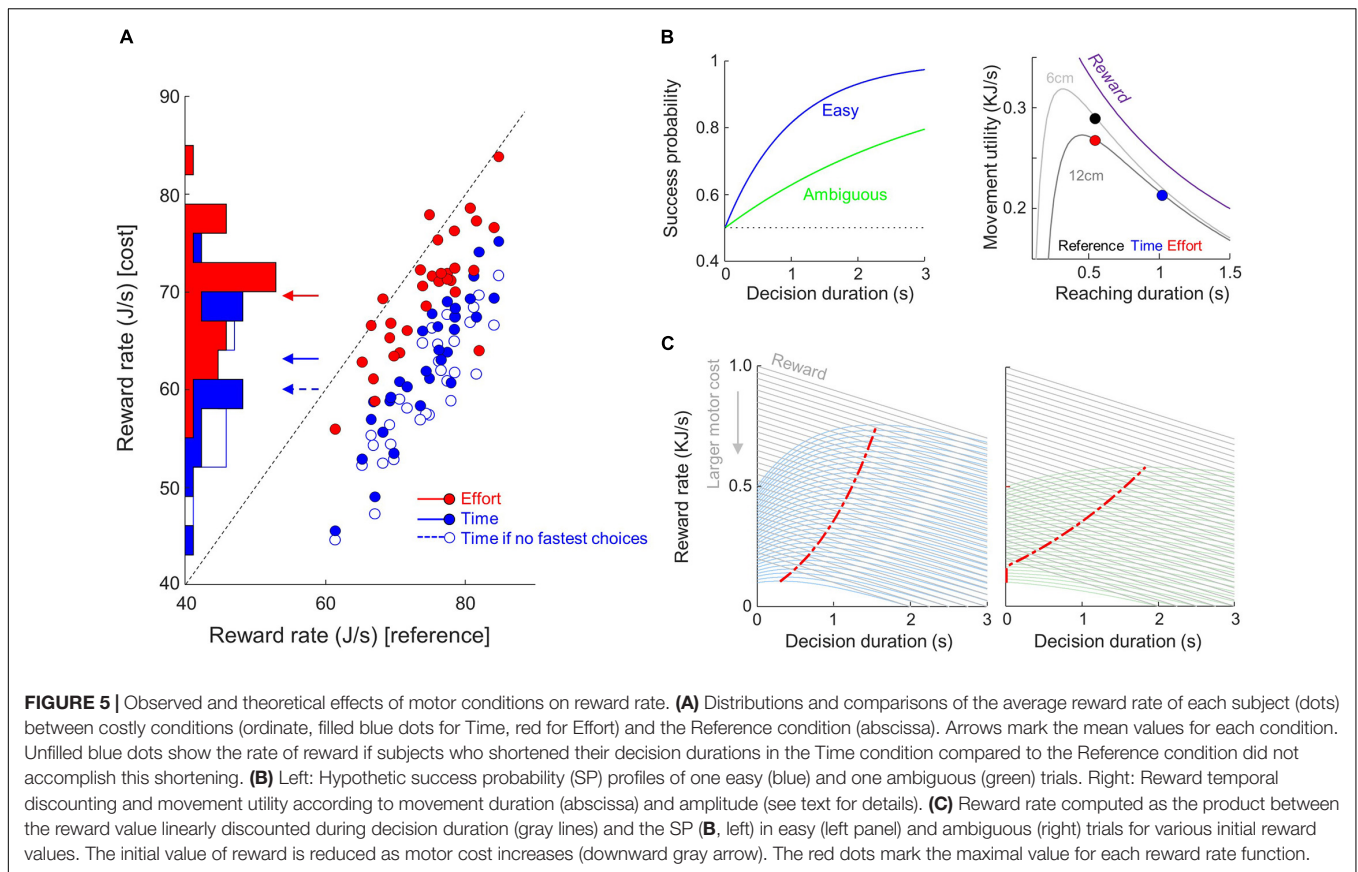
was not significantly impacted by movement duration and only marginally impacted by energy-consuming movements.

## Effect of Motor Conditions on the Rate of Reward

We computed the expected rate of reward (according to Eq. 4) for each subject in each trial, averaged it across each motor condition trials and found at the population level that reward rate was lower in the Effort condition compared to the Reference condition ( $70 \pm 6$  vs.  $74 \pm 6$  J/s,  $|z| = 15.3$ ,  $p < 0.001$ , **Figure 5A**). Reward rate was even more significantly reduced in the Time condition compared to the Reference condition ( $63 \pm 7$  vs.  $74 \pm 6$  J/s,  $|z| = 40.7$ ,  $p < 0.001$ , **Figure 5A**). These observations are robust at the individual level since all subjects had a lower reward rate in the Time condition compared to the Reference condition ( $p < 0.05$ ). In the Effort condition, however, effects were more variable within subjects, as reward rate decreased for 20 participants, it increased for 1 subject and it did not significantly vary for the remaining 10 subjects compared to the Reference condition.

It is interesting to note that the most penalizing motor condition (the Time condition) is also the one in which





**FIGURE 5 |** Observed and theoretical effects of motor conditions on reward rate. **(A)** Distributions and comparisons of the average reward rate of each subject (dots) between costly conditions (ordinate, filled blue dots for Time, red for Effort) and the Reference condition (abscissa). Arrows mark the mean values for each condition. Unfilled blue dots show the rate of reward if subjects who shortened their decision durations in the Time condition compared to the Reference condition did not accomplish this shortening. **(B)** Left: Hypothetic success probability (SP) profiles of one easy (blue) and one ambiguous (green) trials. Right: Reward temporal discounting and movement utility according to movement duration (abscissa) and amplitude (see text for details). **(C)** Reward rate computed as the product between the reward value linearly discounted during decision duration (gray lines) and the SP **(B, left)** in easy (left panel) and ambiguous (right) trials for various initial reward values. The initial value of reward is reduced as motor cost increases (downward gray arrow). The red dots mark the maximal value for each reward rate function.

most of the decision adjustments occurred, mostly in terms of decision duration. We describe in the following paragraphs a theoretical demonstration that offers an explanation linking these adjustments and the participant willingness to maximize their rate of reward.

Suppose we consider a family of hypothetical success probability functions:

$$hSP_i(t) = 1 - \frac{1}{2}e^{-c_i t} \tag{5}$$

where  $c_i$  is a parameter controlling trial difficulty that can vary from trial to trial. For the present demonstration, we simulate one hypothetic easy trial (**Figure 5B**, left, blue curve) and one hypothetic ambiguous trial (**Figure 5B**, left, green curve). Because these functions increase monotonically with time, waiting until the end of the sensory evidence presentation before committing sounds like the best policy in the choice task. However, spending time to collect sensory information also delays the acquisition of the reward, and time discounts the value of that reward. Assuming that in the choice task the reward is linearly (for simplicity) discounted by time  $t$  according to the function (**Figure 5C**, gray lines):

$$R_d(t) = \alpha - \beta \cdot t \tag{6}$$

where  $\alpha$  is the value assigned by the brain to a positive outcome given movement utility  $U_m$  (see below), and  $\beta$  is the rate of

discount, then we can define a theoretical reward rate function during the deliberation process as (**Figure 5C**, blue and green curves):

$$RR_d(t) = hSP_i(t) \cdot R_d(t) \tag{7}$$

Because of the assumptions made above about  $hSP_i(t)$ ,  $RR_d$  has a single peak for each trial  $i$ . On any given trial, the probability of success starts at a point (0.5) and grows at some rate (fast in easy trials, more slowly in ambiguous trials). As long as the peak of the  $RR_d$  function is not crossed, then one should continue to process information. However, as soon as that peak is crossed, one should commit.

Note that we include the cost of executing a movement in the definition of the rate of reward during the decision process [in  $R_d(t)$ ]. To quantify this cost, we assume that each movement carries a penalty, with respect to its duration and its energetic expenditure, that reduces the initial value ( $\Delta$ ) of the reward at the beginning of the trial. As mentioned in the introduction, movement duration and energetic expenditure are two costs that are intertwined in a trade-off: executing the slowest movements in order to minimize effort sounds like a good strategy, but passage of time  $t$  during movement discounts reward value, just like time discounts reward value during deliberation. For this demonstration, the temporal discounting of reward value during movement is expressed as **Figure 5B**, right, purple curve:

$$R_m(t) = \frac{\Delta}{1 + \gamma t} \tag{8}$$

where  $\gamma = 1$  determines how rapidly reward is discounted (Shadmehr et al., 2016). As a result, the utility of the movement is expressed as the sum of the temporally discounted reward value and the temporally discounted energy consumption (or effort, Eq. 2) during movement production:

$$U_m(t) = R_m(t) + E(t) \quad (9)$$

Thus, if we assume that the context-dependent utility of the movement impacts the rate of reward that subjects expect in a trial, theory predicts that in order to keep reward rate at its maximum when movement cost increases (or movement utility decreases), decision duration should be shortened, especially when the trial is difficult (see the red dots that mark the maximum value of the reward rate functions in **Figure 5C**).

In our experiment, movements executed in the Time condition carried much less utility (assuming the present  $\Delta = 500$  and  $\gamma = 1$  parameters) compared to movements executed in the Reference and, to a lesser extent, in the Effort conditions (see the color dots in **Figure 5B**, right).

Theory thus suggests that the 14 subjects who shortened their decision duration in the Time condition compared to the Reference condition did so to limit a drop of rate of reward induced by the strong temporal cost associated with executing reaching movements in this condition. If these subjects did not speed up their choices in the Time condition, their rate of reward would have been lower (60 vs. 63 J/s,  $|z| = 4.9$ ,  $p < 0.001$ , **Figure 5A**, open blue dots).

## DISCUSSION

Adapted behavior involves computations during which multiple trade-offs between reward value, accuracy requirement, energy expenditure and elapsing time need to be solved so as to obtain rewards as soon as possible while spending the least possible amount of energy. However, whether, how and why animals integrate movement time and energy costs into a decision-making policy is not fully understood. In this study, we asked 31 healthy human subjects to perform a perceptual decision-making task where the motor context in which a choice is reported was manipulated to dissociate the role of movement time and energy costs on participants' decisions. We found that most subjects were influenced by motor costs during their deliberation process. Both duration and energy expenditure impacted decision-making but increasing reaching duration affected decision and motor initiation more consistently than increasing reaching energy expenditure. While time-consuming movements strongly extended reaction times in a fully instructed task compared to a reference condition, they often led to faster decisions in the choice task. We propose that subjects who shortened their choices in the time-consuming condition did so to limit a drop of reward rate at the session level. Importantly, effects of costs on decision-making and motor preparation often varied between subjects, especially when movement energy was manipulated, suggesting an idiosyncratic nature of the motor cost integration during goal-oriented behavior.

## Decision Computations Take Motor Costs Into Account

Decision-making has been traditionally described as a process that is completed prior to the preparation and execution of the action that reports the choice (Pylyshyn, 1984; Padoa-Schioppa, 2011). In ecological scenarios, however, sensory or value-based decisions are very often expressed by actions that are themselves associated with risks and costs (Cisek and Kalaska, 2010). In line with this embodied view of the decision process, the present results indicate that motor costs are part of the decision-making and movement initiation computations.

Among costs, both duration and energy expenditure discount the value of rewards (Shadmehr et al., 2019; Shadmehr and Ahmed, 2020). As a consequence, individuals tend to decide and act in a way that reduces these costs. For instance, when humans make rapid choices between reaching movements, they choose actions that carry the lowest biomechanical cost (Cos et al., 2011). Moreover, when the decision primarily relies on perceptual information, human subjects are biased in their decisions depending on the physical effort or the biomechanical cost associated with the movement executed to report a choice. If one movement carries a large cost, the probability of choosing that option decreases, even if the movement by itself does not influence success probability (Burk et al., 2014; Marcos et al., 2015; Hagura et al., 2017). In these studies, however, each of the two potential targets was assigned with a specific motor cost, and the relative contribution of movement energy expenditure and duration was not addressed.

In the present work, the two targets were always associated with the same motor cost, and time and energy costs were independently varied between blocks of trials. This design allowed us to study the relative contribution of time- and energy-consuming motor contexts on subjects' perceptual decision strategy. Recent studies addressing the relative contribution of motor costs on motor decisions suggest that time-related costs are the most impactful ones. Morel et al. (2017) found for instance that humans avoid time-consuming movements more often than other types of costly movements. Michalski et al. (2020) observed that movement amplitude, direction and accuracy influence the probability of switching from one ongoing movement to another more than energy expenditure. Our results support these studies by showing that varying movement duration impacts perceptual decision-making and movement initiation more often and more consistently than varying movement energy expenditure.

## Decision and Action Are Two Modes of One Integrated Process

Why would the motor context in which a decision is made have an influence on the decision itself? During natural behavior, decision and action are tightly linked. It is thus natural to imagine that both functions could share operating principles to maximize behavior utility. Indeed, for anyone making a decision, the most adaptive strategy is to choose options that maximize one's global reward rate (Bogacz et al., 2010; Balci et al., 2011), which occurs when *both* decision and action are sufficiently accurate but not overly effortful and time consuming. In this view, decision and

action define a continuum, coordinated by unified or interacting choice and motor regulation signals (Thura and Cisek, 2016, 2017; Cisek and Thura, 2018; Carland et al., 2019; Shadmehr et al., 2019). Recent observations support such coordination between decision and action during goal-directed behavior (Thura et al., 2014; Yoon et al., 2018; Reynaud et al., 2020; Thura, 2020).

In the present delayed reaching task in which both where and when to reach were instructed, the imposed extended movement duration increased reaction times for the vast majority of the subjects. Usually, if the distance to a rewarded target increases, individuals increase their reaching speed to limit the impact of the temporal discounting of reward (Reppert et al., 2018). In the present study, however, subjects could not reduce movement duration. It is thus possible that the larger temporal discounting of reward expected by subjects in this context reduced their implicit motivation to behave (Mazzoni et al., 2007; Shadmehr et al., 2019), leading to longer reaction times. By contrast, almost half of the subjects reduced their decision durations in the Time condition of the choice task compared to a control condition. Because the Time condition strongly reduced subjects' expected reward rate (Figure 5A), it is possible that those subjects attempted to compensate the time-consuming movements by reducing their choice duration during the deliberation period. Theoretical simulations (Figure 5B) indicate that such strategy limits a drop of reward rate. This observation suggests a flexible mechanism allowing to trade decision speed for movement speed in order to maintain a decent rate of reward despite constraining motor conditions (Reynaud et al., 2020). Interestingly, the analysis of error movement trials (too short or too long with respect to the instructed temporal interval, see section "Materials and Methods") supports such an integrated view of goal-directed behavior. We show in **Supplementary Figure 1** that the too short movements were overall made when decisions were long, and the too long movements were made when decisions were short, suggesting that many subjects were primarily concerned about computing a global trial duration rather than computing decision and action durations separately.

### The Question of the Reaching Effort Cost

Compared to the effects of the time-consuming movements discussed above, the impact of the energy-consuming movements on decision and action initiation were less pronounced, especially in the DR task, and more variable at the population level. This result does not fully support the implicit motor motivation hypothesis (Mazzoni et al., 2007), according to which effortful movements discount reward value, thus motivation, delaying movement initiation and reducing movement vigor (Wickler et al., 2000; Summerside et al., 2018; Shadmehr et al., 2019). We even observed the opposite effect for 7 and 10 out of 31 subjects in the delayed reaching and the choice tasks, respectively. For those subjects, it is possible that the instruction to produce more vigorous movements energized their behavior at a global level, leading to faster choices and shorter movement initiations as predicted by the shared regulation hypothesis, according to which one unique context-dependent urgency signal invigorates both decision-making and movement execution (Thura et al., 2014; Cisek and Thura, 2018; Carland et al., 2019;

Thura, 2020). By contrast, subjects who spent more time to make their decisions in the effortful condition compared to the control condition possibly aimed at collecting more sensory evidence to avoid choice errors and to ultimately minimize the total number of trials to perform. Alternatively, the more metabolically demanding movements may have, as mentioned above, diminished subjects' motivation to perform the task, leading to longer decisions (Mazzoni et al., 2007).

The lack of consistent effects of reaching effort on decision making and movement initiation at the population level can be explained by several reasons. First, movement effort could not be as directly compensated in the choice task as the time-related cost. Indeed, the deliberation period of the choice task gives a very large window for temporal adjustments, whereas the task does not incorporate a similar effort domain that could have allowed energy costs to be as directly compensated. Moreover, in the present study, subjects faced only two levels of motor effort. It is thus possible that the chosen parameters fell outside of the range that would have been efficient to affect subjects' behavior in a more consistent manner. Finally, the way to manipulate movement energy expenditure often differs between studies. It can be performed through variation of movement trajectories, leading to different biomechanical costs (Cos et al., 2011), through loads or resistances applied on the moving segments (Morel et al., 2017), through isometric manipulations such as handle squeezes (Körding et al., 2004), etc. Here we chose to manipulate movement energy expenditure by imposing various durations for a given amplitude, thus manipulating movement speed. The relation between movement speed and energy expenditure has been well documented, and it offers a convenient theoretical framework to study the impact of motor costs on decision-making (Shadmehr et al., 2016; Shadmehr and Ahmed, 2020). It is still possible that some of the present results would have been different if other types of effort manipulations had been performed.

### Influence of Motor Costs Across Subjects and Behavioral Repertoires

Studies of the neural basis of perception and motor control often focus on the shared principles across individuals and thus often neglect inter-individual differences. The present results indicate, however, that motor costs effects on decision and action initiation are highly variable at the population level, especially with respect to energy expenditure. This observation was expected as previous work demonstrated that motor cost is a subjective estimation that does not impact behavior in a consistent way across individuals. For instance, some people consider the effort produced during physical activities as a reward whereas others tend to favor sedentary behavior (Cheval et al., 2018a,b). Regarding elapsing time, Choi et al. (2014) showed in a saccadic task that some individuals exhibit a much greater sensitivity to temporal costs than others. Similarly, Berret et al. (2018) showed that self-selected vigor of pointing movements strongly differs between subjects but tend to be relatively constant within each subject, even when biomechanics-related costs are taken into account. These results suggest that both effort sensitivity and the temporal

discounting rate differ between people, possibly explaining why some subjects did not adjust their decision policy as a function of motor costs in the present study while other did. In addition, the temporal discounting rate varies throughout individual's life as well. In humans, the temporal discounting tends to be steepest in adolescence and then declines with age (Green et al., 1999). Despite the present population age range was rather narrow, we cannot exclude that age influenced how some subjects reacted with respect to motor costs in both tasks. Future research may address these variable effects by testing sub-groups of subjects specifically selected based on personality traits.

Finally, it's worth mentioning that subjects expressed their choices via reaching movements. One may also ask whether similar effects would have been observed in other movement types, such as locomotion or saccades. Locomotion-related computations seem to share many of the utility principles described for reaching movements. For instance, the preferred walking speed correlates with a minimization of the metabolic cost during displacement (Zarrugh et al., 1974; Donelan et al., 2001; Summerside et al., 2018). Moreover, consistent inter-individual differences of vigor between reaching and walking tasks are generally found (Labaune et al., 2020). By contrast, the oculomotor system seems to differ from the reaching and the locomotion systems with respect to behavior utility (Reppert et al., 2018; Labaune et al., 2020). More studies are needed to test the questions addressed in the present work in other behavioral repertoires.

To summarize, the present study demonstrates that human subjects are idiosyncratically influenced by motor costs during deliberation and movement initiation. Reaching duration affects decision and motor initiation more consistently than reaching energy expenditure. We propose that subjects who shortened their choices when reaching was time-consuming did so to limit a drop of reward rate.

## DATA AVAILABILITY STATEMENT

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

## REFERENCES

- Baker, D. H., Vilidaitė, G., Lygo, F. A., Smith, A. K., Flack, T. R., Gouws, A. D., et al. (2021). Power contours: optimising sample size and precision in experimental psychology and human neuroscience. *arXiv* [preprint]. arXiv:190206122, doi: 10.1037/met0000337
- Balci, F., Simen, P., Niyogi, R., Saxe, A., Hughes, J. A., Holmes, P., et al. (2011). Acquisition of decision making criteria: reward rate ultimately beats accuracy. *Atten Percept Psychophys* 73, 640–657. doi: 10.3758/s13414-010-0049-7
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2015). fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Statist. Softw.* 67, 1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Benjamini, Y., and Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J. R. Statist. Soc. Ser. B* 57, 289–300. doi: 10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x
- Berret, B., and Jean, F. (2016). Why don't we move slower? The value of time in the neural control of action. *J. Neurosci.* 36, 1056–1070. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1921-15.2016
- Berret, B., Castanier, C., Bastide, S., and Deroche, T. (2018). Vigour of self-paced reaching movement: cost of time and individual traits. *Sci. Rep.* 8:10655. doi: 10.1038/s41598-018-28979-6
- Bogacz, R., Hu, P. T., Holmes, P. J., and Cohen, J. D. (2010). Do humans produce the speed-accuracy trade-off that maximizes reward rate? *Quart. J. Exp. Psychol.* 63, 863–891. doi: 10.1080/17470210903091643
- Burk, D., Ingram, J. N., Franklin, D. W., Shadlen, M. N., and Wolpert, D. M. (2014). Motor effort alters changes of mind in sensorimotor decision making. *PLoS One* 9:e92681. doi: 10.1371/journal.pone.0092681
- Carland, M. A., Thura, D., and Cisek, P. (2019). The urge to decide and act: implications for brain function and dysfunction. *Neuroscientist* 25, 491–511. doi: 10.1177/1073858419841553
- Cheval, B., Radel, R., Neva, J. L., Boyd, L. A., Swinnen, S. P., Sander, D., et al. (2018a). Behavioral and neural evidence of the rewarding value of exercise behaviors: a systematic review. *Sports Med.* 48, 1389–1404. doi: 10.1007/s40279-018-0898-0

## ETHICS STATEMENT

The present study was reviewed and approved by the INSERM ethics committee (IRB00003888) on March 19th, 2019. Written informed consent for participation was not required for this study in accordance with the national legislation and the institutional requirements.

## AUTHOR CONTRIBUTIONS

CSL, AJR, and DT contributed to conception, design of the study, and wrote sections of the manuscript. CSL collected the data. CSL and AJR performed the statistical analysis. CSL and DT wrote the first draft of the manuscript. All authors contributed to manuscript revision, read, and approved the submitted version.

## FUNDING

This work was supported by a CNRS/Inserm ATIP/Avenir grant and an Inserm young investigator fellowship to DT.

## ACKNOWLEDGMENTS

We thank Sonia Alouche and Jean-Louis Borach for effective administrative assistance, Frédéric Volland for his expertise during the technical preparation preceding this experiment, David Robbe and Bastien Berret for their contributions to the development of the ideas addressed in this manuscript.

## SUPPLEMENTARY MATERIAL

The Supplementary Material for this article can be found online at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnhum.2021.715212/full#supplementary-material>



- Cheval, B., Tipura, E., Burra, N., Frossard, J., Chanal, J., Orsholits, D., et al. (2018b). Avoiding sedentary behaviors requires more cortical resources than avoiding physical activity: an EEG study. *Neuropsychologia* 119, 68–80. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2018.07.029
- Choi, J. E. S., Vaswani, P. A., and Shadmehr, R. (2014). Vigor of movements and the cost of time in decision making. *J. Neurosci.* 34, 1212–1223. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2798-13.2014
- Churchland, A. K., Kiani, R., and Shadlen, M. N. (2008). Decision-making with multiple alternatives. *Nat. Neurosci.* 11, 693–702. doi: 10.1038/nn.2123
- Cisek, P., and Kalaska, J. F. (2010). Neural mechanisms for interacting with a world full of action choices. *Ann. Rev. Neurosci.* 33, 269–298. doi: 10.1146/annurev.neuro.051508.135409
- Cisek, P., and Thura, D. (2018). Neural Circuits for Action Selection. In: *Reach-to-Grasp Behavior: Brain, Behavior, and Modelling Across the Life Span*. (New York, NA: Taylor & Francis Group), 91–118. doi: 10.4324/9780429467875-5
- Cisek, P., Puskas, G. A., and El-Murr, S. (2009). Decisions in changing conditions: the urgency-gating model. *J. Neurosci.* 29, 11560–11571. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1844-09.2009
- Cos, I., Bélanger, N., and Cisek, P. (2011). The influence of predicted arm biomechanics on decision making. *J. Neurophysiol.* 105, 3022–3033. doi: 10.1152/jn.00975.2010
- Cos, I., Duque, J., and Cisek, P. (2014). Rapid prediction of biomechanical costs during action decisions. *J. Neurophysiol.* 112, 1256–1266. doi: 10.1152/jn.00147.2014
- de Leva, P. (1996). Adjustments to zatsiorsky-seluyanov's segment inertia parameters. *J. Biomech.* 29, 1223–1230. doi: 10.1016/0021-9290(95)00178-6
- Ditterich, J. (2006). Evidence for time-variant decision making. *Eur. J. Neurosci.* 24, 3628–3641. doi: 10.1111/j.1460-9568.2006.05221.x
- Donelan, J. M., Kram, R., and Kuo, A. D. (2001). Mechanical and metabolic determinants of the preferred step width in human walking. *Proc. Biol. Sci.* 268, 1985–1992. doi: 10.1098/rspb.2001.1761
- Drugowitsch, J., Moreno-Bote, R., Churchland, A. K., Shadlen, M. N., and Pouget, A. (2012). The cost of accumulating evidence in perceptual decision making. *J. Neurosci.* 32, 3612–3628. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4010-11.2012
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J. Exp. Psychol.* 47, 381–391. doi: 10.1037/h0055392
- Green, L., Myerson, J., and Ostaszewski, P. (1999). Discounting of delayed rewards across the life span: age differences in individual discounting functions. *Behav. Proc.* 46, 89–96. doi: 10.1016/S0376-6357(99)00021-2
- Hagura, N., Haggard, P., and Diedrichsen, J. (2017). Perceptual decisions are biased by the cost to act. *eLife* 6:e18422. doi: 10.7554/eLife.18422
- Haith, A. M., Reppert, T. R., and Shadmehr, R. (2012). Evidence for hyperbolic temporal discounting of reward in control of movements. *J. Neurosci.* 32, 11727–11736. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0424-12.2012
- Heitz, R. P. (2014). The speed-accuracy tradeoff: history, physiology, methodology, and behavior. *Front. Neurosci.* 8:150. doi: 10.3389/fnins.2014.00150
- Kawagoe, R., Takikawa, Y., and Hikosaka, O. (1998). Expectation of reward modulates cognitive signals in the basal ganglia. *Nat. Neurosci.* 1, 411–416. doi: 10.1038/1625
- Klein-Flügge, M. C., Kennerley, S. W., Saraiva, A. C., Penny, W. D., and Bestmann, S. (2015). Behavioral modeling of human choices reveals dissociable effects of physical effort and temporal delay on reward devaluation. *PLoS Comput. Biol.* 11:e1004116. doi: 10.1371/journal.pcbi.1004116
- Körding, K. P., Fukunaga, I., Howard, I. S., Ingram, J. N., and Wolpert, D. M. (2004). A neuroeconomics approach to inferring utility functions in sensorimotor control. *PLoS Biol.* 2:e330. doi: 10.1371/journal.pbio.0020330
- Labaune, O., Deroche, T., Teulier, C., and Berret, B. (2020). Vigor of reaching, walking, and gazing movements: on the consistency of interindividual differences. *J. Neurophysiol.* 123, 234–242. doi: 10.1152/jn.00344.2019
- Lenth, R. V. (2016). Least-squares means: the R package lsmeans. *J. Statist. Softw.* 69, 1–33. doi: 10.18637/jss.v069.i01
- Ludlow, L. W., and Weyand, P. G. (1985). Energy expenditure during level human walking: seeking a simple and accurate predictive solution. *J. Appl. Physiol.* 120, 481–494. doi: 10.1152/jappphysiol.00864.2015
- Manohar, S. G., Chong, T. T.-J., Apps, M. A. J., Batla, A., Stamelou, M., Jarman, P. R., et al. (2015). Reward pays the cost of noise reduction in motor and cognitive control. *Curr. Biol.* 25, 1707–1716. doi: 10.1016/j.cub.2015.05.038
- Marcos, E., Cos, I., Girard, B., and Verschure, P. F. M. J. (2015). Motor cost influences perceptual decisions. *PLoS One* 10:e0144841. doi: 10.1371/journal.pone.0144841
- Mazzoni, P., Hristova, A., and Krakauer, J. W. (2007). Why don't we move faster? Parkinson's disease, movement vigor, and implicit motivation. *J. Neurosci.* 27, 7105–7116. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0264-07.2007
- Michalski, J., Green, A. M., and Cisek, P. (2020). Reaching decisions during ongoing movements. *J. Neurophysiol.* 123, 1090–1102. doi: 10.1152/jn.00613.2019
- Morel, P., Ulbrich, P., and Gail, A. (2017). What makes a reach movement effortful? Physical effort discounting supports common minimization principles in decision making and motor control. *PLoS Biol.* 15:e2001323. doi: 10.1371/journal.pbio.2001323
- Myerson, J., and Green, L. (1995). Discounting of delayed rewards: models of individual choice. *J. Exp. Anal. Behav.* 64, 263–276. doi: 10.1901/jeab.1995.64-263
- Padoa-Schioppa, C. (2011). Neurobiology of economic choice: a good-based model. *Annu Rev. Neurosci.* 34, 333–359. doi: 10.1146/annurev-neuro-061010-113648
- Pylshyn, Z. (1984). *Computation and Cognition: Toward a Foundation for Cognitive Science*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Reppert, T. R., Lempert, K. M., Glimcher, P. W., and Shadmehr, R. (2015). Modulation of saccade vigor during value-based decision making. *J. Neurosci.* 35, 15369–15378. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2621-15.2015
- Reppert, T. R., Rigas, I., Herzfeld, D. J., Sedaghat-Nejad, E., Komogortsev, O., and Shadmehr, R. (2018). Movement vigor as a traitlike attribute of individuality. *J. Neurophysiol.* 120, 741–757. doi: 10.1152/jn.00033.2018
- Revol, P., Collette, S., Boulot, Z., Foncelle, A., Niki, C., Thura, D., et al. (2019). Thirst for intention? Grasping a glass is a thirst-controlled action. *Front. Psychol.* 10:1248. doi: 10.3389/fpsyg.2019.01248
- Reynaud, A. J., Saleri Lunazzi, C., and Thura, D. (2020). Humans sacrifice decision-making for action execution when a demanding control of movement is required. *J. Neurophysiol.* 124, 497–509. doi: 10.1152/jn.00220.2020
- Shadmehr, R., and Ahmed, A. A. (2020). Précis of vigor: neuroeconomics of movement control. *Behav. Brain Sci.* 44:e123. doi: 10.1017/S0140525X20000667
- Shadmehr, R., Huang, H. J., and Ahmed, A. A. (2016). Representation of effort in decision-making and motor control. *Curr. Biol.* 26, 1929–1934. doi: 10.1016/j.cub.2016.05.065
- Shadmehr, R., Orban de Xivry, J. J., Xu-Wilson, M., and Shih, T.-Y. (2010). Temporal discounting of reward and the cost of time in motor control. *J. Neurosci.* 30, 10507–10516. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1343-10.2010
- Shadmehr, R., Reppert, T. R., Summerside, E. M., Yoon, T., and Ahmed, A. A. (2019). Movement vigor as a reflection of subjective economic utility. *Trends Neurosci.* 42, 323–336. doi: 10.1016/j.tins.2019.02.003
- Sperandio, I., and Chouinard, P. A. (2015). The mechanisms of size constancy. *Multisens. Res.* 28, 253–283. doi: 10.1163/22134808-00002483
- Sugiwaka, H., and Okouchi, H. (2004). Reformative self-control and discounting of reward value by delay or effort. *Japan. Psychol. Res.* 46, 1–9. doi: 10.1111/j.1468-5884.2004.00231.x
- Summerside, E. M., Shadmehr, R., and Ahmed, A. A. (2018). Vigor of reaching movements: reward discounts the cost of effort. *J. Neurophysiol.* 119, 2347–2357. doi: 10.1152/jn.00872.2017
- Thura, D. (2020). Decision urgency invigorates movement in humans. *Behav. Brain Res.* 382:112477. doi: 10.1016/j.bbr.2020.112477
- Thura, D., and Cisek, P. (2016). Modulation of premotor and primary motor cortical activity during volitional adjustments of speed-accuracy trade-offs. *J. Neurosci.* 36, 938–956. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2230-15.2016
- Thura, D., and Cisek, P. (2017). The basal ganglia do not select reach targets but control the urgency of commitment. *Neuron* 95, 1160–1170.e5. doi: 10.1016/j.neuron.2017.07.039

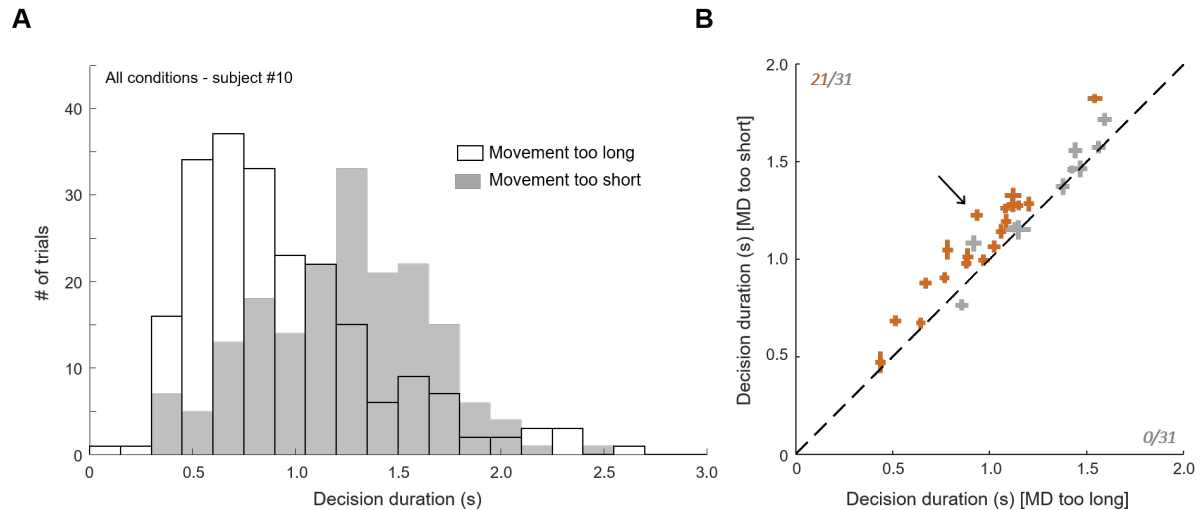
- Thura, D., Beuregard-Racine, J., Fradet, C.-W., and Cisek, P. (2012). Decision making by urgency gating: theory and experimental support. *J. Neurophysiol.* 108, 2912–2930. doi: 10.1152/jn.01071.2011
- Thura, D., Cos, I., Trung, J., and Cisek, P. (2014). Context-dependent urgency influences speed-accuracy trade-offs in decision-making and movement execution. *J. Neurosci.* 34, 16442–16454. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0162-14.2014
- Wickler, S. J., Hoyt, D. F., Cogger, E. A., and Hirschbein, M. H. (2000). Preferred speed and cost of transport: the effect of incline. *J. Exp. Biol.* 203, 2195–2200. doi: 10.1242/jeb.203.14.2195
- Yoon, T., Geary, R. B., Ahmed, A. A., and Shadmehr, R. (2018). Control of movement vigor and decision making during foraging. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 115, E10476–E10485. doi: 10.1073/pnas.1812979115
- Zarrugh, M. Y., Todd, F. N., and Ralston, H. J. (1974). Optimization of energy expenditure during level walking. *Eur. J. Appl. Physiol.* 33, 293–306. doi: 10.1007/BF00430237

**Conflict of Interest:** The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

**Publisher's Note:** All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

Copyright © 2021 Saleri Lunazzi, Reynaud and Thura. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

## Supplemental Figure



**Supplemental Figure 1: Decision duration in error movement trials.** **A.** Distribution of one example subject's decision durations with trials sorted according to the reaching error type, i.e. too long or too short. Trials performed in the three motor conditions are included. **B.** Mean  $\pm$  standard error (SE) decision duration for each subject in trials during which movements were either too long (abscissa) or too short (ordinate). The arrow indicates the subject shown in A. Same convention as in Figures 3 and 4 in the main text.

Supplemental Figure 1 shows that the too short movements were overall made when decisions were long, and the too long movements were made when decisions were short ( $1150 \pm 59$ ms versus  $1042 \pm 57$ ms,  $|z|=12.5$ ,  $p<0.001$ ), suggesting that many subjects ( $21/31$ ,  $p<0.05$ ) were primarily concerned about computing a global trial duration rather than computing decision and action durations separately.

## Transition

Les résultats de cette étude indiquent que les ajustements décisionnels les plus marqués, c'est-à-dire des raccourcissements de la durée des décisions, ont lieu dans le contexte moteur imposant un coût temporel important aux mouvements, suggérant que le temps est le coût considéré comme le plus pénalisant par les sujets ayant effectué cette tâche. Ainsi, la compensation mise en place semble être principalement de type temporel, possiblement afin de limiter la baisse du taux de récompense à l'échelle de la session. On constate en revanche que la condition *Effort* n'a pas d'effet systématique sur la décision à l'échelle de la population dans cette tâche. Certains sujets présentent des durées de décision raccourcies, peut-être parce que les mouvements nécessitant de la vigueur stimulent leur comportement de manière générale, entraînant ainsi des décisions plus rapides. Ces résultats pourraient soutenir l'hypothèse d'un signal de régulation unique entre décision et action. En revanche, pour d'autres sujets, les temps de décisions étaient allongés dans la condition *Effort* par rapport au contexte de référence, l'effort à fournir ayant pu diminuer leur motivation implicite à agir (Mazzoni et al., 2007). Ces résultats mixtes peuvent s'expliquer d'une part par le fait que, contrairement au temps, l'effort ne peut pas être directement compensé dans cette tâche (pour un test du rôle de l'effort dans les interactions décisions/actions prenant en compte cette limite, voir Leroy et al., 2023). De plus, la sensibilité individuelle des sujets aux coûts, et particulièrement à l'effort, pourrait également contribuer à ces variations. En effet, pour certains individus, l'effort n'est pas nécessairement considéré comme pénalisant (pourquoi certains individus choisiraient-ils de s'infliger l'épreuve d'un marathon, si ce n'était parce qu'ils en tirent quelque chose de positif ? - Inzlicht et al., 2018).


Avant d'aborder le chapitre consacré à l'étude des mécanismes comportementaux de coordination entre la décision et l'action chez le singe, une analyse supplémentaire a été menée sur les jeux de données de ces deux études, et il est pertinent de la présenter ici. Jusqu'à présent, nous avons examiné les mécanismes de coordination entre la décision et l'action **à l'échelle des blocs d'essais**. Or, nous savons que le comportement au cours d'un essai influence celui de l'essai suivant, comme illustré par le phénomène bien connu du *post-error slowing*, qui s'applique aussi bien aux processus décisionnels qu'aux mouvements. Par exemple, après une erreur de décision, les individus tendent à prolonger leur durée de décision pour être plus précis



lors de l'essai suivant et éviter ainsi de répéter la même erreur. De même, en cas d'erreur de mouvement, les individus ralentissent et deviennent plus précis lors de l'essai suivant. **Il est donc possible que les interactions décisions/actions que nous avons mises en évidence à l'échelle des blocs d'essais interviennent également de façon plus locale, d'un essai à l'autre.** En particulier, nous ne savons pas si le résultat d'une décision influence également les performances motrices lors de l'essai suivant, et si tel est le cas, de quelle manière. De même, il est intéressant de se demander si le résultat d'un mouvement peut influencer la décision qui suit, et si oui, de quelle manière. Dans l'article présenté ci-après, nous avons exploité de nouveau les jeux de données des études 1 et 2 avec pour objectif d'analyser les ajustements comportementaux des sujets d'un essai à l'autre, ceci afin d'approfondir davantage notre compréhension des mécanismes régissant les interactions entre la décision et l'action.

**Article : Saleri C., Thura D. & Reynaud A.J. (2023). Impact of decision and action outcomes on subsequent decision and action behaviors. *European Journal of Neuroscience*.**

# Impact of decision and action outcomes on subsequent decision and action behaviours in humans

Clara Saleri Lunazzi | David Thura  | Amélie J. Reynaud

Lyon Neuroscience Research Center—  
Impact Team, Inserm U1028, CNRS  
UMR5292, Lyon 1 University, Bron,  
France

## Correspondence

David Thura, Lyon Neuroscience  
Research Center—Impact Team, Inserm  
U1028, CNRS UMR5292, Lyon  
1 University, 16 Avenue du Doyen Jean  
Lépine, 69675 Bron, France.  
Email: [david.thura@inserm.fr](mailto:david.thura@inserm.fr)

## Funding information

Centre National de la Recherche  
Scientifique, Grant/Award Number:  
ATIP/Avenir; Institut National de la Santé  
et de la Recherche Médicale

Edited by: Guillaume Rousselet

## Abstract

Speed–accuracy trade-off adjustments in decision-making have been mainly studied separately from those in motor control. In the wild, however, animals coordinate their decision and action, often deciding while acting. Recent behavioural studies support this view, indicating that animals, including humans, trade decision time for movement time to maximize their global rate of reward during experimental sessions. Besides, it is well established that choice outcomes impact subsequent decisions. Crucially though, whether and how a decision outcome also influences the subsequent motor performance, and whether and how the outcome of a movement influences the next decision, is unclear. Here, we address these questions by analysing trial-to-trial changes of choice and motor behaviours in healthy human participants instructed to perform successive perceptual decisions expressed with reaching movements whose duration was either weakly or strongly constrained in separate tasks. Results indicate that after a wrong decision, subjects who were weakly constrained in their action duration decided more slowly and more accurately. Interestingly, they also shortened their subsequent movement duration by moving faster. Conversely, we found that errors of constrained movements influenced not only the speed and the amplitude of the following movement but those of the decision too. If the movement had to be slowed down, the decision that precedes that movement was accelerated and vice versa. Together, these results indicate that from one trial to the next, humans seek to determine a behavioural duration as a whole instead of optimizing each of the decision and action speed–accuracy trade-offs independently of each other.

## KEYWORDS

arm movement, decision-making, motor control, post-outcome adjustment, reward rate

**Abbreviations:** Amp, amplitude; DD, decision duration; DR, delayed-reaching; MD, movement duration; PES, post-error slowing; PV, peak velocity; SAT, speed–accuracy trade-off; SD, standard deviation; SP, success probability.

David Thura and Amélie J. Reynaud contributed equally to this work.

This is an open access article under the terms of the [Creative Commons Attribution-NonCommercial](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/) License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited and is not used for commercial purposes.

© 2023 The Authors. European Journal of Neuroscience published by Federation of European Neuroscience Societies and John Wiley & Sons Ltd.

## 1 | INTRODUCTION

Choosing one action among several options and executing that action are usually considered as two distinct functions, most often studied separately from each other (e.g., Franklin & Wolpert, 2011; Ratcliff et al., 2016). However, recent behavioural studies indicate that decision and action show a high level of integration during goal-oriented behaviour (Choi et al., 2014; Cos et al., 2011; Hagura et al., 2017; Haith et al., 2012; Morel et al., 2017; Pierrieau et al., 2021; Reynaud et al., 2020; Saleri Lunazzi et al., 2021; Servant et al., 2021; Shadmehr & Ahmed, 2020; Shadmehr et al., 2010, 2019; Spieser et al., 2017; Thura, 2020; Yoon et al., 2018). For example, human subjects decide faster and less accurately to focus on their actions when the motor context in which a choice is made is demanding (Reynaud et al., 2020). Similarly, when the temporal cost of a movement is significantly larger than usual, humans often reduce the duration of their decisions to limit the impact of these time-consuming movements (Saleri Lunazzi et al., 2021). Conversely, if the sensory evidence guiding the choice is weak and the deliberation takes time, humans and monkeys shorten the duration of the movement expressing that choice (Herz et al., 2022; Thura, 2020; Thura et al., 2014). When faced with multiple successive choices, individuals thus seem to be primarily concerned about determining a global behaviour duration rather than optimizing decision and action durations separately, even if the resulting decision or movement accuracy must slightly suffer. This 'holistic-heuristic' policy may serve what matters the most for decision-makers engaged in such a scenario, the rate of reward (Balci et al., 2011; Carland et al., 2019; Thura, 2021).

Importantly, most of the adjustments mentioned above occur between blocks of tens to hundreds of trials, depending on stable contexts encouraging a fixed speed-accuracy trade-off (SAT). But can these adjustments also occur on shorter timescales, from trial to trial, depending on local decisional and motor performance?

Performance history is known to exert a large influence on subsequent behaviour (e.g., Danielmeier & Ullsperger, 2011; Jentsch & Dudschig, 2009; Urai et al., 2019). The most well-known post-outcome adjustment is a reduction of behaviour speed after committing an error, namely, post-error slowing (PES) (Dutilh et al., 2012; Rabbitt & Rodgers, 1977). PES is sometimes accompanied by changes in accuracy, although conditions leading to PES-related increase or decrease of accuracy are still unclear (Danielmeier & Ullsperger, 2011; Fievez et al., 2022). Notably, post-outcome adjustments have been mostly described as the effect of a choice on

the decisional performance in the following trial (Dutilh et al., 2012; Laming, 1979; Rabbitt & Rodgers, 1977; Thura et al., 2017; Urai et al., 2019), but the influence of a movement outcome on the motor performance in the following trial did not receive the same attention (Ceccarini & Castiello, 2018). Moreover, the consequences of either a decision or a motor outcome on *both* subsequent decision and movement have never been investigated. These are important questions to address in order to further evaluate the level of integration of the decision and the action functions during goal-directed behaviour.

Performance history is known to exert a large influence on subsequent behaviour (e.g., Danielmeier & Ullsperger, 2011; Jentsch & Dudschig, 2009; Urai et al., 2019). The most well-known post-outcome adjustment is a reduction of behaviour speed after committing an error, namely, post-error slowing (PES) (Dutilh et al., 2012; Rabbitt & Rodgers, 1977). PES is sometimes accompanied by changes in accuracy, although conditions leading to PES-related increase or decrease of accuracy are still unclear (Danielmeier & Ullsperger, 2011; Fievez et al., 2022). Notably, post-outcome adjustments have been mostly described as the effect of a choice on the decisional performance in the following trial (Dutilh et al., 2012; Laming, 1979; Rabbitt & Rodgers, 1977; Thura et al., 2017; Urai et al., 2019), but the influence of a movement outcome on the motor performance in the following trial did not receive the same attention (Ceccarini & Castiello, 2018). Moreover, the consequences of either a decision or a motor outcome on *both* subsequent decision and movement have never been investigated. These are important questions to address in order to further evaluate the level of integration of the decision and the action functions during goal-directed behaviour.

In the present report, we first test the general hypothesis that coordinated decision and movement adjustments occur from trial to trial, depending on the local decisional and motor performance of the decision-maker. We predict that any adjustment due to a decision or a motor outcome will be integrated and shared across the decision and the movement made in the next trial. That is, a decision error will affect *both* the decision and the movement in the following trial, and, conversely, a movement error will impact *both* the movement and the decision in the next trial. To test this hypothesis, we first analysed a dataset from one recent study of our group (Experiment 1) during which human subjects made successive perceptual decisions between reaching movements (Reynaud et al., 2020; Thura, 2020). In this experiment, participants were faced with changing sensory evidence favouring one of two possible targets and

could invest up to 3 s in the decision process. They then had up to 800 ms to execute the reaching movement expressing a choice.

Because our previous results strongly indicate that human subjects coordinate the duration of their decision and movement in order to optimize their rate of reward (Saleri Lunazzi et al., 2021), we also make the more specific hypothesis that the type of error that induces the largest adjustment of behaviour in the subsequent trial is an error of duration. This hypothesis predicts that post-error adjustments will mainly occur with errors of duration, if participants are 'free' to adjust their decision and/or movement durations (MDs) in the following trial. To test this hypothesis, we analysed a second experimental dataset from our group (Experiment 2) in which the decision component of the task was similar compared to Experiment 1, but in which the allowed duration of reaching movement was strictly constrained, resulting in numerous 'too long' (in duration) and 'too short' (in duration) movements made by the participants.

## 2 | EXPERIMENT 1: POST-OUTCOME ADJUSTMENTS OF DECISION AND MOTOR BEHAVIOURS DURING A PERCEPTUAL DECISION-MAKING TASK

### 2.1 | Material and methods

#### 2.1.1 | Participants

Twenty subjects (ages: 20–41; 16 females and 4 males; 18 right-handed) performed this experiment. All gave their consent orally before starting the experiment. The ethics committee of Inserm (IRB00003888) approved the protocol on 19 March 2019. Each participant performed two experimental sessions and received monetary compensation (€20) for completing each session.

#### 2.1.2 | Dataset

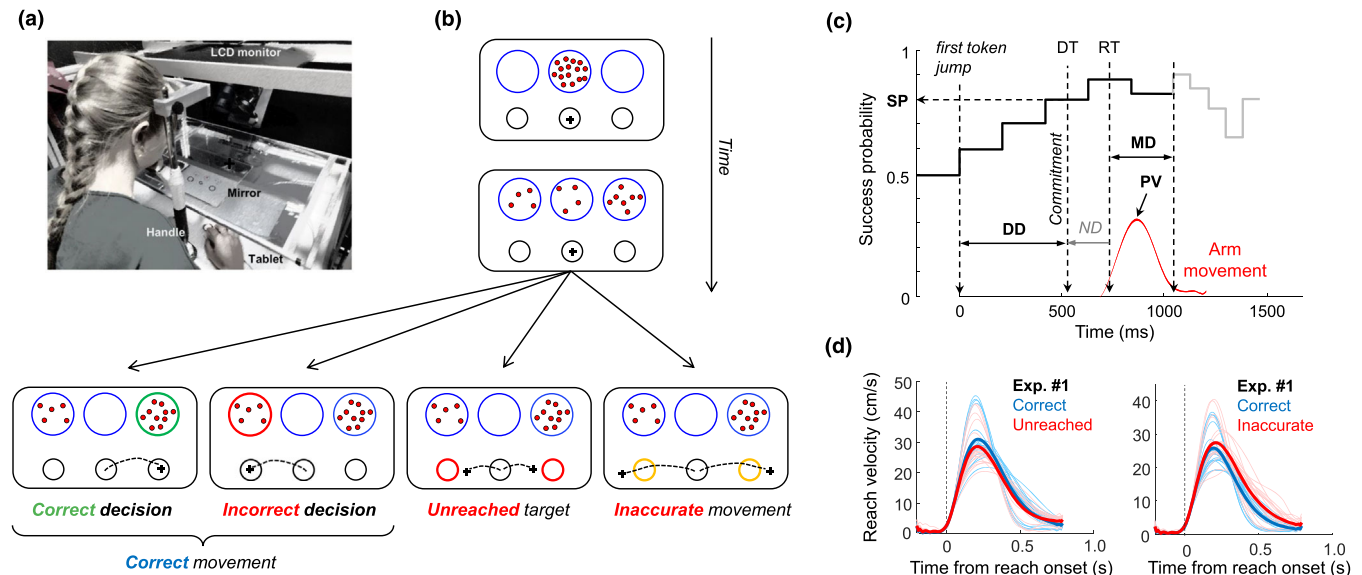
The decision and motor behaviours of these subjects have been described in two recent publications reporting the effects of the decisional context on movement properties (Thura, 2020) and the effects of the motor context on decision strategies (Reynaud et al., 2020). In these reports, subjects' behavioural adjustments are described either within a given trial (i.e., the relation between a decision duration [DD] and the duration of the movement produced to express that decision) or between

specific conditions designed to set stable decision or motor speed–accuracy contexts in blocks of tens of trials. Here, we aim at describing adjustments of subjects' behaviour from trial to trial, depending on their decision and/or motor performance.

#### 2.1.3 | Setup and tasks

The subjects sat in an armchair and made planar reaching movements using a handle held in their dominant hand (Figure 1a). A digitizing tablet (GTCO CalComp) continuously recorded the handle horizontal and vertical positions (100 Hz with .013-cm accuracy). Target stimuli and cursor feedback were projected by an LCD monitor onto a half-silvered mirror suspended 26 cm above and parallel to the digitizer plane, creating the illusion that targets floated on the plane of the tablet. Participants were faced with a visual display (Figure 1b) consisting of three blue circles (the decision circles) placed horizontally at a distance of 6 cm from each other. In the central blue circle, 15 tokens were randomly arranged. Positioned below, three black circles, organized horizontally too, defined the movement targets. Although the central black circle radius was kept constant at .75 cm, the size of the two lateral black circles and their distance from the central circle could vary, set to either .75 or 1.5 cm of radius and either 6 or 12 cm of distance from the central circle, in distinct blocks of trials (as mentioned above, effects of target size/position on subjects' behaviour are not included in the present report).

In the task (Figure 1b), implemented by means of LABVIEW 2018 (National Instruments), subjects initiated a trial by holding the handle into the black central circle (starting position) for 500 ms. Tokens then started to jump, one by one, every 200 ms, in one of the two possible lateral blue circles. Subjects had to decide which of the two lateral blue circles would receive the majority of the tokens at the end of the trial. They reported their decisions by moving the handle into the lateral movement target corresponding to the side of the chosen decision circle. Crucially, participants were allowed to make and report their choice at any time between the first and last token jumps. Once a target was reached, the remaining tokens jumped more quickly to their final circles (Figure 1c, grey line), implicitly encouraging subjects to decide before all tokens had jumped to save time and increase their rate of reward at the session level. In separate blocks of trials, tokens could speed up either a lot (a jump every 20 ms) or a little (a jump every 150 ms). The block-related effects are not included in the present report.



**FIGURE 1** Methods. (a) Experimental apparatus (identical in Experiments 1 and 2). (b) Time course of a trial in the decision task of Experiment 1. Tokens jump one by one from the central decision circle to one of the two lateral ones. Subjects move a handle from a central movement target to one of the two lateral ones to express their choice. All the decision and action outcomes are illustrated in the bottom panels (please refer to the main text for details). (c) Temporal profile of success probability (SP) in one example trial of the decision task of Experiments 1 and 2. At the beginning of the trial, each target has the same SP (.5). When the first token jumps into one of the two potential targets (the most leftward vertical dotted line), the SP of that target increases to  $\sim .6$ . SP then evolves with each jump. Subjects execute a reaching movement (red trace) to report their choice. Kinematic data allow us to compute movement duration (MD) and movement peak velocity (PV). Non-decisional (ND) delays, determined in a separate reaction time task, allow us to estimate the decision duration (DD) and SP at decision time (DT). Only 10 out of 15 jumps are illustrated on this SP profile. (d) Participants' average reach velocity profiles in Experiment 1, aligned on reaching movement onset. Correct and 'unreached' movements are compared in the left panel; correct and 'inaccurate' movements are compared in the right panel. Data are restricted to trials performed in the long/small motor condition of Experiment 1 (please see the main text for details).

In this task, subjects had up to 800 ms to reach a target and report their choices. If no target was reached within 800 ms, trials were classified as 'unreached' trials, regardless of the direction of the movement with respect to the starting position. If the subject reached a target but failed to stop in it within 800 ms, the trial was classified as an 'inaccurate' trial, regardless of the choice made, correct or incorrect (Figure 1b, bottom panels).

At the end of each trial, a visual feedback about decision success or failure (the chosen decision circle turning either green or red, respectively) was provided to the subject after the last token jump, assuming a correct movement. A movement error was indicated by visual feedback, the chosen movement target turned orange in 'inaccurate' trials, and the two movement targets turned red in 'unreached' trials.

Finally, subjects also performed a simple delayed-reaching (DR) task in each of the two sessions. This DR task was identical to the choice task described above, except that there was only one lateral decision circle displayed at the beginning of the trial (either at the right or at the left side of the central circle with 50% probability).

All tokens moved from the central circle to this unique circle at a GO signal occurring after a variable delay ( $1000 \pm 150$  ms). The DR task was used to estimate the sum of the delays attributable to response initiation (i.e., non-decision delays). The goal for each subject was to perform in each of the two sessions 100 correct DR task trials and 320 correct choice task trials, indirectly motivating them to optimize successes per unit of time.

#### 2.1.4 | Subsets of trials based on decision and movement outcomes

For this experiment, we defined two subsets of trials based on decision outcomes: (1) 'correct decision' trials, when the subject chose the correct target and reported her or his choice with a correct movement, and (2) 'incorrect decision' trials, if the participant chose the incorrect target with a correct movement. Note that for these two subsets, wrong movement trials are excluded because no feedback was provided to the subject to indicate whether or not she or he chose the correct target. Instead, a salient



feedback was provided at the end of the trial to indicate the error of movement (see above and Figure 1b).

We defined three other subsets of trials based on movement outcomes: (1) ‘correct movement’ trials, when the subject adequately reached the correct or the incorrect target; (2) ‘unreached’ trials, when the subjects failed to reach a target (correct or incorrect) before the end of the MD deadline (800 ms); and (3) ‘inaccurate’ trials, when the subjects reached a target (correct or incorrect) but failed to stop in it. As expected, most movement errors ( $69\% \pm 9\%$  at the population level, including both unreached and inaccurate movement trials) occurred in the most difficult motor condition of the task, that is, when targets were small and distant from the starting circle. Only trials collected in this motor condition were therefore included in the analyses of the effect of movement errors on participants’ subsequent behaviour.

### 2.1.5 | Data analysis

Data were analysed offline using custom-written MATLAB (MathWorks) and R (<https://www.r-project.org/>) scripts. Reaching horizontal and vertical positions were first filtered using polynomial filters and then differentiated to obtain a velocity profile. Onset and offset of movements were then determined using a 3.75-cm/s velocity threshold. Reaching MD, peak velocity (PV) and amplitude (Amp) were respectively defined as the duration, the maximum velocity value and the Euclidean distance between movement onset and offset (Figure 1c).

Decision duration (DD) was computed as the duration between the first token jump and the time at which subjects committed to their choice (Figure 1c). To estimate this commitment time in each trial, we detected the time of movement onset as mentioned above, defining the subject’s reaction time in that trial, and subtracted from it her or his mean sensorimotor delays estimated based on her or his reaction times in the DR task performed the same day and in the same condition.

To assess the influence of sensory evidence on subjects’ choices, we computed the success probability (SP) profile of each trial experienced by participants with respect to the chosen target, as well as their decision SP at the time of commitment time (Figure 1c), using Equation (1). For instance, for a total of 15 tokens, if at a particular moment in time the target chosen by the subject contains  $N_{chosen}$  tokens, whereas the other target contains  $N_{other}$  tokens, and there are  $N_C$  tokens remaining in the centre, then the probability that the chosen target will ultimately be the correct one, that is, the subject’s SP at a particular time is as follows:

$$p(\text{Chosen}|N_{chosen}, N_{other}, N_C) = \frac{N_C!}{2^{N_C}} \sum_{k=0}^{\min(N_C, 7-N_{other})} \frac{1}{k!(N_C-k)!} \quad (1)$$

To ensure that the difficulty of decisions was homogeneous among subjects and between the experimental conditions, we controlled the sequence of trials experienced by each participant. Especially, we interspersed among fully random trials ( $\sim 20\%$  of the trials in which each token is 50% likely to jump into the right or the left lateral circle) three special types of trials, easy, ambiguous and misleading, characterized by particular temporal profiles of SP. Subjects were not told about the existence of these trials (please refer to Reynaud et al., 2020, for a detailed description of these trial types and their proportions in the task).

To assess the impact of the outcome of each trial  $i$  on the decision and motor behaviour of trial  $i+1$ , we calculated the difference of movement PV ( $\Delta PV$ ), duration ( $\Delta MD$ ) and amplitude ( $\Delta Amp$ ) and the difference of DD ( $\Delta DD$ ) and SP ( $\Delta SP$ ) between them (e.g.,  $\Delta PV = PV_{i+1} - PV_i$ ). We then calculated for each subject the average of each variable with respect to trial  $i$  outcome.

### 2.1.6 | Statistics

To determine whether the behavioural adjustment from one trial to the next ( $\Delta PV$ ,  $\Delta MD$ ,  $\Delta Amp$ ,  $\Delta DD$  and  $\Delta SP$ ) differs significantly from 0 in the different outcome conditions at the population level, we used one-sample Wilcoxon signed-rank tests. In addition, we calculated the effect size for each post-outcome adjustment by dividing the  $Z$  value of the Wilcoxon signed-rank tests by the square root of the sample size. Paired Wilcoxon signed-rank tests were used to compare the movement parameters (MD, PV and Amp) between correct and erroneous movement trials. Levene’s tests were used to assess whether the distributions of the post-correct and post-error behavioural variables have different variances. To test the difference between the average SP profiles of two trial subsets (e.g., correct decision trials vs. post-correct decision trials), we performed chi-squared tests, with the distance between the two profiles (1 and 2) from token jump ( $j$ ) #1 to #15 computed as the following chi-squared metric:

$$\chi^2 = \sum_{j=1}^{15} \frac{(y_{1,j} - y_{2,j})^2}{\sigma_j^2} \quad (2)$$

where  $y_1$  and  $y_2$  are the two SP profiles averaged across subjects and  $\sigma_j^2$  is the mean squared variance of the SP profiles, such as  $\sigma_j^2 = \frac{1}{2}(\sigma_{1,j}^2 + \sigma_{2,j}^2)$ . For all statistical tests, the significance level is set to .05. Unless stated otherwise, data are reported as medians ( $\pm$ standard deviations [SDs]) across the population.

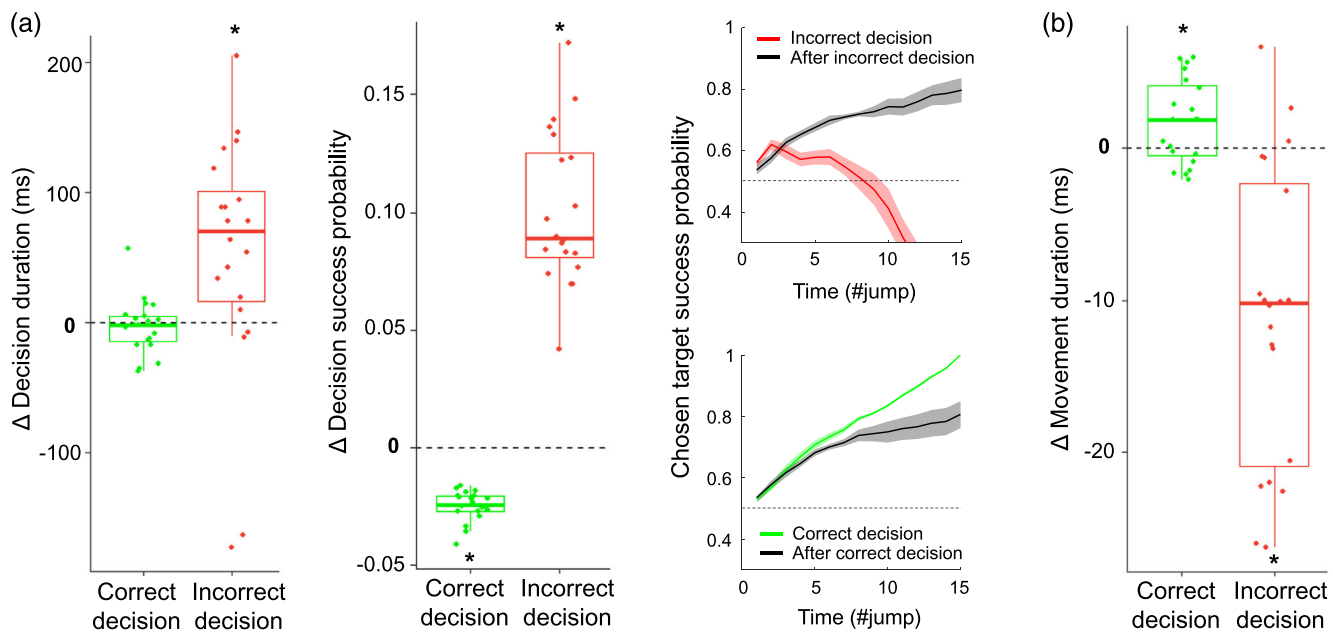
## 2.2 | Results

### 2.2.1 | Effect of a decision outcome on the next decision and on the next movement

We first describe the impact of the decision outcome (correct or incorrect choice) on participants' subsequent decisional behaviour. As shown in Figure 2a,  $\Delta$ DDs were significantly higher than zero at the population level following an incorrect choice (median  $\Delta$ DD  $\pm$  SD =  $+71 \pm 93$  ms, one-sample Wilcoxon rank-sum test:  $Z = -2.4$ ,  $p < .05$ ), meaning that subjects' DDs were significantly increased following an incorrect choice. This slowdown of decision-making was observed despite that trials following an incorrect choice were easier than these

incorrect trials, as can be seen on the averaged SP profiles of the two trial subsets (chi-squared test:  $\chi^2(14) = 3054.6$ ,  $p < .05$ , Figure 2a, top right panel; Figure S1A illustrates the SP profiles of the same trials computed with respect to the correct target). As a consequence, when subjects' SPs at decision time are compared between incorrect decision and post-incorrect decision trials, SPs are increased following incorrect decisions ( $\Delta$ SP =  $+0.09 \pm .03$ ,  $Z = -4.8$ ,  $p < .001$ ; Figure 2a, middle panel). By contrast, no significant difference of DD (median  $\Delta$ DD =  $-2 \pm 21$  ms,  $Z = -.75$ ,  $p = .45$ ) was observed following a correct decision. Together, this first analysis demonstrates that subjects used a PES strategy to decide in this task. Interestingly, subjects did not adjust their DD following a correct trial despite that these trials were on average more difficult ( $\chi^2(14) = 325.3$ ,  $p < .05$ ; Figure 2a, bottom right panel). Participants' SP thus slightly decreased after a correct choice ( $\Delta$ SP =  $-.02 \pm .01$ ,  $Z = -4.76$ ,  $p < .001$ ; Figure 2a, middle panel), indicating that they committed to a decision with less sensory evidence after a correct trial.

We next investigate whether or not a decision outcome also impacts motor behaviour. We found that



**FIGURE 2** Effect of a decision outcome on the next decision and on the next movement in Experiment 1. (a) *Left and middle panels:*  $\Delta$  decision duration (left) and  $\Delta$  success probability (middle) after a correct decision (green) and after an incorrect decision (red). In the box plot, dots represent the mean  $\Delta$  for each participant, the horizontal bold line within the box marks the population median, boundaries of the box indicate the 25th and 75th percentiles of population distribution, and whiskers above and below the box indicate the maximum and the minimum of the distribution, excluding the outliers. If  $\Delta$  is positive, there is a post-outcome increase for a given metric  $X$  ( $X_{i+1} - X_i > 0$ ), whereas a negative  $\Delta$  value indicates a decrease of this metric. *Right panel, top:* Comparison of the average  $\pm$  SD success probability profiles between trials whose decision was incorrect (red line) and trials following an incorrect choice (black line), computed across subjects with respect to the target they chose. *Right panel, bottom:* Same comparison between correct decision trials (green line) and trials following a correct decision (black line). (b) Same analysis as in (a), left panel, for the post-decision outcome adjustments computed for movement duration. \* $p$  value  $< .05$ .



subjects reduced their MD ( $\Delta MD = -10 \pm 10$  ms,  $Z = -3.9$ ,  $p < .001$ ; Figure 2b) following incorrect decisions by increasing their movement peak of velocity and reducing their amplitude ( $\Delta PV = +.25 \pm .52$  cm/s,  $Z = -2.5$ ,  $p < .01$ ;  $\Delta Amp = -.09 \pm .08$  cm,  $Z = -3.3$ ,  $p < .001$ ; Table 1 and Figure S1B). By contrast, their MD was slightly increased ( $\Delta MD = +2 \pm 3$  ms,  $Z = -2.3$ ,  $p < .05$ ; Table 1 and Figure S1B) and their peak of velocity and movement amplitude were decreased ( $\Delta PV = -.22 \pm .22$  cm/s,  $Z = -4.1$ ,  $p < .001$ ;  $\Delta Amp = -.03 \pm .05$  cm,  $Z = -2.5$ ,  $p < .01$ ; Table 1 and Figure S1B) after a correct decision.

## 2.2.2 | Effect of a movement outcome on the next decision and on the next movement

In trials following a correct movement, subjects increased their movement amplitude ( $\Delta Amp = +2.46 \pm .08$  cm,  $Z = -4.76$ ,  $p < .001$ ) and reduced their speed ( $\Delta PV = -.39 \pm .29$  cm/s,  $Z = -4.35$ ,  $p < .001$ ), leading to an absence of MD adjustment ( $\Delta MD = -2 \pm 6$  ms,  $Z = -.71$ ,  $p = .47$ ; Figure 3a). We observed that following a correct movement, DDs and SPs did not significantly vary as well ( $\Delta DD = +2 \pm 14$  ms,  $Z = -.97$ ,  $p = .33$ ;  $\Delta SP = 0 \pm .01$ ,  $Z = -.6$ ,  $p = .55$ ; Table 1 and Figure 3b, left and middle panels).

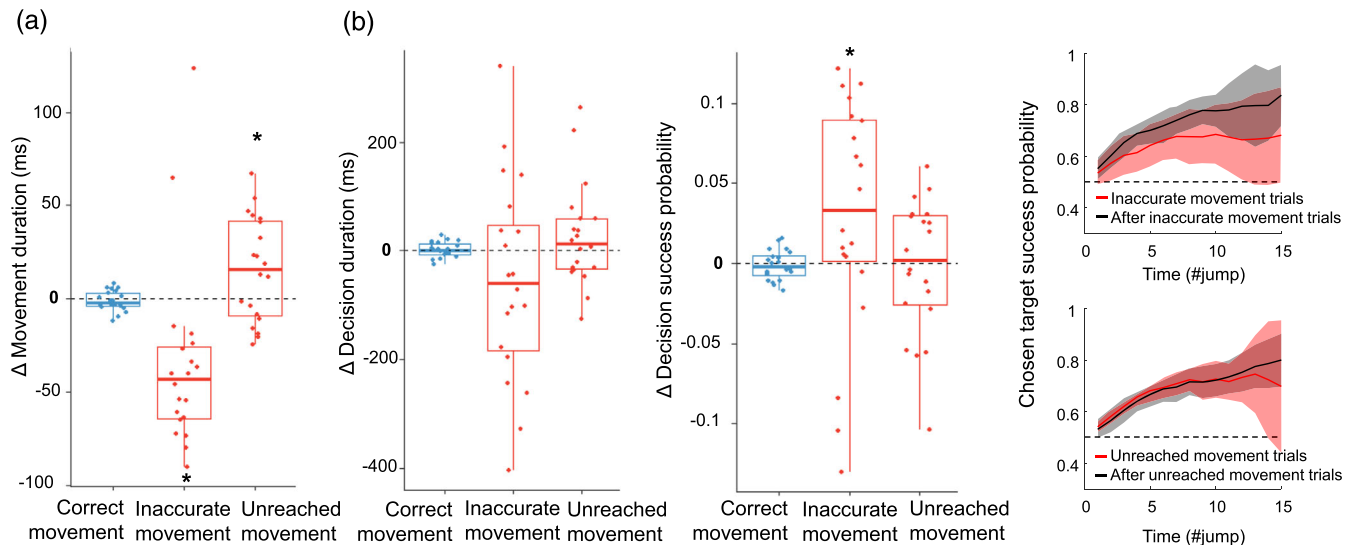
In Experiment 1, inaccurate movements were on average longer ( $692.5 \pm 95.1$  vs.  $676 \pm 94.4$  ms, two-sample Wilcoxon rank-sum test:  $Z = -3.5$ ,  $p < .001$ ), larger in amplitude ( $12.8 \pm .2$  vs.  $11.8 \pm .1$  cm,  $Z = -4.8$ ,  $p < .001$ ) and faster ( $30.7 \pm 6.6$  vs.  $29.4 \pm 5.6$  cm/s,  $Z = -2.5$ ,  $p = .001$ ) compared to correct movements (Figure 1d, right panel). Subjects adjusted their inaccurate movements in the following trial by reducing their reaching velocity peak ( $\Delta PV = -.67 \pm 2.28$  cm/s,  $Z = -2.1$ ,  $p < .05$ ; Table 1 and Figure S1B) and amplitude ( $\Delta Amp = -1.2 \pm .3$  cm,  $Z = -4.8$ ,  $p < .001$ ; Table 1 and Figure S1B), leading to a reduction of MD ( $\Delta MD = -43 \pm 50$  ms,  $Z = -2.6$ ,  $p < .01$ ; Table 1 and Figure 3a).

Conversely, movements in unreached trials were on average shorter in duration ( $652 \pm 104.3$  vs.  $676 \pm 94.4$  ms,  $Z = -3.6$ ,  $p < .001$ ), shorter in amplitude ( $10.8 \pm .5$  vs.  $11.8 \pm .1$  cm,  $Z = -4.8$ ,  $p < .001$ ) and slower ( $27.4 \pm 5.1$  vs.  $29.4 \pm 5.6$  cm/s,  $Z = -4.3$ ,  $p < .001$ ) compared to correct movements (Figure 1d, left panel). Subjects corrected these unreached movements in the following trial by increasing their reaching velocity peak ( $\Delta PV = +2.46 \pm 2.43$  cm/s,  $Z = -4.8$ ,  $p < .001$ ; Table 1 and Figure S1B) and amplitude ( $\Delta Amp = +1.0 \pm .5$  cm,  $Z = -4.8$ ,  $p < .001$ ; Table 1 and Figure S1B), leading to slightly longer movements ( $\Delta MD = +16$

TABLE 1 Post-outcome adjustments of decision and motor behaviours in Experiment 1.

Experiment 1	Mean number of trials per subject (min-max)	Decision behaviour						Motor behaviour								
		ADD (ms)			ASP			AMD (ms)			APV (cm/s)			ΔAmp (cm)		
		Median	p value	Effect size	Median	p value	Effect size	Median	p value	Effect size	Median	p value	Effect size	Median	p value	Effect size
After correct decision	618.2 (605-624)	.45	/	-.02	<.001	-.88	2	<.05	.52	-.22	<.001	-.81	-.03	<.01	.56	
After incorrect decision	153.5 (93-267)	<.05	.53	.09	<.001	.88	-10	<.001	-.78	.25	<.01	.54	-.09	<.001	-.70	
After correct movement	193.4 (173-226)	.33	/	.00	.55	/	-2	.47	/	-.39	<.001	-.84	2.46	<.001	.88	
After inaccurate movement	8.35 (2-14)	.19	/	.03	<.05	/	-43	<.01	-.59	-.67	<.05	-.46	-1.20	<.001	-.88	
After unreached movement	35.7 (7-72)	.38	/	.00	.8	/	16	>.05	.47	2.46	>.001	.88	1.00	>.001	.88	

Note: The p values refer to the one-sample Wilcoxon signed-rank tests.



**FIGURE 3** Effect of a movement outcome on the next movement and on the next decision in Experiment 1. (a)  $\Delta$  movement duration after a correct movement (blue) and after an inaccurate or unreached movement (red). Same convention as in Figure 2. (b) *Left and middle panels*: Same analysis as in (a) for the post-motor outcome adjustments computed for decision duration (left) and success probability (middle). *Right panel, top*: Comparison of the average  $\pm$  SD success probability profiles between trials whose movement was inaccurate (red) and trials following an inaccurate movement (black), computed across subjects with respect to the target they chose. *Right panel, bottom*: Comparison of the average  $\pm$  SD success probability profiles between unreached movement trials (red) and trials following an unreached movement (black), computed across subjects with respect to the target they chose. \* $p$  value  $<$  .05.

$\pm 28$  ms,  $Z = -2.1$ ,  $p < .05$ ; Table 1 and Figure 3a) compared to the previous erroneous trials.

These two opposed adjustments of movement parameters following incorrect movements were not accompanied by a significant adjustment of DD (inaccurate:  $\Delta DD = -59 \pm 185$  ms,  $Z = -1.3$ ,  $p = .19$ ; unreached:  $\Delta DD = +13 \pm 94$  ms,  $Z = -.7$ ,  $p = .38$ ; Table 1 and Figure 3b). We however noticed that the subjects' mean DDs were more variable in trials following an inaccurate or unreached movement compared to trials following a correct movement ( $SD$ : 184.9 ms for inaccurate, 93.8 ms for unreached and 13.9 ms for correct movements, Levene's test,  $F(2) = 16.2$ ,  $p < .0001$ ).

## 2.3 | Discussion

This first experiment highlights the well-known post-error slowing (PES) effect, characterized by an increase of DD following an erroneous choice (Danielmeier & Ullsperger, 2011; Jentzsch & Dudschig, 2009; Laming, 1979; Purcell & Kiani, 2016; Rabbitt & Rodgers, 1977; Thura et al., 2017). Interestingly, we show that after a slower choice made in response to a decision error, MD is reduced, indicating that the adjustment due to a decision error impacts both the decision and the movement made in the next trial.

By contrast, the analysis of behavioural adjustments following erroneous movements did not reveal a shared adjustment of decision and movement, only movements being significantly modulated following a wrong movement executed in the previous trial. This absence of effect possibly indicates a specificity of the motor system compared to the decision system. Another possibility however is that movement errors in Experiment 1 do not permit to reveal this effect. First, the number of movement errors was generally low within each subject (Table 1). As a result, the variability in DDs following movement errors was higher than for the correct trials, likely reducing the ability to accurately estimate the influence of these errors on the decision adjustment in the next trial. Moreover, our previous results strongly indicate that human subjects coordinate the duration of their decision and movement in order to optimize their rate of reward (Saleri Lunazzi et al., 2021), leading to the possibility that post-error adjustments mainly occur with errors of duration. Yet movement errors in Experiment 1 were heterogeneous, possibly hiding modulations because of averaging effects. In particular, most of the 'unreached' trials were trials in which subjects failed to reach the target within 800 ms because of too slow movements. These erroneous movements were corrected with faster and shorter ones in the following trial. But there could also be unreached trials in which subjects failed to hit the target after a fast and short movement landing above or below the circle.

In order to more precisely and more specifically assess the impact of MD errors on subjects' subsequent behaviour, we analysed a second dataset from our group (Experiment 2) in which the decision component of the task was similar to the one used in Experiment 1, but in which the allowed duration of reaching movement was strictly constrained, leading to more numerous and more consistent too long (in duration) and too short (in duration) movements.

### 3 | EXPERIMENT 2: POST-OUTCOME ADJUSTMENTS OF DECISION AND MOTOR BEHAVIOURS DURING PERCEPTUAL DECISION-MAKING TASK WITH CONSTRAINED MOVEMENT DURATION

#### 3.1 | Material and methods

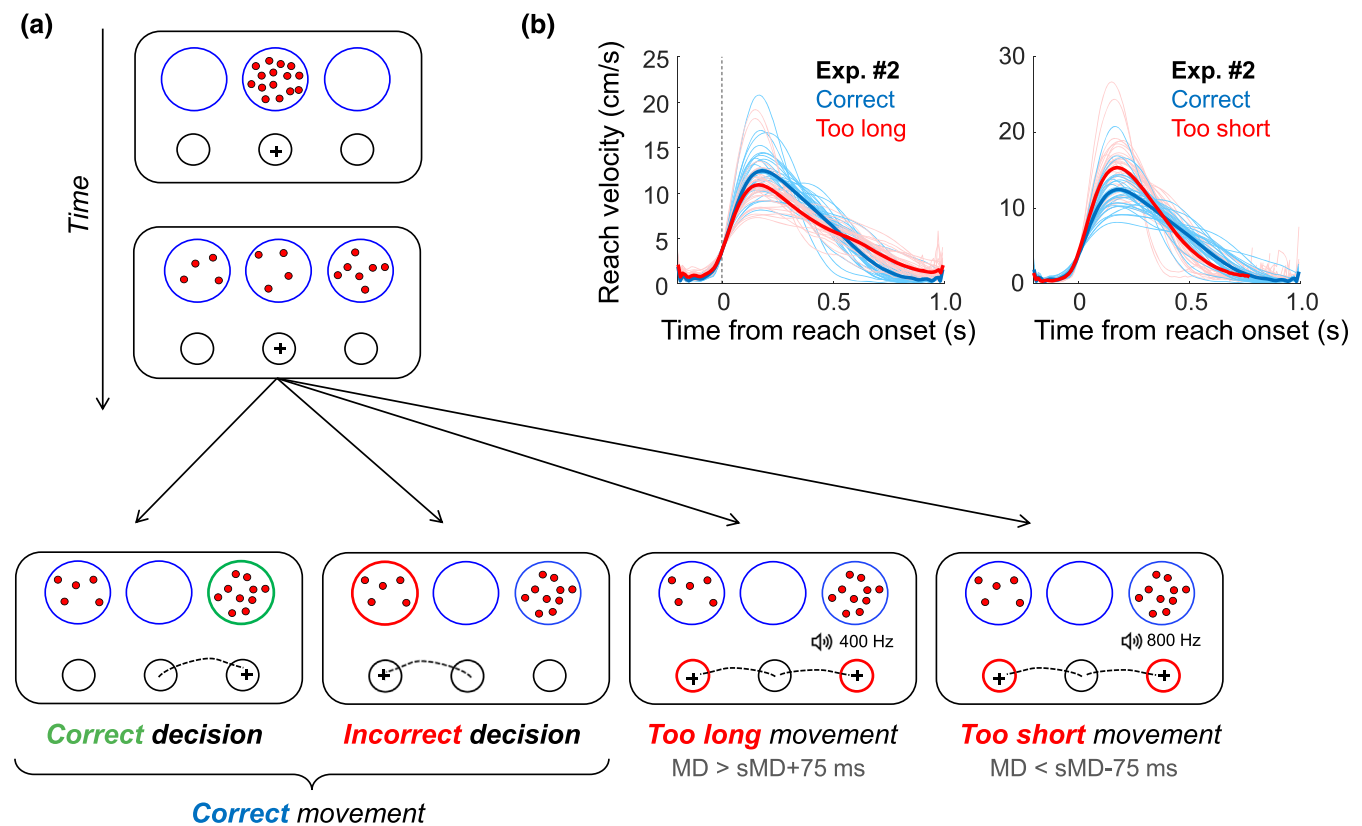
##### 3.1.1 | Participants

Thirty-one subjects (ages: 18–36; 20 females and 11 males; 29 right-handed) performed this experiment.

All gave their consent before starting the experiment. The ethics committee of Inserm (IRB00003888) approved the protocol on 19 March 2019. Each participant performed two experimental sessions and received monetary compensation (€15) for completing each session.

##### 3.1.2 | Dataset

The decision and motor behaviours of these subjects have been described in a recent publication reporting the effects of the motor context on decision strategies (Salari Lunazzi et al., 2021). In this report, subjects' behavioural adjustments are described either within a given trial (i.e., the relation between a DD and the duration of the movement produced to express that decision) or between specific conditions designed to set stable motor speed–accuracy contexts in blocks of tens of trials. Here, we aim at describing adjustments of subjects' behaviour from trial to trial, depending on their decision and/or motor performance.



**FIGURE 4** (a) Time course of a trial in the decision task of Experiment 2. Tokens jump one by one from the central decision circle to one of the two lateral ones. Subjects move a handle from a central movement target to one of the two lateral ones to express their choices. The possible decision and action outcomes are illustrated in the bottom panels (please refer to the main text for details). MD, movement duration; sMD, spontaneous movement duration. (b) Participants' average reach velocity profiles aligned on movement onset. Correct and 'too long' movements are compared in the left panel. Correct and 'too short' movements are compared in the right panel.

### 3.1.3 | Setup and tasks

The experimental apparatus (Figure 1a) and visual displays (Figure 4a) used are the same as in Experiment 1, except that the size of the movement targets was set to be 1.5 cm of radius and their distance from the central circle was set to 6 cm. Note that subjects also performed two other motor conditions in distinct blocks of trials, but these blocks, allowing to address questions beyond the scope of the present report, were not included in the present report.

The overall structure of the task was similar to the one used in Experiment 1: Subjects had to decide which of the two lateral blue circles would receive the majority of the tokens at the end of the trial. They could make and report their choices at any time between the first and last token jumps. Once a target was reached, the remaining tokens jumped more quickly to their final circles (a jump every 50 ms).

In Experiment 2, participants were instructed to reach a target within a 75-ms time interval around their spontaneous mean MD, computed for each participant in separate and dedicated trials (25 trials of the DR task; see below). Consequently, if, for a given subject, we estimated a mean spontaneous MD of 400 ms, then this subject had to report each of her or his choice by executing a movement whose duration was strictly bounded between 325 and 475 ms. A trial was thus considered as a movement error trial when the subject did not meet these temporal constraints, even if the correct decision was made. We distinguished 'too short' and 'too long' movement errors (Figure 4a). A movement error was indicated by both a visual feedback and a 500-ms audio feedback (both movement targets turned red, and an 800- or 400-Hz sound indicating that the movement was too short or too long, respectively, was played).

As in Experiment 1, subjects also performed a simple DR task that was identical to the choice task described above, except that there was only one lateral decision circle displayed at the beginning of the trial (either at the right or at the left side of the central circle with 50% probability). All tokens moved from the central circle to this unique circle at a GO signal occurring after a variable delay ( $1000 \pm 150$  ms). This DR task was used to estimate the spontaneous MD of each subject and to estimate the sum of the delays attributable to response initiation (i.e., non-decision delays). The goal for each subject was to perform in each of the two sessions 20 correct DR task trials and 80 correct choice task trials, indirectly motivating them to optimize successes per unit of time.

### 3.1.4 | Subsets of trials based on decision and movement outcomes

As for Experiment 1, we defined two subsets of trials based on decision outcomes: (1) 'correct decision' trials, when the subject chose the correct target and reported her or his choice with a correct movement, and (2) 'incorrect decision' trials, if the participant chose the incorrect target with a correct movement. Note that for these two subsets, wrong movement trials are excluded because no feedback was provided to the subject to indicate whether or not she or he chose the correct target. Instead, a salient feedback was provided at the end of the trial to indicate the movement error (see above and Figure 4a).

The constraints on MD in Experiment 2 allowed us to define three specific subsets of trials based on movement outcomes: (1) 'correct movement' trials, when the subject adequately (i.e., within the instructed time window) reached the correct or the incorrect target, and (2) 'too short movement' trials and (3) 'too long movement' trials, when the subjects reached a target (correct or incorrect) before the minimum instructed duration time and after the maximum instructed duration time, respectively.

### 3.1.5 | Data analysis

We conducted the same analyses as in Experiment 1.

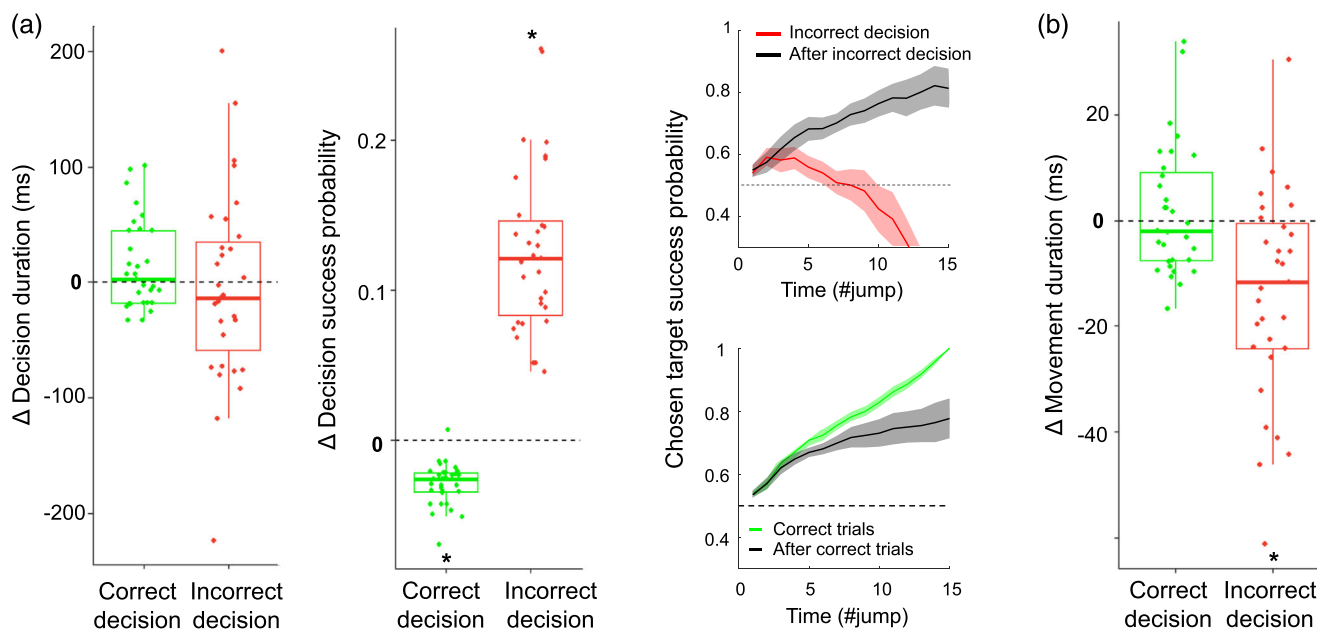
### 3.1.6 | Statistics

We performed the same statistical analyses as in Experiment 1.

## 3.2 | Results

### 3.2.1 | Effect of a decision outcome on the next decision and on the next movement

We first assessed whether a decision outcome (correct or incorrect choice) influenced the participants' subsequent decisional behaviour. As shown in Figure 5a, subjects did not adjust their DD depending on decision outcome (after incorrect decisions:  $\Delta DD = -13 \pm 83$  ms,  $Z = -.5$ ,  $p = .59$ ; after correct decisions:  $\Delta DD = +3 \pm 38$  ms,  $Z = -1.2$ ,  $p = .22$ ; Table 2). We observed a decrease and an increase of the SPs following correct and incorrect choices, respectively (after correct decisions:  $\Delta SP = -.03 \pm .01$ ,  $Z = -6$ ,  $p < .001$ ; after incorrect decisions:  $\Delta SP =$



**FIGURE 5** Effect of a decision outcome on the next decision and on the next movement in Experiment 2. (a) *Left and middle panels*:  $\Delta$  decision duration (left) and  $\Delta$  success probability (middle) after a correct decision (green) and after an incorrect decision (red). Same convention as in Figure 2. *Right panel, top*: Comparison of the average  $\pm$  SD success probability profiles between trials whose decision was incorrect (red) and trials following an incorrect choice (black), computed across subjects with respect to the target they chose. *Right panel, bottom*: Same comparison as above between correct decision trials (green) and trials following a correct decision (black). (b) Same analysis as in (a), left panel, for the post-decision outcome adjustments computed for movement duration. \* $p$  value  $< .05$ .

$+12 \pm .06$ ,  $Z = -6.1$ ,  $p < .001$ ; Table 2 and Figure 5a), these adjustments being likely driven by a difference of trial difficulty in these conditions (correct vs. post-correct decisions:  $\chi^2(14) = 182.6$ ,  $p < .05$ ; incorrect vs. post-incorrect decisions:  $\chi^2(14) = 1105.5$ ,  $p < .05$ , Figure 5a, right panel; Figure S2A illustrates the SP profiles of the same trials computed with respect to the correct target).

We then observed that following incorrect choices, subjects reduced their MD ( $\Delta MD = -12 \pm 20$  ms,  $Z = -3.5$ ,  $p < .001$ ; Table 2 and Figure 5b) by increasing their peak of velocity and reducing the amplitude of their movements ( $\Delta PV = +.24 \pm .40$  cm/s,  $Z = -3$ ,  $p < .01$ ;  $\Delta Amp = -.13 \pm .14$  cm,  $Z = -3.1$ ,  $p < .01$ ; Table 2 and Figure S2B). By contrast, subjects did not adjust their MD after a correct choice ( $\Delta MD = -2 \pm 12$  ms,  $Z = -.2$ ,  $p = .84$ ; Table 2 and Figure 5b).

### 3.2.2 | Effect of a movement outcome on the next decision and on the next movement

First, we observed no adjustment of the subjects' behaviour duration following a correct movement. Participants did not adjust their MD ( $\Delta MD = -3 \pm 9$  ms,  $Z = -1.4$ ,  $p = .16$ ) nor their DD ( $\Delta DD = +7 \pm 33$  ms,  $Z = -1.55$ ,  $p = .12$ ; Table 2 and Figure 6a,b, left panel).

Too short movements were on average faster ( $16.3 \pm 3.6$  vs.  $13.1 \pm 2.4$  cm/s,  $Z = -6.1$ ,  $p < .001$ ) and shorter ( $516.2 \pm 70.9$  vs.  $591.2 \pm 81$  ms,  $Z = -6.1$ ,  $p < .001$ ) compared to correct movements (Figure 4b, right panel). As expected, subjects adjusted their movements in the following trial by reducing their velocity peak ( $\Delta PV = -3.1 \pm 1.2$  cm/s,  $Z = -6.1$ ,  $p < .001$ ; Table 2 and Figure S2B) and increasing their duration ( $\Delta MD = +63 \pm 26$  ms,  $Z = -6.1$ ,  $p < .001$ ; Table 2 and Figure 6a). Conversely, too long movements were on average slower ( $11.7 \pm 2.5$  vs.  $13.1 \pm 2.4$  cm/s,  $Z = -5.7$ ,  $p < .001$ ) and longer ( $628 \pm 79.1$  vs.  $591.2 \pm 81$  ms,  $Z = -2.4$ ,  $p = .02$ ) compared to correct movements (Figure 4b, left panel). Subjects thus adjusted their subsequent movements by increasing their velocity peak ( $\Delta PV = +1.3 \pm .5$  cm/s,  $Z = -6.1$ ,  $p < .001$ ; Table 2 and Figure S2B) and reducing their duration ( $\Delta MD = -20 \pm 20$  ms,  $Z = -5$ ,  $p < .001$ ; Table 2 and Figure 6a).

We investigated whether these two types of movement error, leading to opposite motor adjustments in the following trial, also impacted the subsequent decision behaviour. We found that subjects reduced their DD following too short movements ( $\Delta DD = -79 \pm 86$  ms,  $Z = -3.9$ ,  $p < .001$ ; Table 2 and Figure 6b, left panel). Crucially, this adjustment was not due to a difference of decision difficulty between the two trial subsets ( $\chi^2(14)$



TABLE 2 Post-outcome adjustments of decision and motor behaviours in Experiment 2.

Experiment 2	Mean number of trials per subject (min-max)	Decision behaviour						Motor behaviour								
		ADD (ms)			ASP			ΔMD (ms)			ΔPV (cm/s)			ΔAmp (cm)		
		Median	<i>p</i> value	Effect size	Median	<i>p</i> value	Effect size	Median	<i>p</i> value	Effect size	Median	<i>p</i> value	Effect size	Median	<i>p</i> value	Effect size
After correct decision	156.2 (120–159)	.22	/	-.03	<.001	-.87	-2	.84	/	.04	.9	/	-.04	<.001	-.68	
After incorrect decision	43.4 (18–74)	.59	/	.12	<.001	.87	-12	<.001	-.59	.24	<.01	.52	-.13	<.01	-.54	
After correct movement	199 (173–228)	.12	/	.00	.2	/	-3	.16	/	.07	.4	/	-.05	<.001	-.75	
After too short movement	49.6 (18–144)	<.001	-.66	-.01	.7	/	63	<.001	.87	-3.1	<.001	-.87	-.35	<.001	-.87	
After too long movement	94.7 (21–175)	.06	/	-.01	<.05	.06	-20	<.001	.87	1.3	<.001	.87	.30	<.001	.87	

Note: The *p* values refer to the one-sample Wilcoxon signed-rank tests.

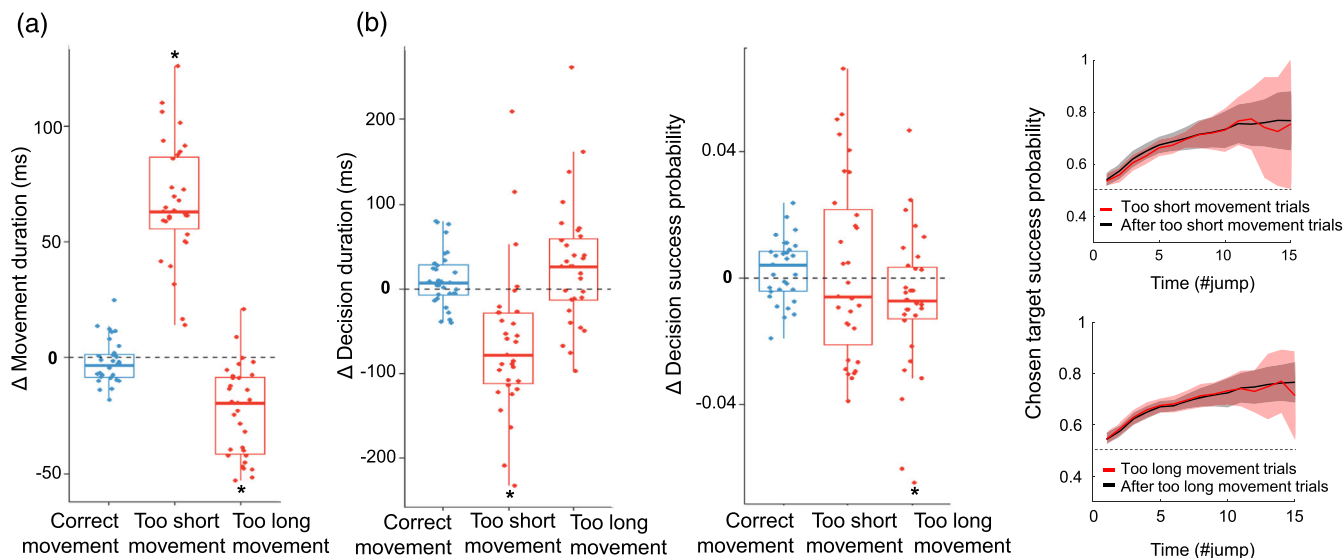
= 1.2,  $p = .99$ ; Figure 6b, top right panel), and no variation of decision SP ( $\Delta SP = -.01 \pm .03$ ,  $Z = -.3$ ,  $p = .7$ ; Table 2 and Figure 6b, middle panel) was observed. Following too long movements, we observed a trend for subjects to increase their DD ( $\Delta DD = +26 \pm 73$  ms,  $Z = -1.8$ ,  $p = .06$ ; Table 2 and Figure 6b, left panel). This effect was accompanied by a slight decrease of SP ( $\Delta SP = -.01 \pm .02$ ,  $Z = -2.1$ ,  $p < .05$ ; Table 2 and Figure 6b, middle panel). Importantly, these adjustments were not due to a difference of decision difficulty between the two trial subsets ( $\chi^2(14) = .6$ ,  $p = .99$ ; Figure 6b, bottom right panel).

#### 4 | GENERAL DISCUSSION

In this study, we investigated the level of integration of decisions and movements from trial to trial, depending on human subjects' decisional and motor performance. First, we found that erroneous decisions influenced the subsequent decision and movement durations in opposite ways, verifying the hypothesis of an integrated adjustment of both durations and actions from trial to trial. Second, by comparing the two experiments, we showed that the interactions between decisions and actions strongly depend on the duration of each process, possibly indicating that from one trial to the next, humans seek at determining a global behavioural duration instead of decision and action durations in isolation.

The post-error slowing (PES) observed in Experiment 1 is a phenomenon commonly reported in the literature (Danielmeier & Ullsperger, 2011; Jentzsch & Dudschig, 2009; Laming, 1979; Purcell & Kiani, 2016; Rabbitt & Rodgers, 1977; Thura et al., 2017), even if post-error speeding has been described as well (e.g., King et al., 2010). PES is often interpreted as an error-induced increase in response caution that allows one to improve subsequent performance (Danielmeier & Ullsperger, 2011; Fievez et al., 2022). Interestingly, after a correct choice, subjects who performed Experiment 1 did not adjust their choice durations, but they committed with less sensory evidence. Because post-correct decision trials were slightly more difficult than correct trials, this result suggests that a successful behaviour increased participants' confidence, possibly promoting risk taking (Bandura & Locke, 2003).

The present report reveals the properties of the decision-related PES further by showing that participants did not adjust their DD following a wrong decision when MD was highly constrained (Experiment 2). To explain this observation, it could first be argued that post-decision error trials were overall easier compared to trials in which a decision error occurred. Although possible,



**FIGURE 6** Effect of a movement outcome on the next movement and on the next decision in Experiment 2. (a)  $\Delta$  movement duration after a correct movement (blue) and after too short or too long movements (red). Same convention as in Figure 3. (b) *Left and middle panels:* Same analysis as in (a) for the post-motor outcome adjustments computed for decision duration (left panel) and success probability (middle panel). *Right panel, top:* Comparison of the average  $\pm$  SD success probability profiles between too short movement trials (red) and trials following too short movements (black), computed across subjects with respect to the target they chose. *Right panel, bottom:* Comparison of the average  $\pm$  SD success probability profiles between too long movement trials (red) and trials following too long movements (black), computed across subjects with respect to the target they chose. \* $p$  value  $<$  .05.

the difference of SP profiles in the two trial subsets was large in both experiments, with consistent higher SP profiles in post-decision error trials compared to decision error trials, suggesting another reason for the lack of PES in the constrained task. Alternatively, it is known that PES partly depends on error frequency (Notebaert et al., 2009), and participants made more errors in Experiment 2 than in Experiment 1. However, errors in Experiment 2 concerned mostly movements, and decision error rates were low in the two tasks ( $18\% \pm 4\%$  in Experiment 1;  $13\% \pm 5\%$  in Experiment 2). We thus believe that the lack of decision-related PES in Experiment 2 primarily relates to the strict duration constraints imposed on movements executed by subjects in this task (see below).

We also observed in both experiments the expected post-movement error adjustments in participants' motor behaviour. Generally, effects of behaviour history on subsequent behaviour have been investigated by means of cognitive tasks (Dutilh et al., 2012; Notebaert et al., 2009; Rabbitt & Rodgers, 1977), limiting the analysis to pre-movement processes (but see Ceccarini & Castiello, 2018). The present report describes, to our knowledge, the first analysis addressing the impact of decision *and* action outcomes on *both* the decision and the action executed in the following trial. This is important because in most everyday life choices, decisions and movements expressing these choices are temporally linked, constituting a continuum separating an event

from a potential reward (Cisek, 2007). In agreement with this view, recent behavioural studies indicate a high level of integration between choices and movements during goal-oriented behaviour (Choi et al., 2014; Cos et al., 2011; Hagura et al., 2017; Haith et al., 2012; Morel et al., 2017; Pierrieau et al., 2021; Servant et al., 2021; Shadmehr & Ahmed, 2020; Shadmehr et al., 2010, 2019; Spieser et al., 2017; Yoon et al., 2018).

We found that after a slower choice made in response to a decision error, MD, if unconstrained, is reduced. This result is consistent with recent reports in both human and non-human primates showing that within blocks of trials defined by specific SAT properties, long decisions are expressed with vigorous, short movements (Herz et al., 2022; Thura, 2020; Thura et al., 2014). We show here that this policy can be established on a shorter time-scale, from trial to trial, based on the subject's previous trial outcomes. Conversely, we found that when participants had to correct a wrong movement, they not only adequately adjusted their movement in the following trial, but they could also alter the duration of the decision made in this following trial, prior to the corrected movement expressing that choice. The comparison between the two experiments suggests that this transfer depends on the robustness and on the size of the motor correction following a movement error. This observation is at first sight consistent with several studies showing that the cost of a movement executed to report a choice influences



that choice in a given trial (Burk et al., 2014; Hagura et al., 2017; Marcos et al., 2015). But it actually goes beyond and demonstrates for the first time the ability of humans to preemptively compensate for a movement correction due to a motor error by altering the deliberation process of the post-error trial, before the execution of the corrected movement.

A possible functional interpretation of the reduction of MD accompanying a decision-related PES in Experiment 1 is that subjects aimed at compensating the extra time devoted to the deliberation by executing faster movements, even if shortening MD usually leads to a slight decrease of accuracy. In ecological scenarios, individuals are indeed often free to adjust the time they invest in deciding versus moving, and movements are parametrized following 'economic' rules (e.g., Shadmehr et al., 2019), allowing to optimize what matters the most for individuals during successive choices, the rate of reward (Balci et al., 2011; Bogacz et al., 2010; Carland et al., 2019).

In agreement with a reward rate maximization account, when a movement was corrected by increasing or decreasing its duration, most participants decreased or increased their DD, respectively, within the same trial. This is consistent with our previous reports in which compensatory effects are described across blocks of tens of trials defined by specific motor SAT constraints (Reynaud et al., 2020; Saleri Lunazzi et al., 2021). This suggests that one can flexibly share temporal resources between the decision and the action processes depending on both global and local contexts, even if these processes must slightly suffer in terms of accuracy (i.e., a 'good enough', or heuristic, approach, Gigerenzer & Gaissmaier, 2011). According to this mechanism, the absence of decision-related PES when MD was strictly constrained (Experiment 2) would mean that subjects anticipated that they could not compensate for a potential extension of their DD following a wrong choice during the movement phase, discouraging them to slow down their decisions after a decision error. Intriguingly, they still produced faster and shorter movements after a wrong choice, indicating here an adjustment of MD that did not depend on the decision leading to this movement. It is possible that in this specific task where movement errors were frequent (~50%), subjects aimed at limiting the waste of time due to an erroneous trial by moving slightly faster in the next trial despite the strict constraints imposed on MD. Additional experiments will help to better understand the possible specificities related to the different tasks used in this study.

Taken together, the present results indicate that following both decision and movement errors, humans are primarily concerned about determining a behavioural

duration as a whole instead of optimizing each of the decision and action SATs independently of each other, probably with the goal of maximizing their success rate.

## AUTHOR CONTRIBUTIONS

**David Thura:** Funding acquisition; conceptualization; investigation; data curation; formal analysis; writing—original draft; writing—review and editing. **Clara Saleri Lunazzi:** Conceptualization; investigation; data curation; formal analysis; writing—original draft; writing—review and editing. **Amélie J. Reynaud:** Conceptualization; data curation; formal analysis; writing—original draft; writing—review and editing.

## ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by a Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale (Inserm) ATIP/Avenir grant and an Inserm young investigator fellowship to DT. We thank Eric Chabannat for his help with the statistical procedures, Sonia Alouche and Jean-Louis Borach for their effective administrative assistance and Frédéric Volland for his expertise during the technical preparation preceding the experiments.

## CONFLICT OF INTEREST

The authors declare no conflicts of interest.

## DATA AVAILABILITY STATEMENT

This work's data and codes are freely available at the following URL: <https://drive.google.com/drive/folders/1Pi19MITidqxGouOLaLFP0E2Chx95HrB?usp=sharing>.

## PEER REVIEW

The peer review history for this article is available at <https://publons.com/publon/10.1111/ejn.15932>.

## ORCID

David Thura  <https://orcid.org/0000-0002-4818-7180>

## REFERENCES

- Balci, F., Simen, P., Niyogi, R., Saxe, A., Hughes, J. A., Holmes, P., & Cohen, J. D. (2011). Acquisition of decision making criteria: Reward rate ultimately beats accuracy. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 73(2), 640–657. <https://doi.org/10.3758/s13414-010-0049-7>
- Bandura, A., & Locke, E. A. (2003). Negative self-efficacy and goal effects revisited. *Journal of Applied Psychology*, 88(1), 87–99. <https://doi.org/10.1037/0021-9010.88.1.87>
- Bogacz, R., Hu, P. T., Holmes, P. J., & Cohen, J. D. (2010). Do humans produce the speed-accuracy trade-off that maximizes reward rate? *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 63(5), 863–891. <https://doi.org/10.1080/17470210903091643>

- Burk, D., Ingram, J. N., Franklin, D. W., Shadlen, M. N., & Wolpert, D. M. (2014). Motor effort alters changes of mind in sensorimotor decision making. *PLoS ONE*, *9*(3), e92681. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092681>
- Carland, M. A., Thura, D., & Cisek, P. (2019). The urge to decide and act: Implications for brain function and dysfunction. *The Neuroscientist*, *25*, 491–511. <https://doi.org/10.1177/1073858419841553>
- Ceccarini, F., & Castiello, U. (2018). The grasping side of post-error slowing. *Cognition*, *179*, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2018.05.026>
- Choi, J. E. S., Vaswani, P. A., & Shadmehr, R. (2014). Vigor of movements and the cost of time in decision making. *Journal of Neuroscience*, *34*(4), 1212–1223. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2798-13.2014>
- Cisek, P. (2007). Cortical mechanisms of action selection: The affordance competition hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, *362*(1485), 1585–1599. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2054>
- Cos, I., Bélanger, N., & Cisek, P. (2011). The influence of predicted arm biomechanics on decision making. *Journal of Neurophysiology*, *105*(6), 3022–3033. <https://doi.org/10.1152/jn.00975.2010>
- Danielmeier, C., & Ullsperger, M. (2011). Post-error adjustments. *Frontiers in Psychology*, *2*, 233. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00233>
- Dutilh, G., Vandekerckhove, J., Forstmann, B. U., Keuleers, E., Brysbaert, M., & Wagenmakers, E.-J. (2012). Testing theories of post-error slowing. *Attention, Perception & Psychophysics*, *74*(2), 454–465. <https://doi.org/10.3758/s13414-011-0243-2>
- Fievez, F., Derosiere, G., Verbruggen, F., & Duque, J. (2022). Post-error slowing reflects the joint impact of adaptive and maladaptive processes during decision making. *Frontiers in Human Neuroscience*, *16*, 864590. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2022.864590>
- Franklin, D. W., & Wolpert, D. M. (2011). Computational mechanisms of sensorimotor control. *Neuron*, *72*(3), 425–442. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.006>
- Gigerenzer, G., & Gaissmaier, W. (2011). Heuristic decision making. *Annual Review of Psychology*, *62*(1), 451–482. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-120709-145346>
- Hagura, N., Haggard, P., & Diedrichsen, J. (2017). Perceptual decisions are biased by the cost to act. *eLife*, *6*, e18422. <https://doi.org/10.7554/eLife.18422>
- Haith, A. M., Reppert, T. R., & Shadmehr, R. (2012). Evidence for hyperbolic temporal discounting of reward in control of movements. *Journal of Neuroscience*, *32*(34), 11727–11736. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0424-12.2012>
- Herz, D. M., Bange, M., Gonzalez-Escamilla, G., Auer, M., Ashkan, K., Fischer, P., Tan, H., Bogacz, R., Muthuraman, M., Groppa, S., & Brown, P. (2022). Dynamic control of decision and movement speed in the human basal ganglia. *Nature Communications*, *13*(1), 7530. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35121-8>
- Jentzsch, I., & Dudschig, C. (2009). Short article: Why do we slow down after an error? Mechanisms underlying the effects of posterror slowing. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *62*(2), 209–218. <https://doi.org/10.1080/17470210802240655>
- King, J. A., Korb, F. M., von Cramon, D. Y., & Ullsperger, M. (2010). Post-error behavioral adjustments are facilitated by activation and suppression of task-relevant and task-irrelevant information processing. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *30*(38), 12759–12769. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3274-10.2010>
- Laming, D. (1979). Choice reaction performance following an error. *Acta Psychologica*, *43*(3), 199–224. [https://doi.org/10.1016/0001-6918\(79\)90026-X](https://doi.org/10.1016/0001-6918(79)90026-X)
- Marcos, E., Cos, I., Girard, B., & Verschure, P. F. M. J. (2015). Motor cost influences perceptual decisions. *PLoS ONE*, *10*(12), e0144841. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144841>
- Morel, P., Ulbrich, P., & Gail, A. (2017). What makes a reach movement effortful? Physical effort discounting supports common minimization principles in decision making and motor control. *PLoS Biology*, *15*(6), e2001323. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001323>
- Notebaert, W., Houtman, F., Opstal, F. V., Gevers, W., Fias, W., & Verguts, T. (2009). Post-error slowing: An orienting account. *Cognition*, *111*(2), 275–279. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2009.02.002>
- Pierrieau, E., Lepage, J.-F., & Bernier, P.-M. (2021). Action costs rapidly and automatically interfere with reward-based decision-making in a reaching task. *ENEURO*, *8*, ENEURO.0247-21.2021. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0247-21.2021>
- Purcell, B. A., & Kiani, R. (2016). Neural mechanisms of post-error adjustments of decision policy in parietal cortex. *Neuron*, *89*(3), 658–671. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.12.027>
- Rabbitt, P., & Rodgers, B. (1977). What does a man do after he makes an error? An analysis of response programming. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *29*(4), 727–743. <https://doi.org/10.1080/14640747708400645>
- Ratcliff, R., Smith, P. L., Brown, S. D., & McKoon, G. (2016). Diffusion decision model: Current issues and history. *Trends in Cognitive Sciences*, *20*(4), 260–281. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.01.007>
- Reynaud, A. J., Saleri Lunazzi, C., & Thura, D. (2020). Humans sacrifice decision-making for action execution when a demanding control of movement is required. *Journal of Neurophysiology*, *124*(2), 497–509. <https://doi.org/10.1152/jn.00220.2020>
- Saleri Lunazzi, C., Reynaud, A. J., & Thura, D. (2021). Dissociating the impact of movement time and energy costs on decision-making and action initiation in humans. *Frontiers in Human Neuroscience*, *15*, 715212. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2021.715212>
- Servant, M., Logan, G. D., Gajdos, T., & Evans, N. J. (2021). An integrated theory of deciding and acting. *Journal of Experimental Psychology. General*, *150*, 2435–2454. <https://doi.org/10.1037/xge0001063>
- Shadmehr, R., & Ahmed, A. A. (2020). *Vigor: Neuroeconomics of movement control*. The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/12940.001.0001>
- Shadmehr, R., Orban de Xivry, J. J., Xu-Wilson, M., & Shih, T.-Y. (2010). Temporal discounting of reward and the cost of time in motor control. *Journal of Neuroscience*, *30*(31), 10507–10516. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1343-10.2010>
- Shadmehr, R., Reppert, T. R., Summerside, E. M., Yoon, T., & Ahmed, A. A. (2019). Movement vigor as a reflection of

- subjective economic utility. *Trends in Neurosciences*, 42(5), 323–336. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2019.02.003>
- Spieser, L., 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>
- Thura, D. (2020). Decision urgency invigorates movement in humans. *Behavioural Brain Research*, 382, 112477. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2020.112477>
- Thura, D. (2021). Reducing behavioral dimensions to study brain–environment interactions. *Behavioral and Brain Sciences*, 44, e135. <https://doi.org/10.1017/S0140525X21000169>
- Thura, D., Cos, I., Trung, J., & Cisek, P. (2014). Context-dependent urgency influences speed–accuracy trade-offs in decision-making and movement execution. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 34(49), 16442–16454. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0162-14.2014>
- Thura, D., Guberman, G., & Cisek, P. (2017). Trial-to-trial adjustments of speed-accuracy trade-offs in premotor and primary motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, 117(2), 665–683. <https://doi.org/10.1152/jn.00726.2016>
- Urai, A. E., de Gee, J. W., Tsetsos, K., & Donner, T. H. (2019). Choice history biases subsequent evidence accumulation. *eLife*, 8, e46331. <https://doi.org/10.7554/eLife.46331>
- Yoon, T., Geary, R. B., Ahmed, A. A., & Shadmehr, R. (2018). Control of movement vigor and decision making during foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(44), E10476–E10485. <https://doi.org/10.1073/pnas.1812979115>

## SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

**How to cite this article:** Saleri Lunazzi, C., Thura, D., & Reynaud, A. J. (2023). Impact of decision and action outcomes on subsequent decision and action behaviours in humans. *European Journal of Neuroscience*, 57(7), 1098–1113. <https://doi.org/10.1111/ejn.15932>

## Discussion intermédiaire

Ce premier chapitre se concentre sur l'étude de la coordination entre la décision et l'action chez des sujets humains sains, à l'échelle des blocs d'essais et d'un essai à l'autre, dans une tâche de prise de décision basée sur des indices visuels. Des études antérieures, qui manipulaient l'urgence décisionnelle au sein de blocs d'essais, suggéraient l'existence d'un mécanisme de régulation unique entre les deux processus, également appelé co-régulation (Thura, 2020; Thura et al., 2014). En manipulant le contexte moteur dans lequel les décisions étaient prises, nous avons montré que les interactions constatées entre décisions et actions n'étaient pas compatibles avec ce mécanisme de co-régulation. Les résultats de l'étude 1 indiquent que, lorsque les sujets étaient encouragés à répondre avec des mouvements précis et peu vigoureux, ils avaient tendance à raccourcir la durée de leurs décisions, suggérant un mécanisme de compensation entre la décision et l'action. Cependant, ce paradigme prévoyait de moduler la vigueur des mouvements sans dissocier les potentiels coûts liés à la durée et à la dépense énergétique associée. Or, on sait qu'il s'agit de facteurs potentiellement considérés comme coûteux par les individus. Pour dissocier les effets du temps et de l'effort des mouvements de réponse sur la stratégie de prise de décision, nous avons utilisé une seconde version de la tâche (étude 2). Les résultats de cette étude ont permis de montrer que cette compensation était principalement d'ordre temporel, des mouvements longs ayant eu plus d'impact sur la durée des prises de décision des sujets que des mouvements coûteux en termes d'énergie dépensée. Nous avons proposé que cette stratégie soit en partie guidée par la volonté d'optimiser le taux de récompense, en jouant principalement sur sa composante temporelle.

Le mécanisme de coordination entre décision et action dépend donc du contexte dans lequel le comportement est réalisé mais également de l'échelle à laquelle on l'étudie. En effet, lorsque la coordination entre décision et action est décrite d'un essai à l'autre, on observe globalement les mêmes mécanismes de compensation temporelle.

L'ensemble de ces résultats indiquent qu'il est possible de partager de manière flexible les ressources temporelles entre la décision et l'action en fonction des contextes globaux et locaux dans lesquels le comportement se produit. Ce résultat a une conséquence importante en termes de mécanisme de contrôle des choix et des mouvements. Contrairement à une régulation partagée sous-tendue par un signal

unique, il implique en effet que **ce contrôle fait intervenir de multiples signaux de régulation des décisions et des actions**, interagissant entre eux, permettant une coordination (i.e. adaptative). Ces signaux sont probablement mis en œuvre par des circuits cérébraux spécifiques et intervenant différemment selon le contexte dans lequel la tâche est réalisée.

L'un des objectifs majeurs de cette thèse est ensuite de décrire les bases neurales de la coordination entre la décision et l'action, en particulier en examinant le fonctionnement de la boucle sensorimotrice cortico-basale chez le singe à l'aide d'enregistrements électrophysiologiques. Cependant, afin de pouvoir inférer la neurophysiologie de la coordination décision/action chez l'humain en se basant sur les propriétés neuronales observées chez le singe, une étape initiale essentielle consiste **à vérifier si les singes, ayant divergé de notre lignée il y a 25 millions d'années, sont capables d'utiliser les mêmes stratégies de coordination que les humains**. En effet, bien qu'une étude ait montré chez le singe que le contexte décisionnel dans lequel des décisions étaient prises entraînait une co-régulation des décisions et des actions ([Thura et al., 2014](#)), le mode de compensation mise en évidence chez l'humain n'a quant à lui jamais été démontré chez le primate non-humain. Ainsi, il était nécessaire de mener les mêmes études chez les singes que celles décrites plus haut chez les humains, en testant notamment l'effet du contexte moteur sur la stratégie de prise de décision. De plus, les singes réalisant de nombreuses sessions d'une même tâche comportementale dans le cadre d'un protocole expérimental classique, il est possible d'étudier la stabilité ou l'évolution des mécanismes de contrôle des décisions et des actions au cours du temps, en fonction de l'expérience, voire de l'expertise, des animaux dans la tâche.

Pour des raisons méthodologiques, seule la version de la tâche de l'étude 1 a été testée chez les primates non-humains, car il aurait été trop difficile de leur apprendre la version qui permet de dissocier le temps et l'effort des mouvements du bras, sachant que les humains ont déjà eu des difficultés avec celle-ci. Néanmoins, nous interpréterons les résultats en gardant à l'esprit que le temps est considéré comme le plus coûteux, surtout chez le singe qui est plus impulsif que l'humain.

## CHAPITRE 2 : Comparaison du contrôle intégré des décisions et des actions entre primates humains et non-humains

### Contexte

Puisque nous prévoyons d'étudier les bases neurales de la coordination décision - action chez les singes pour à terme inférer la neurophysiologie de cette fonction chez les humains, il est nécessaire de déterminer d'abord si les deux espèces primates possèdent les mêmes mécanismes de coordination entre décisions et actions, notamment lorsque le contexte décisionnel ou moteur varie. Concernant l'impact du contexte décisionnel, des résultats comportementaux indiquent que les deux espèces régulent leurs décisions et leurs actions de la même façon, en co-régulant ces deux processus en accord avec l'hypothèse de régulation unique entre décision et action.

L'objectif de l'étude décrite dans ce chapitre est donc de tester la réciproque de cette hypothèse de régulation unique (co-régulation) chez les singes, tout comme nous l'avons fait chez les humains, en manipulant le contexte moteur dans lequel les mouvements exprimant les choix sont exécutés, pour observer les répercussions de ce contexte sur leur stratégie de prise de décision des animaux. Nous avons observé chez les humains ([Reynaud et al., 2020](#) - voir chapitre 1, étude 1) que la taille des cibles était le paramètre qui avait le plus contribué à impacter les décisions des participants. Par conséquent, nous avons choisi de faire varier uniquement ce paramètre dans la tâche exécutée par nos singes, testant l'impact de la précision requise des mouvements sur leurs prises de décision. De plus, nous avons décidé de ne pas tester le paradigme permettant de dissocier les coûts temporel et énergétique des mouvements chez les singes car il s'est avéré difficile à réaliser avec nos sujets humains. Néanmoins, les résultats obtenus seront interprétés en gardant à l'esprit que le temps est considéré comme le coût le plus pénalisant par les humains. Nous avons donc entraîné deux singes (Ghana, singe G dans ce manuscrit et Bingo, singe B) sur la tâche des jetons dans laquelle la taille des cibles à atteindre pour exprimer un choix variait dans des blocs d'essais et ils ont réalisé plusieurs dizaines de sessions de cette tâche. Ces répétitions nous permettent d'étudier un niveau de coordination inter-sessions auquel nous n'avons pas accès chez les sujets humains et rendent possible la mise en évidence de la stabilité ou de l'évolution de cette coordination avec l'entraînement et l'expérience des animaux.



Preprint : Saleri C. & Thura D. (2024). Evidence for interacting but decoupled controls of decisions and movements in non-human primates. *bioRxiv*.

# Evidence for interacting but decoupled controls of decisions and movements in non-human primates

Clara SALERI<sup>1,2</sup> & David THURA<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> University Claude Bernard Lyon 1, F-69000, France

<sup>2</sup> INSERM U1028, CNRS UMR5292, Lyon Neuroscience Research Center, Impact Team, Lyon, F-69000, France

*Running head:*

Integrated control of decisions and movements in monkeys

*Corresponding author information:*

David Thura

Lyon Neuroscience Research Center – Impact team  
INSERM U1028 – CNRS UMR5292 – University Claude Bernard Lyon 1  
16 avenue du Doyen Jean Lépine, 69675 Bron, France

E-mail : [david.thura@inserm.fr](mailto:david.thura@inserm.fr)

*Manuscript information:*

Abstract: 244 words; Main text: ~7500 words  
23 pages – 4 main figures - 2 supplemental figures

*Acknowledgements/Funding:*

The authors have no financial or non-financial interests to declare. The authors wish to thank Sonia Alouche and Jean-Louis Borach for their administrative assistance, Gislène Gardechaux and Amélie Reynaud for helping to train the monkeys and collect data, Frédéric Volland for his expertise during the technical preparation and maintenance of this experiment, and Julien Dessenne for creating the illustration shown in Figure 1A. This work is supported by a CNRS/Inserm ATIP/Avenir grant to DT.

## 36 Abstract

37 Many recent studies indicate that control of decisions and actions is integrated during  
38 interactive behavior. Among these, several carried out in humans and monkeys conclude that  
39 there is a co-regulation of choices and movements. Another perspective, based on human data  
40 only, proposes a decoupled control of decision duration and movement speed, allowing for  
41 instance to trade decision duration for movement duration when time pressure increases.  
42 Crucially, it is not currently known whether this ability to flexibly dissociate decision duration  
43 from movement speed is specific to humans, whether it can vary depending on the context in  
44 which a task is performed, and whether it is stable over time. These are important questions to  
45 address, especially to rely on monkey electrophysiology to infer the neural mechanisms of  
46 decision-action coordination in humans. To do so, we trained two macaque monkeys in a  
47 perceptual decision-making task and analyzed data collected over multiple behavioral sessions.  
48 Our findings reveal a strong and complex relationship between decision duration and movement  
49 vigor. Decision duration and action duration can co-vary but also “compensate” each other.  
50 Such integrated but decoupled control of decisions and actions aligns with recent studies in  
51 humans, validating the monkey model in electrophysiology as a means of inferring neural  
52 mechanisms in humans. Crucially, we demonstrate for the first time that this control can evolve  
53 with experience, in an adapted manner. Together, the present findings contribute to deepening  
54 our understanding of the integrated control of decisions and actions during interactive behavior.

55

## 56 New & noteworthy

57 The mechanism by which the integrated control of decisions and actions occurs, coupled or  
58 interactive but decoupled, is debated. In the present study, we show in monkeys that decisions  
59 and actions influence each other in a decoupled way. For the first time, we also demonstrate  
60 that this control can evolve depending the subject’s experience, allowing to trade movement  
61 time for decision time and limit the temporal discounting of reward value.

## 62 Keywords

63 Decision-making ; Arm movement ; Coordination; Non-human primates ; Reward value

## 64 Introduction

65 Recent theories and studies argue for an integrated control of decisions and actions during  
66 interactive behavior, at least when decisions are rapidly expressed through movements (Cisek  
67 and Kalaska, 2010; Shadmehr, 2010; Gallivan et al., 2018; Shadmehr et al., 2019). According  
68 to this framework, decisions, or factors guiding choices such as reward, time and effort,  
69 influence action parameters (Haith et al., 2012; Thura et al., 2014; Reppert et al., 2015;  
70 Summerside et al., 2018; Thura, 2020; Korbisich et al., 2022), and conversely, actions influence  
71 decisions (Cos et al., 2011; Burk et al., 2014; Morel et al., 2017; Michalski et al., 2020), even  
72 if the choice is about a sensory stimulus or reward harvest during foraging (Marcos et al., 2015;  
73 Hagura et al., 2017; Yoon et al., 2018; Reynaud et al., 2020; Saleri Lunazzi et al., 2021;  
74 Sukumar et al., 2023).

75 These observations are not compatible with a strict serial organization of behavior, where  
76 cognition, including decision-making is separate from perception and action, and lie between  
77 the two (Hurley, 2001). Instead, they support a dynamic control system operating in a closed  
78 loop where movements shape current and future potential actions (i.e. affordances), assigning  
79 various importance to the stimuli given such opportunities, and thus directly influencing  
80 decisions (Cisek, 2007; Buzsáki et al., 2014; Yin, 2014; Pezzulo and Cisek, 2016; Yoo et al.,  
81 2021).

82 While the integrated control of decisions and actions is an increasingly established hypothesis,  
83 a lively ongoing debate concerns the mechanism by which this integrated control occurs.

84 On the one hand, proposals have suggested that decisions and actions are jointly regulated,  
85 possibly by a common source (Thura et al., 2014; Thura, 2020; Carsten et al., 2023; Kita et al.,  
86 2023). Such “co-regulation” hypothesis, demonstrated in both humans and monkeys, is  
87 compatible with the older observations that reward and effort invigorate and slow down both  
88 decisions and actions, respectively (Kawagoe et al., 1998; Wickler et al., 2000; Milstein and  
89 Dorris, 2007; Xu-Wilson et al., 2009; Reppert et al., 2018; Summerside et al., 2018). It has been  
90 proposed that a regulation signal computed in the basal ganglia allows to maximize the rate of  
91 correct responses by jointly adjusting decisions urgency and action vigor during tasks involving  
92 multiple successive choices between actions (Thura et al., 2014, 2022; Thura and Cisek, 2017;  
93 Carland et al., 2019).

94 A second line of research suggests however that decision duration and movement speed are  
95 controlled independently of each other, allowing for instance to trade decision time for

96 movement time (Reynaud et al., 2020; Saleri Lunazzi et al., 2021, 2023; Herz et al., 2022). In  
97 support of this possibility, we recently showed that human subjects can shorten their decisions  
98 when an accurate and time-consuming movement is requirement (Reynaud et al., 2020; Saleri  
99 Lunazzi et al., 2021, 2023). We proposed that such adjustment is a “compensatory” mechanism  
100 established to decrease the temporal discounting of a positive outcome in each trial, and/or to  
101 limit a drop of success rate on a more global time scale. This ability to exchange decision  
102 duration for movement duration, i.e. the flexibility to dissociate decision urgency from  
103 movement vigor, argues for interacting but decoupled decision and motor control systems.

104 Importantly, it is not currently known whether this ability to flexibly dissociate decision  
105 duration from movement speed is specific to humans, maybe made possible by a sophistication  
106 of decision and motor neural circuits through evolution, or whether non-human primates like  
107 old-world monkeys, who diverged from the human lineage about 25 MA ago, already have this  
108 skill. Likewise, it is currently not known if the regulation mechanism of decisions and actions  
109 is exclusive and stable over time or whether it can vary depending on the context in which a  
110 task is performed, and whether or not it can evolve with practice.

111 These are crucial questions to address because a significant part of what we know about the  
112 neural substrates of decision-making and motor control comes from (non-human) animal and,  
113 more specifically, monkey neurophysiology (Gold and Shadlen, 2007; Shenoy et al., 2013). It  
114 is thus important to figure out whether or not the mechanism underlying the integrated control  
115 of decision and movement (i.e. joint or compensatory) is similar in both species, stable across  
116 contexts and over time, first at the behavioral level in order to then rely on monkey  
117 electrophysiology to infer the neural mechanisms in humans.

118 In the present study, we trained two macaque monkeys to perform a decision between actions  
119 task and analyzed decision and movement data collected over dozens of sessions. We focused  
120 our analyses on the relationship between decision duration and movement vigor (speed and/or  
121 duration), both at the single trial level and between blocks of trials in which motor constraints  
122 were varied. We also investigated these relationships as a function of animals’ experience in the  
123 task. The analyses strongly indicate that decisions and actions influence each other, but in a  
124 decoupled way: decision duration and action vigor could co-vary but also “compensate” each  
125 other. Crucially, this integrated control can evolve with practice in an adapted manner. Our data  
126 indeed suggest that monkeys can trade movement time for decision time, and vice versa, when  
127 the total duration of behavior increases, possibly allowing to limit a drop of reward value due  
128 to temporal discounting.

## 129 Methods

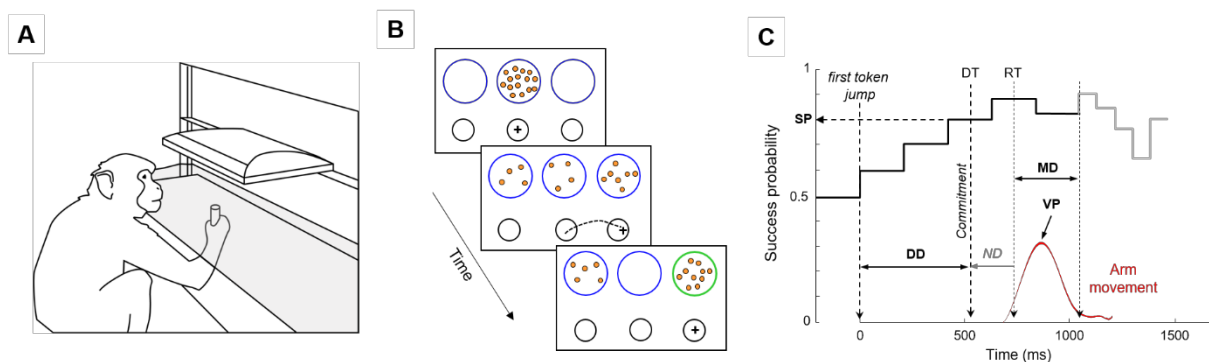
### 130 Subjects and ethics statement

131 The present report describes data collected from two rhesus macaque monkeys (*Macaca mulatta*  
132 - monkey G, female, 8 kg, 10 years old, right-handed; monkey B, male, 5 kg, 4 years old, left-  
133 handed). Ethical permission was provided by "Comité d'Éthique Lyonnais pour les  
134 Neurosciences Expérimentales" (CELYNE), C2EA #42, ref: C2EA42-11-11-0402-004.  
135 Monkey housing and care was in accordance with European Community Council Directive  
136 (2010) and the Weatherall report, "The use of non-human primates in research." Laboratory  
137 authorization was provided by the "Préfet de la Région Rhône-Alpes" and the "Directeur  
138 départemental de la protection des populations" under Approval Number: D69 029 06 01.

### 139 Experimental apparatus

140 The monkeys sat on a primate chair and made planar reaching movements using a lever held in  
141 their dominant hand (Fig. 1A). A digitizing tablet (GTCO CalComp) continuously recorded the  
142 lever horizontal and vertical positions (~100 Hz with 0.013-cm accuracy). Target stimuli and  
143 cursor feedback were projected by a VIEWPixx monitor (VPixx Technologies, 120 Hz refresh  
144 rate) onto a half-silvered mirror suspended 25 cm above and parallel to the digitizer plane,  
145 creating the illusion that targets floated on the plane of the tablet.

146



147 **Figure 1 - Experimental setup, task and data analysis.** A - Experimental apparatus. B - Time course of a trial in  
148 the task. C - Temporal profile of success probability in one example trial of the choice task. At the beginning of the  
149 trial, each target has the same success probability (0.5). When the first token jumps into one of the two potential  
150 targets (the most leftward vertical dotted line), success probability of that target increases to ~0.6. Success  
151 probability then evolves with every jump. Subjects execute a reaching movement (red trace) to report their choices.  
152 Movement onset (RT) and offset times are used to compute movement duration (MD). Peak velocity (VP) is  
153 determined as the maximum value between these two events. Movement offset marks the moment when the tokens  
154 that remain in the central decision circle jump more quickly to their assigned target (gray trace). The estimated time  
155 of the decision (DT) is computed by subtracting the subject's mean non-decision delay (ND) estimated in a simple  
156 delayed-reach (DR) task from movement onset time, allowing computation of the choice success probability (SP)  
157 at that moment. Only 10 out of 15 jumps are illustrated on this SP profile.  
158

159



160 Behavioral tasks

161 The monkeys performed the same task, a modified version of the “tokens task” (see Cisek et  
162 al., 2009 for the original version), as that performed by human subjects and for which data were  
163 reported recently (Reynaud et al., 2020) (Fig. 1B). They were faced with a visual display  
164 consisting of three blue circles (radius: 2.25 cm for monkey G; 2 cm for monkey B) placed  
165 horizontally at a distance of 6.375 cm (monkey G) or 7 cm (monkey B) from each other (the  
166 “decision” circles). In the central blue circle, 15 small tokens were randomly arranged.  
167 Positioned 5 cm (monkey G) or 5.5 cm (monkey B) below, three black circles, organized  
168 horizontally as well, defined the “movement” targets. The central black circle, the starting  
169 circle, remained constant at a radius of 1.5 cm, while the lateral black circles, positioned at a  
170 distance of 8 cm (monkey G) or 7 cm (monkey B) from the center, varied in size (radius: 1.25  
171 -1.75 cm; and 2.25 cm) in separate blocks of trials, resulting in two motor conditions (“small”  
172 vs. “large” targets).

173 A trial started when the animal moved and held the cursor in the black central circle for 500ms.  
174 At this point, the tokens began to jump one by one, every 200ms, from the central blue circle  
175 into one of the two possible lateral blue circles. The monkeys had to determine which of the  
176 two lateral blue circles would contain the majority of tokens before they had all jumped. They  
177 reported their decisions by moving the cursor into the corresponding lateral movement target  
178 (Fig. 1B). Importantly, monkeys could make and report their choices at any time between the  
179 first and last token jumps. However, the movement duration could not exceed 800ms, regardless  
180 of the motor condition. If the movement exceeded 800ms (too slow) or reached the target but  
181 failed to stop within 800ms (inaccurate), the trial was considered as a movement error and the  
182 movement target turned orange. When the choice was properly reported, the remaining tokens  
183 jumped more quickly to their final circles (Fig. 1C). This post-decision interval was set to 100-  
184 150ms and this acceleration of the remaining tokens implicitly encouraged animals to decide  
185 before all tokens had jumped into their respective lateral circles, aiming to save time and  
186 increase their reward rate. Note that this feature entails that movement duration carries a  
187 temporal cost with respect to the monkey’s rate of correct decisions because the remaining  
188 tokens accelerate at movement offset. The visual feedback regarding trial success (both correct  
189 decision and correct movement) or failure (correct movement but wrong decision) was provided  
190 after the last token jump, with the chosen decision circle turning green or red, respectively.  
191 Finally, the next trial began after a 1500ms inter-trial interval.

192 In addition to the tokens task, each animal had to complete trials in a delayed reach (DR) task  
193 in each session. The DR task was similar to the tokens task, but with only one lateral decision  
194 circle displayed at the beginning of each trial (on the right or left side of the central circle with  
195 a 50% probability). The tokens moved from the central circle to this unique lateral circle after  
196 a variable delay (400-550ms). Animals performed this task in the two different motor conditions  
197 (small and large targets). The DR task was employed to estimate the non-decision delay (ND,  
198 i.e. the sum of the delays attributable to sensory processing of the stimulus display) as well as  
199 to response initiation in each motor condition (Fig. 1C).

#### 200 Procedure

201 Sessions included in the present report were those during which monkeys were proficient in  
202 the task, typically following several months of training (see the stability of monkeys'  
203 performance in Fig. 2A). Data included in the analyses were collected over a total of 71 sessions  
204 for monkey G and 46 for monkey B. Each session consisted of alternating blocks (between 1  
205 and 5) of 10-60 correct trials in each motor condition whose order alternated on a daily basis.  
206 Monkeys had also to complete between 45 and 60 correct trials of the DR task in each condition.  
207 Monkeys performed as long as they remained motivated enough (mean  $\pm$  SD number of correct  
208 trials (both correct decisions and correct movements) for monkey G across sessions:  $174 \pm 62$ ;  
209 for monkey B:  $253 \pm 43$ ).

#### 210 Data analysis

211 All arm movement data were analyzed off-line using MATLAB (MathWorks). Reaching  
212 characteristics were assessed using the animals' movement kinematics. Horizontal and vertical  
213 position data were first filtered using a tenth-degree polynomial filter and then differentiated to  
214 obtain a velocity profile. Onset and offset of movements were determined using a 3.75 cm/s  
215 velocity threshold. Peak velocity (VP) was determined as the maximum value between these  
216 two events. To estimate the time at which monkeys committed to their choice (decision time,  
217 DT) on each trial, we detected the time of movement onset, defining the animal's reaction time  
218 (RT), and subtracted from it her/his mean non decision delays (ND) estimated based on her/his  
219 reaction times in the same motor condition (large or small targets) of the delayed reach task  
220 performed the same day. Decision duration (DD) was computed as the duration between DT  
221 and the first token jump (Fig. 1C). The task design allows to calculate, at each moment in time  
222 during a trial, the success probability  $p_i(t)$  associated with choosing each target  $i$  (Eq. 1). For  
223 instance, for a total of 15 tokens, if at a particular moment in time the right target contains  $N_R$   
224 tokens, whereas the left target contains  $N_L$  tokens, and there are  $N_C$  tokens remaining in the

225 center, then the probability that the target on the right will ultimately be the correct one, i.e., the  
226 success probability (SP) of guessing right is as follows:

$$p(R|N_R, N_L, N_C) = \frac{N_C!}{2^{N_C}} \sum_{k=0}^{\min(N_C, 7-N_L)} \frac{1}{k! (N_C - k)!} \quad (1)$$

227 To ensure that the difficulty of decisions was homogeneous among experimental conditions,  
228 especially between the two motor conditions, we controlled the sequence of trials experienced  
229 by animals in each session. We interspersed among fully random trials (30% of the trials in  
230 which each token is 50% likely to jump into the right or the left lateral circle) three special  
231 types of trials characterized by particular patterns of token jumps. Between 30 and 40% of trials  
232 were so-called “easy” trials, in which tokens tended to move consistently toward one of the  
233 circles. Around 20% of trials were “ambiguous,” in which the initial token movements were  
234 balanced, making the success probability of each target close to 0.5 until later in the trial. The  
235 last special trial type was called “misleading” trials (7-20%) in which the two to three first  
236 tokens jumped into the incorrect circle and the remaining ones into the correct circle (please  
237 refer to Thura and Cisek, 2014 - Figure 1, for a complete description of trial types criteria). In  
238 all cases, even when the temporal profile of token jumps of a trial was predesigned, the actual  
239 correct target was randomly selected on each trial. The rate of correct trials was computed for  
240 each session as the number of correct trials to complete in that given session divided by the sum  
241 of the durations of all trials performed to reach this requested number of correct trials.

## 242 Statistics

243 Wilcoxon rank sum tests are used to assess the difference in decision duration between  
244 categories of trials (e.g. easy versus ambiguous decisions). Pearson correlations are computed  
245 to assess the relationship between decision duration and movement parameters (speed and  
246 duration) at the single trial level, the session-by-session relationship between decision duration  
247 and action speed, and the relationship between the degree of coordination between decision  
248 duration and movement speed and the duration of decisions between sessions. For all statistical  
249 tests, the significance level is set a 0.05.

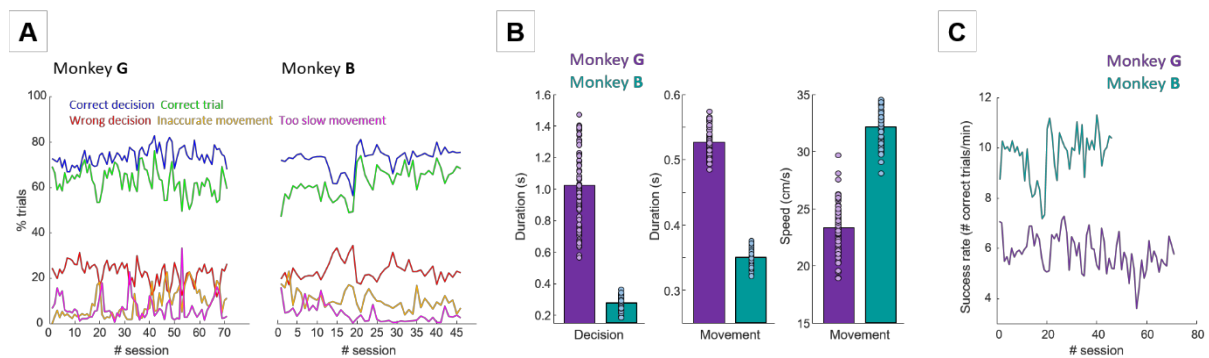
## 250 Results

### 251 General observations

252 Over the 71 sessions performed by monkey G,  $63 \pm 6\%$  of the trials (mean  $\pm$  standard deviation  
253 between the sessions) were successful (both correct choices and correct movements). Without

254 taking into account the success of the movements,  $74 \pm 4\%$  of her decisions were correct.  
255 Movement errors, too slow or inaccurate, were relatively sparse, representing  $7 \pm 5\%$  and  $8 \pm$   
256  $6\%$  of the total trials, respectively. Monkey B's performance over the 46 sessions he completed  
257 was comparable to that of monkey G.  $62 \pm 7\%$  of his trials were successful (correct decisions  
258 and correct movements). Regardless of movement outcome,  $73 \pm 5\%$  of his choices were  
259 correct.  $4 \pm 4\%$  of his movements were too slow,  $10 \pm 4\%$  were inaccurate. For both monkeys,  
260 performance was stable across the sessions included in the present report (Fig. 2A).

261



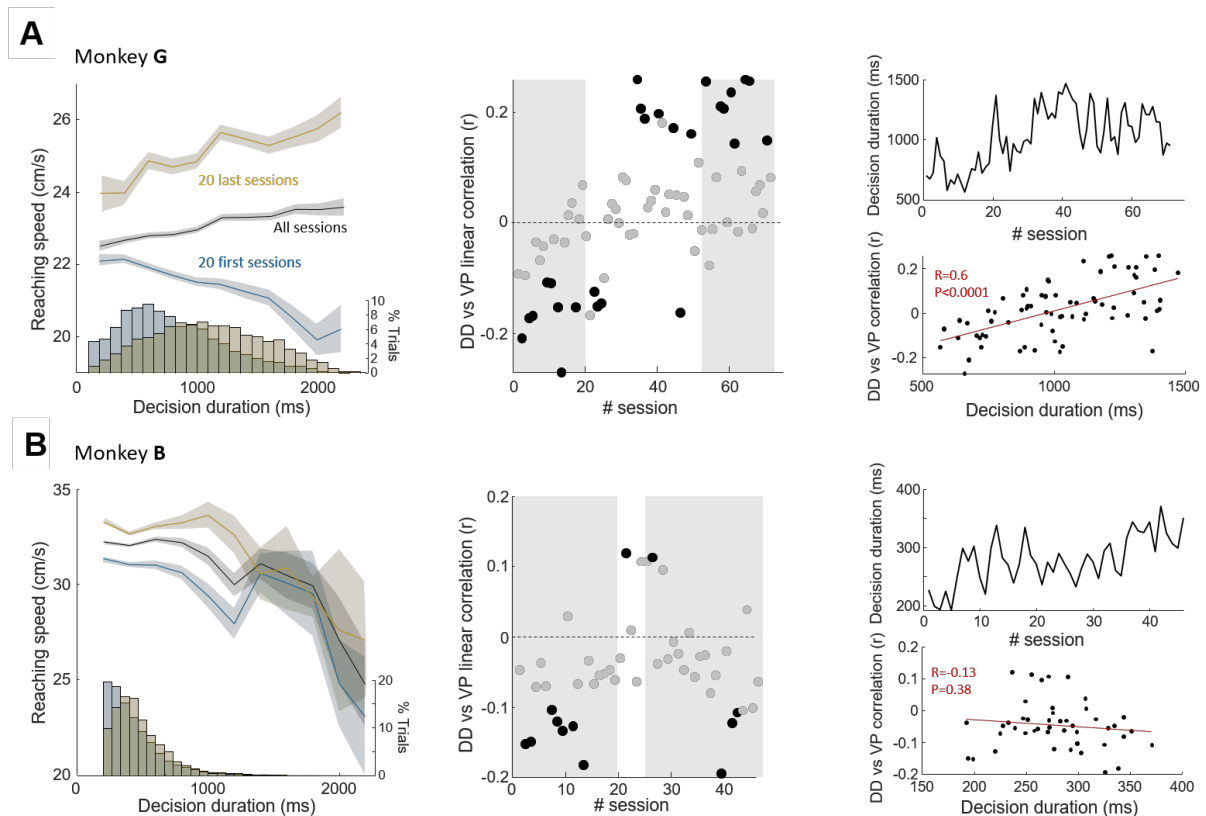
262

263 **Figure 2 - Global performance, decisional and movement vigor in the task.** A - Performance of each monkey  
264 across sessions. B - Decision duration, reaching movement duration and speed for each of the two monkeys. Bars  
265 illustrate mean values across sessions, and dots illustrate individual values for each session. C - Success rate of  
266 each monkey across sessions.

267

268 Although their performance in the task is comparable, the analysis of animals' duration of  
269 decisions, duration and speed of arm movements suggests that they used different strategies to  
270 achieve these similar outcomes (Fig. 2B). On average, the duration of monkey G's decision  
271 was  $1026 \pm 242$ ms. As expected, she decided more quickly when trials were easy compared to  
272 when they were ambiguous ( $872 \pm 232$ ms vs.  $1154 \pm 259$ ms, Wilcoxon rank sum test,  $z = -5.7$ ,  
273  $p < 0.0001$ ). To report her decisions, monkey G made arm movements whose duration was  $527$   
274  $\pm 21$ ms and their speed was  $23 \pm 2$  cm/s. Monkey B was on average much faster to decide and  
275 act compared to monkey G. His decision duration was  $249 \pm 43$ ms, with faster choices when  
276 trials were easy compared to when they were ambiguous ( $230 \pm 40$ ms vs.  $369 \pm 73$ ms, Wilcoxon  
277 rank sum test,  $z = -6.6$ ,  $p < 0.0001$ ). To report his decisions, monkey B made movements whose  
278 speed was  $32 \pm 3$  cm/s, resulting in short duration actions ( $351 \pm 14$ ms). As a consequence, the  
279 rate of correct trials, defined for each session as the number of correct trials per minute (Fig.  
280 2C), was much higher in monkey B than in monkey G ( $9.7 \pm 1$  correct trials/min vs.  $5.8 \pm 0.7$   
281 correct trials/min).

282 Relationship between decision duration and movement vigor at the single trial level  
 283 To study the relationship between decision duration and arm movement vigor (speed and  
 284 duration) *within trials*, we first grouped all trials (correct and error trials, regardless of motor  
 285 condition) across sessions, separately for each monkey, according to decision time computed  
 286 in bins of 200ms, and calculated the mean ( $\pm$  standard error) values of movement parameters  
 287 in each bin.  
 288 The analysis of monkey G movement speed as a function of decision duration (including  
 289 decision durations until 2200ms, which corresponds to 99.6% of the trials) shows a slight but  
 290 continuous *increase* of movement speed with decision duration (from 22.5 to 23.9 cm/s, Fig.  
 291 3A, left panel). A linear regression through the data indicates a very strong and significant  
 292 relationship between the two variables (Pearson correlation,  $r=0.98$ ,  $p<0.0001$ ), with a positive  
 293 slope (0.14) and an intercept at 22.4 cm/s. No significant relationship between decision duration  
 294 and movement duration is observed (Pearson correlation,  $r=0.02$ ,  $p=0.9$ ).



295  
 296 **Figure 3 - Relation between decision duration and arm movement speed within trials.** A – Left panel: Speed  
 297 of monkey G’s arm movements (reaching) as a function of decision duration, computed in bins of 200ms, averaged  
 298 ( $\pm$  standard error, shaded areas) across all trials (black), trials of the 20 first sessions (“early” sessions, blue) and  
 299 trials of the 20 last sessions (“late” sessions, orange). Histograms at the bottom of the panel show the distributions  
 300 of the duration of monkey G’s decisions in the two groups, “early” and “late” sessions. Center panel: Pearson linear  
 301 correlation between the duration of monkey G’s decisions (DD) and arm movement speed (velocity peak, VP) as a  
 302 function of the session performed by the monkey. Each dot illustrates the value for a given session. The blue and  
 303 orange shaded areas highlight the 20 first and the 20 last sessions performed by monkey G, respectively. A negative  
 304 (positive)  $r$  value means that the longest the decision, the slowest (fastest) the movement. The black filled dots

305 mark sessions in which the correlation is significant. *Right panel, top*: Mean duration of monkey G's decisions within  
306 sessions, as a function of the session performed by the monkey. *Right panel, bottom*: Relationship between the  
307 Pearson correlation between decision durations and the speed of monkey G's movements and the mean duration  
308 of her decisions in each session. Each dot illustrates the value for a given session. The red line illustrates the result  
309 of a linear regression through the data. *B* – Same as in *A* for trials performed by monkey B.

310

311 By contrast, the analysis of the relationship between the duration of decisions and the speed of  
312 monkey B's movement within trials (including decision durations until 2200ms, which  
313 corresponds to 99.9% of the trials) shows a continuous *decrease* of movement speed with  
314 decision duration (from 32.2 to 25 cm/s, Fig. 3B, left panel). A linear regression through the  
315 data indicates a significant relationship between the two variables (Pearson correlation,  $r=-0.85$ ,  
316  $p=0.0008$ ), with a negative slope (-0.62) and an intercept at 34 cm/s. As for monkey G, no  
317 significant relationship between monkey B decision duration and movement duration is  
318 observed (Pearson correlation,  $r=-0.05$ ,  $p=0.9$ ).

319 We then asked whether this relationship between decision duration and movement speed within  
320 trials was stable over extended periods of time, depending on the monkeys' experience in the  
321 task, or if it could possibly evolve depending on this experience. To do this, we first carried out  
322 the same analyzes as those described above but with trials grouped according to the number of  
323 sessions performed by each monkey. For both animals, we compared trials collected during  
324 their first 20 sessions ("early" sessions) with those performed in their last 20 sessions ("late"  
325 sessions).

326 The relationship between the duration of decisions and the speed of monkey G's movements is  
327 strong and significant in both groups of trials ("early" sessions:  $r=-0.9$ ,  $p=0.001$ ; "late" sessions:  
328  $r=0.82$ ,  $p=0.0021$ ), but the slope is *negative* for "early" sessions (-0.22) and *positive* for "late"  
329 sessions (0.19). This means that the longest decisions were followed by the slowest movements  
330 during monkey G's first sessions and then, with practice, this relationship reversed. To better  
331 capture this evolution, we analyzed the session-by-session relationship between decision  
332 duration and action speed in monkey G and we found that a linear regression shows a strong  
333 and significant fit (Pearson correlation,  $r=0.61$ ,  $p<0.0001$ ), with a positive slope, meaning that  
334 the link between decision duration and movement speed continuously evolved through monkey  
335 G's practice (Fig. 3A, middle panel). In particular, among the first 20 sessions, decision  
336 durations were significantly correlated with movement speed in 8 sessions, always with long  
337 decisions followed by slow movements. Among the last 20 sessions, we found a significant  
338 correlation between decision duration and movement speed in 8 sessions too, but this time  
339 always with long decisions followed by rapid movements. Finally, we analyzed the duration of



340 monkey G's decision in the two groups of trials and noticed that with practice, she became  
341 more conservative and decided more slowly (mean  $\pm$  standard error; "early" sessions:  $760 \pm$   
342  $6\text{ms}$  vs. "late" sessions:  $1101 \pm 7\text{ms}$ , Wilcoxon rank sum test,  $z = -35$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 3A, left  
343 panel). Interestingly, we found a positive and significant correlation between the degree of  
344 coordination between decision duration and movement speed and the duration of decisions  
345 between sessions (Pearson correlation,  $r = 0.6$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 3A, right panels). In other words,  
346 the emergence of the positive correlation between decision duration and movement speed (the  
347 longest the decision, the fastest the movement) within trials through practice coincides with the  
348 increase of the duration of monkey G's decisions through practice. In the supplementary section  
349 of the present report, we describe the relationship between the evolution of the correlation of  
350 decision duration and movement speed and the evolution of decision duration in two other  
351 monkeys who performed a similar version of the task (Fig. S1), strongly supporting the same  
352 conclusion (Fig. S2).

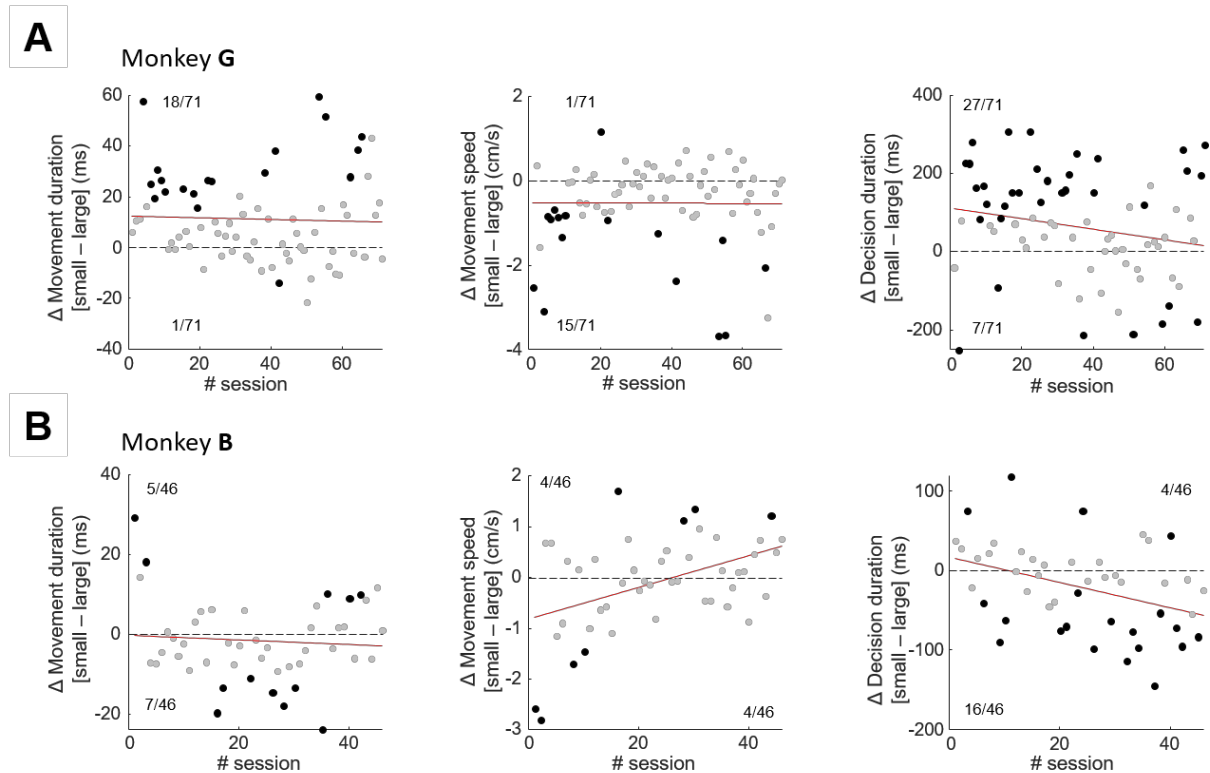
353 As for monkey G, the relationship between the duration of decisions and the speed of monkey  
354 B's movements is significant in both groups of trials ("early" sessions:  $r = -0.78$ ,  $p = 0.0044$ ; "late"  
355 sessions:  $r = -0.9$ ,  $p = 0.0002$ ). But contrary to monkey G, the slope is negative in both groups: -  
356  $0.65$  for "early" and  $-0.64$  for "late" sessions (Fig. 3B, left panel). This means that regardless  
357 of the monkey's level of experience in the task, the longest decisions were followed by the  
358 slowest movements. We did not find a particular link between the relationship between decision  
359 duration and action speed and the sessions performed by monkey B through his practice (Fig.  
360 3B, middle panel). Among the first 20 sessions, decision durations were significantly correlated  
361 with movement speed in 7 sessions, and always with long decisions followed by slow  
362 movements. Among the last 20 sessions, the correlation between decision duration and  
363 movement speed was significant in 3 sessions, still with long decisions followed by rapid  
364 movements. Interestingly though, despite the fact that the relationship between decision  
365 duration and movement speed *within trials* did not change with practice, we found that  
366 movement speed was overall higher in the "late" sessions group (intercept =  $35\text{ cm/s}$ ) compared  
367 to the "early" sessions one (intercept =  $32.9\text{ cm/s}$ ) (Fig. 3B, left panel). The analysis of the  
368 duration of monkey B's decision in the two groups showed that he was slightly more  
369 conservative in the "late" sessions compared to the "early" sessions ( $302 \pm 3\text{ms}$  vs.  $259 \pm 3\text{ms}$ ,  
370 Wilcoxon rank sum test,  $z = -17$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 3B, left panel). Contrary to monkey G, no  
371 significant relationship between the degree of coordination between decision duration and

372 movement speed and the duration of monkey B's decisions between sessions is observed (Fig.  
373 3B, right panels).

374 Effect of motor constraints on the relationship between decision and action

375 Another way to study the coordination between decision duration and movement vigor is to  
376 encourage animals to vary the vigor of their movements in blocks of trials and assess the  
377 consequence of this adjustment on decision duration. A co-regulatory mechanism predicts that  
378 slowing movements will be accompanied by slowing decisions, while a more flexible  
379 mechanism could be demonstrated by observing shortened decisions when movements are  
380 longer, as we have seen in humans (Reynaud et al., 2020; Saleri Lunazzi et al., 2021, 2023).

381 Across all sessions, when movements were correctly executed (decisions could be correct or  
382 wrong), the speed of monkey G's movements was slower (mean speed  $\pm$  standard error:  $22.8 \pm$   
383  $0.05$  cm/s vs.  $23.3 \pm 0.05$  cm/s, Wilcoxon rank sum test,  $z = -6$ ,  $p < 0.0001$ ) and their duration  
384 longer ( $536 \pm 1$  ms vs.  $525 \pm 1$  ms,  $z = 8.4$ ,  $p < 0.0001$ ) when they were executed toward the small  
385 targets ("small" target block) compared to when they aimed to the large targets ("large" target  
386 block). We found that the duration of monkey G's decisions was overall slower when  
387 movements were directed toward small targets compared to when they reached the large targets  
388 ( $1020 \pm 6$  ms vs.  $953 \pm 6$  ms,  $z = 8.6$ ,  $p < 0.0001$ ). At the session level, we found a significant  
389 effect of the motor condition on the speed and duration of monkey G's movements in 16 and  
390 19 out of 71 sessions, respectively (Wilcoxon rank sum test,  $p < 0.05$ ), with movements being  
391 faster and shorter when directed to the large targets in 15/16 and 18/19 cases, respectively (Fig.  
392 4A, left and middle panels). The duration of monkey G's decisions was modulated by the motor  
393 condition in 34 out of 71 sessions (Wilcoxon rank sum test,  $p < 0.05$ ), with decisions being  
394 slower when movements were slower in the majority of cases (27/34) (Fig. 4A, right panel).  
395 Interestingly, we found that this tendency to slow down decisions when a time consuming  
396 movement was necessary diminished with practice. Indeed, while the effect of the motor  
397 condition on movement speed and duration was stable over monkey G's practice (Fig. 4A, left  
398 and middle panels), the number of sessions during which long decisions preceded long  
399 movements decreased (20 over the first 35 sessions; 5 for the last 35 sessions) (Fig. 4A, right  
400 panel).



401

402 **Figure 4 - Effect of motor constraints on arm movement vigor and decision duration. A – Left panel:**  
 403 Difference of arm movement duration between trials of the small target blocks and those of the large targets,  
 404 as a function of the session performed by monkey G. Each dot illustrates data of a given session, and the black  
 405 dots mark sessions in which the difference is statistically significant (the number of statistically significant cases is  
 406 reported for each difference direction). A positive value indicates that movements were longer when they were  
 407 executed toward the small targets compared to when they were executed toward the large targets. The red line  
 408 illustrates the result of a linear regression through the data. *Center panel:* Same as in A for the difference of the  
 409 speed of monkey G’s arm movement between the two motor conditions. *Right panel:* Same as A for the difference  
 410 of the duration of monkey G’s decisions between the two motor conditions. *B – Same as in A for trials performed*  
 411 *by monkey B.*

412

413 The effect of target size on the speed and duration of monkey B’s movement is less clear, at  
 414 least when trials are grouped across sessions. Movement speed was not significantly modulated  
 415 as a function of the motor condition (small vs. large target:  $32 \pm 0.07$  cm/s vs.  $32.2 \pm 0.07$  cm/s,  
 416 Wilcoxon rank sum test,  $z = -0.2$ ,  $p=0.8$ ). Movement duration was slightly longer when  
 417 movement reached the large targets compared to when they reached a small target ( $349 \pm 0.7$ ms  
 418 vs.  $351 \pm 0.7$ ms;  $z = -2.3$ ,  $p=0.02$ ). At the session level, the effect of target size on the kinematics  
 419 of monkey B’s movements (duration and speed) was mixed, as can be seen in figure 4B, left  
 420 and middle panels. However, target size significantly modulated decision duration in 20 out of  
 421 46 sessions (Wilcoxon rank sum test,  $p<0.05$ ). In the majority of cases (16/20), decision  
 422 duration was longer when movements reached the large targets (Fig. 4B, right panel).  
 423 Interestingly, with practice, this monkey progressively decreased his movement speed in one  
 424 condition (“large” target block) compared to the other one (“small” target block) (Fig. 4B,

425 middle panel), and this relative decrease of speed was accompanied by a session-by-session  
426 lengthening of decisions in the large target blocks compared to the small target blocks (Fig. 4B,  
427 right panel). The link between these two adjustments from one session to the next is significant  
428 (Pearson correlation,  $r=-0.3$ ,  $p=0.03$ ).

## 429 Discussion

430 In the present report, we show in non-human primates that the duration of perceptual decisions  
431 and the speed of the arm movements executed to report these choices are often correlated at the  
432 single-trial level. The results support an interacting but decoupled control of the decision-  
433 making and movement execution processes: decision duration and action speed are sometimes  
434 co-regulated (the slower the decision, the slower the movement), and they sometimes  
435 “compensate” each other (the slower the decision, the faster the movement). We also  
436 demonstrate that the degree and direction of coordination between decision duration and  
437 movement vigor can evolve, particularly as a function of the overall duration of the animals'  
438 decisions in each session: the “compensatory” mode of regulation comes into play as duration  
439 of choices increases. Finally, we show that when the motor context encourages time-consuming  
440 movements, decision duration and movement vigor are often co-regulated. This context-  
441 dependent relationship also appears flexible depending on the animals’ experience in the task.

442 These observations agree with many recent experimental results that challenge the classic view  
443 of behavior organization (Pylyshyn, 1984), in which perception, decision, and action are  
444 considered as independent, temporally separate and serial processes (Hurley, 2001). More and  
445 more studies indeed show that decisions and actions are closely interconnected and influence  
446 each other, at least during rapid interactive behavior (Cos et al., 2011; Haith et al., 2012; Burk  
447 et al., 2014; Marcos et al., 2015; Reppert et al., 2015; Hagura et al., 2017; Morel et al., 2017;  
448 Summerside et al., 2018; Yoon et al., 2018; Michalski et al., 2020; Reynaud et al., 2020; Thura,  
449 2020; Saleri Lunazzi et al., 2021, 2023; Korbisch et al., 2022; Carsten et al., 2023; Kita et al.,  
450 2023; Sukumar et al., 2023).

451 A particularly interesting question concerns the mechanism by which such integrated control  
452 of decisions and actions occurs. On the one hand, decisions and actions might be coupled,  
453 jointly regulated by a common source (Thura et al., 2014; Thura, 2020; Carsten et al., 2023;  
454 Kita et al., 2023). According to this hypothesis, in a context encouraging decision speed, the  
455 fastest choices will be reported with the fastest movements. Similarly, if a decision needs to be  
456 reported with a slow and careful movement, this decision will tend to be longer than that

457 expressed by a rapid movement. A second line of research suggests however that the control of  
458 decision duration and movement speed is decoupled, allowing to trade decision time for  
459 movement time if necessary (Reynaud et al., 2020; Saleri Lunazzi et al., 2021, 2023; Herz et  
460 al., 2022). At the origin of this second hypothesis, we showed that human subjects can shorten  
461 their decisions when an accurate and time-consuming movement is required (Reynaud et al.,  
462 2020; Saleri Lunazzi et al., 2021, 2023). We proposed that such adjustment is a compensatory  
463 mode possibly established to prevent the temporal discounting of a positive outcome in each  
464 trial, and/or to limit a drop of success rate on a more extended time scale. Interestingly, in two  
465 recent studies specifically designed to address the mode of regulation of decisions and actions  
466 (Carsten et al., 2023; Kita et al., 2023), and whose results support a co-regulation mechanism,  
467 decision and movement durations had no impact on the participants' success rate (i.e. it was not  
468 adaptive in terms of success rate to speed up movements after a long decision for instance),  
469 unlike the design of the experiments described in Reynaud et al. (2020) and Saleri Lunazzi et  
470 al. (2021, 2023).

471 The data presented in this report suggest for the first time that both modes of coordination can  
472 be used by the same subject. At the single trial level, the slowest decisions made by monkey B  
473 were expressed with the slowest movements (Fig. 3B, left panel), a result consistent with a co-  
474 regulation of decisions and actions. Monkey G also co-regulated but mostly during the first  
475 sessions she performed. With experience, the relationship between the duration of her decisions  
476 and the speed of her movements reversed, consistent with a decoupled, “compensatory” mode  
477 of regulation of choices and actions (Fig. 3A, left panel). With trials grouped as a function of  
478 animals' experience, we found in both monkeys that decisions were slower in the late sessions  
479 compared to the early sessions, and these slower decisions were reported with faster movements  
480 (Fig. 3A-B, left panels), a pattern of results also consistent with a “compensatory” mode of  
481 regulation of decisions and actions. Finally, with trials grouped according to the motor context  
482 in which decisions were made (i.e. small vs. large targets), we found evidence for a co-  
483 regulation of decisions and actions, with slow movements often preceded by slow decisions,  
484 with a trend for an evolution toward a “compensatory” mode in monkey G (Fig. 4A). The way  
485 in which the duration of the decision and the vigor of the action are coordinated thus appears  
486 complex, flexible and dynamic depending on the context in which the task is carried out. In the  
487 following paragraph, we discuss the possible reasons which could explain the use of these  
488 different modes of coordination.

489 It is well-established that individuals tend to exhibit a preference for policies that maximize  
490 their rate of correct responses when faced with multiple successive decisions (Bogacz et al.,  
491 2010; Balci et al., 2011). Several factors influence this success rate, with time being a crucial  
492 one, as evidenced by the well-known concept of temporal discounting of reward value  
493 (Myerson and Green, 1995). Because both decisions and actions are time consuming processes,  
494 minimizing the time required to obtain a reward likely leads to adaptations concerning both  
495 decisions and movements. A decoupled yet interconnected control of decisions and actions  
496 provides individuals with the ability to adapt both deliberation and movement speed together,  
497 minimizing the time it takes to achieve a given goal. Moreover, this mode also possesses the  
498 flexibility to selectively adjust one aspect while preserving the integrity of the other. For  
499 instance, during easy decisions, deliberation time can be slightly sacrificed when accurate and  
500 slow response movements are required (Reynaud et al., 2020; Saleri Lunazzi et al., 2021, 2023).  
501 The present results indicate that just like humans, monkeys also have the ability to flexibly  
502 adjust the way they coordinate their decisions with their actions, in particular according to their  
503 experience in the task.

504 The evolution of the coordination between decision duration and action vigor depending on  
505 animals' experience is particularly useful in revealing the principles underlying how these two  
506 processes are controlled. Crucially, the emergence of the compensatory mode of coordination  
507 always coincides with an increase of the duration of the animal's overall behavior (Fig. 3A,  
508 right panel; Fig. S2). This is particularly salient in monkey G who showed an important increase  
509 in her decision durations over the course of the sessions carried out (Fig. 3A, right panel).  
510 Interestingly, the subtle and gradual decoupling of decision and action observed across sessions  
511 between large and small target conditions (Fig. 4A, right panel) occurs simultaneously with the  
512 overall lengthening of her decision durations across sessions (Fig. 3A, top right panel). She  
513 may have wanted to seek to compensate for her long movements by limiting the increase in the  
514 duration of her decisions in the most constrained motor blocks (i.e. small target). By contrast,  
515 monkey B, who was constantly very fast to decide and act, showed almost no sign of  
516 compensation between decision and movement durations. In monkey S and monkey Z who  
517 were even slower to decide than monkey G, the coordination within trials between decision  
518 duration and action speed is only of the compensatory type, but it still depends on the duration  
519 of the animals' overall decisions (Fig. S2). We thus propose that the decoupled, compensatory  
520 mode of regulation is highly adaptive in the sense that it allows to deal with deadlines and/or  
521 makes it possible to limit the temporal discounting of the reward value in each trial. In the



522 longer term, it could also help optimize the overall success rate of the animals in each session.  
523 Between these three possibilities, we lean toward the limitation of the temporal discounting of  
524 the reward value in each trial because (1) monkeys almost never failed their trials because of  
525 responding after 3s (i.e. the deadline of deliberation) and (2) the overall success rate of monkey  
526 G does not appear to improve despite the emergence of the compensatory mode of regulation  
527 across sessions (Fig. 2C).

528 The different strategies adopted by the two monkeys can be explained by their very different  
529 personalities and backgrounds. Monkey B who faced his first experimental task is much  
530 younger than monkey G. He adopted such a fast and impulsive behavior that there was almost  
531 no temporal discounting of reward in each (correct) trial, and no room for either decision or  
532 movement duration shortening. Consequently, a decoupled mode of regulation that would  
533 compensate for slightly longer decisions or movements to meet some reward rate maximization  
534 principles was probably irrelevant to this monkey. Monkey G however, who is older and more  
535 experienced in laboratory experiments, exhibited a more conservative and less vigorous  
536 behavior. Therefore, she had to face higher temporal discounting of reward in each trial and  
537 lower reward rate at a more global scale (Fig. 2C). Compensation between decision and  
538 movement duration becomes beneficial in this case.

539 Human subjects having performed the same task show a compensatory mode of coordination  
540 of decision and action when the trials are grouped according to the motor constraints imposed  
541 on the subjects (Reynaud et al., 2020). By contrast, with the same comparison (decision  
542 durations between small versus large target conditions), we report here that monkeys tend to  
543 primarily exhibit a co-regulation of decisions and actions. This difference between monkeys  
544 and human subjects can be explained by at least two factors. Firstly, monkeys received drops  
545 of juice at each correct trial as a reward, so their strategy was probably primarily driven by the  
546 prospect of receiving this strong primary reinforcer. By contrast, humans did not receive instant  
547 rewards. Their motivation was likely more oriented toward the completion of the required  
548 number of correct trials as quickly as possible, aiming to maximize their overall success rate at  
549 the sessions level. Another, not mutually exclusive explanation is that taking the motor context  
550 into account to compensate for movement duration during the decision-making process requires  
551 a significant level of abstraction that monkeys can only gradually acquire with training and  
552 experience, to eventually exploit it in an adapted manner. Interestingly, we report that with  
553 practice, the slowdown of monkey G's decisions reported with slow movements in specific  
554 blocks of trials tends to decrease (Fig. 4A). By mastering the timing parameters of the task over

555 the sessions, she may have realized that beyond accuracy at the single trial level, she could also  
556 optimize her time spent in a session by slightly reducing the duration of her decisions when  
557 movements were slow, just as human subjects did, with the difference that they were able to do  
558 it after just one session.

559 In previous experiments in which humans and monkeys were tested in a task similar to that  
560 described in the present report, we proposed that both decision urgency and movement vigor  
561 (Thura et al., 2014; Thura, 2020) were co-regulated. This conclusion was based on two  
562 observations. At the single trial level first, early decisions (usually made on the basis of strong  
563 sensory evidence but low urgency) were followed by long duration movements whereas later  
564 decisions (relying on weak sensory evidence but stronger urgency) were followed by shorter  
565 and faster movements, as if they were influenced by the strong level of urgency encountered  
566 when a significant amount of time has elapsed during a trial. Second, when subjects were  
567 encouraged to make earlier and less accurate decisions in blocks of trials (fast speed-accuracy  
568 trade-off (SAT) regime), we observed faster movements compared to a condition where  
569 accuracy was emphasized. The multiple modes of regulation of decisions and actions that we  
570 report in the present study suggest however that the mechanism underlying the control of  
571 decision duration and movement speed is more elaborated than being under the influence of a  
572 single regulation signal. Indeed, while a shared signal may control decision and movement  
573 durations at the single trial level (especially when fast movements follow long decisions), and  
574 between different decisional SAT regimes, a unique signal cannot account for the fact that the  
575 movements executed following the slower decisions made during the late sessions were faster  
576 compared to those made during the early sessions during which decision were faster. Together,  
577 these observations suggest the involvement of multiple sources of regulation of decisions and  
578 actions, likely implemented by diverse brain circuits, and used differently and specifically  
579 depending on the context in which a task takes place.

580 Electrophysiological data have highlighted an overlap of brain regions involved in decision-  
581 making and those of action processes, particularly in the sensorimotor cortex and the basal  
582 ganglia (Gold and Shadlen, 2007; Cisek and Kalaska, 2010; Robbe and Dudman, 2020). Studies  
583 suggest, for example, that activity in the internal section of the globus pallidus, the output  
584 nucleus of the basal ganglia, determines decision urgency (Thura and Cisek, 2017; Thura et al.,  
585 2022) as well as movement vigor (Turner and Desmurget, 2010; Dudman and Krakauer, 2016;  
586 Yttri and Dudman, 2016). In the present study, we describe a within trial level of coordination  
587 between decisions and actions possibly established to deal with deadlines and promote the value

588 of the immediate reward. This mechanism might be implemented within the cortico-basal  
589 ganglia-thalamo-cortex circuits, with the dopamine as a transmitter dedicated to the exploitation  
590 of the local reward opportunities (Niv et al., 2007). Interestingly, a recent study conducted by  
591 Herz and colleagues (2022) shows that the subthalamic nucleus (STN) can independently  
592 control movement and decision speed in distinct time windows, a result that is compatible with  
593 the contribution of this basal ganglia nucleus to the decoupled coordination of decisions and  
594 actions that we report at the behavioral level in the present study. We also propose that the  
595 different modes of coordination of decisions and actions may serve more global, abstract goals  
596 such as the optimization of the rate of successes at the session level. This mechanism might be  
597 implemented in broader circuits under the regulation of neuromodulation systems, such as the  
598 noradrenergic circuits (Murphy et al., 2016; Steinemann et al., 2018; Kaduk et al., 2023).  
599 Another possibility, not mutually exclusive, is that structures known to perform predictive  
600 computing and build internal models of the world, such as the cerebellum, would play a role in  
601 such long term goal establishment (Pezzulo and Cisek, 2016; Kruithof et al., 2023), by building  
602 internal models of behavior utility in each task, allowing to optimize the global value of  
603 behavior over extended time scales.

604

## 605 [References](#)

- 606 Balci F, Simen P, Niyogi R, Saxe A, Hughes JA, Holmes P, Cohen JD (2011) Acquisition of  
607 decision making criteria: reward rate ultimately beats accuracy. *Atten Percept*  
608 *Psychophys* 73:640–657.
- 609 Bogacz R, Hu PT, Holmes PJ, Cohen JD (2010) Do humans produce the speed–accuracy trade-  
610 off that maximizes reward rate? *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 63:863–  
611 891.
- 612 Burk D, Ingram JN, Franklin DW, Shadlen MN, Wolpert DM (2014) Motor Effort Alters  
613 Changes of Mind in Sensorimotor Decision Making Kiebel S, ed. *PLoS ONE* 9:e92681.
- 614 Buzsáki G, Peyrache A, Kubie J (2014) Emergence of Cognition from Action. *Cold Spring*  
615 *Harb Symp Quant Biol* 79:41–50.
- 616 Carland MA, Thura D, Cisek P (2019) The Urge to Decide and Act: Implications for Brain  
617 Function and Dysfunction. *Neuroscientist*:107385841984155.
- 618 Carsten T, Fievez F, Duque J (2023) Movement characteristics impact decision-making and  
619 vice versa. *Sci Rep* 13:3281.

- 620 Cisek P (2007) Cortical mechanisms of action selection: the affordance competition hypothesis.  
621 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 362:1585–  
622 1599.
- 623 Cisek P, Kalaska JF (2010) Neural Mechanisms for Interacting with a World Full of Action  
624 Choices. Annual Review of Neuroscience 33:269–298.
- 625 Cisek P, Puskas GA, El-Murr S (2009) Decisions in Changing Conditions: The Urgency-Gating  
626 Model. Journal of Neuroscience 29:11560–11571.
- 627 Cos I, Bélanger N, Cisek P (2011) The influence of predicted arm biomechanics on decision  
628 making. Journal of Neurophysiology 105:3022–3033.
- 629 Dudman JT, Krakauer JW (2016) The basal ganglia: from motor commands to the control of  
630 vigor. Current Opinion in Neurobiology 37:158–166.
- 631 Gallivan JP, Chapman CS, Wolpert DM, Flanagan JR (2018) Decision-making in sensorimotor  
632 control. Nat Rev Neurosci 19:519–534.
- 633 Gold JI, Shadlen MN (2007) The Neural Basis of Decision Making. Annu Rev Neurosci  
634 30:535–574.
- 635 Hagura N, Haggard P, Diedrichsen J (2017) Perceptual decisions are biased by the cost to act.  
636 eLife 6:e18422.
- 637 Haith AM, Reppert TR, Shadmehr R (2012) Evidence for Hyperbolic Temporal Discounting of  
638 Reward in Control of Movements. Journal of Neuroscience 32:11727–11736.
- 639 Herz DM, Bange M, Gonzalez-Escamilla G, Auer M, Ashkan K, Fischer P, Tan H, Bogacz R,  
640 Muthuraman M, Groppa S, Brown P (2022) Dynamic control of decision and movement  
641 speed in the human basal ganglia. Nat Commun 13:7530.
- 642 Hurley S (2001) Perception And Action: Alternative Views. Synthese 129:3–40.
- 643 Kaduk K, Henry T, Guitton J, Meunier M, Thura D, Hadj-Bouziane F (2023) Atomoxetine and  
644 reward size equally improve task engagement and perceptual decisions but differently  
645 affect movement execution. Neuropharmacology 241:109736.
- 646 Kawagoe R, Takikawa Y, Hikosaka O (1998) Expectation of reward modulates cognitive  
647 signals in the basal ganglia. Nat Neurosci 1:411–416.
- 648 Kita K, Du Y, Haith AM (2023) Evidence for a common mechanism supporting invigoration of  
649 action selection and action execution. Journal of Neurophysiology 130:238–246.
- 650 Korbisch CC, Apuan DR, Shadmehr R, Ahmed AA (2022) Saccade vigor reflects the rise of  
651 decision variables during deliberation. Current Biology 32:5374-5381.e4.
- 652 Kruithof ES, Klaus J, Schutter DJLG (2023) The human cerebellum in reward anticipation and  
653 outcome processing: An activation likelihood estimation meta-analysis. Neurosci  
654 Biobehav Rev 149:105171.

- 655 Marcos E, Cos I, Girard B, Verschure PFMJ (2015) Motor Cost Influences Perceptual Decisions  
656 Gribble PL, ed. PLoS ONE 10:e0144841.
- 657 Michalski J, Green AM, Cisek P (2020) Reaching decisions during ongoing movements.  
658 Journal of Neurophysiology 123:1090–1102.
- 659 Milstein DM, Dorris MC (2007) The influence of expected value on saccadic preparation. J  
660 Neurosci 27:4810–4818.
- 661 Morel P, Ulbrich P, Gail A (2017) What makes a reach movement effortful? Physical effort  
662 discounting supports common minimization principles in decision making and motor  
663 control Rushworth M, ed. PLoS Biol 15:e2001323.
- 664 Murphy PR, Boonstra E, Nieuwenhuis S (2016) Global gain modulation generates time-  
665 dependent urgency during perceptual choice in humans. Nat Commun 7:13526.
- 666 Myerson J, Green L (1995) Discounting of delayed rewards: Models of individual choice. J Exp  
667 Anal Behav 64:263–276.
- 668 Niv Y, Daw ND, Joel D, Dayan P (2007) Tonic dopamine: opportunity costs and the control of  
669 response vigor. Psychopharmacology (Berl) 191:507–520.
- 670 Pezzulo G, Cisek P (2016) Navigating the Affordance Landscape: Feedback Control as a  
671 Process Model of Behavior and Cognition. Trends in Cognitive Sciences 20:414–424.
- 672 Pylyshyn Z (1984) Computation and Cognition: Toward a Foundation for Cognitive Science.  
673 Cambridge, MA: MIT Press.
- 674 Reppert TR, Lempert KM, Glimcher PW, Shadmehr R (2015) Modulation of Saccade Vigor  
675 during Value-Based Decision Making. Journal of Neuroscience 35:15369–15378.
- 676 Reppert TR, Rigas I, Herzfeld DJ, Sedaghat-Nejad E, Komogortsev O, Shadmehr R (2018)  
677 Movement vigor as a traitlike attribute of individuality. Journal of Neurophysiology  
678 120:741–757.
- 679 Reynaud AJ, Saleri Lunazzi C, Thura D (2020) Humans sacrifice decision-making for action  
680 execution when a demanding control of movement is required. Journal of  
681 Neurophysiology 124:497–509.
- 682 Robbe D, Dudman JT (2020) The Basal Ganglia invigorate actions and decisions. In: The  
683 Cognitive Neurosciences, 6th ed. MIT Press.
- 684 Saleri Lunazzi C, Reynaud AJ, Thura D (2021) Dissociating the Impact of Movement Time and  
685 Energy Costs on Decision-Making and Action Initiation in Humans. Front Hum  
686 Neurosci 15:715212.
- 687 Saleri Lunazzi C, Thura D, Reynaud AJ (2023) Impact of decision and action outcomes on  
688 subsequent decision and action behaviours in humans. European Journal of  
689 Neuroscience 57:1098–1113.
- 690 Shadmehr R (2010) Control of movements and temporal discounting of reward. Current  
691 Opinion in Neurobiology 20:726–730.

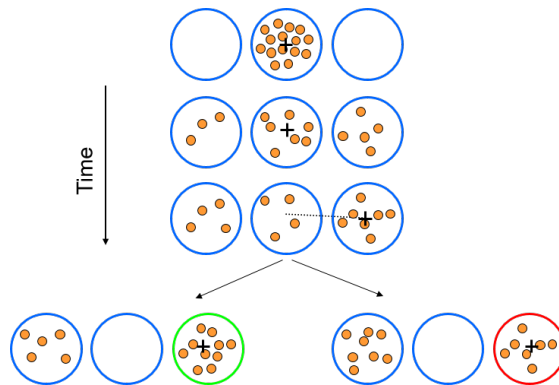
- 692 Shadmehr R, Reppert TR, Summerside EM, Yoon T, Ahmed AA (2019) Movement Vigor as a  
693 Reflection of Subjective Economic Utility. *Trends in Neurosciences* 42:323–336.
- 694 Shenoy KV, Sahani M, Churchland MM (2013) Cortical control of arm movements: a  
695 dynamical systems perspective. *Annu Rev Neurosci* 36:337–359.
- 696 Steinemann NA, O’Connell RG, Kelly SP (2018) Decisions are expedited through multiple  
697 neural adjustments spanning the sensorimotor hierarchy. *Nat Commun* 9:3627.
- 698 Sukumar S, Shadmehr R, Ahmed A (2023) Effects of reward and effort history on decision-  
699 making and movement vigor during foraging. *J Neurophysiol*.
- 700 Summerside EM, Shadmehr R, Ahmed AA (2018) Vigor of reaching movements: reward  
701 discounts the cost of effort. *Journal of Neurophysiology* 119:2347–2357.
- 702 Thura D (2020) Decision urgency invigorates movement in humans. *Behavioural Brain*  
703 *Research* 382:112477.
- 704 Thura D, Cabana J-F, Feghaly A, Cisek P (2022) Integrated neural dynamics of sensorimotor  
705 decisions and actions. *PLoS Biol* 20:e3001861.
- 706 Thura D, Cisek P (2014) Deliberation and commitment in the premotor and primary motor  
707 cortex during dynamic decision making. *Neuron* 81:1401–1416.
- 708 Thura D, Cisek P (2017) The Basal Ganglia Do Not Select Reach Targets but Control the  
709 Urgency of Commitment. *Neuron* 95:1160-1170.e5.
- 710 Thura D, Cos I, Trung J, Cisek P (2014) Context-dependent urgency influences speed-accuracy  
711 trade-offs in decision-making and movement execution. *J Neurosci* 34:16442–16454.
- 712 Turner RS, Desmurget M (2010) Basal ganglia contributions to motor control: a vigorous tutor.  
713 *Current Opinion in Neurobiology* 20:704–716.
- 714 Wickler SJ, Hoyt DF, Cogger EA, Hirschbein MH (2000) Preferred speed and cost of transport:  
715 the effect of incline. *Journal of Experimental Biology* 203:2195–2200.
- 716 Xu-Wilson M, Zee DS, Shadmehr R (2009) The intrinsic value of visual information affects  
717 saccade velocities. *Exp Brain Res* 196:475–481.
- 718 Yin HH (2014) Action, time and the basal ganglia. *Philosophical Transactions of the Royal*  
719 *Society B: Biological Sciences* 369:20120473.
- 720 Yoo SBM, Hayden BY, Pearson JM (2021) Continuous decisions. *Philosophical Transactions*  
721 *of the Royal Society B: Biological Sciences* 376:20190664.
- 722 Yoon T, Geary RB, Ahmed AA, Shadmehr R (2018) Control of movement vigor and decision  
723 making during foraging. *Proc Natl Acad Sci USA* 115:E10476–E10485.
- 724 Yttri EA, Dudman JT (2016) Opponent and bidirectional control of movement velocity in the  
725 basal ganglia. *Nature* 533:402–406.
- 726



## 1 Supplementary information

2 In the supplementary information section of the present report, we describe a subset of data  
3 collected on two rhesus macaque monkeys (*Macaca mulatta* - monkey S, male, 7 kg, 6-8 years old;  
4 and monkey Z, male, 5 kg, 4-6 years old) trained and tested by DT in his previous affiliation  
5 (Université de Montréal, Montréal, QC, Canada), in the laboratory of Paul Cisek. Several reports  
6 involving these two monkeys have been published, including details of the ethical and institutional  
7 permissions for these experiments (Thura and Cisek, 2014, 2016, 2017; Thura et al., 2014).

8 These two monkeys performed the original version of the “tokens” task (Cisek et al., 2009). It is  
9 the same task as that performed by monkey G and monkey B, except that in this version, only  
10 decisions circles were presented to the animals. The decision rule by itself was exactly the same  
11 as that experienced by monkey G and monkey B. Monkeys had to guess which of the two lateral  
12 circles would receive the majority of the jumping tokens at the end of the trial. To report their  
13 choices, monkeys moved a lever with their hand from the central circle (in which the 15 tokens  
14 were randomly located at the beginning of each trial) to one of the two lateral decision circles (Fig.  
15 S1).



21  
22 **Figure S1 - The "tokens" task performed by monkey S and monkey Z.** During each trial of the “tokens task”, 15  
23 tokens jump, one every 200ms, from the central circle to one of two outer target circles. The monkey’s task is to move  
24 the lever (identified on the screen with a black cross) to the target that will ultimately receive the majority of the tokens.

25  
26 As monkey G and monkey B, monkey S and monkey Z performed between 30 and 60 successful  
27 trials of a delayed reach (DR) task in each session.

28 In the following paragraphs we report the information which seems essential to us to understand  
29 the results in the context of one of the questions addressed in the main manuscript, namely the

30 coordination of the duration of decisions with the vigor of movements at the single trial level, the  
31 evolution of this coordination according to the sessions carried out by the animals, and the link  
32 between the duration of decisions and the level of coordination between decisions and actions. The  
33 complete methodological information about experiments in which monkey S and monkey Z were  
34 involved is described in Thura et al. (2014).

35 Data include 261 sessions performed by monkey S (129595 trials; mean number of trials per  
36 session  $\pm$  SD:  $497 \pm 250$ ) and 279 sessions performed by monkey Z (146756 trials,  $526 \pm 175$  trials  
37 per session). The sessions could have been performed when monkeys' head was free to move  
38 during behavioral sessions, and when it was fixed during behavioral sessions only or during  
39 electrophysiological sessions.

40 In this supplemental section we focus our analyses on the duration of monkeys' decisions as well  
41 as the speed (i.e. the peak of velocity) of their movements. All arm movement data were analyzed  
42 exactly the same way as in the main manuscript, i.e. off-line using MATLAB (MathWorks).  
43 Horizontal and vertical position data were first filtered using a tenth-degree polynomial filter and  
44 then differentiated to obtain a velocity profile. Onset and offset of movements were determined  
45 using a 3.75 cm/s velocity threshold. Peak velocity (VP) was determined as the maximum value  
46 between these two events. To estimate the time at which monkeys committed to their choice  
47 (decision time, DT) on each trial, we detected the time of movement onset, defining the animal's  
48 reaction time (RT), and subtracted from it her/his mean non decision delays (ND) estimated based  
49 on his reaction times in the delayed reach task performed the same day. Decision duration (DD)  
50 was computed as the duration between DT and the first token jump.

51 Over the 261 sessions performed by monkey S,  $77 \pm 3\%$  of the trials (mean  $\pm$  standard deviation  
52 between the sessions) were successful (both correct choices and correct movements). Because  
53 target size was large ( $\emptyset = 3.5\text{cm}$ ), movement errors were extremely rare. On average, the duration  
54 of monkey S's decision was  $1232 \pm 192\text{ms}$ , and the speed of his movements was  $23.5 \pm 3.1\text{ cm/s}$ .

55 Over the 279 sessions performed by monkey Z,  $75 \pm 3\%$  of the trials (mean  $\pm$  standard deviation  
56 between the sessions) were successful (both correct choices and correct movements). As for  
57 monkey S, because target size was large, movement errors were extremely rare. On average, the  
58 duration of monkey S's decision was  $1145 \pm 260\text{ms}$ , and the speed of his movements was  $24.7 \pm$   
59  $4.4\text{ cm/s}$ .

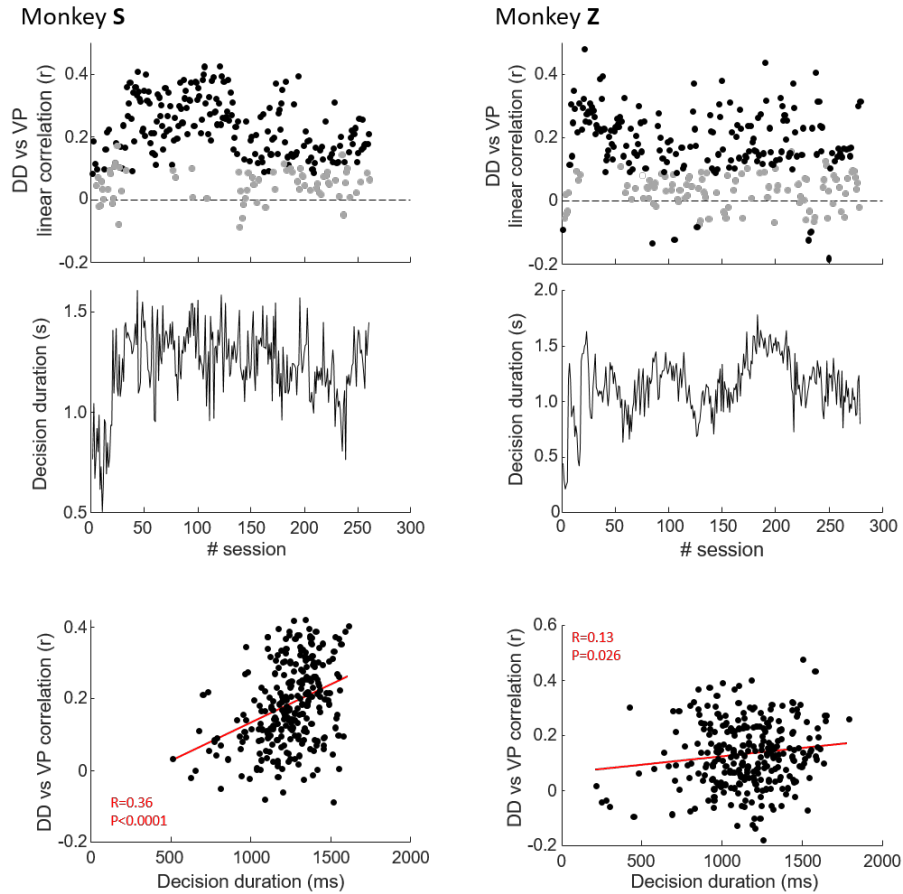
60 We analyzed the correlation between the duration of monkey S's decision and his movement speed  
61 at the single trial level in every of the 261 sessions he performed, and we found a significant  
62 correlation in 189 out of the 261 sessions. In each case of these 189 sessions with a significant  
63 correlation between decision duration and action speed, the longest decisions were followed by  
64 the fastest movements (Fig. S2, top left panel). We looked at the evolution of this relationship  
65 across sessions and, as we did for monkey G and monkey B in the main manuscript, we compared  
66 this evolution to the evolution of the duration of monkey G's decisions in each of these sessions  
67 (Fig. S2, middle left panel). A visual inspection of these two metrics suggest a strong relationship,  
68 confirmed by a significant Pearson correlation analysis ( $r=0.36$ ,  $p<0.0001$ , Fig. S2, bottom left  
69 panel). Thus, the strength of the positive correlation between decision duration and movement  
70 speed (the longest the decision, the fastest the movement) within trials through practice coincides  
71 with the increase of the duration of monkey S's decisions through practice.

72 By analyzing the correlation between the duration of monkey Z's decision and his movement speed  
73 at the single trial level, we found a significant correlation in 174 out of the 279 sessions. Among  
74 these 174 sessions with a significant correlation between decision duration and action speed, the  
75 longest decisions were followed by the fastest movements in 166 sessions (Fig. S2, top right  
76 panel). Finally, by assessing the relationship between this degree of coordination between decision  
77 duration and movement speed and the duration of decisions between sessions (Fig. S2, middle  
78 right panel), we found a significant correlation between the two parameters (Pearson correlation,  
79  $r=0.13$ ,  $p=0.026$ , Fig. S2, bottom right panel).

80

81

82  
 83  
 84  
 85  
 86  
 87  
 88  
 89  
 90  
 91  
 92  
 93  
 94  
 95  
 96  
 97  
 98  
 99  
 100  
 101  
 102  
 103  
 104  
 105  
 106  
 107  
 108  
 109  
 110



**Figure S2 - Relation between decision duration and arm movement speed at the single trial level in monkey S and monkey Z.** *A - top panel:* Pearson linear correlation between the duration of monkey S's decisions (DD) and arm movement speed (velocity peak, VP) as a function of the session performed by the monkey. Each dot illustrates the value for a given session. A negative (positive)  $r$  value means that the longest the decision, the slowest (fastest) the movement. The black filled dots mark sessions in which the Pearson correlation is significant. *Middle panel:* Mean duration of monkey S's decisions within sessions, as a function of the session performed by the monkey. *Bottom panel:* Relationship between the Pearson correlation between decision durations and the speed of monkey S's movements and the mean duration of his decisions in each session. Each dot illustrates the value for a given session. The red line illustrates the result of a linear regression through the data. *B – Same as in A for sessions performed by monkey Z.*

111 [References](#)

112 Cisek P, Puskas GA, El-Murr S (2009) Decisions in Changing Conditions: The Urgency-Gating  
113 Model. *Journal of Neuroscience* 29:11560–11571.

114 Thura D, Cisek P (2014) Deliberation and commitment in the premotor and primary motor cortex  
115 during dynamic decision making. *Neuron* 81:1401–1416.

116 Thura D, Cisek P (2016) Modulation of Premotor and Primary Motor Cortical Activity during  
117 Volitional Adjustments of Speed-Accuracy Trade-Offs. *J Neurosci* 36:938–956.

118 Thura D, Cisek P (2017) The Basal Ganglia Do Not Select Reach Targets but Control the Urgency  
119 of Commitment. *Neuron* 95:1160-1170.e5.

120 Thura D, Cos I, Trung J, Cisek P (2014) Context-dependent urgency influences speed-accuracy  
121 trade-offs in decision-making and movement execution. *J Neurosci* 34:16442–16454.

122

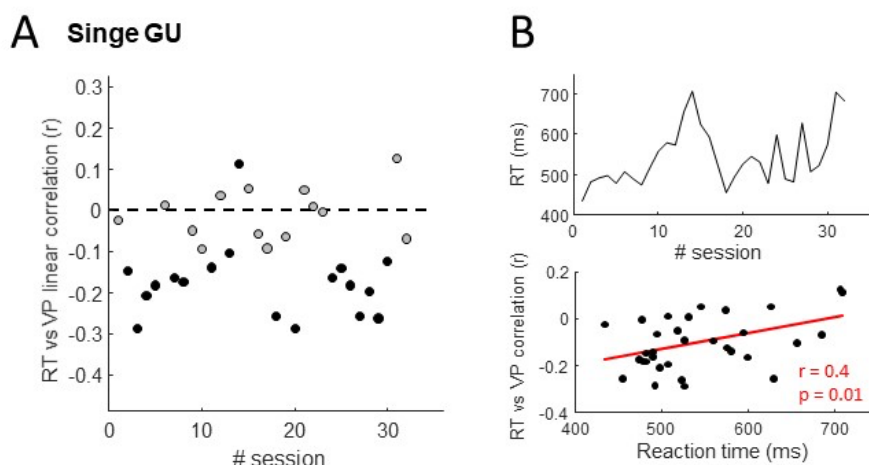
## Discussion intermédiaire

Cette étude comportementale indique que les singes sont susceptibles d'adopter les deux modes de coordination entre la décision et l'action en fonction du contexte dans lequel ils se comportent, et plus particulièrement de leur expérience dans la tâche. En effet, le singe G co-régule ses décisions et ses actions lors de ses premières séances. Ceci est visible à la fois au niveau de l'essai isolé (si une décision est longue, le mouvement qui exprimera ce choix sera lent) et au niveau des blocs d'essais définis par un contexte moteur particulier (les mouvements lents dirigés vers les petites cibles sont globalement précédés de décisions lentes). Cependant, au fil de son entraînement, on observe une transition progressive de sa stratégie passant de la co-régulation à la compensation. Cette évolution est particulièrement visible lorsque la coordination est analysée à l'échelle de l'essai individuel. De façon très intéressante, cette transition coïncide avec une augmentation progressive de la durée de ses décisions au cours des sessions effectuées. La même relation entre niveau de compensation et durée des décisions a été observé pour les singes Zola et Sedna (singes Z et S dans le manuscrit - résultats présentés en matériel supplémentaire) dont les données ont été collectées dans le laboratoire de Paul Cisek dans la version originale de la tâche des jetons. Pour le singe G, nous interprétons cette stratégie comme étant un moyen pour elle de compenser la dévaluation temporelle des récompenses due à l'augmentation de ses durées de décision. En revanche, le singe B, qui est beaucoup plus jeune que le singe G, adopte un comportement beaucoup plus impulsif. Ses décisions et mouvements sont très rapides et sont co-régulés. Notre interprétation de ce résultat est qu'en adoptant un comportement global (décision et action) très vigoureux, ce singe ne ressent pas le besoin de mettre en place un mécanisme de compensation entre les deux processus. Dans l'ensemble, les données issues de cette étude indiquent que le mode de co-régulation des décisions et des actions **serait le mécanisme de contrôle des deux processus présents "par défaut"** et que, dans certaines circonstances comme l'augmentation de la durée de l'un des deux processus, un mode de compensation est alors susceptible d'être mis en place.

Pour cette étude, nous avons prévu d'inclure un troisième singe (Guyane, singe GU) qui était en cours d'apprentissage de la tâche des jetons mais qui est malheureusement décédée prématurément. Nous disposons néanmoins d'un



ensemble de 32 sessions où la taille des cibles était constante, permettant d'étudier la coordination entre la décision et l'action à l'échelle des essais uniquement. Étant donné que le singe GU n'a pas effectué la tâche permettant d'évaluer spécifiquement les délais non décisionnels (afin de les retrancher aux temps de réaction pour obtenir les durées de décision), nous approximations ses durées de décisions par ses temps de réaction (durée entre le premier saut de jeton et le début du mouvement de réponse). Nous avons donc étudié la coordination entre ses temps de réaction et le pic de vitesse de ses mouvements. Nos résultats révèlent une corrélation négative significative entre ces deux paramètres dans 17 des 32 sessions qu'elle a effectuées (Figure 14A). Ces corrélations négatives indiquent que lorsque les temps de réaction du singe GU étaient longs, les mouvements qui suivaient étaient plus lents. De plus, en représentant les coefficients  $r$  de la corrélation entre le temps de réaction et le pic de vitesse en fonction du temps de réaction moyen pour chaque session, nous observons une corrélation positive significative (Figure 14B,  $r = 0.40$ ,  $p = 0.01$ ). Cela indique que le singe GU co-régulait moins ses décisions et actions lorsque ses temps de réaction étaient plus élevés. On peut imaginer que si nous avions pu recueillir des données sur une quarantaine de sessions supplémentaires, nous aurions pu observer un changement de stratégie similaire à celui mis en évidence chez le singe G, les temps de réaction du singe GU augmentant globalement au fur et à mesure des 32 sessions effectuées (Figure 14B,  $r = 0.40$ ,  $p < 0.05$ ).



**Figure 14 – Mécanismes de coordination entre temps de réaction et vitesse des mouvements du singe GU aux échelles intra et inter-sessions**

*A : corrélation linéaire de Pearson entre les temps de réaction et la vigueur des mouvements du bras du singe GU à l'échelle de l'essai individuel. Chaque point représente la valeur pour une*

*session donnée. Une valeur r négative (positive) signifie que plus la décision est longue, plus le mouvement est lent (rapide). Les points noirs indiquent les sessions où la corrélation est significative.*

*B : évolution des temps de réaction du singe GU au fil des sessions (en haut). Relation entre la corrélation de Pearson entre les temps de réaction et la vitesse des mouvements du singe GU et les temps de réaction moyens dans chaque session. Chaque point représente une session. La ligne rouge représente le résultat d'une régression linéaire significative à travers les données (en bas).*

Contrairement aux analyses menées dans les études chez l'humain, ce chapitre examine les corrélations entre la durée de décision et le pic de vitesse des mouvements, plutôt que la durée du mouvement. En effet, chez le singe, le pic de vitesse est une mesure plus fiable de la vigueur du mouvement que la durée du mouvement. Cela s'explique par le fait que les durées de mouvement sont liées à la stabilisation du curseur dans la cible et que cette stabilisation imposée n'était pas toujours maîtrisée par les animaux, surtout lors de leurs premières séances comportementales, dû à la friction et au poids du levier sur la tablette. Néanmoins, comme mentionné dans l'introduction de ce manuscrit, ces deux paramètres co-varient fortement (corrélations de Pearson entre le pic de vitesse et la durée du mouvement à l'échelle des sessions - singe G :  $r = -0.28$ ,  $p < 0.05$  / singe B :  $r = -0.65$ ,  $p < 0.001$  / singe GU :  $r = -0.54$ ,  $p < 0.01$ ). Ainsi, ces observations renforcent l'interprétation selon laquelle la compensation serait une stratégie adoptée par les individus pour atténuer la dévaluation temporelle de la récompense et limiter la baisse de leur taux de récompense.

Cette étude menée avec plusieurs singes a mis en lumière une nouvelle échelle d'étude de la coordination entre décisions et actions, à savoir celle de l'essai individuel. En revanche, dans nos études sur les sujets humains (voir chapitre 1), les résultats présentés se concentrent sur l'étude de la coordination entre décision et action à l'échelle des blocs d'essais, **lorsque le contexte moteur varie d'une condition à l'autre**. Afin d'approfondir la comparaison du contrôle intégré des décisions et des actions chez les deux espèces de primates, nous avons exploré chez les sujets humains des études 1 et 2 le lien entre ces deux processus à l'échelle de l'essai individuel, indépendamment du contexte, à la fois pour chaque participant et entre nos sujets. Ces résultats non encore publiés vont être brièvement présentés ci-dessous.

## Coordination entre prise de décision et action à l'échelle de l'essai individuel chez les humains

Pour quantifier le lien entre décision et action à l'échelle de l'essai individuel chez nos sujets humains, nous avons calculé le coefficient de corrélation, essai par essai, entre la durée de la décision (DD) et la durée du mouvement (MD), pour chacun des sujets dans les deux études. Dans les graphiques ci-dessous, les points noirs représentent les sujets pour lesquels cette corrélation est significative, tandis que les points gris représentent les sujets pour lesquels elle ne l'est pas. Dans l'étude 1<sup>14</sup>, une corrélation significativement positive entre la durée de la décision et celle du mouvement est observée chez 5 des 21 sujets, indiquant que, pour ces individus, une décision prolongée est suivie d'un mouvement de réponse plus long. Cela soutient donc l'idée d'une co-régulation des deux processus. En revanche, une corrélation significativement négative entre les durées de décision et de mouvement est observée chez 6 des sujets testés, indiquant plutôt un mécanisme de compensation pour ces autres participants (Figure 15A). L'analyse de la relation entre la valeur du coefficient  $r$  de la corrélation et la durée moyenne des décisions des sujets ne révèle pas de lien significatif entre ces deux paramètres (Figure 15C). De façon intéressante, on observe que les sujets ayant pris les décisions les plus longues présentent les durées de mouvement les plus courtes (Figure 15E,  $r = -0.43$ ,  $p < 0.05$ ), soutenant ainsi le mécanisme de compensation à l'échelle interindividuelle.

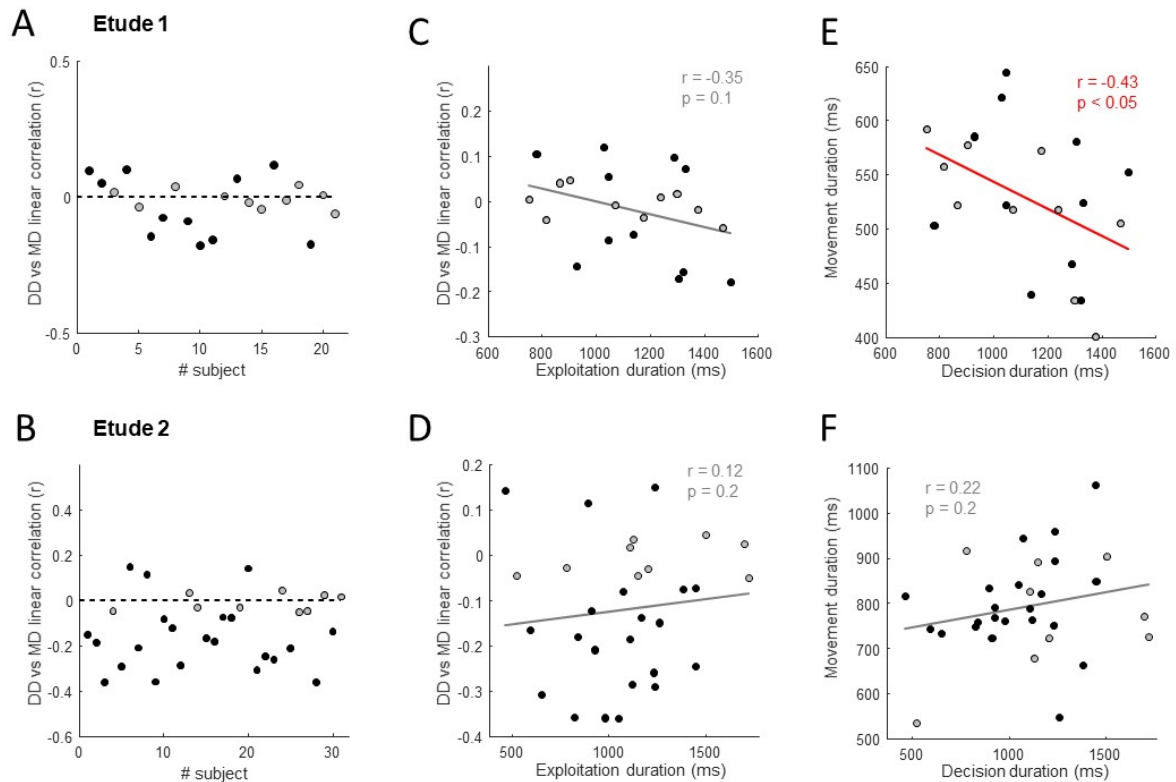
De la même façon, nous retrouvons les deux mécanismes de coordination à l'échelle intra-individuelle dans l'étude 2<sup>15</sup> avec néanmoins une large majorité des sujets compensant la durée de la décision et la durée de mouvement. En effet, 19 sujets sur 31 présentent une corrélation négative significative entre durées de décision et de mouvement, tandis que seulement 3 sujets présentent une corrélation positive significative (Figure 15B). En revanche, aucune corrélation n'est observée entre les

---

<sup>14</sup> L'étude 1 concerne la tâche des jetons réalisée par les sujets humains dans différentes conditions motrices encourageant ou non la vigueur de leurs mouvements de réponse. Le paradigme expérimental utilisé est très similaire à celui réalisé par les singes G et B.

<sup>15</sup> L'étude 2 concerne la tâche des jetons réalisée par les sujets humains permettant de dissocier l'effet de la durée ou du coût énergétique de leurs mouvements de réponse dans des conditions motrices distinctes. Les singes G et B n'ont pas été testés dans ce paradigme expérimental.

coefficients  $r$  et la durée moyenne de décision des sujets (Figure 15D), ni entre les durées de décision et de mouvement à l'échelle interindividuelle (Figure 15F).



**Figure 15 – Mécanismes de coordination entre durée de décision et durée de mouvement de sujets humains aux échelles intra et interindividuelle**

A - B : corrélations linéaires de Pearson entre les durées des décisions (DD) et durées des mouvements du bras (MD) pour chaque sujet. Chaque point représente la valeur du coefficient  $r$  pour un sujet donné. Une valeur  $r$  négative (positive) signifie que plus la décision est longue, plus le mouvement est lent (rapide). Les points noirs indiquent les sujets pour qui la corrélation est significative.

C - D : relation entre la corrélation de Pearson entre les durées de décision et la durée des mouvements de chaque sujet et leur durée moyenne des décisions. Chaque point représente un sujet (point noir pour les sujets pour qui la corrélation est significative). La ligne illustre le résultat d'une régression linéaire à travers ces données.

E - F : relation entre les durées de décision et de mouvement moyennes de chaque sujet. La ligne représente la régression linéaire à l'échelle interindividuelle (courbe rouge si corrélation est significative).

Ces deux premiers chapitres permettent d'approfondir notre compréhension des mécanismes de coordination entre la décision et l'action chez l'humain et le singe grâce à la tâche des jetons. Néanmoins, cette tâche de prise de décision perceptive, bien que reflétant l'environnement dynamique et imprévisible dans lequel nous

évoluons, peut être critiquée pour son manque d'adéquation écologique, en particulier du point de vue des singes. La nécessité de tester la généralisation des principes comportementaux observés dans cette tâche nous a conduit à développer une tâche de type *foraging*, qui offre une perspective plus écologique et exempte de contraintes temporelles, mais nous permettant de tester les mêmes questions.

Dans le prochain chapitre, nous examinerons donc la coordination entre les décisions et les actions lorsque celles-ci sont basées sur la valeur dans une tâche de *foraging*.

## CHAPITRE 3 : Généralisation des principes comportementaux du contrôle intégré des décisions et des actions grâce à une tâche de *foraging*

### Contexte

Dans la continuité des deux chapitres précédents, où nous avons exploré les principes comportementaux régissant la coordination entre la décision et l'action dans la tâche des jetons, notre objectif est désormais de tester la généralisation de ces observations en étudiant un autre type de tâche de prise de décision. Il est en effet important de vérifier si ces principes de co-régulation et/ou de compensation persistent lorsque l'on se place dans un paradigme expérimental différent, en choisissant une tâche de prise de décision basée sur la valeur par exemple. C'est pourquoi nous avons développé une tâche de *foraging* qui présente l'avantage de faire appel au comportement naturel des animaux, et est donc plus simple à apprendre et effectuer (car très écologique) pour les singes, ainsi que pour les humains, que la tâche des jetons décrite précédemment. En effet, le *foraging* est un comportement que l'on retrouve chez toutes les espèces animales, des insectes aux éléphants en passant par les humains (Calhoun & Hayden, 2015; Trapanese et al., 2019).

Dans cette nouvelle tâche, les sujets (humains sains et singes) doivent choisir entre rester dans le *patch*\* actuel qu'ils exploitent, c'est-à-dire la source de récompense qui s'appauvrit au fil de la période d'exploitation, ou bien se déplacer vers un autre *patch* pour exploiter de nouvelles ressources. Dans ce paradigme, le choix ne porte pas sur la direction du mouvement à exécuter après une exploitation (sa direction est systématiquement connue, contrairement à la tâche des jetons où ces derniers déterminent la cible à atteindre, et donc la direction du mouvement du bras). En revanche, les sujets doivent **décider du meilleur moment de quitter le *patch* en cours d'exploitation pour aller atteindre et exploiter l'autre source de récompense**. Malgré cette différence, cette tâche nous permet d'étudier les interactions décision - action, et plus particulièrement la coordination entre la durée de la décision et la vigueur des mouvements, ainsi que l'influence des coûts moteurs sur cette coordination (voir Matériel et méthodes, Conditions ci-dessous).



Les principes comportementaux sous-tendant l'activité de *foraging* sont bien étudiés dans la littérature, avec l'utilisation de tâches comportementales et scénarios variés (e.g. Hayden et al., 2011; Le Heron et al., 2020; Yoon et al., 2018), y compris en condition "naturalistique" (Shahidi et al., 2024). De plus, certains de ces principes peuvent être prédits dans le cadre d'une théorie très influente, le *Marginal Value Theorem*. En particulier, selon ce théorème, si l'exploration (c'est-à-dire le mouvement) est coûteuse, les individus auront tendance à exploiter plus longtemps dans un *patch* pour maximiser leurs gains avant de décider de se déplacer vers un nouveau *patch*. Le modèle permet ainsi de prédire le temps d'exploitation optimal en fonction du contexte environnemental (nombre et qualité des sources de récompenses, coûts liés à ces différentes sources de récompenses). Ainsi, en utilisant ce paradigme de *foraging*, nous pourrions étudier les mécanismes sous-jacents à la coordination entre la décision et l'action, tout en cherchant à en expliquer les principes, en manipulant notamment les contingences de récompenses et, à l'image de nos manipulations effectuées dans la tâche des jetons, les coûts moteurs.

## **Matériel et méthodes**

### **Sujets**

Cette étude a été menée avec deux singes macaques rhésus : Ghana (singe G), une femelle de 9 kg âgée de 12 ans et droitère et Bingo (singe B), un mâle de 6 kg âgé de 4 ans et gaucher. Les données ont été collectées sur un total de 84 sessions pour le singe G et 20 sessions pour le singe B.

Le singe G a été implanté avec un plot de fixation de tête en vue de réaliser des enregistrements électrophysiologiques (voir chapitre 4) tandis que le singe B travaillait tête libre. Toutes les procédures expérimentales, chirurgicales ainsi que les soins aux animaux dans le cadre de ce projet, réalisés conformément aux directives du Conseil de la Communauté Européenne, ont été soumis et approuvés le 29 décembre 2019 par le Comité d'Éthique Lyonnais pour les Neurosciences Expérimentales (CELYNE), C2EA #42, ref : C2EA42-11-11-0402-004, puis validés par le ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation le 7 janvier 2020. L'agrément du laboratoire a été délivré par le préfet de la Région Rhône-Alpes et le

Directeur départemental de la protection des populations sous le Numéro d'Agrément : D69 029 06 01.

Les données comportementales ont été collectées simultanément avec les enregistrements électrophysiologiques qui nécessitaient de manipuler des micro-électrodes pour isoler l'activité neuronale (voir chapitre 4). Ainsi, une légère sédation du singe était effectuée avant chaque session à l'aide de Domitor (médétomidine) à une posologie de 0.01 mg/kg. Cette mesure visait à garantir le confort de l'animal et à minimiser tout stress induit par la manipulation. La tâche comportementale débutait lorsque le singe était éveillé et attentif, généralement environ 30 minutes après l'administration du Domitor.

Pour une étude pilote chez les humains, nous avons également testé 20 sujets sains (âge :  $26 \pm 9$  ans, 12 femmes, 14 droitier·e·s) sur la même tâche.

Il convient de noter que certains paramètres, tels que la taille des stimuli présentés aux sujets ou encore certaines variables temporelles, diffèrent légèrement entre les protocoles utilisés pour les singes et les humains (afin de s'adapter au mieux à chaque espèce étudiée). L'étude menée chez le singe étant actuellement la plus avancée, et dans un souci de clarté et de lisibilité du présent manuscrit, nous ne rapporterons dans les paragraphes suivants que les paramètres utilisés dans le protocole singe. Les paramètres des deux protocoles sont rapportés dans le Tableau 1.

	Taille des <i>patches</i> (rayon en cm)			Distance des <i>patches</i> (cm)			délai de maintien du levier dans le <i>patch</i> pour initier exploitation (ms)
	référence	taille	distance	référence	taille	distance	
singes	2.25	1.25-1.5	2.75	12.5	12.5	21	100
humains	1.5	0.75	2	12.5	12.5	25	500

	Rythmes des récompenses - timings des 6 récompenses potentielles (ms)		
	rythme faible	rythme moyen	rythme élevé
singes	300 - 900 - 1800 - 3600 - 7200 - 14400	200 - 600 - 1200 - 2400 - 4800 - 9600	100 - 300 - 600 - 1200 - 2400 - 4800
humains	600 - 1200 - 2400 - 4800 - 9600 - 19200	400 - 800 - 1600 - 3200 - 6400 - 12800	200 - 400 - 800 - 1600 - 3200 - 6400

**Tableau 1 – Récapitulatif des paramètres qui diffèrent entre le protocole singe et celui humain**

## Tâche

Le matériel composant le dispositif expérimental est identique à celui décrit dans le chapitre 2 (Figure 16A). La figure 16B illustre les stimuli visuels présentés aux sujets. Les sources de récompenses à exploiter sont indiquées par deux cercles disposés horizontalement, on parle de *patch*. Leur taille et la distance qui les séparent varient selon des blocs d'essais (voir ci-dessous). En haut de l'écran, une jauge (non illustrées sur la figure) se remplit au fur et à mesure que le sujet progresse dans la tâche, c'est-à-dire qu'il accumule des récompenses (des points pour les humains ou des gouttes de jus pour les singes).

Le sujet doit déplacer avec son bras un levier tenu dans sa main à l'intérieur de l'un des *patches* et y rester immobile pendant un délai fixe (100 ms) pour démarrer une phase d'exploitation. Pendant que le levier est maintenu à l'intérieur d'un *patch*, le sujet reçoit des récompenses à un taux décroissant au cours du temps. À chaque phase d'exploitation, le sujet peut obtenir jusqu'à 6 récompenses, avec un intervalle de temps qui double après chaque récompense donnée. Cela signifie que plus le sujet reste dans un *patch* pour l'exploiter, plus il doit attendre pour obtenir la prochaine récompense, ce qui simule l'épuisement progressif d'une source de récompenses exploitée. Avec chaque récompense, la couleur du cercle en cours d'exploitation s'estompe progressivement, passant du noir au gris clair, et disparaissant complètement à la 6<sup>ème</sup> récompense donnée. À tout moment pendant la phase d'exploitation, le sujet est libre de rester dans le *patch* exploité, même lorsque celui-ci est épuisé, ou de le quitter en déplaçant le levier avec le bras pour atteindre l'autre (ce qui correspond à la phase d'exploration) et commencer une autre période d'exploitation (Figure 16B). Cette séquence d'exploitation/exploration est répétée tant que le sujet est suffisamment motivé pour la réaliser (pour les singes, si la jauge est pleine à la fin de la session, ils remportent un jackpot, c'est-à-dire un fruit).

Dans ce protocole, un essai consiste donc en une phase d'exploitation dans un *patch* suivie d'un mouvement d'exploration vers l'autre.

## Conditions

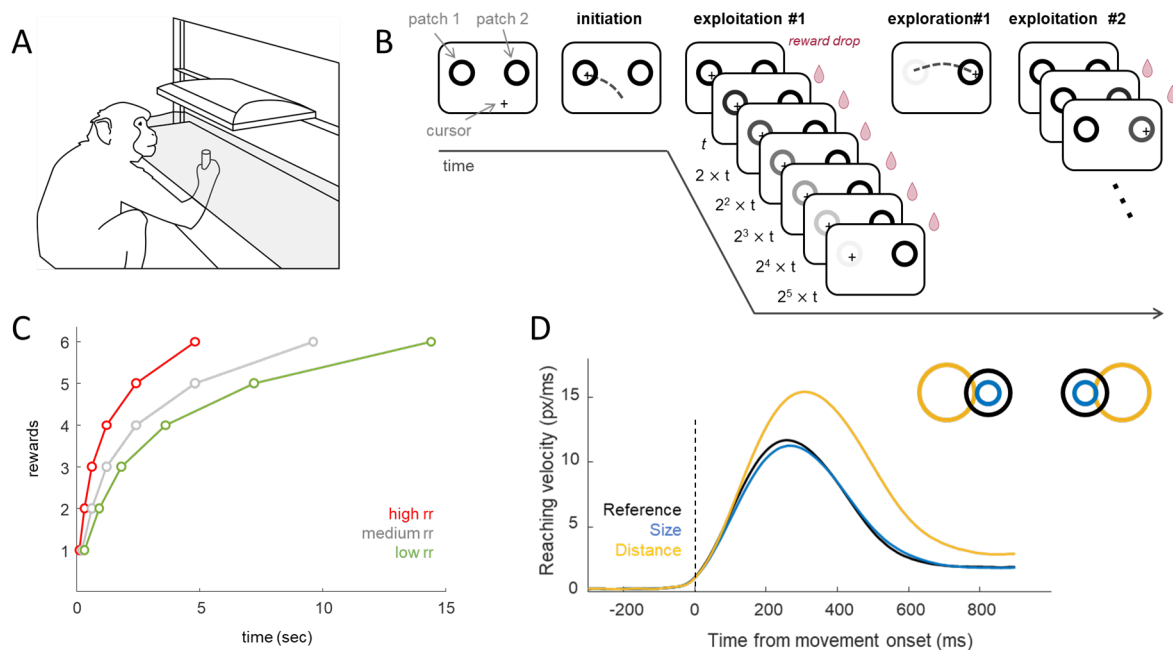
Dans cette tâche de *foraging*, l'exploitation d'un *patch* repose sur les différents intervalles de temps séparant chacune des 6 récompenses potentiellement reçues par le sujet. Comme mentionné précédemment, ces intervalles de temps doublent après chaque récompense, obligeant le sujet à attendre toujours plus longtemps pour obtenir la suivante. Nous avons défini 3 ensembles d'intervalles de temps entre les 6 récompenses potentielles. Nous appellerons ces ensembles les rythmes de récompense ( $rr^{16}$ ) des *patches*. Ces rythmes pouvaient donc varier entre 3 niveaux (faible, moyen et élevé) d'un essai à l'autre (Figure 16C), avec une probabilité variant en fonction des environnements dans lesquels les sujets effectuaient la tâche. Pour le rythme le plus élevé, les 6 récompenses étaient obtenues en 4800 ms, pour le rythme moyen, il fallait attendre 9600 ms et pour le plus faible, la dernière récompense était donnée après 14400 ms d'attente. Il est important de noter que pendant une exploitation, le sujet ne connaît pas le rythme de récompense de l'autre *patch*, il ne découvre ce rythme qu'au moment où il commence à l'exploiter lors de l'essai suivant. De ce fait, la décision de rester dans un *patch* en cours d'exploitation ou d'explorer l'autre est donc principalement basée sur le rythme de récompense du *patch* actuel, tout en considérant le coût de l'exploration. Comme indiqué ci-dessus, la probabilité d'exploiter un *patch* avec un rythme de récompense faible, moyen ou élevé, était manipulée au sein de blocs d'essais particuliers appelés "environnements". Dans l'environnement pauvre, les rythmes faibles étaient prépondérants (50% des cas), et les rythmes moyens (30%) et élevés (20%) minoritaires. Dans l'environnement riche, les probabilités des rythmes faibles et élevés étaient inversées. Dans l'environnement moyen, les 3 rythmes avaient la même probabilité d'être rencontrés (33%). Le singe G réalisait 150 essais dans l'environnement riche et 150 dans l'environnement pauvre tandis que le singe B n'a effectué la tâche que dans l'environnement moyen. Nous ne décrivons pas l'impact des environnements dans ce manuscrit, les données étant actuellement en cours d'analyse.

Pour étudier l'influence des coûts moteurs sur les stratégies d'exploitation et d'exploration, nous avons varié la taille et la distance des *patches* dans trois blocs

---

<sup>16</sup> Dans cette tâche de *foraging* (chapitres 3 et 4), l'abréviation  $rr$  est utilisée pour faire référence au rythme des récompenses des *patches* qui est un paramètre fixe de la tâche. Il est à noter cependant que  $RR$  désigne également le taux de récompense (*reward rate*) des sujets, qui dépend de leur comportement et performances.

d'essais (Figure 16D). Dans la condition Taille, les *patches* sont petits (entre 1.25 et 1.5 cm de rayon) et assez proches (espacés de 12.5 cm) l'un de l'autre. Ainsi, le sujet doit explorer avec des mouvements précis (et donc peu vigoureux). En revanche, dans la condition Distance, la taille (2.75 cm de rayon) et la distance (espacés de 21 cm) des *patches* encouragent les sujets à effectuer des mouvements vigoureux. Enfin, la condition Référence est une condition intermédiaire (les *patches* ont un rayon de 2.25 cm et sont espacés de 12.5 cm). Les humains réalisent des blocs d'essais de 3 minutes tandis que les singes changent de condition motrice tous les 50 essais (afin de garantir une quantité de données suffisante dans chaque bloc d'essais).



**Figure 16 – Dispositif expérimental, design et conditions**

*A* : dispositif expérimental. Les sujets sont assis devant le dispositif expérimental et effectuent des mouvements du bras pour bouger un levier tenu dans leur main dominante. Une tablette numérique enregistre en continu les positions horizontales et verticales de ce levier. Les patches et le curseur contrôlé par le levier sont projetés par un écran sur un miroir semi-transparent suspendu parallèlement au-dessus de la tablette numérique.

*B* : déroulement temporel d'un essai dans la tâche de type foraging (voir texte pour les détails)

*C* : courbes représentant les trois différents rythmes de récompense (*rr*) possibles pour le protocole singe, c'est-à-dire le timing des six récompenses potentielles pouvant être obtenues en restant dans le patch (en vert le *rr* faible, en gris le *rr* moyen et en rouge le *rr* élevé).

*D* : profils de vitesse moyenne des mouvements de réponse dans chacune des trois conditions motrices (courbes alignées sur le début du mouvement) du singe G (on retrouve le même résultat pour le singe B et les sujets humains). Dans l'encart en haut à droite : conditions motrices réalisées dans des blocs d'essais distincts, c'est-à-dire les combinaisons de taille de cible et de distance (en noir pour la condition Référence, en bleu pour Taille et en jaune pour Distance).

## Analyses

L'ensemble de l'analyse des données comportementales collectées chez l'humain et le singe est effectué avec le logiciel Matlab (MathWorks), en utilisant des scripts écrits spécifiquement pour cet objectif. Le recueil de la position du levier sur la tablette digitale par le logiciel pilotant la tâche (LabVIEW, National Instruments) nous permet d'obtenir les mêmes données sur la cinématique des mouvements du bras des sujets que celles collectées dans la tâche des jetons, à savoir temps d'initiation et de fin, durée, vitesse et amplitude. Dans cette tâche de *foraging*, la phase d'exploitation (c'est-à-dire lorsque le sujet maintient le curseur à l'intérieur de l'un des deux *patches* et reçoit des récompenses à un rythme décroissant) peut être considérée comme l'aspect décisionnel de cette tâche. Pendant cette phase, le sujet évalue en continu le rythme de récompenses données au cours du temps, ce qui guide sa prise de décision et conduit au choix en tant que tel (*commitment*) de quitter le *patch* pour procéder à une nouvelle exploitation après un mouvement d'exploration. Ainsi, la durée d'exploitation (ED) a été calculée comme le temps entre la stabilisation du curseur à l'intérieur du *patch* actuel et le début du mouvement suivant. La vigueur du mouvement a quant à elle été quantifiée en se basant soit sur la durée du mouvement (différence de temps entre l'initiation et la fin du mouvement d'exploration - *movement duration*, MD) ou sur son pic de vitesse (vitesse maximale entre initiation et fin du mouvement - *velocity peak*, VP).

Les relations entre les différentes variables sont testées statistiquement par des corrélations de Pearson. La différence entre deux distributions de données issues de conditions différentes est évaluée statistiquement par des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney (i.e. tests des rangs signés). Pour tous les tests statistiques effectués, le seuil de significativité est fixé à 0.05.



## Résultats

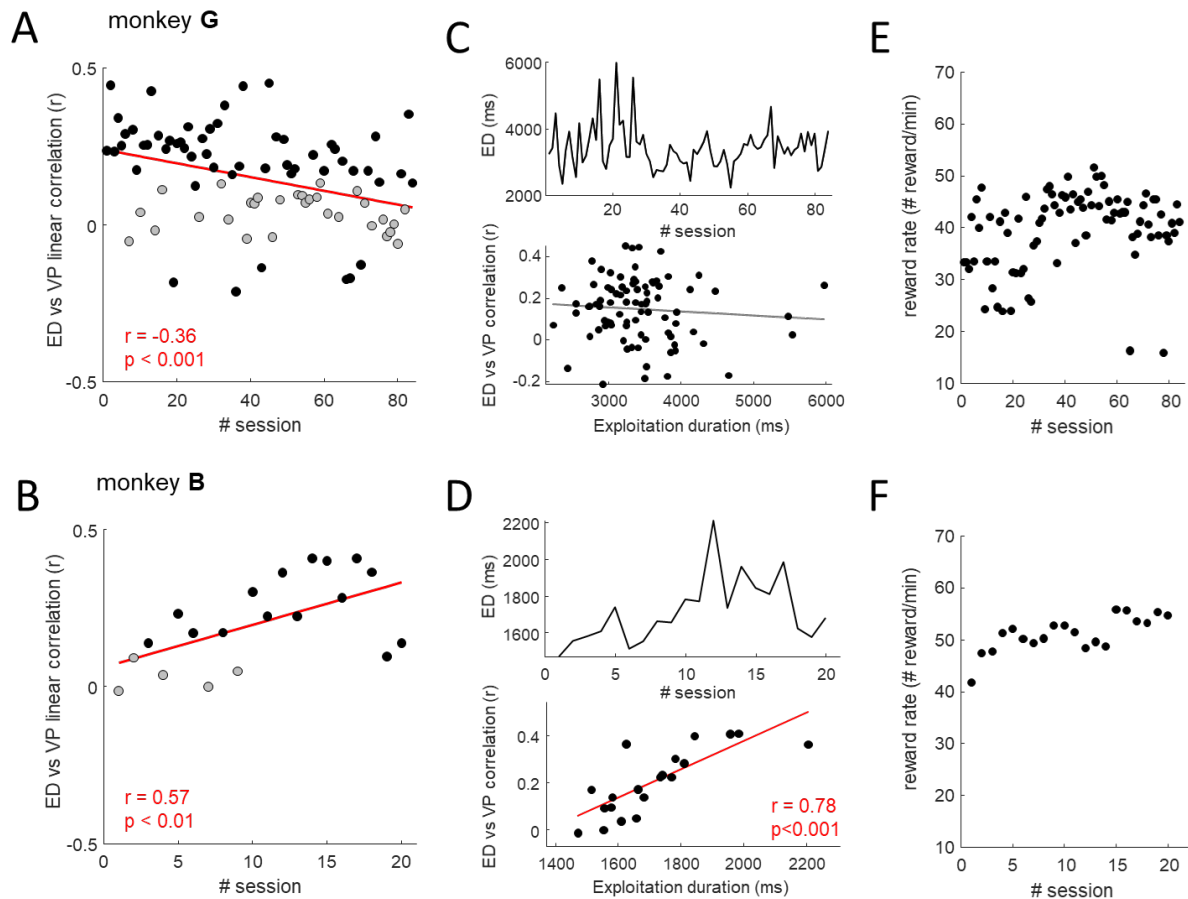
### Données chez le singe

#### Coordination de la décision et de l'action

Lorsque l'on examine la coordination entre la durée d'exploitation (ED, équivalente à une durée de délibération et donc de décision) et la vigueur du mouvement (VP), des similitudes ainsi que des différences dans le comportement de nos deux singes sont constatées. Les résultats obtenus pour le singe G révèlent une corrélation (essai par essai) positive significative entre la durée d'exploitation et la vigueur du mouvement dans la majorité des sessions (corrélation de Pearson,  $p < 0.05$  : 48 sur 84). Cette corrélation positive indique que lorsque la durée d'exploitation est longue, le singe G augmente la vigueur de ses mouvements, ce qui sous-tend un mécanisme de compensation à l'échelle des essais. On note néanmoins une corrélation négative significative dans 6 des 84 sessions, indiquant dans ces cas une co-régulation des décisions et des mouvements (longues exploitations avec mouvements peu vigoureux et vice versa).

De façon intéressante, lorsque l'on regarde la stratégie du singe G au fil des sessions, on remarque que le coefficient  $r$  de ces corrélations diminue (Figure 17A) ce qui signifie que le singe G a tendance à compenser de moins en moins au fur et à mesure des sessions (corrélation de Pearson inter-sessions,  $r = -0.36$ ,  $p < 0.001$ ).

Concernant le singe B, une corrélation positive significative entre ED et VP est observée dans 15 des 20 sessions, indiquant également un mécanisme de compensation. Cependant, à l'inverse du singe G, il semble que le singe B compense de plus en plus au fil des sessions puisque les coefficients  $r$  augmentent ( $r = 0.57$ ,  $p < 0.01$ , Figure 17B).



**Figure 17 – Mécanismes de coordination entre durées d'exploitation (ED) des sources de récompense et vitesse des mouvements (VP) des singes G et B dans la tâche de type foraging aux échelles intra et inter-sessions**

A - B : corrélation linéaire de Pearson entre les durées d'exploitation et la vigueur des mouvements du bras du singe G (A) et du singe B (B) à l'échelle de l'essai individuel. Chaque point représente la valeur pour une session donnée. Une valeur  $r$  négative (positive) signifie que plus l'exploitation est longue, plus le mouvement est lent (rapide). Les points noirs indiquent les sessions où la corrélation est significative.

C - D : évolution des durées d'exploitation au fil des sessions (graphiques en haut) pour le singe G (C) et le singe B (D). Relation entre la corrélation de Pearson entre les durées d'exploitation et la vitesse des mouvements et les durées d'exploitation moyennes dans chaque session (graphiques en bas). Chaque point représente une session. Une ligne rouge représente le résultat d'une régression linéaire significative à travers les données, une ligne grise une régression linéaire non significative.

E - F : évolution des taux de récompenses moyens (nombre de récompenses / minutes) au fil des sessions pour le singe G (E) et le singe B (F).

À la lumière du résultat observé chez le singe dans la tâche des jetons, à savoir le lien étroit entre le mode de coordination décision - action adopté par les animaux (co-régulation ou compensation) et la durée de leurs décisions, notamment au cours des sessions effectuées (voir Figure 3 de l'article présenté en chapitre 2), nous avons voulu

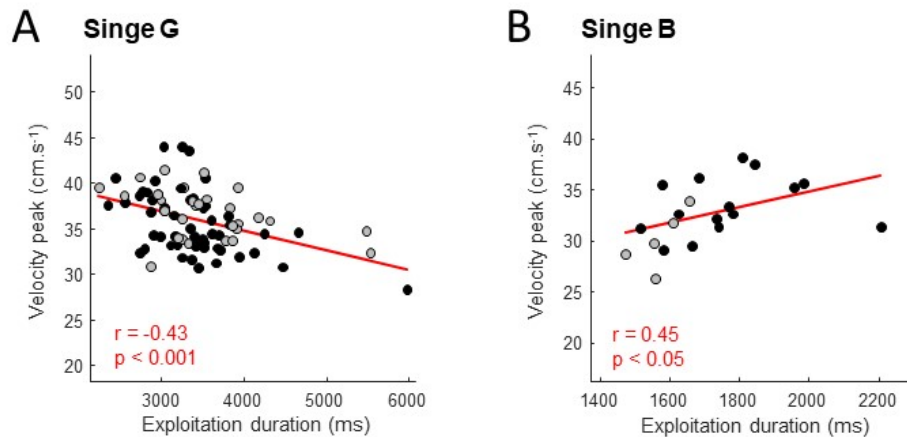
évaluer ce lien dans cette autre tâche comportementale. Ainsi, pour le singe G, aucun lien apparent n'est observé entre le mécanisme de coordination (c'est-à-dire le signe de la corrélation entre ED et VP) et la durée moyenne d'exploitation de chaque session (Figure 17C). En revanche, pour le singe B, une corrélation positive entre la durée d'exploitation et la valeur des coefficients  $r$  de la corrélation entre ED et VP (Figure 17D,  $r = 0.78$ ,  $p < 0.001$ ) suggère que plus la durée d'exploitation est longue, plus le singe compense (valeurs  $r$  élevées). De plus, on voit que le singe B exploite de plus en plus longtemps au fil des sessions (Figure 17D,  $r = 0.45$ ,  $p < 0.05$ ), ce qui renforce l'idée d'un lien entre l'évolution de la stratégie avec l'expérience et la durée d'exploitation.

Nous avons ensuite regardé l'effet de ces stratégies sur l'évolution du taux de récompense (*reward rate*, RR) obtenu par les animaux au cours de leurs différentes sessions expérimentales, défini pour chaque session comme le nombre de récompenses reçues par minute de tâche effectuée. Une simple régression linéaire de ces données indique que les RR augmentent au fil des sessions pour les deux singes ( $r = 0.26$ ,  $p < 0.05$  pour le singe G,  $r = 0.73$ ,  $p < 0.001$  pour le singe B - Figures 17E et F). Il est important néanmoins de noter qu'il s'agit ici d'un calcul simplifié du RR ne prenant pas en compte l'impact des coûts moteurs (tels que l'effort).

Lorsque l'on examine la coordination entre ED et VP à l'échelle des sessions, des observations intéressantes émergent également. Pour le singe G, on remarque une corrélation négative (Figure 18A,  $r = -0.43$ ,  $p < 0.001$ ), suggérant une co-régulation entre la décision et l'action. Cette corrélation négative indique que, dans certaines sessions, le singe G prend des décisions et effectue des actions plus rapidement, tandis que dans d'autres, elle prend des décisions et agit de manière plus lente. Cette dynamique peut être interprétée comme une modulation globale, non-spécifique de la motivation de l'animal d'une session à l'autre.

En revanche, pour le singe B, une observation différente émerge à ce niveau d'analyse. On observe une corrélation positive (Figure 18B,  $r = 0.45$ ,  $p < 0.05$ ) entre la durée moyenne de l'exploitation et la vitesse moyenne des mouvements à l'échelle des sessions, c'est-à-dire une compensation entre décision et action. Cela signifie que les sessions où le singe B est plus lent dans ses exploitations sont également celles

où il réalise les mouvements les plus vigoureux. Cette relation suggère un mécanisme de compensation distinct, où le singe B ajuste sa stratégie globale en fonction de sa performance dans chaque session. Ce dernier résultat souligne la complexité des mécanismes de coordination entre la décision et l'action, opérant à différents niveaux d'échelle et reflétant des stratégies individuelles distinctes chez les deux singes.



**Figure 18 – Mécanismes de coordination entre durées d'exploitation et vitesse des mouvements des singes G et B dans la tâche de type foraging entre les sessions**

Corrélation linéaire de Pearson entre les durées d'exploitation moyennes et les vitesses des mouvements moyennes du singe G (A) et du singe B (B). Chaque point représente la valeur pour une session donnée. Les points noirs indiquent les sessions où la corrélation à l'échelle de l'essai individuel est significative.

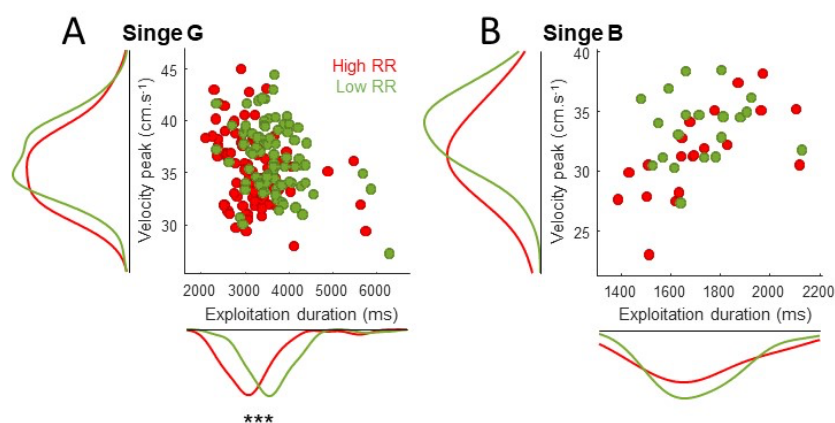
Pour étudier davantage la coordination entre décision et action, en particulier le rôle joué par les facteurs à la base des principes économiques la régissant, des manipulations expérimentales ont été réalisées d'un essai à l'autre et par blocs d'essais, notamment en variant le rythme de récompenses ( $rr$ ) et les conditions motrices.

### **Influence du rythme de récompense sur la coordination décision - action**

Le rythme de récompense ( $rr$ ) est supposé guider les décisions des singes, puisqu'on suppose qu'ils décident de quitter le *patch* exploité lorsque le coût d'exploitation (le  $rr$  n'est plus suffisamment satisfaisant) dépasse les coûts d'exploration. Cela est censé

influencer la durée d'exploitation (ED) et, étant donné l'interaction étroite entre décision et action, la vigueur du mouvement (VP). Dans notre protocole, les trois types de rythmes sont variés d'un essai à l'autre sans que le singe ne soit informé du rythme des récompenses de l'essai suivant. Pour simplifier la présentation des résultats dans ce mémoire, nous décrivons ici uniquement le contraste rythme des récompenses faible versus élevé et son impact sur les durées d'exploitation et les vitesses des actions.

Pour le singe G, on observe que lorsque le rythme de récompense est faible, les durées d'exploitation sont significativement prolongées par rapport aux essais dans lesquels le rythme de récompense est élevé (Figure 19A, test des rangs signés  $p < 0.001$ ). À la suite de ces exploitations prolongées pour des rythmes de récompense faibles, les mouvements de l'animal ont tendance à être plus rapides ( $p = 0.07$ ) que pour des rythmes de récompense élevés, ce qui suggère un mécanisme de compensation entre décision et action à l'échelle des essais classés en fonction du rythme des récompenses reçues. En revanche, chez le singe B, les rythme des récompenses n'ont aucun impact significatif sur les durées d'exploitation ni sur la vigueur des mouvements (Figure 19B). À noter que les durées d'exploitation du singe B étaient globalement très courtes (ED moyenne :  $1.7 \pm 0.2$  sec vs. ED moyenne pour le singe G :  $3.4 \pm 0.6$  sec, test des rangs signés :  $p < 0.001$ )



**Figure 19 – Effet du rythme de récompense sur le comportement moteur et décisionnel dans la tâche de type foraging**

A : distribution des durées d'exploitation et des vitesses de mouvement du singe G pour le rythme de récompense élevé (en rouge) et faible (en vert). Chaque point représente la valeur moyenne

*de la durée d'exploitation et de la vitesse des mouvements dans une session. Sur l'extérieur des axes sont représentées les courbes de distribution de ces variables comportementales. (\*\*\*) :  $p < 0.001$ , test des rangs signés)  
B : même chose pour le singe B.*

### **Influence des conditions motrices sur la coordination décision - action**

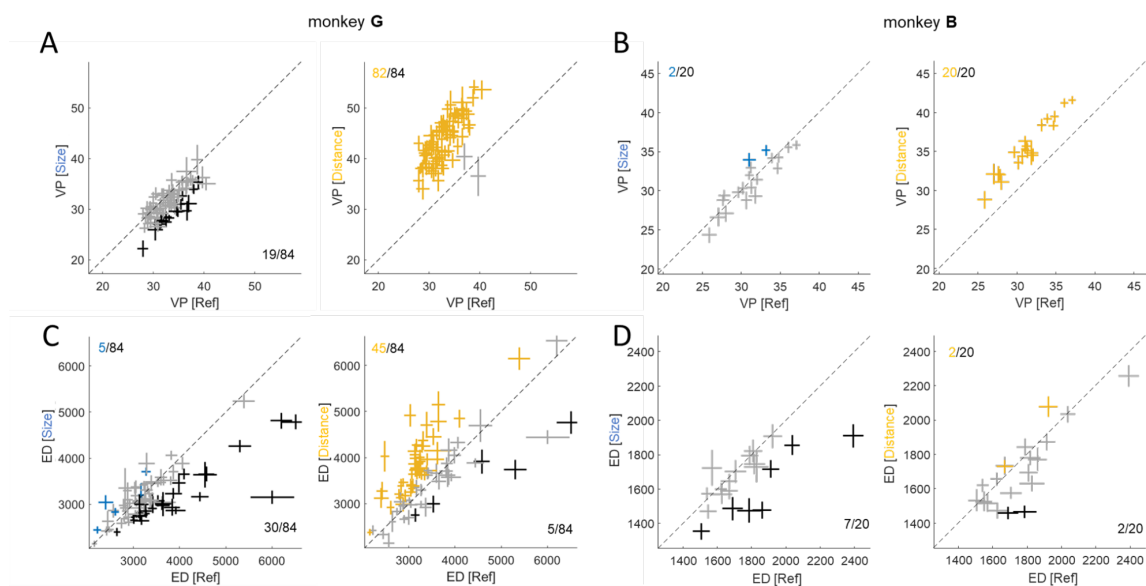
Une autre manipulation, par blocs d'essais cette fois-ci, a été réalisée en variant la taille et/ou la distance des *patches*, encourageant ainsi les sujets à "explorer" de façon plus ou moins vigoureuse (conditions Distance et Taille respectivement) par rapport à la condition Référence. Chez le singe G, nous observons que VP est significativement inférieure en condition Taille par rapport à la condition Référence dans 19 des 84 sessions (corrélations de Pearson,  $p < 0.05$ ). En revanche, l'effet de la condition Distance sur la cinématique des mouvements est uniforme, avec, comme attendu, une augmentation significative de la vigueur des mouvements dans 82 sessions (Figure 20A). Nous constatons le même effet très net de la condition Distance sur la vigueur des mouvements chez le singe B, avec VP plus élevée dans toutes les sessions dans cette condition par rapport à la condition Référence (Figure 20B). En revanche, nous n'observons pas le résultat attendu pour la condition Taille pour cet animal, car il n'y a pas de différence significative pour la majorité des sessions. Paradoxalement, dans deux sessions, la vigueur des mouvements est même augmentée en condition Taille par rapport à la condition Référence.

Nous avons ensuite évalué si ces manipulations de cinématique du mouvement (le cas échéant) dans les blocs moteurs décrits ci-dessus avaient également des répercussions sur les durées d'exploitation (ED), à l'instar de ce qui a été fait précédemment dans la tâche des jetons. Chez le singe G, des ED significativement plus courtes sont observées dans la condition Taille par rapport à la condition Référence dans 30 sessions sur 84 (corrélations de Pearson,  $p < 0.05$ ), tandis qu'elles sont plus longues dans 5 sessions. En revanche, dans la condition Distance, des ED plus longues sont majoritairement observées (45/84 sessions), avec seulement 5 sessions présentant des ED plus courtes (Figure 20C). Dans l'ensemble, ces données indiquent qu'à un niveau d'analyse basé sur le contexte moteur, les mouvements les plus vigoureux exécutés par le singe G étaient précédés des exploitations les plus



longues, comme le prévoit un mécanisme de compensation entre la durée des décisions et celle des actions.

En revanche, chez le singe B, des ED légèrement plus courtes sont observées dans certaines sessions pour la condition Taille (7/20 sessions). En ce qui concerne la condition Distance, aucun effet clair n'est observé sur les durées d'exploitation, avec la majorité des sessions ne présentant pas de différence significative, et seulement 2 sessions avec des durées d'exploitation plus longues et 2 sessions avec des durées d'exploitation plus courtes (Figure 20D). Cela suggère l'absence d'un mécanisme de coordination clair dans ce cas pour cet animal.



**Figure 20 – Effet du contexte moteur sur le comportement moteur et décisionnel dans la tâche de type foraging chez le singe**

A - B : comparaison des pics de vitesse moyens du mouvement (velocity peak, VP) de chaque session lors des condition Référence (axe des x) et des différents coûts (axe des y - graphique à gauche condition Taille, graphique de droite condition Distance).

Les signes + noirs (bleus ou jaunes) indiquent la moyenne et l'écart type des sessions pour lesquelles les données sont plus grandes (plus petites) dans la condition de référence par rapport à la condition coûteuse (Taille ou Distance) et où la différence est significative (test des rangs signés,  $p \leq 0.05$ ). Les signes + gris représentent les sessions où la différence entre la condition Référence et la condition coûteuse n'est pas significative.

C - D : même chose que A - B mais pour les durées d'exploitation (exploitation duration, ED).

### Données chez l'humain

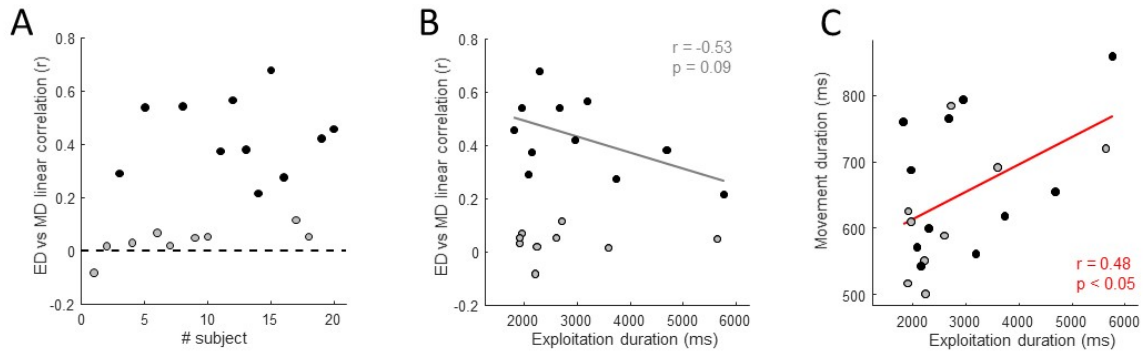
Cette étude menée chez des sujets humains est préliminaire mais les premiers résultats concernant la coordination entre décision et action sont intéressants et méritent d'être présentés dans ce chapitre.

Étant donné que les 20 sujets n'ont effectué qu'une seule session chacun, nous avons examiné la coordination entre la durée d'exploitation (ED) et la durée des mouvements (MD) à l'échelle des essais pour chaque individu et entre les sujets. Par souci de simplification, ces analyses ont été effectuées uniquement dans la condition motrice de Référence, excluant ainsi l'étude de la modulation de la coordination décision - action par les blocs moteurs Distance et Taille et les rythmes de récompense.

Parmi les 20 participants, une corrélation positive significative entre ED et MD (corrélation de Pearson essai par essai,  $p < 0.05$ ) est observée chez 11 d'entre eux (Figure 21A). Ces résultats plaident en faveur d'un mécanisme de co-régulation, indiquant que les plus longues exploitations sont suivies de mouvements plus longs, et vice versa pour des exploitations plus courtes.

On étudie ensuite le lien entre cette coordination décision - action et la durée d'exploitation moyenne des 11 participants pour qui la corrélation à l'échelle des essais est significative. On constate que les sujets dont les exploitations sont les plus longues sont ceux qui co-régulent le moins, c'est-à-dire qui ont un coefficient  $r$  proche de 0. Même si cette relation n'est qu'une tendance puisque la corrélation n'atteint pas le seuil de significativité (Figure 21B,  $r = -0.53$ ,  $p = 0.09$ ), il est très intéressant de constater que le même principe déterminant le mode de coordination entre décision et action mis en évidence chez le singe (la relation avec la durée globale des décisions en analyses intra-sujets) semble opérer également chez l'humain, ici à une échelle d'analyse différente (inter-sujets).

Enfin, l'étude de la coordination entre décision et action entre les participants montre également une co-régulation, indiquant que les sujets exploitant le plus longtemps sont ceux qui présentent les durées de mouvements les plus longues (Figure 21C, corrélation de Pearson,  $r = 0.48$ ,  $p < 0.05$ ).



**Figure 21 – Mécanismes de coordination entre durée de décision et durée de mouvement de sujets humains aux échelles intra et interindividuelle dans la tâche de type foraging**

A : corrélations linéaires de Pearson entre les durées d'exploitation (ED) et durées des mouvements du bras (MD) pour chaque sujet. Chaque point représente la valeur du coefficient  $r$  pour un sujet donné. Une valeur  $r$  négative (positive) signifie que plus l'exploitation est longue, plus le mouvement est lent (rapide). Les points noirs indiquent les sujets pour qui la corrélation est significative.

B : relation entre la corrélation de Pearson entre les durées d'exploitation et la durée des mouvements de chaque sujet et leur durée moyenne des exploitations. Chaque point représente un sujet (point noir pour les sujets pour qui la corrélation est significative). La ligne illustre le résultat d'une régression linéaire à travers ces données.

C : relation entre les durées de décision et de mouvement moyennes de chaque sujet. La ligne représente la régression linéaire à l'échelle interindividuelle (courbe rouge car corrélation est significative).

### Discussion intermédiaire

Cette nouvelle tâche a permis de révéler des similitudes de comportement mais aussi des différences intéressantes dans les stratégies de coordination décision - action entre les singes G et B.

L'enseignement principal de l'étude menée sur le singe est que les deux animaux ont adopté une stratégie de compensation temporelle à l'échelle de l'essai individuel pour effectuer cette tâche de *foraging*. **Ce résultat important indique que la coordination décision-action, et notamment son mécanisme de type compensation, n'est pas spécifique à la tâche des jetons.** La similitude de comportement entre les deux animaux vis-à-vis de cette coordination à l'échelle de l'essai suggère aussi que le Domitor administré au singe G n'a probablement pas perturbé la capacité de cet animal à coordonner ses décisions avec ses actions, même s'il a pu impacter d'autres aspects de son comportement (possiblement à l'origine des quelques différences de

comportement observées entre les deux animaux à d'autres niveaux d'analyse, voir ci-dessous). De plus, les données issues du singe B suggèrent que ce mécanisme évolue avec l'expérience de l'animal dans la tâche, en dépendant notamment de la durée des exploitations au cours de chaque essai. **Cette autre observation importante indique que le principe déterminant le mode de coordination utilisé par les individus, à savoir la durée des décisions (ici, des exploitations), n'est également pas spécifique d'une tâche particulière et est donc un principe généralisable à différents scénarios de prise de décision.**

Ci-après, nous revenons rapidement sur des aspects plus subtils de ces résultats, ainsi que sur les différences entre les animaux, et sur les données pilotes collectées chez l'humain.

Pour le singe G, une compensation entre la durée d'exploitation et la vigueur des mouvements est donc observée dans la plupart des sessions à l'échelle de l'essai individuel. De plus, au fil des sessions, on remarque une tendance à une compensation de moins en moins marquée. Cette dynamique contraste avec les observations précédentes du singe G dans la tâche des jetons, où une co-régulation était initialement observée, suivie d'un changement de stratégie vers de la compensation au fil des sessions. Il est ainsi possible que ce singe ait adopté une stratégie initiale de compensation dans la tâche de *foraging*, étant donné que cette dernière a suivi la tâche des jetons. Ensuite, comme abordé dans la partie Discussion générale de ce manuscrit, le singe G a pu réaliser que la compensation n'était pas aussi bénéfique dans la tâche de *foraging* que dans celle des jetons, conduisant à une compensation de moins en moins marquée au fil des sessions. Une autre possibilité est que la durée moyenne des exploitations de cet animal ait diminué au cours des sessions, diminuant également la nécessité de compenser. Cette seconde hypothèse ne semble néanmoins pas corroborée de façon claire par les données présentées dans la Figure 17C.

Pour le singe B, une compensation entre décision et action est observée à l'échelle des essais dans la plupart des sessions. Cette stratégie de compensation est similaire à celle observée chez le singe G pour cette tâche, mais elle diffère de la co-régulation précédemment observée dans la tâche des jetons chez cet animal. Cette différence peut s'expliquer par des exploitations (décisions) plus longues dans la tâche de

*foraging*, ce qui pourrait nécessiter, d'un point de vue économique, des mouvements plus vigoureux pour compenser cette durée prolongée. Ce résultat est conforté par le fait que les sessions avec les durées d'exploitation les plus longues sont celles où le singe B compense le plus. Cette stratégie s'accompagne d'une augmentation progressive du taux de récompense (RR) de l'animal au fil des sessions, ce qui suggère que le singe B adapte son comportement pour l'optimiser en fonction de son expérience dans la tâche. Cependant, il convient de noter que cette approximation du RR ne tient pas compte de l'effort fourni par le singe pour obtenir ces récompenses (ces analyses seront faites prochainement).

Lorsque l'on étudie l'effet du rythme des récompenses ( $rr$ ) sur la coordination entre décision et action chez le singe G, on observe que, lorsque le  $rr$  est faible, elle exploite plus longtemps et a tendance à effectuer des mouvements légèrement plus vigoureux (et vice versa pour les  $rr$  élevés). Les modulations induites par les conditions motrices Distance et Taille vont dans le même sens. Ces résultats soutiennent l'hypothèse d'un mécanisme de compensation entre décision et action à l'échelle des blocs d'essais pour le singe G.

En revanche, pour le singe B, les résultats ne sont pas aussi clairs. Les différents  $rr$  n'ont pas les effets attendus sur la durée d'exploitation, car aucune différence significative n'est observée. On suppose que le singe B, après seulement 20 sessions effectuées, n'a peut-être pas encore totalement intégré l'implication de l'existence des différents  $rr$  car ses exploitations sont très courtes et qu'il ne perçoit donc peut-être pas de grande différence entre les différents types d'essais. De plus, le singe B a réalisé moins de sessions que le singe G jusqu'à présent, donc sa stratégie pourrait évoluer puisqu'il exploite de plus en plus longtemps. En effet, comme nous l'avons vu, le temps de décision global a un impact majeur sur la force et la direction de la coordination entre les durées de décision et la vitesse des mouvements. En ce qui concerne les modulations par les conditions motrices, la condition Distance enregistre les mouvements du singe B, mais cela ne conduit pas à des ajustements significatifs de la durée d'exploitation, tandis que la taille des *patches* en condition Taille ne semble pas suffisante pour moduler la vigueur des mouvements du singe B, et aucune adaptation de la stratégie d'exploitation n'est observée non plus. La collecte de données supplémentaires, voire une modification des paramètres permettant de faire

varier la cinématique des mouvements du singe B devraient permettre de mieux comprendre la raison de ces résultats non significatifs.

Les résultats chez les sujets humains semblent plutôt indiquer un mécanisme de co-régulation entre décision et action observé à l'échelle des essais pour plus de la moitié des participants. Cette différence de stratégie entre les espèces pourrait être attribuable au fait que les singes reçoivent des récompenses immédiates sous forme de gouttes de jus tandis que les humains cumulent des points. Il est possible que les humains soient donc moins sensibles à la dévaluation temporelle de la récompense, alors que les singes compensent en réalisant des mouvements plus vigoureux. Malgré cette différence, un principe de coordination commun entre les deux espèces pourrait néanmoins émerger de ces données. En effet, chez les humains pour lesquels la coordination entre décision et action est significative à l'échelle des essais, on remarque que plus leurs durées d'exploitation sont longues, moins ils co-régulent. Avec plus de données, il serait possible que nous observions des sujets dont les exploitations sont encore plus longues et qui pourraient potentiellement compenser davantage leurs décisions et actions. Ce résultat semble cohérent avec ce que nous observons chez les singes, qui compensent de plus en plus lorsque les exploitations sont longues.

En conclusion de ce chapitre, nous proposons que les résultats comportementaux portant sur la coordination entre décision et action dans la tâche de *foraging* permettent de conclure que les mécanismes et les principes à l'origine de cette coordination sont similaires à ceux observés dans la tâche des jetons, bien que la prise de décision repose sur des indices visuels dans ce contexte. **Cela signifie que les principes comportementaux sont donc flexibles et généralisables entre les types de tâches et espèces.**

À ce stade de nos investigations (identification des modes de coordination décision - action et principes les régissant, parallèles humains-singes et mise en évidence de l'aspect non-spécifique de ces modes et principes dans deux tâches de prises de décision), nous sommes en mesure d'aborder le dernier acte de ce travail de thèse, à savoir l'étude des bases neurales de cette coordination entre décision et action. Par conséquent, le quatrième et dernier chapitre de ce manuscrit sera consacré à la

description du fonctionnement de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base dans ce contexte de décisions exprimées à l'aide d'action, et d'identifier le(s) rôle(s) respectif(s) de chaque région dans ces calculs économiques permettant de déterminer le mécanisme de coordination.



## CHAPITRE 4 : Bases neurales du contrôle intégré des décisions et des actions dans une tâche de *foraging*

### Contexte

La coordination entre la décision et l'action révèle un degré élevé d'intégration, soutenu par les données neurophysiologiques récentes, qui montrent un chevauchement anatomique entre des circuits, hautement distribués, impliqués dans la prise de décision et ceux impliqués dans le contrôle sensorimoteur (Cisek & Kalaska, 2010 pour une revue). De nombreuses études issues de plusieurs axes de recherche indiquent que parmi ces circuits, la **boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base** joue probablement un rôle crucial dans la sélection de l'action ainsi que dans le contrôle des mouvements sélectionnés. **Néanmoins, aucune étude n'a pu à ce jour déterminer le rôle respectif de chaque structure au sein de cette boucle, ni si et comment elles traitent les déterminants cruciaux des comportements dirigés vers un but, tels que la récompense et les coûts moteurs, au sein de la même espèce et pour le même paradigme expérimental.**

L'objectif de ce chapitre est donc d'initier la description d'un modèle unifié de cette boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base afin de comprendre si et, le cas échéant, comment elle coordonne décision et action en fonction du contexte dans lequel se déroule le comportement. Pour ce faire, l'approche que nous avons utilisée consiste à enregistrer, souvent simultanément, l'activité électrique unitaire de neurones dans différentes structures clés de cette boucle chez le singe macaque. Ces structures incluent le cortex prémoteur dorsal (PMd), le striatum dorsal (dStr) ainsi que les parties externe et interne du globus pallidus (GPe et GPi). L'activité neuronale de chaque structure est ensuite analysée et comparée entre différentes conditions expérimentales définies par la manipulation des paramètres de récompense et de coûts moteurs dans la tâche de *foraging* (décrite en détail dans le chapitre 3).

### Matériel et méthodes

#### Sujet

Cette étude a été réalisée avec le singe macaque rhésus nommé Ghana (singe G), une femelle droitrière âgée de 12 ans et pesant 9 kg, dont les données

comportementales dans la tâche des jetons et dans la tâche de *foraging* sont décrites dans les chapitres 2 et 3, respectivement. Les données neuronales présentées dans ce dernier chapitre ont été recueillies sur un ensemble de 84 sessions d'enregistrements électrophysiologiques pendant lesquelles le singe G effectuait la tâche de *foraging*.

Toutes les procédures expérimentales et chirurgicales décrites ci-dessous, ainsi que les soins portés aux animaux, réalisés conformément aux directives du Conseil de la Communauté Européenne, ont été soumis et approuvés le 29 décembre 2019 par le Comité d'Éthique Lyonnais pour les Neurosciences Expérimentales (CELYNE), C2EA #42, ref : C2EA42-11-11-0402-004, puis validés par le ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation le 7 janvier 2020. Comme mentionné précédemment, l'agrément du laboratoire a été délivré par le préfet de la Région Rhône-Alpes et le Directeur départemental de la protection des populations sous le Numéro d'Agrément : D69 029 06 01.

Les enregistrements électrophysiologiques impliquaient la manipulation des micro-électrodes pour isoler l'activité neuronale. Pour assurer le confort de l'animal et minimiser tout stress lié à cette manipulation, une légère sédation était administrée avant chaque session à l'aide de Domitor (médétomidine) à une posologie de 0.01 mg/kg. L'acquisition des données comportementales et électrophysiologiques commençait une fois que le singe G était éveillée et attentive, généralement environ 30 minutes après l'administration du Domitor.

### Chirurgies

Toutes les procédures chirurgicales ont été réalisées sous anesthésie et dans des conditions stériles. Le singe G a tout d'abord été implantée avec un plot de fixation de tête en titane (DAHP-1, Gray Matter Research) au niveau de la partie occipito-pariétale du crâne. Ce plot permet la fixation de la tête de l'animal durant les séances d'enregistrements, évitant ainsi que les signaux électrophysiologiques ne soient altérés par des artefacts liés aux potentiels mouvements de l'animal. Après plusieurs mois pendant lesquels l'implantation du plot de fixation s'est renforcée et que l'animal a appris à travailler avec la tête fixe, une chambre d'enregistrement (Gray Matter

Research) a été implantée au niveau du genou du sillon arqué (hémisphère gauche, coordonnées du centre de la craniotomie : axe antéro- postérieur AP = +25 mm, axe médio-latéral ML = +14 mm). Cette chambre d'enregistrement était accompagnée d'un micro-descendeur semi-chronique contenant 32 micro-électrodes (SC-32, Gray Matter Research), lui-même cimenté à la chambre d'enregistrement. Les micro-électrodes (FHC, Inc.), mesurant 32 mm chacune, sont constituées d'un fil de tungstène protégé par un revêtement de verre et dont l'impédance se situe autour de 1M $\Omega$ .

Le placement de ce système d'enregistrement a été planifié en amont de la chirurgie en simulant la position de l'implant modélisé par rapport aux structures cibles elles-aussi modélisées dans le logiciel 3DSlicer intégrant les images d'IRM anatomique de l'animal (Figure 22A).

En descendant les microélectrodes environ deux semaines après avoir réalisé l'implantation du micro-descendeur, cinq d'entre elles se sont cassées lors du passage de la dure-mère, réduisant ainsi le nombre d'électrodes utilisables à 27. Le micro-descendeur permet de manipuler les micro-électrodes indépendamment les unes des autres. Notre approche lors de chaque début de séance était de déplacer (le plus souvent, de descendre) légèrement (entre 0.125 microns et 1 mm) quelques électrodes afin d'isoler le maximum de neurones possibles avant que le singe ne commence à effectuer la tâche. Les neurones n'ont pas été sélectionnés en fonction de leur réponse aux événements de la tâche, mais plutôt en fonction de la qualité du ratio signal/bruit de leur activité.<sup>17</sup> Les premières séances étaient marquées par des enregistrements réalisés uniquement dans le cortex puis, avec la descente progressive des électrodes au cours des séances successives, nous avons commencé à enregistrer dans les ganglions de la base (striatum dorsal puis globus pallidus externe et enfin globus pallidus interne). Notre objectif était de maintenir environ une dizaine d'électrodes dans le cortex, tandis que le reste était positionné dans les structures sous-corticales, nous permettant ainsi d'enregistrer simultanément dans les différentes régions de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base. Au moment où nous avons analysé les données présentées dans ce chapitre, 15 électrodes étaient placées dans le cortex prémoteur dorsal, 8 dans le striatum dorsal et 4 dans le GPe/GPi. Sur les 84 séances d'enregistrements réalisées, environ 15

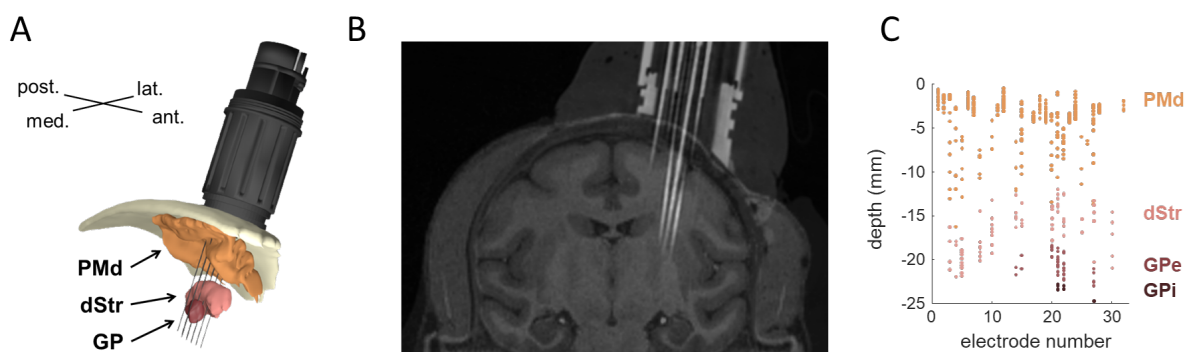
---

<sup>17</sup> Notez que les potentiels de champ locaux (*local field potentials*, LFP) étaient également enregistrés mais qu'ils ne font pas l'objet d'une étude dans ce manuscrit de thèse.

incluent des enregistrements simultanés dans le cortex, le striatum et les parties externes et/ou internes du globus pallidus, environ 25 séances comprennent des enregistrements simultanés dans le cortex et le striatum, tandis que les 44 séances restantes comprennent des enregistrements simultanés dans différentes sous-régions du cortex sensorimoteur.

Les signaux extracellulaires étaient amplifiés et enregistrés à l'aide d'un système d'acquisition de données de Tucker-Davis Technologies. Un filtre passe-bande (300Hz-3kHz) était appliqué au signal brut afin d'isoler les activités unitaires et il était synchronisé avec les événements de la tâche. Les potentiels d'action étaient ensuite triés "offline" en utilisant une méthode d'analyse en composantes principales (Offline Sorter, Plexon).

Lorsque nous avons terminé les sessions d'enregistrement, un CT scan de la tête du singe a été effectué. Les micro-électrodes en tungstène étaient clairement visibles dans le cerveau et, en les superposant à l'IRM anatomique acquise en amont des implantations, nous avons réalisé une reconstruction tridimensionnelle des trajectoires des électrodes sur 3D Slicer (Figure 22B). Cette méthode permet de confirmer les emplacements de chaque électrode, constituant ainsi une procédure de raffinement majeure.



**Figure 22 – Position de la chambre d'enregistrement et du micro-descendeur et structures d'intérêt**

*A : modélisation 3D de l'implant et des régions cérébrales d'intérêt (3D Slicer)*

*B : superposition d'un cliché d'IRM anatomique (structures cérébrales) et d'un CT scan (électrodes) permettant de vérifier la position des électrodes dans les régions d'intérêt.*

*C : profondeur (en mm) depuis l'entrée dans le cortex (i.e. la première activité de fond rencontrée en descendant les électrodes) des neurones enregistrés dans les différentes régions cérébrales d'intérêt. Vingt-sept électrodes ont enregistré de l'activité neurale (les numéros 9, 13, 16, 29 et 31 s'étant cassées lors du passage de la dure mère).*

### **Tâche et conditions**

Pour ces enregistrements électrophysiologiques, le singe G a réalisé la tâche de *foraging* décrite en détails dans le chapitre 3. Pour rappel, dans cette tâche, l'animal doit déplacer un levier à l'aide de mouvements du bras pour l'acheminer vers l'un des deux *patches* qui lui sont présentés. En y restant immobile, elle amorce une phase d'exploitation pendant laquelle elle peut obtenir jusqu'à 6 récompenses avec un rythme décroissant, simulant ainsi l'épuisement progressif de la source de récompenses. À tout moment, le singe peut décider de quitter le *patch* actuel pour aller exploiter l'autre. Chaque essai comprend une phase d'exploitation, déterminée par sa durée, et un mouvement, défini par sa vigueur (i.e. son pic de vitesse).

Chaque période d'exploitation est caractérisée par son rythme de récompense, il y en a 3 (faible, moyen ou élevé), variant entre les essais. Le singe ne connaît pas le rythme du *patch* suivant avant de débiter son exploitation.

Pour étudier l'effet du contexte moteur sur la stratégie de prise de décision, la taille et la distance des *patches* sont modulées par blocs d'essais, encourageant ainsi des mouvements plus ou moins vigoureux (Référence, Distance et Taille).

Pour plus de détails, voir le chapitre 3.

### **Enregistrements électrophysiologiques et critères d'inclusion des neurones enregistrés**

Pour évaluer les marqueurs neuronaux de la coordination entre l'exploitation et l'exploration, nous avons réalisé des enregistrements de l'activité électrique extracellulaire unitaire des neurones appartenant aux différentes régions de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base évoquées ci-dessus, en vue d'effectuer des analyses basées sur ces réponses unitaires ainsi que des analyses de la dynamique neuronale populationnelle de type "state-space". Notre approche consistait à

enregistrer l'activité de tous les neurones suffisamment bien isolés, sans les sélectionner en fonction de leur sensibilité aux paramètres de la tâche. Cependant, pour être inclus dans les analyses, chaque neurone devait être enregistré dans plus de 20 essais d'une session où le singe G exploitait équitablement les deux *patches*. On ne conserve que la première session d'enregistrement des neurones qui ont été enregistrés sur plusieurs sessions (environ 150 cellules). En tenant compte de ces critères, nos analyses ont porté sur 743 neurones enregistrés dans ces différentes régions cérébrales. Parmi eux, 581 étaient enregistrés dans le PMd, 110 dans le dStr, 107 dans le GP (GPe pour la grande majorité, moins de 10% d'entre eux ayant été identifiés comme appartenant au GPi). Comme réalisé dans l'étude de Thura & Cisek (Thura & Cisek, 2017), la différenciation des cellules du GPe et celles du GPi repose sur leur signature neuronale particulière, constatée lors de la descente des électrodes (Figure 22C). La limite entre le striatum dorsal et le GPe est relativement simple à identifier : les cellules du putamen présentent généralement des taux de décharge faibles et épars tandis que les cellules du GPe sont généralement activées de manière spontanée avec des taux de décharge élevés et des pauses brèves caractéristiques. Lorsque l'électrode descend davantage, une absence d'activité peut être observée puis l'activité de fond reprend à nouveau et des cellules avec des taux de décharge élevés sont observées, sans pause dans la décharge, ce qui indique le début du GPi.

## Analyses

### Calcul de la préférence directionnelle des neurones

Nous avons tout d'abord déterminé la préférence directionnelle ("*tuning*" spatial) de chaque neurone enregistré (indépendamment de leur région d'appartenance) en calculant leur taux moyen de décharge avant l'exécution du mouvement (fenêtre temporelle : -400 ms/ -100 ms par rapport à l'initiation du mouvement) en fonction de la direction du mouvement exécuté (i.e. mouvement vers le *patch* de droite ou vers celui de gauche). L'importance de la préférence directionnelle a ensuite été évaluée en appliquant sur ces taux de décharge une analyse ROC (*Receiver Operating Characteristic*) qui permet de quantifier (en donnant un score entre 0.5 - aucune modulation, et 1 - modulation maximale) la séparation entre deux signaux (Shadlen et al., 1996). Dans notre cas, chaque neurone dont l'analyse ROC donnait un score

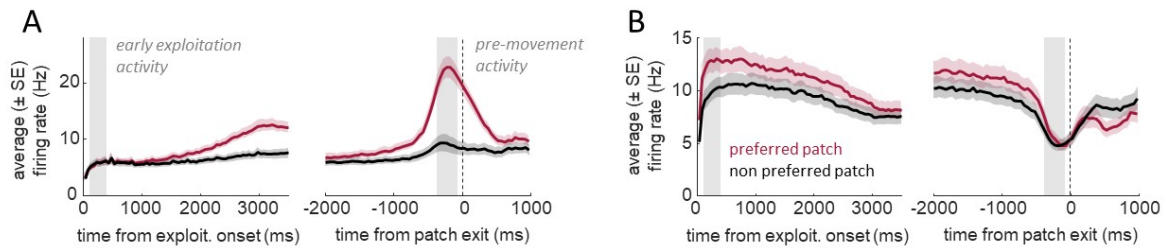
supérieur à 0.65 était considéré comme possédant une préférence directionnelle (Thura & Cisek, 2014).

### **Caractérisation des types de cellules de PMd**

En plus de calculer la préférence directionnelle des neurones de PMd, nous avons aussi défini deux catégories de cellules basées sur l'évolution de leur taux de décharge pendant la période d'exploitation. L'inspection visuelle de l'activité de chacune de ces cellules de PMd nous a en effet conduit à constater que deux grandes catégories de réponses semblaient co-exister dans cette région : des cellules qui augmentent leur activité à mesure que l'exécution du mouvement approche, et des cellules qui au contraire diminuent leur activité entre le début de l'exploitation et l'initiation du mouvement. À noter que nous avons limité cette catégorisation à PMd en raison du grand nombre de cellules enregistrées dans cette structure, mais la procédure pourra être appliquée aux autres régions lorsque l'activité d'un plus grand nombre de cellules aura été collectée. Des études précédentes ont en effet montré des profils d'activité de type augmentation/diminution pendant la prise de décision, dans GPe et GPi notamment (Thura & Cisek, 2017).

Pour quantifier et catégoriser ces tendances, nous avons donc calculé le taux de variation de l'activité de chaque neurone entre le début de l'exploitation et l'initiation du mouvement. Pour ce faire, nous avons calculé le rapport entre le taux de décharge précédant le mouvement (fenêtre temporelle : -400 ms / -100 ms par rapport à l'initiation du mouvement) et celui observé en début d'exploitation (fenêtre temporelle : +100 ms / +400 ms par rapport au début de l'exploitation). Les neurones pour lesquels ce taux de variation est supérieur à 2 pour au moins l'une des deux directions de mouvement sont considérés comme des neurones de type 'activation' (Figure 23A), car ils doublent (au moins) leur taux de décharge entre le début de l'exploitation et l'initiation du mouvement. En revanche, si le taux de variation est inférieur à 0.75 pour les deux directions, les neurones sont classés en tant que neurones de type 'inhibition' (Figure 23B). Dans PMd, 239 des neurones que nous avons enregistrés étaient de type 'activation' (41%) et 128 étaient de type 'inhibition' (22%).





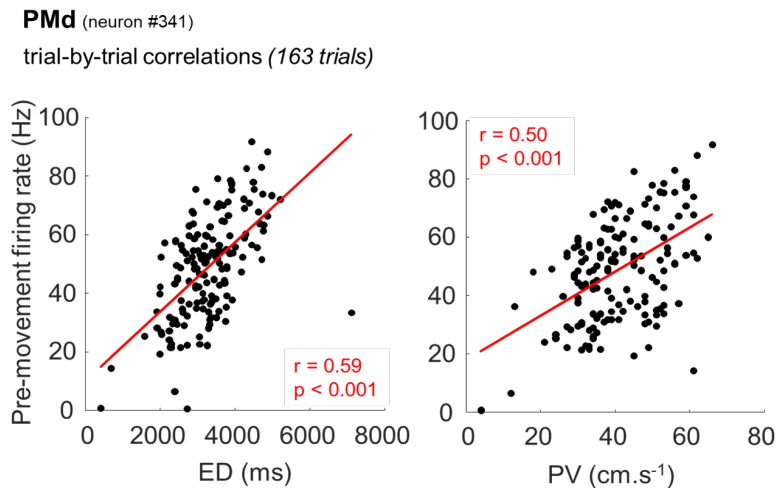
**Figure 23 – Évolution du taux de décharge au cours du temps et selon la préférence directionnelle des neurones sélectionnés selon leurs patterns de décharge dans PMd**

A : taux de décharge moyen des neurones de type 'activation'. L'activité est alignée soit sur le début de l'exploitation (à gauche) soit au début du mouvement (à droite). Les deux fenêtres temporelles utilisées pour les analyses de single units sont représentées.

B : même chose que A mais pour les neurones de type 'inhibition'.

### Analyses des activités unitaires en lien avec le comportement

Au niveau des réponses unitaires, la relation entre la décharge des neurones et le comportement du singe G dans la tâche de *foraging* a été étudiée en calculant des coefficients de corrélation de Pearson essai par essai. Les deux variables comportementales testées étaient la durée d'exploitation (ED) et la vitesse du mouvement (VP), en tenant compte de la préférence directionnelle de chaque neurone (voir Figure 24 pour un exemple de neurone dont l'activité corrèle avec les deux paramètres comportementaux mentionnés ci-dessus). Ces analyses ont été réalisées pour deux fenêtres temporelles spécifiques : en début d'exploitation (de 100 ms à 400 ms après le début de l'essai) et juste avant l'exécution du mouvement (de -400 ms à -100 ms par rapport à l'initiation du mouvement). Des tests de chi2 ont été effectués pour déterminer si les proportions de neurones corrélant avec ED et VP différaient significativement au sein de chaque région (sans tenir compte de la fenêtre temporelle d'analyse) et pour évaluer si les proportions de neurones corrélant avec le comportement variaient significativement en fonction de la période de la tâche considéré (début d'exploitation ou pré-mouvement), et ce, dans nos différentes régions d'intérêt.



**Figure 24 – Exemple d’un neurone de PMd dont l’activité corrèle significativement et positivement avec la durée de l’exploitation (ED) et la vitesse du mouvement (VP)**

Corrélation de Pearson entre la variable comportementale (axe x, ED à gauche et VP à droite) et le taux de décharge d’un neurone de PMd précédant l’initiation du mouvement (-400ms / -100ms par rapport à l’initiation du mouvement) (axe y). Chaque point correspond à un essai (une seule session est représentée). Les droites rouges illustrent la régression linéaire à travers ces données.

### **Analyses de la dynamique populationnelle de type “state-space”**

Les analyses d’activités unitaires décrites ci-dessus sont les analyses traditionnellement employées en électrophysiologie chez l’animal. Elles reposent **sur la supposition qu’un neurone représente une fonction**. Dès lors, il convient dans ce cadre de travail de sélectionner les neurones d’intérêt, sur la base de différents critères (fenêtre temporelle étudiée, préférence directionnelle, profil de taux de décharge des neurones sélectionnés, etc.) et d’inclure seulement ces cellules dites “liées à la tâche”, dans les différentes analyses. Bien que toujours fréquemment utilisée dans la littérature, cette approche montre d’importantes limites. Tout d’abord, **les critères de sélection sont arbitraires** et laissent donc place à la subjectivité. De plus, nous savons que les fonctions cérébrales sont distribuées dans le cerveau, impliquant des circuits connectant différentes régions les unes aux autres, qu’au sein de chaque région les neurones sont également fortement interconnectés entre eux et que l’activité d’un seul neurone ne reflète jamais parfaitement à lui seul le comportement, même le plus simple comme un mouvement du bras, de l’individu. Ces dernières années ont vu émerger de nouvelles techniques d’analyse, appelées “state-space analysis”, tenant compte de ces limites et de ces propriétés neurophysiologiques (Cunningham & Yu, 2014; Vyas et al., 2020). Nous avons

également réalisé ces analyses populationnelles de type “*state-space*” visant à décrire l'activité de l'ensemble de la population de neurones évoluant au cours du temps pendant un essai en fonction de différents paramètres de la tâche. Pour ce faire, nous avons utilisé l'algorithme le plus utilisé pour cette approche à ce jour, à savoir une analyse en composantes principales (PCA). Cette méthode vise à réduire la dimensionnalité des données neuronales. Une dimension correspond à l'activité d'un neurone. Les neurones étant tous potentiellement interconnectés les uns aux autres, ils présentent beaucoup de redondances dans leurs réponses et on peut donc “réduire les dimensions” de ces réponses en identifiant les combinaisons linéaires les plus significatives des neurones qui expliquent la variance observée dans les données. On obtient ainsi un ensemble de composantes principales (*principal component*, PC), chacune capturant une fraction de la variance d'activité de la population, avec la première composante expliquant la plus grande proportion de la variance, la deuxième composante explique la deuxième plus grande proportion de variance, et ainsi de suite. Ainsi, en se focalisant sur l'analyse des premières PCs, nous réduisons le nombre de dimensions de notre jeu de données tout en conservant le maximum d'informations pertinentes pour l'analyse des celles-ci.

Nous avons effectué une analyse en composantes principales sur l'activité de l'ensemble de nos cellules enregistrées (quelle que soit la région dans laquelle elles se trouvaient) en alignant cette activité sur le début du mouvement et en incluant l'activité émise 3 sec avant le mouvement et celle émise 1 sec après le mouvement. Dans cette PCA, les essais étaient groupés en fonction du *patch* exploité par l'animal. Le résultat de cette PCA indique que les 20 premières composantes principales expliquent 99.3 % de la variance totale de l'activité. Cependant, nous nous sommes concentré·e·s sur les trois premières composantes, qui représentent à elles seules plus de 80 % de cette variance (voir Figure 27). En représentant l'état neuronal des populations de neurones dans l'espace de ces trois premières composantes principales, nous pouvons observer des trajectoires neurales (*patterns* temporels de l'activité neuronale) qui facilitent leur analyse et leur interprétation.

Pour étudier la relation entre ces trajectoires neuronales dans nos régions d'intérêt et les résultats comportementaux, nous avons regroupé les essais en quatre catégories (décisions longues versus courtes, mouvements rapides versus lents). Pour ce faire,

pour chaque neurone, les essais ont été divisés en trois quantiles en fonction de la durée de l'exploitation et nous avons sélectionné le quantile représentant les durées d'exploitation les plus courtes et celui des durées les plus longues. Nous avons procédé de la même manière pour diviser les essais en fonction de la vigueur des mouvements.

### **Analyses des réponses unitaires en lien avec les informations pertinentes pour le comportement de *foraging***

Enfin, nous avons étudié la sensibilité des neurones aux informations influençant le comportement de *foraging* (voir chapitre 3) à travers des analyses sur les réponses unitaires des cellules enregistrées. Ces informations comprennent les rythmes de récompense associés aux *patches* exploitées par le singe (faible, moyen et élevé) ainsi que les conditions motrices liées à la taille et la distance des *patches* (conditions Référence, Distance et Taille).

Pour ce faire, nous avons sélectionné les neurones enregistrés lors des sessions où le singe a effectué au moins 20 essais pour chaque condition de rythme de récompense ou de contexte moteur. Nous avons évalué la sensibilité de chaque neurone aux coûts moteurs et aux rythmes de récompense en comparant leur taux de décharge, calculé dans les deux fenêtres temporelles mentionnées ci-dessus (début d'exploitation et pré-mouvement) dans les différentes conditions testées (pour les conditions motrices : Référence versus Distance, Référence vs. Taille, Taille vs. Distance et pour les rythmes de récompense : faible vs. moyen, faible vs. élevé, moyen vs. élevé) et nous avons testé la significativité des différences via des tests de rangs signés de Wilcoxon. Si l'un des tests est significatif (pour une valeur de  $p$  inférieure à 0.05), le neurone est alors considéré comme sensible à l'information testée lors de la période concernée. Ces corrélations sont réalisées pour l'activité correspondant à la direction préférée des neurones. Si les cellules n'ont pas de préférence directionnelle ( $ROC < 0.65$ ), alors tous les essais sont inclus dans l'analyse.

Pour quantifier l'importance de la modulation des réponses neuronales en fonction des différentes informations guidant le comportement de *foraging*, un indice de modulation entre une condition A et une condition B était calculé selon la formule suivante :

$$\text{indice de modulation} = \frac{\text{taux de décharge (A)} - \text{taux de décharge (B)}}{\text{taux de décharge (A)} + \text{taux de décharge (B)}}$$

Des tests du chi-deux ont été réalisés pour évaluer si les proportions de neurones corrélant avec les conditions motrices et les rythmes de récompense des *patches* diffèrent significativement, sans considérer la fenêtre temporelle d'analyse. Nous avons également évalué avec un test de chi-deux si les proportions de neurones corrélant avec le contexte (rythme des récompenses ou coûts moteurs) varient significativement en fonction de la fenêtre temporelle considérée.

## Résultats

### Impact de la durée d'exploitation et de la vigueur du mouvement sur l'activité des neurones

#### Approche basée sur l'analyse des réponses unitaires

Les résultats des analyses de corrélation entre l'activité neuronale observée en début d'exploitation et avant l'exécution du mouvement dans les différentes structures étudiées (cortex prémoteur dorsal, striatum dorsal et globus pallidus) et les deux variables comportementales du singe G (durée d'exploitation et vitesse de mouvement) sont présentés dans le Tableau 2.

PMd - activation type

n = 239	ED	VP	totaux	
ExploitOnset	42 (18%)	40 (17%)	82	11
PreExit	69 (29%)	92 (38%)	161	35
totaux	111	132	243	
both	11	15		

dStr

n = 110	ED	VP	totaux	
ExploitOnset	21 (19%)	16 (15%)	37	5
PreExit	30 (27%)	21 (19%)	51	5
totaux	51	37	88	
both	7	3		

PMd - inhibition type

n = 128	ED	VP	totaux	
ExploitOnset	25 (20%)	18 (14%)	18	7
PreExit	33 (26%)	37 (29%)	29	11
totaux	22	25	47	
both	9	5		

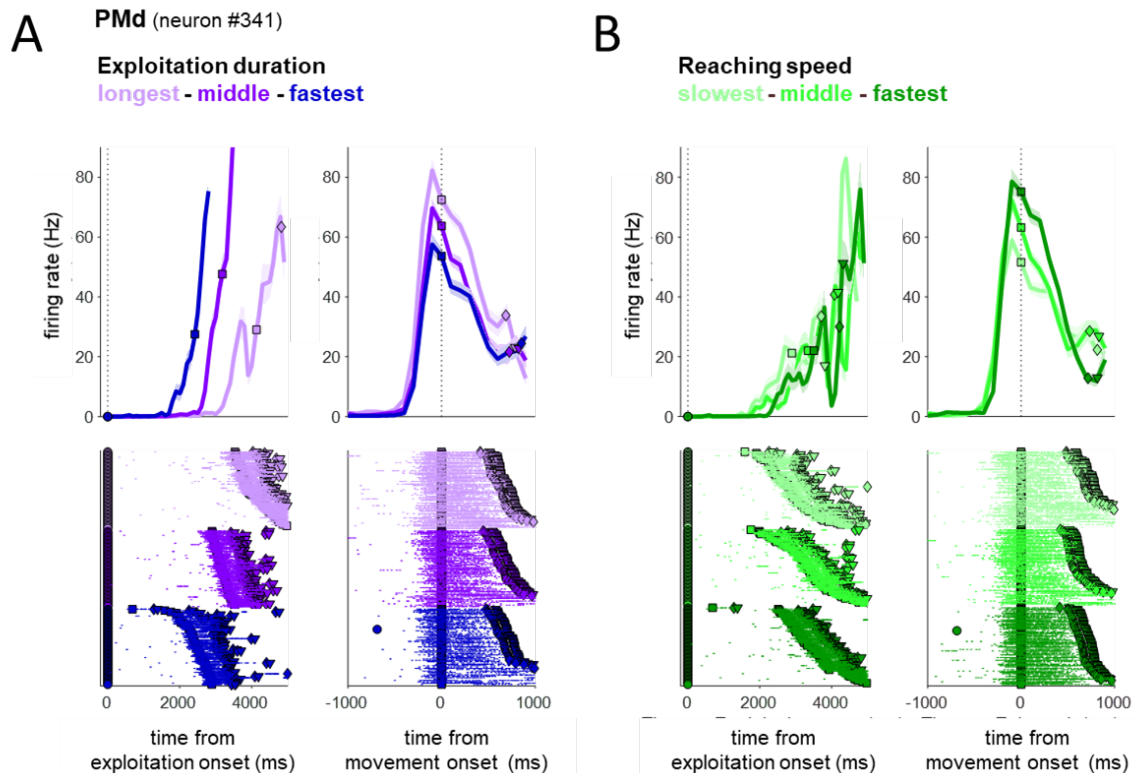
GP

n = 107	ED	VP	totaux	
ExploitOnset	14 (13%)	21 (20%)	35	5
PreExit	22 (21%)	30 (28%)	52	8
totaux	36	51	87	
both	4	7		

**Tableau 2 – Récapitulatif du nombre (noir) et de la proportion (% en gris) de neurones dont l'activité liée au début de l'exploitation (ExploitOnset) et précédant le mouvement (PreExit) corrèle avec les variables comportementales (durée de l'exploitation, ED et vitesse du mouvement, VP) dans le cortex prémoteur dorsal (PMd, selon le type de neurone, 'activation' et 'inhibition'), dans le striatum dorsal (dStr) et dans le globus pallidus (GP).**

*Il convient de noter que si le total des neurones corrélant avec le comportement est supérieur au nombre de neurones enregistrés dans la structure, cela s'explique par les redondances de corrélation entre les différentes fenêtres temporelles et/ou variables comportementales. Ainsi, parmi les 239 neurones de type 'activation' enregistrés dans PMd, 157 d'entre eux sont corrélés avec au moins une des variables comportementales dans au moins une des deux fenêtres temporelles d'analyse. De même, sur les 128 neurones de type 'inhibition' de PMd, 78 présentent au moins une corrélation, tout comme 66 sur 110 dans le striatum dorsal et 62 sur 107 dans GP.*

Un résultat notable illustre la relation importante entre l'activité de PMd et l'exécution du mouvement. En effet, la majorité des neurones modulés présentent une activité pré-motrice corrélée à la durée de l'exploitation (102 sur 367, 28%) et, de manière plus prononcée, au pic de vitesse du mouvement (129 sur 367, 35%). Cette caractéristique concerne à la fois les neurones de type 'activation' et de type 'inhibition', bien que la proportion de neurones modulés soit globalement plus faible pour cette seconde catégorie. De plus, on constate également que la plupart des cellules sont modulées par une seule des deux variables comportementales. Par exemple, seulement 35 cellules de type 'activation' dans le PMd (sur 239, soit 15%) présentent une activité pré-motrice corrélée à la fois à la durée de l'exploitation et à la vigueur des mouvements (un exemple est illustré dans la Figure 25).



**Figure 25 – Exemple d’un neurone de PMd de type ‘activation’ dont le taux de décharge précédant le mouvement est modulé par la durée de l’exploitation (A) et par la vitesse du mouvement (B).**

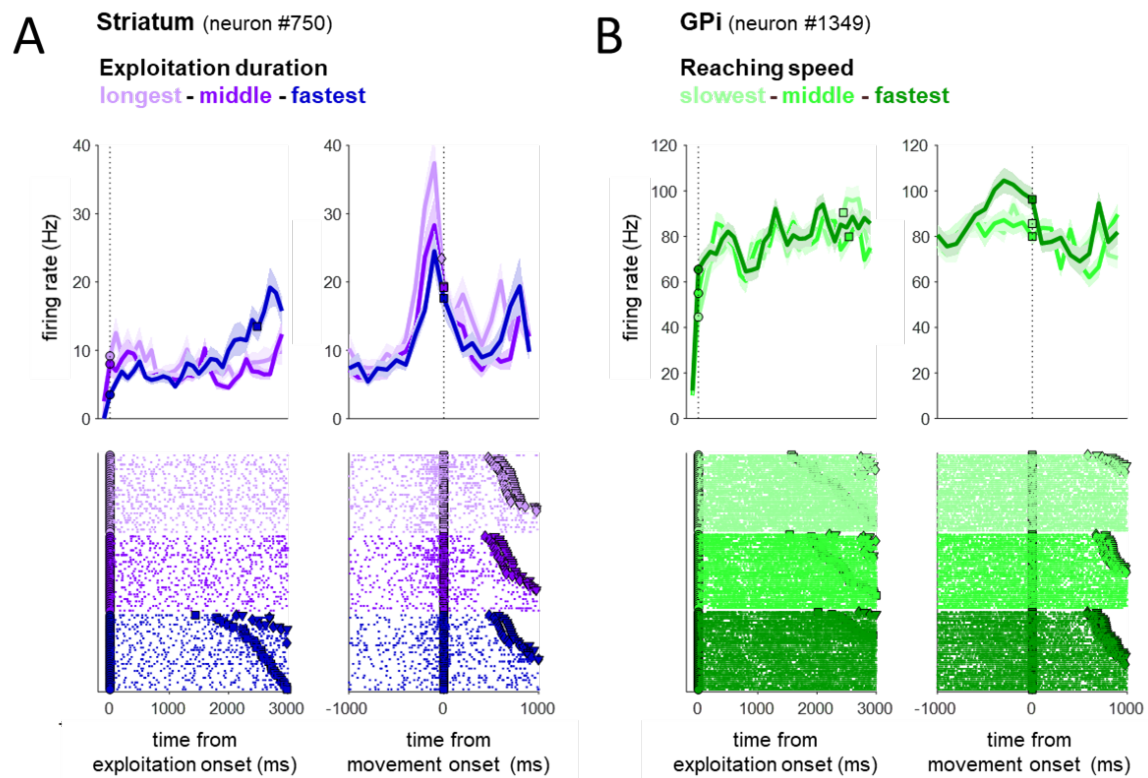
Les courbes représentent la moyenne ( $\pm$  SEM) du taux de décharge du neurone (calculée dans des fenêtres successives de 50 ms) dans les différentes conditions en fonction du temps. Sous les courbes sont illustrés les “rasters displays”, dans lesquels chaque ligne représente un essai, et chaque point un potentiel d’action. Les essais sont groupés en quantiles pour chaque variable comportementale, et l’activité est alignée sur le début de l’exploitation (panels de gauche pour A et B) et sur l’initiation du mouvement (panels de droite). La décharge de ce neurone est maximale après les plus longues exploitations (violet clair) et pour les mouvements les plus rapides (vert foncé).

Concernant le striatum dorsal, on observe que la proportion maximale de neurones modulés (30 sur 110, 27%) concerne l’activité précédant le mouvement, en lien avec la durée de l’exploitation (un exemple de neurone modulé est illustré en Figure 26A). Tout comme pour PMd, les cellules sont dans la majorité des cas modulées par une seule des deux variables comportementales.

Enfin, dans le globus pallidus, on observe que les neurones sont globalement modulés de la même façon que dans PMd (la plus grande proportion de neurones est modulée avant le mouvement et en lien avec la vitesse de celui-ci), même si les proportions sont globalement plus faibles dans le GP que dans PMd. En effet, la modulation



principale (30 sur 107, 28%) concerne l'activité pré-motrice des neurones en lien avec la vitesse du mouvement (voir un exemple en Figure 26B), et les pourcentages de modulation les plus faibles concernent les activités liées au début de l'exploitation.



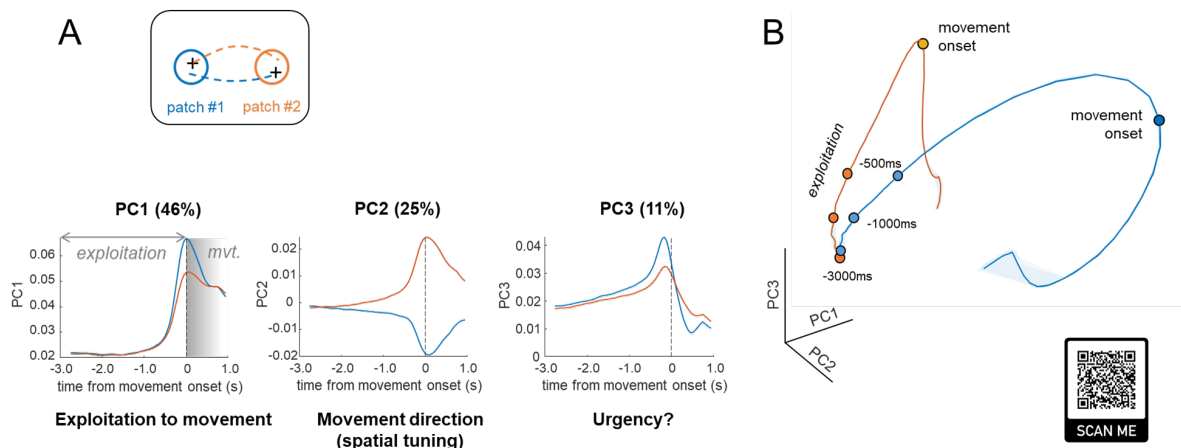
**Figure 26 – Exemples de neurones de dStr et GP dont les taux de décharge sont modulés par la durée de l'exploitation ou par la vitesse du mouvement.**

*A : exemple d'un neurone du striatum dorsal dont l'activité précédant le mouvement est modulée par la durée de l'exploitation (panel de droite). Plus l'exploitation est longue (violet clair), plus la réponse pré-motrice du neurone est importante.*

*B : exemple d'un neurone du globus pallidus interne dont l'activité pré-motrice est modulée par la vitesse des mouvements (panel de droite). Plus le mouvement est rapide (vert foncé), plus la décharge du neurone est importante.*

### **Approche basée sur l'analyse de la dynamique neuronale (analyse de type "state-space")**

Une analyse en composantes principales a été effectuée sur l'ensemble des neurones enregistrés pendant la tâche de *foraging*, en alignant l'activité sur l'initiation du mouvement et en groupant les essais en fonction du *patch* exploité par l'animal (et donc de la direction du mouvement effectué pour quitter ce *patch*).



**Figure 27 – Analyse en composantes principales de l'activité de l'ensemble des neurones enregistrés dans la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base selon le patch exploité (et donc de la direction du mouvement).**

*A* : profils temporels des 3 premières composantes principales alignées sur l'initiation du mouvement, avec les essais groupés selon le patch exploité et la direction du mouvement exécuté (bleu : patch #1 exploité, mouvement exécuté vers la droite et orange : patch #2 exploité, mouvement exécuté vers la gauche). Les intervalles de confiance (non visibles ici) à 95 % sont calculés à l'aide de la méthode statistique de ré-échantillonnage ("bootstrap").

*B* : représentation en 3 dimensions des composantes principales illustrées à gauche. Chaque axe du graphique correspond à l'une de ces composantes principales.

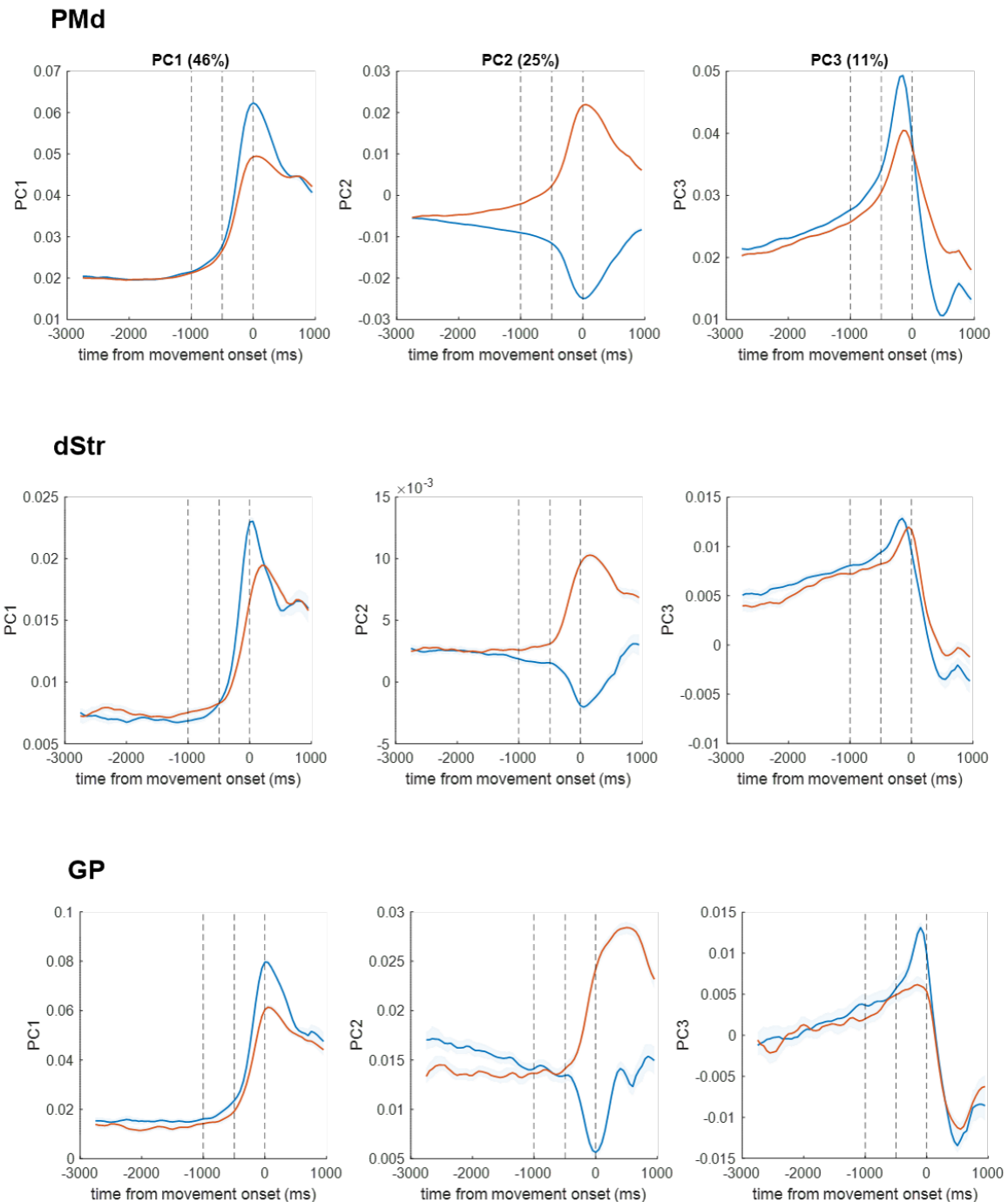
Vous pouvez visualiser cette représentation 3D avec un angle de vue rotatif en scannant le QR code ou en cliquant sur le lien suivant :

<https://www.dropbox.com/scl/fo/u8bfy1899xk0xqjo8058e/h?rlkey=n4p4am681xi14kx3t9zv9b0m&dl=0>

Les trois premières composantes principales (*principal component*, PC) expliquant à elles seules près de 80% de la variance totale partagée par la population sont interprétables par des éléments du comportement de l'animal (Figure 27A). La première composante principale (PC1, expliquant 46% de la variance) reflète la transition entre la période d'exploitation (avant la décision de quitter le *patch* actuel) et l'exécution du mouvement. À noter que la différence d'activité entre les deux directions de mouvement au moment de l'initiation motrice pourrait refléter également une composante biomécanique différente entre ces deux mouvements. La deuxième composante principale (25%) représente la direction du mouvement exécuté par l'animal et la troisième (11%) semble refléter le passage du temps pendant l'exploitation. Lorsque les trois premières composantes sont représentées dans le

même espace, on remarque que l'état neuronal reste relativement stable entre 3000 ms et 1000 ms avant le début du mouvement. En revanche, à mesure que l'initiation du mouvement approche, on observe une évolution rapide de cet état neuronal marquant à la fois la direction du mouvement exécuté dans l'espace capturé par la PC2 et la transition entre l'exploitation et l'action capturé principalement par la PC1 (Figure 27B).

Ce résultat se retrouve dans les différentes régions de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base auxquelles nous nous intéressons (i.e. PMd, dStr et GP, Figure 28). La principale différence observée entre les trajectoires neurales dans nos différentes régions d'intérêt réside dans le moment où la préférence directionnelle (PC2) émerge. Dans le striatum dorsal (dStr), la différence d'activité neuronale dans l'espace de la préférence directionnelle survient plus tardivement par rapport au cortex prémoteur dorsal (PMd), et encore plus tard dans le globus pallidus (GP). L'analyse des intervalles de confiance autour des réponses moyennes suggère que la préférence directionnelle émerge entre 2 sec et 1.5 sec avant le début du mouvement dans PMd, environ 1000 ms avant le mouvement dans le dStr et environ 250 ms avant l'initiation du mouvement dans le GP.

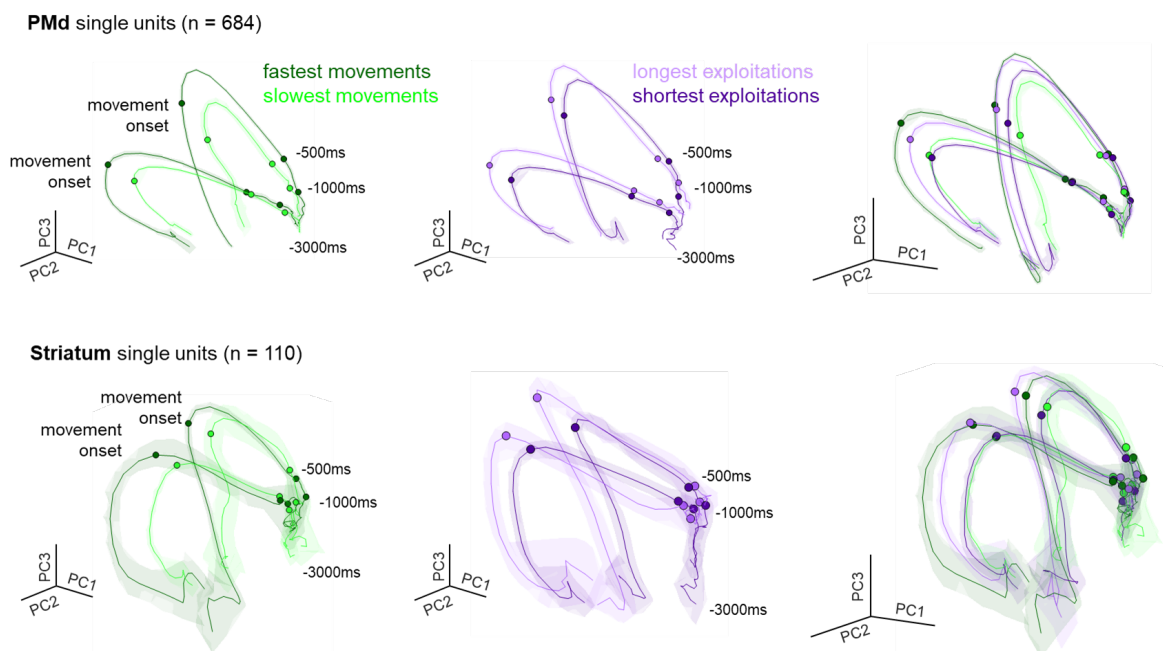


**Figure 28 – Profil temporel des 3 premières composantes principales avec les cellules du cortex prémoteur dorsal (PMd), du striatum dorsal (dStr) et du globus pallidus (GP) projetées dans l'espace de la PCA calculée sur l'ensemble des cellules.**

Mêmes conventions que pour la Figure 27. Les lignes en pointillés indiquent les intervalles de 500 ms précédant le début du mouvement.

Les panels du haut de la Figure 29 illustrent les trajectoires neuronales de PMd dans l'espace défini par les trois premières composantes principales, avec les essais

groupés selon la vitesse des mouvements et selon la durée des exploitations. Comme attendu d'une structure souvent associée à la planification et à l'exécution des mouvements, les trajectoires de PMd se séparent nettement dans les deux catégories de vitesse de mouvement, avec une différence principalement visible le long de la première PC. La vitesse du mouvement module donc ces trajectoires dans un même sous-espace, définissant ainsi un plan spécifique pour chaque *patch* exploité. De façon intéressante, les trajectoires de PMd se différencient de façon similaire lorsque les essais sont groupés en fonction de la durée de l'exploitation. L'analyse des trajectoires neuronales du striatum dorsal selon les mêmes critères de classification d'essais montre des effets similaires à ceux observés dans PMd (Figure 29, panels du bas).



**Figure 29 – Trajectoires neuronales alignées sur le début du mouvement dans PMd (panels du haut) et dans le striatum dorsal (panel du bas) dans l'espace défini par les 3 premières composantes principales, avec les essais groupés en fonction de la vitesse des mouvements (vert) ou en fonction de la durée de l'exploitation (rose).**

Les deux panels de droite illustrent la superposition des sous-espaces modulés par la durée de l'exploitation et par la vitesse des mouvements. Ces sous-espaces montrent un haut niveau de recouvrement, surtout dans le striatum.

Ce résultat suggère que l'état neuronal permettant de déterminer la durée des exploitations est similaire à celui permettant de définir la vigueur des mouvements. En

superposant les trajectoires neuronales des deux structures avec les essais groupés en fonction des deux variables comportementales étudiées, on observe que ces trajectoires neuronales se situent dans des espaces similaires (Figure 29, panels de droite). De façon très intéressante, les trajectoires neuronales des exploitations longues (violet clair) coïncident avec celles des mouvements rapides, tandis que celles des exploitations courtes (violet foncé) correspondent à celles des mouvements plus lents. La superposition des trajectoires paraît plus robuste dans le striatum dorsal que dans le cortex prémoteur. Ces résultats suggèrent un rôle important de ces structures dans la coordination des durées de décision et de vigueur de mouvement au niveau comportemental, comme le confirment les observations qui montrent un mécanisme de compensation entre la durée de l'exploitation et la vigueur des mouvements chez le singe G (voir chapitre 3).

### **Impact du rythme des récompenses et du contexte moteur sur l'activité des neurones**

#### **Approche basée sur l'analyse sur les réponses unitaires**

Les données électrophysiologiques décrites dans les paragraphes précédents indiquent que l'activité de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base est fortement modulée par la durée de l'exploitation et par la vigueur du mouvement qui suit cette exploitation dans la tâche de *foraging*. Chaque structure possède une proportion importante de neurones modulés par l'une, par l'autre, voire par ces deux variables comportementales. De plus, l'état neuronal ("*state-space*") au moment de l'initiation du mouvement indique un lien étroit de l'activité corticale et striatale dans les conditions liant durée de décision et vigueur du mouvement (longues décisions suivies de mouvements rapides par exemple), suggérant un "*manifold*" fonctionnel des interactions décision - action. Ensemble, ces résultats suggèrent que le cortex prémoteur et les ganglions de la base (du moins le territoire sensorimoteur) soutiendraient la coordination entre durée de prise de décision et contrôle de la vigueur du mouvement.

La seconde grande question de ce travail neurophysiologique concerne les facteurs influençant le comportement de l'animal pendant le *foraging* (voir chapitre 3), à savoir le contexte moteur dans lequel la tâche est effectuée, ainsi que le rythme des

récompenses reçues pendant les exploitations. Nous avons voulu savoir si ces informations contextuelles avaient un impact sur l'activité des neurones des régions de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base. Notre hypothèse est que les ganglions de la base intègrent ces informations et les utilisent pour produire des signaux adaptatifs (résultats de calculs "économiques") de durée des décisions et de vigueur des mouvements. Nous devrions donc observer une forte proportion de neurones du striatum et du globus pallidus modulés par ces informations contextuelles. Concernant PMd, son cas est particulier dans le sens où il peut potentiellement à la fois envoyer des informations contextuelles au striatum et recevoir des signaux issus des ganglions de la base (via le thalamus, voir Figure 13). Nous nous attendons donc également à trouver une forte proportion de neurones de cette structure modulée par les informations contextuelles guidant le comportement de *foraging*.

Nous avons donc tout d'abord comparé la réponse des neurones enregistrés dans les différentes structures de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base entre les différentes conditions liées aux coûts moteurs et aux rythmes des récompenses. Les proportions de neurones des différentes aires significativement modulés par les différentes conditions en début d'exploitation, avant l'exécution du mouvement, ou pendant les deux périodes, sont rapportées dans le Tableau 3 pour l'impact des coûts moteurs et celui des rythmes des récompenses.

PMd - activation type					dStr				
n = 228	rr	MC	totaux	both	n = 110	rr	MC	totaux	both
ExploitOnset	43 (19%)	80 (35%)	123	18	ExploitOnset	27 (25%)	39 (35%)	66	11
PreExit	31 (14%)	121 (53%)	152	20	PreExit	24 (22%)	58 (53%)	82	18
totaux	74	201	275		totaux	51	97	148	
both	7	47			both	9	30		

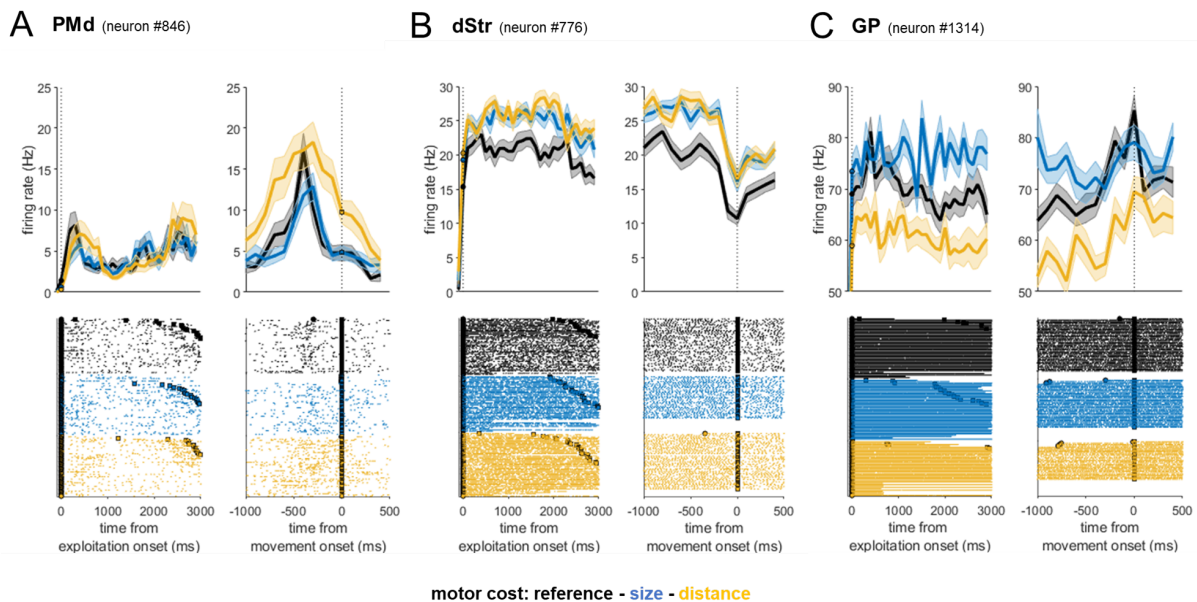
PMd - inhibition type					GP				
n = 116	rr	MC	totaux	both	n = 107	rr	MC	totaux	both
ExploitOnset	23 (20%)	41 (35%)	64	7	ExploitOnset	21 (20%)	48 (45%)	69	14
PreExit	29 (25%)	66 (57%)	95	20	PreExit	19 (18%)	50 (47%)	69	9
totaux	52	107	159		totaux	40	98	138	
both	5	30			both	3	25		

**Tableau 3 – Récapitulatif du nombre (noir) et de la proportion (% en gris) de neurones dont l'activité liée au début de l'exploitation (ExploitOnset) et précédant le mouvement (PreExit) corrèle de façon significative avec le rythme de récompense (rr) et les coûts moteurs (MC) dans le cortex prémoteur dorsal (PMd, selon le type de neurone, 'activation' et 'inhibition'), dans le striatum dorsal (dStr) et dans le globus pallidus (GP).**



### i. Modulations par les coûts moteurs

Le contexte moteur module l'activité en début d'exploitation et l'activité précédant le mouvement d'une proportion importante de neurones dans chacune des structures que nous avons enregistrées, sans différence significative lorsque ces proportions pour les différentes régions sont testées par un test de chi2. La Figure 30 illustre des exemples de neurones de PMd, du dStr et du GP modulés par les coûts moteurs. Dans le PMd et le striatum, l'activité neuronale précédant le mouvement est plus fréquemment modulée par ces facteurs moteurs que l'activité observée en début d'exploitation (tests de chi2,  $p < 0.05$  pour chaque structure). On note cependant une fraction de cellules (22% dans PMd, 27% dans le striatum) présentant des modulations pendant les deux périodes étudiées, comme illustré sur la Figure 30B pour une cellule du striatum. Dans le globus pallidus, les deux périodes temporelles sont influencées par les coûts moteurs dans des proportions importantes et similaires (~45%), mais seules 23% des cellules sont modulées à la fois en début d'exploitation et avant l'exécution des mouvements (Figure 30C).

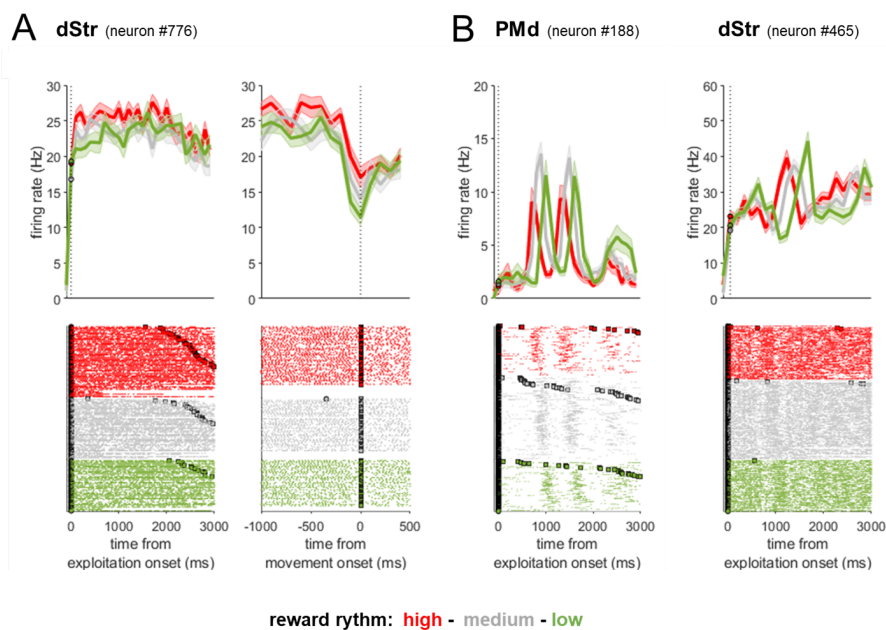


**Figure 30 – Exemple d'un neurone du cortex prémoteur dorsal (A), du striatum dorsal (B) et du globus pallidus (C) dont l'activité est influencée par les coûts moteurs dans la tâche de foraging.**

Les essais sont groupés en fonction du contexte moteur de la tâche de foraging et l'activité des neurones est alignée sur le début de l'exploitation (panels de gauche) et sur l'initiation du mouvement (panels de droite).

## ii. Modulations par les rythmes de récompense des *patches*

Concernant les rythmes de récompense, on observe que ce paramètre module également l'activité d'exploitation précoce et l'activité pré-motrice d'une fraction des neurones dans chaque structure (voir un exemple de neurone du striatum en Figure 31A). Néanmoins, cette proportion de cellules modulées est significativement inférieure à celle observée lorsque les coûts moteurs sont manipulés (tests de  $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ ). Indépendamment de la structure considérée, l'activité neuronale précédant le mouvement est globalement autant modulée par le rythme de récompenses que l'activité observée en début d'exploitation (tests de  $\chi^2$ ,  $p > 0.05$ ). À noter que la récompense modulait le plus souvent le taux de décharge des cellules, mais parfois aussi l'occurrence de l'activité pour une même fréquence de décharge. Des exemples de neurones du PMd et du striatum dont l'occurrence de l'activité varie avec l'occurrence des récompenses reçues par l'animal sont illustrés en Figure 31B.

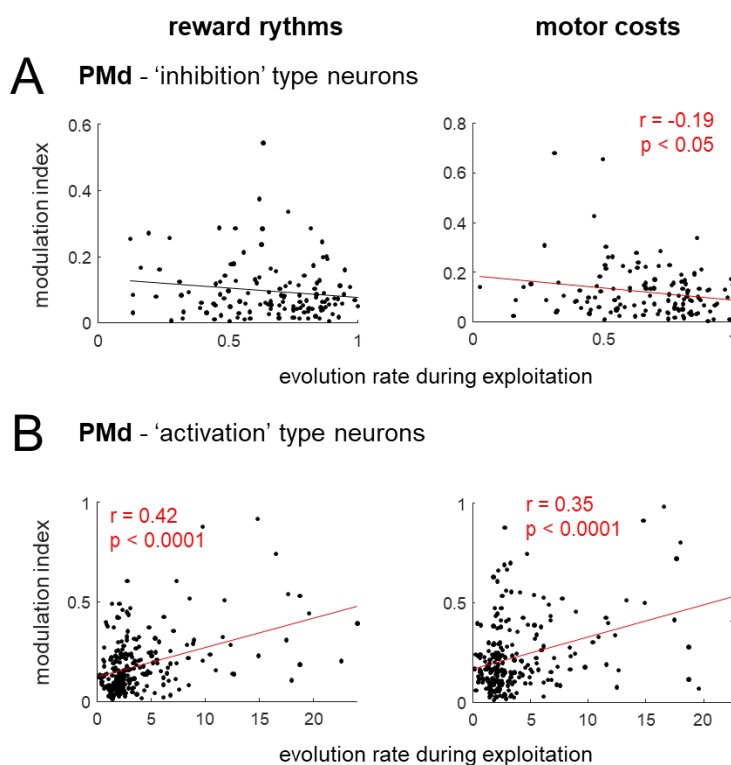


**Figure 31 – Exemples de neurones de PMd et du dStr modulés par les rythmes des récompenses pendant l'exploitation ou avant le mouvement**

*A : exemple d'un neurone du striatum dont l'activité est modulée par les rythmes de récompense pendant la tâche de foraging.*

*B : exemple d'un neurone du cortex prémoteur dorsal (PMd, gauche) et du striatum (droite) dont l'activité est modulée par l'occurrence des récompenses reçues par le singe pendant l'exploitation.*

En tenant compte des deux catégories de neurones de PMd décrites ci-dessus ('activation' et 'inhibition'), on observe que l'activité précédant le mouvement est modulée par les coûts moteurs dans des proportions équivalentes pour les deux catégories (121 sur 228 et 66 sur 116 respectivement - test de chi2,  $p = 0.5$ ). C'est également le cas lorsque l'activité est testée en début d'exploitation (80 sur 228 et 41 sur 116 - test de chi2,  $p = 0.9$ ). Concernant les rythmes de récompenses, les cellules de type 'activation' et 'inhibition' sont modulées de façon équivalente en début d'exploitation (43 sur 228 et 23 sur 116 - test de chi2,  $p = 0.8$ ), mais les cellules de type 'inhibition' sont plus souvent modulées que les cellules de type 'activation' dans la période temporelle précédant le mouvement (29 sur 116 versus 31 sur 228, chi2 (1) = 6.9,  $p < 0.01$ ).



**Figure 32 – Relation entre l'indice de modulation de l'activité neuronale dans le PMd en lien avec les coûts moteurs (droite) et les rythmes des récompenses (gauche) pour les cellules de type 'activation' (B) et 'inhibition' (A) et le taux de variation d'activité de ces cellules pendant l'exploitation.**

Pour chaque graphique, un point correspond aux valeurs d'un neurone et la droite rouge représente une régression linéaire significative.

De façon intéressante, l'indice de modulation de l'activité des neurones de PMd (quantifiant l'importance de la modulation) co-varie avec plusieurs variables liées aux propriétés des deux catégories de neurones. En particulier, quelles que soient la catégorie de cellules et la fenêtre temporelle sur laquelle l'indice a été calculé, plus l'activité de base du neurone (calculée sur une fenêtre de 200 ms suivant le début de l'exploitation) est élevée, moins il tend à être modulé par les coûts moteurs et par les rythmes de récompense (corrélations de Pearson,  $p < 0.05$  pour tous les tests). De plus, on observe une corrélation *négative* entre l'indice de modulation de la période d'exploitation des cellules de type 'inhibition' et l'évolution de leur taux de décharge pendant l'exploitation ( $r = -0.19$ ,  $p < 0.05$ , pour l'impact des coûts moteurs,  $r = -0.14$ ,  $p = 0.12$ , Figure 32A). En d'autres termes, plus la cellule de type 'inhibition' diminue son activité pendant l'exploitation, plus elle est modulée par l'information contextuelle pendant cette période d'exploitation. En revanche, on observe une corrélation significative *positive* entre l'indice de modulation de la phase d'exploitation des cellules de type 'activation' et l'évolution de leur taux de décharge pendant l'exploitation ( $r = 0.35$ ,  $p < 0.001$  pour les coûts moteurs,  $r = 0.42$ ,  $p < 0.001$  pour les rythmes de récompense, Figure 32B). En d'autres termes, plus la cellule de type 'activation' augmente son activité pendant l'exploitation, plus elle est modulée par les coûts moteurs et les rythmes de récompense pendant cette période d'exploitation. À noter que cette relation significative positive entre l'intensité de la modulation par les informations contextuelles pendant la période précoce de l'exploitation et le taux d'augmentation d'activité pendant cette exploitation se vérifie aussi pour les cellules du striatum et du globus pallidus.

### Discussion intermédiaire

Nous avons effectué des enregistrements électrophysiologiques dans des régions de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base, à savoir le cortex prémoteur dorsal (PMd), le striatum dorsal (dStr) et le globus pallidus (GP). Ces enregistrements extracellulaires ont été réalisés chez un de nos singes (singe G) réalisant une tâche simple de *foraging*. Comme mentionné dans le chapitre 3, nos deux singes présentent des résultats comportementaux suggérant un mécanisme de compensation entre la durée de l'exploitation et la vigueur du mouvement. Ainsi, pour les essais où la phase d'exploitation était longue, les mouvements vers l'autre source de récompenses

étaient plus vigoureux, probablement pour limiter la dévaluation temporelle de la récompense.

Dans ce chapitre, basé sur les enregistrements électrophysiologiques réalisés chez le singe G, nous avons vu que l'activité neuronale dans nos régions d'intérêt est étroitement liée au comportement, en particulier lorsque l'on considère la fenêtre temporelle juste avant l'exécution du mouvement dans le GP et le PMd. Il est intéressant de noter que les cellules sont dans la majorité des cas modulées par une seule des deux variables comportementales, i.e. la durée d'exploitation (ED) ou la vitesse du mouvement (VP). Nous avons également observé que les neurones du dStr ont tendance à corrélérer davantage avec ED qu'avec VP, tandis que dans le GP, il y a plus de neurones corrélant avec VP qu'avec ED. De plus, nous notons un gradient croissant des proportions de neurones corrélant avec VP avant le mouvement à travers nos structures d'intérêt (dStr < GP < PMd). Ainsi, nos résultats suggèrent un rôle complémentaire de ces régions dans la coordination entre la décision et l'action dans cette tâche. Les résultats des analyses populationnelles de type "state-space" soutiennent également le mécanisme de compensation entre décision et action observé au niveau comportemental.

En ce qui concerne la sensibilité des neurones face au contexte, nous constatons une modulation de l'activité neuronale dans chaque structure en réponse aux coûts moteurs associés à l'exécution des mouvements, tant juste avant le mouvement que pendant les phases d'exploitation. Une certaine proportion de neurones est également modulée par les rythmes de récompense des *patches* mais elle est inférieure à celle des neurones modulés par les coûts moteurs. Ces résultats suggèrent un lien étroit entre l'activité neuronale dans le circuit cortex sensorimoteur - ganglions de la base et l'intégration des informations contextuelles importantes pour le *foraging*. De façon intéressante, les informations liées à la récompense influencent moins l'activité du striatum dorsal que celles liées aux coûts moteurs. Ce dernier résultat tend à confirmer les données récentes suggérant que le striatum dorsal serait davantage impliqué dans la prise en compte de l'effort dans lequel un mouvement est exécuté que le contexte de récompense du comportement ([Rueda-Orozco & Robbe, 2015](#)).

Enfin, on observe un tuning de plus en plus tardif à travers nos structures d'intérêt puisqu'il apparaît d'abord dans PMd, puis dans le dStr et enfin dans le GP. Il semblerait donc que le rôle du GP soit davantage lié à l'envigoration du comportement plutôt qu'à la sélection, cette dernière étant probablement sous-tendue par PMd entre autres. Ces résultats confirment ce qui avait été montré dans la tâche des jetons par David Thura et Paul Cisek. En effet, leur étude de 2014 ([Thura & Cisek, 2014](#)) a montré que l'activité de PMd et de M1 est liée aux *evidences* sensorielles qui guident le choix ainsi qu'à l'urgence décisionnelle chez les singes effectuant la tâche des jetons. Les conclusions de leur étude de 2018 ([Cisek & Thura, 2018](#)) indiquent que, contrairement aux régions corticales prémotrices et motrices, le GP ne participe pas au processus de délibération mais plutôt à l'envigoration du comportement. Il est probable que l'intégration des informations visuelles guidant la prise de décision fasse également intervenir le cortex préfrontal (PFC), notamment dans la gestion des informations relatives aux jetons et aux règles qui informent les processus sensorimoteurs. Nous avons collecté quelques données électrophysiologiques du singe G pendant la réalisation de la tâche des jetons mais elles ne sont pas suffisantes pour être exploitées. Il serait donc intéressant, à l'avenir, de recueillir davantage de données électrophysiologiques afin de permettre une étude comparative plus approfondie du fonctionnement de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base entre ces deux tâches.

Ensemble, ces résultats indiquent que la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base joue un rôle clé dans la coordination de la durée d'exploitation et la vigueur du comportement en combinant et en traitant des paramètres importants, notamment le rythme de récompense des *patches* et les coûts moteurs.

# DISCUSSION GÉNÉRALE



## Résumé des résultats

Dans ce travail de thèse, pour investiguer la coordination entre décision et action, nous avons adopté une approche comparative en étudiant deux espèces primates, à savoir le singe macaque et l'humain sain, exécutant les deux mêmes tâches de prise de décision entre actions. Notre objectif était de proposer une description des principes comportementaux et neuronaux régissant la coordination entre la prise de décision et l'action et de tester leur généralisation entre paradigmes expérimentaux et modèles d'étude. Pour ce faire, nous avons étudié comment les sujets déterminent leurs durées de décision et la vigueur de leurs mouvements selon le contexte. Les mécanismes identifiés sont la co-régulation, où les deux processus sont contrôlés dans le même sens, et la compensation, caractérisée par des ajustements opposés entre la prise de décision et l'action (voir Figures 12B et 12C). Nous avons identifié ces mécanismes à différentes échelles, notamment au cours des essais individuels, entre blocs d'essais groupés selon des conditions spécifiques, ainsi qu'entre les sessions chez les singes et entre les individus chez les humains. Nous avons établi que le choix de ces différents mécanismes de coordination répond à des principes d'optimisation économique du comportement, avec notamment la volonté des individus de limiter la dévaluation temporelle de la récompense. Enfin, nous avons décrit chez le singe l'activité neuronale dans plusieurs régions de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base, au sein desquelles nous avons identifié des marqueurs neurophysiologiques de cette coordination décision - action, sous-tendue par l'intégration des informations pertinentes aux calculs économiques permettant cette coordination.

### 1) Tâche de prise de décision perceptuelle (tâche des jetons)

Dans cette tâche de prise de décision guidée par des indices visuels, nous avons observé que, lorsque le contexte moteur impose des mouvements lents et précis, les sujets humains ont tendance à raccourcir leurs durées de décision. Ce "sacrifice" de leur durée de décision peut s'expliquer par une volonté des sujets de compenser l'effort investi dans le mouvement (les mouvements précis exigent un plus haut niveau de contrôle moteur) ou de limiter la dévaluation par le temps de l'objectif à atteindre

(les mouvements lents sont plus longs et donc plus pénalisants). Cette dernière option (i.e. la limitation de la dévaluation temporelle de la récompense ou du taux de récompense) est corroborée par les résultats de l'étude où la cinématique des mouvements de réponse est contrainte, notamment dans la condition "Temps" où le mouvement est fortement pénalisé temporellement, ce qui entraîne une réduction des durées de décision de la part des sujets.

Un résultat majeur de ce travail de thèse est l'identification de ces ajustements, notamment de type compensation, à plusieurs niveaux. En effet, au-delà des ajustements entre blocs d'essais définis par un contexte particulier, ils s'observent à un niveau plus global : les sujets présentant les durées de décision les plus longues sont également ceux qui réalisent les mouvements les plus courts. On observe également cela à une échelle très locale, d'un essai à l'autre. En effet, lorsque l'on observe un phénomène de ralentissement post-erreur au niveau de la décision, ce choix plus long s'accompagne d'un mouvement plus rapide. De façon encore plus remarquable, les ajustements de durées de mouvements d'un essai à l'autre entraînent également des ajustements de la durée de décision précédant le mouvement et ce, toujours en faveur d'un mécanisme de compensation.

Contrairement aux humains, les singes réalisent la tâche au cours de nombreuses sessions, ce qui permet de décrire l'évolution des mécanismes de coordination au cours du temps. Ceci nous a permis de proposer que la co-régulation des durées de décision et de la vigueur des mouvements soit le mécanisme de coordination décision - action "par défaut", et que celui-ci évolue éventuellement en fonction des opportunités d'optimisation économique du comportement. En effet, avec l'expérience et l'entraînement, l'un de nos singes a changé de stratégie, commençant alors à compenser les deux processus à mesure que ses durées de décision s'allongeaient, exprimant possiblement là encore la volonté de limiter le temps investi dans le comportement global et ainsi la baisse du taux de récompense. Des résultats confortant cette possibilité sont observés pour deux autres singes qui compensaient d'autant plus que leurs durées de décisions étaient longues sur une tâche similaire.

## 2) Tâche de prise de décision basée sur la valeur (*foraging*)

Dans le second paradigme expérimental, basé sur une tâche de *foraging* où les sujets doivent décider entre exploiter une source de récompenses qui s'appauvrit ou bien la quitter pour explorer une autre source, nous observons également les deux mécanismes de coordination de la décision et de l'action évoqués ci-dessus.

Environ la moitié des sujets humains co-régulent décisions et actions à l'échelle des essais, tandis que les singes les compensent dans la majorité de leurs sessions. Malgré ces résultats disparates, le principe économique que nous avons identifié dans la tâche des jetons et qui semble déterminer le mode de régulation des durées des décisions et des actions (à savoir, la volonté de limiter une dévaluation temporelle trop importante des succès) semble également s'appliquer dans cette tâche. En effet, chez les sujets humains pour qui la co-régulation est significative, on observe que ceux ayant des durées de décision longues ont tendance à être ceux qui co-régulent le moins. En ce qui concerne le singe G, on constate qu'elle compense de moins en moins au fil des sessions, ce qui coïncide avec la diminution de ses durées d'exploitation. Enfin, le singe B compense de plus en plus à mesure que ses durées d'exploitation augmentent. Ainsi, dans cette tâche également, où la décision n'est pas guidée par des indices perceptuels, le mécanisme de coordination entre décisions et actions employé semble être adaptatif et répondre à un principe d'optimisation économique basé sur la limitation de la perte de temps.

La variabilité de ces résultats comportementaux (voir Tableau 3) illustre néanmoins la complexité des mécanismes de coordination entre décision et action aux différentes échelles d'étude.

	Study 1		Study 2		Foraging	
	Humans	Monkeys	Humans	Monkeys	Humans	Monkeys
within subjects (or sessions)	co-regulation (5/21) compensation (6/21)	co-regulation (14/46) switch (9 vs. 18/71)	co-regulation (3/31) compensation (19/31)	-	co-regulation (11/20)	compensation (15/20) compensation (48/84)
between blocs	compensation	co-regulation	compensation	-	-	not clear
trial-to-trials	compensation	-	compensation	-	-	-
between subjects (or sessions)	compensation	no relationship compensation	no relationship	-	co-regulation	compensation co-regulation

**Tableau 3 - Récapitulatif des mécanismes de coordination de la décision et de l'action dans nos différentes tâches comportementales pour les deux modèles étudiés et selon différentes échelles d'analyse**

*Les résultats des sujets humains reposent sur l'analyse des durées de décision (ou d'exploitation pour la tâche de foraging) et la durée des mouvements tandis que chez les singes, sur les durées de décision (ou d'exploitation) et la vitesse des mouvements.*

*Pour les singes, les textes en bleu correspondent au singe B et les textes verts, au singe G.*

### **3) Bases neurales de la coordination entre décision et action**

Les enregistrements électrophysiologiques effectués dans la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base ont révélé l'implication de plusieurs régions dont le cortex prémoteur dorsal (PMd), le striatum dorsal (dStr), les segments externe (GPe) et interne (GPi) du globus pallidus, dans la coordination des décisions et des actions chez notre singe implanté (le singe G). Les analyses des activités unitaires ont montré qu'un pourcentage significatif de neurones présentaient un taux de décharge, en début d'exploitation ou avant le début du mouvement, corrélé aux variables comportementales régissant la coordination décision - action, à savoir la durée d'exploitation et la vigueur du mouvement. Ces résultats pointent vers un rôle important de ces structures dans la détermination de la durée du comportement.

Ces résultats sont corroborés par les analyses populationnelles, réalisées par réduction de dimensions, qui suggèrent que PMd et le dStr opéreraient de concert pour coordonner ces durées de comportement. En effet, lorsque les essais sont regroupés selon la durée de l'exploitation (courte versus longue) et la vigueur du mouvement (faible vs. élevée), il apparaît que les trajectoires neurales des essais avec une décision longue chevauchent celles des essais avec un mouvement vigoureux et inversement.

Ces analyses populationnelles révèlent aussi que l'émergence de la préférence directionnelle des neurones, reflétant la sélection du mouvement à venir, est plus tardive dans le dStr que dans PMd, et encore plus dans le GP. Ces résultats suggèrent que le cortex sensorimoteur, et non pas les ganglions de la base, permet la sélection de l'action, du moins lorsque le choix concerne la direction d'un mouvement à effectuer au sein d'une même catégorie d'actions (mouvements du bras dans notre cas).

Enfin, nous avons montré que l'activité au sein de ce réseau cortex sensorimoteur - ganglions de la base est fortement modulée par les informations contextuelles influençant la durée des décisions et la vitesse du mouvement. En particulier, nous observons une modulation importante de l'activité neuronale de toutes les structures en réponse aux coûts moteurs associés à l'exécution des mouvements, aussi bien avant l'exécution du mouvement que pendant les phases d'exploitation. Bien qu'une certaine proportion de neurones soit également modulée par les rythmes de récompense des *patches*, cette modulation est moindre que celle observée pour les coûts moteurs. Dans l'ensemble, ces observations suggèrent une étroite relation entre l'activité neuronale dans la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base, l'intégration des coûts moteurs et des rythmes de récompense des *patches*, ainsi que la production adaptée du comportement en fonction du contexte dans lequel il se déroule.

## **Généralisation des principes entre tâches et espèces**

La variabilité des résultats comportementaux observés souligne la complexité des mécanismes de coordination entre la prise de décision et l'action, tout particulièrement lorsque cette coordination est étudiée à différentes échelles d'analyse. Malgré cette variabilité, les différents travaux menés durant cette thèse nous ont permis d'identifier (1) certains principes sous-tendant cette coordination, (2) des mécanismes permettant l'expression de ces principes et (3) des activités neuronales compatibles avec ces mécanismes. Ces différents niveaux de description de la coordination décision - action nous incite donc à discuter l'ensemble de ces résultats en adoptant le cadre des trois niveaux de Marr ([Marr, 1982](#)) qui favorise une compréhension plus globale des principes en jeu.

Dans ce cadre, le **niveau computationnel**, le plus "abstrait", interroge la raison pour laquelle les individus coordonnent leurs décisions et leurs actions, en mettant l'accent sur les principes sous-jacents à cette coordination et ce qui la guide. Le **niveau algorithmique** décrit les mécanismes utilisés pour réaliser cette coordination, en se penchant sur la manière dont les individus coordonnent leurs décisions et actions (i.e.

la co-régulation ou la compensation). Enfin, le **niveau implémentational** explore les bases neurales de cette coordination, en examinant le fonctionnement des circuits cérébraux sous-jacents.

### 1) **Niveau computationnel : le taux de récompense comme facteur de haut-niveau guidant le comportement**

Un des objectifs principaux de cette thèse était d'identifier les principes sous-tendant les interactions décision - action au niveau comportemental, et de tester si ces principes sont généralisables entre une tâche de prise de décision perceptuelle et une tâche de prise de décision basée sur la valeur, ainsi qu'entre espèces primates.

Il a été montré que le taux de récompense est la variable comportementale que les individus tendent à optimiser lorsqu'ils sont confrontés à une succession de prises de décisions. Plus que la précision de leur choix, c'est donc ce compromis entre précision, temps et effort investi qui semble guider en premier lieu leurs comportements dirigés vers un but (Balci et al., 2011; Bogacz et al., 2010). Dans le domaine du contrôle moteur, les travaux menés par l'équipe de Shadmehr depuis une quinzaine d'années indiquent l'exécution des mouvements répond également à ces principes d'optimisation du taux de récompense (pour une revue, voir Shadmehr & Ahmed, 2020). Les résultats comportementaux décrits dans ce travail de thèse sont compatibles avec cette théorie puisque, dans nos deux tâches, les sujets ajustent la durée de leur choix et de leurs mouvements de telle façon à optimiser leur taux de récompense, ou du moins à limiter sa chute. Comme mentionné dans l'introduction de ce manuscrit, cette variable dépend de la probabilité d'obtenir une récompense et des coûts associés à son obtention, à savoir l'effort et le temps. Ainsi, le paradigme expérimental considéré exercera une influence sur la stratégie adoptée par les sujets.

#### a) **Particularités des paradigmes expérimentaux étudiés**

Dans la tâche de prise de décision perceptuelle (tâche des jetons), les sujets humains gagnaient une certaine somme d'argent en échange d'une session complétée. Dans cette tâche, les sujets pouvaient commettre des erreurs de décision (i.e. choisir la

mauvaise cible) et/ou de mouvement (en manquant la cible de réponse). Dès lors, ils devaient réaliser plus d'essais afin d'atteindre l'objectif du nombre d'essais corrects fixé par l'expérimentateur. Dans ce type de paradigme, on suppose que les sujets cherchent à réaliser le nombre d'essais corrects demandés en une durée minimum de temps. Ceci implique d'être rapide, tout en limitant les erreurs afin de limiter la chute de leur taux de succès (i.e. le nombre de bonnes réponses par unité de temps, approximation de leur taux de récompense). Dès lors, les ajustements de la durée du comportement (décisionnel et/ou moteur), mais également les conséquences de ces ajustements de durées, à savoir l'impact sur la précision (décisionnelle et/ou motrice, compromis vitesse-précision), ont un impact direct sur la réalisation de cet objectif.

En revanche, dans la tâche de *foraging*, il n'y a pas de "mauvaise" réponse possible car les sujets sont libres d'exploiter et d'explorer les sources de récompenses à leur guise, guidés par la valeur qu'ils attribuent à l'exploitation d'un *patch* qui s'appauvrit et au mouvement requis pour changer de *patch* (sans contrainte imposée). La précision du comportement a donc ici moins d'importance mais le paramètre temporel (et dans une moins mesure, énergétique) reste crucial. En effet, il est important de trouver le bon moment ou quitter une source de récompense en cours d'exploitation ainsi que la bonne vigueur du mouvement à exécuter pour rejoindre l'autre source, car ces durées ont un effet direct sur le taux de récompense obtenu par l'individu (Charnov, 1976; Yoon et al., 2018). En effet, à partir d'une certaine durée d'exploitation, il devient plus coûteux d'attendre la récompense suivante en raison de sa dévaluation temporelle que de réaliser le mouvement d'exploration permettant d'initier l'exploitation d'une nouvelle source de récompenses.

Dans ce cadre où le taux de récompense dicte le comportement à adopter lorsqu'un individu est confronté à une succession de décisions entre actions, nous devons pointer une limite de notre protocole de *foraging* employé chez l'humain. Bien que nous demandions aux sujets d'accumuler autant de points que possible en une certaine durée, le montant d'argent qu'il recevait pour la session complétée ne dépendait pas de leur score. Par conséquent, ils n'avaient pas réellement de possibilité de maximiser leur taux de récompense puisque la somme d'argent à gagner était fixe et la durée de l'expérience également. Nous revenons sur cette limite dans le



paragraphe ci-après traitant des mécanismes de coordination employés par les sujets en fonction des protocoles expérimentaux.

### **b) Différences entre les espèces étudiées**

Un autre objectif de cette thèse était d'évaluer si ces principes comportementaux sont communs aux deux espèces de primate que nous avons testées. En effet, on suppose également que les singes tentent de maximiser leur taux de récompense global (i.e. à l'échelle de la session) mais, pour renforcer leur motivation au travail, ils reçoivent des gouttes de jus à chaque essai correct réalisé. En effet, il s'agit d'animaux très sensibles à la dévaluation temporelle de la récompense et il serait impossible de leur demander de réaliser des centaines d'essais sans récompense immédiate.

Dans la tâche de prise de décision perceptuelle (i.e. la tâche des jetons), les singes reçoivent du jus à chaque essai correct, ce qui signifie que les erreurs de décision ou de mouvement sont également pénalisantes pour eux. De plus, étant donné qu'ils doivent réaliser un certain nombre d'essais corrects pour terminer chaque session (comme pour les sujets humains), motivés par l'obtention d'un "jackpot" (i.e. un fruit qu'ils apprécient beaucoup), on peut supposer qu'ils essaient d'optimiser leur taux de récompense global en terminant leur session le plus rapidement possible. Cela leur permettrait de maximiser la quantité de récompenses immédiates obtenues par rapport à la durée totale de la session et d'obtenir plus rapidement le jackpot. Néanmoins, cela peut constituer un certain niveau d'abstraction pour des singes, car elle implique de comparer les récompenses immédiates avec une récompense à long terme, qui survient après plusieurs dizaines de minutes. Le fait que ces animaux réalisent des dizaines de sessions dans le cadre des protocoles que nous avons mis en œuvre permet néanmoins de considérer la possibilité d'un apprentissage des caractéristiques (notamment temporelles) de la tâche leur permettant d'ajuster progressivement leur comportement afin d'optimiser sur la durée ce taux de récompense à l'échelle globale.

Dans la tâche de prise de décision basée sur la valeur, les singes reçoivent encore des récompenses immédiates. Mais les séances se terminant s'ils en récoltent une certaine quantité, ils pourraient donc également optimiser leur taux de récompense global en atteignant l'objectif demandé en un minimum de temps, tout en limitant au

mieux leur dépense énergétique. Des études ont en effet montré que ces animaux se comportent conformément aux prédictions d'un modèle théorique d'optimisation du comportement de *foraging* (Blanchard & Hayden, 2015; Calhoun & Hayden, 2015).

Ainsi, bien que nous supposions que l'objectif global (l'optimisation du taux de récompense) soit semblable entre tous les individus, nous pouvons nous attendre à des différences de stratégies au niveau algorithmique. En effet, les mécanismes de coordination peuvent varier selon le paradigme expérimental et divers paramètres ainsi que la sensibilité à ces paramètres qui peut différer non seulement entre les individus d'une même espèce, mais aussi entre différentes espèces.

## **2) Niveau algorithmique : les mécanismes de coordination des décisions et actions**

### **a) Importance du contexte**

#### **i. Optimisation du taux de récompense non possible**

Si l'on postule que le taux de récompense est la variable que les individus cherchent à maximiser, il devient alors pertinent d'examiner les mécanismes de coordination entre la décision et l'action dans des paradigmes où il n'est pas possible d'optimiser ce taux de récompense (ou du moins où il n'est pas plus avantageux pour les sujets de le faire).

Par exemple, une récente étude menée par Carsten et collègues (Carsten et al., 2023) utilise une tâche de prise de décision perceptuelle, où l'information guidant le choix varie au cours de chaque essai (une adaptation de la tâche des jetons), permettant de mesurer séparément la durée de la décision et la durée des mouvements. Dans cette tâche, les mouvements de réponse consistent à appuyer de façon répétée sur les touches d'un clavier d'ordinateur (*tapping*). Néanmoins, ce paradigme expérimental ne permet pas d'optimiser le taux de récompense puisque la durée de cette phase de mouvements est fixée (quelle que soit la vitesse de *tapping*), ce qui empêche les sujets de gagner du temps en agissant plus rapidement. Leurs résultats montrent que lorsque les sujets étaient encouragés à prendre des décisions rapidement, ils réalisaient spontanément des mouvements plus rapides (et vice versa pour les décisions lentes, suivies par des mouvements plus lents). Inversement, lorsque les sujets sont

contraints de répondre avec des mouvements rapides, ils avaient tendance également à raccourcir leurs décisions (et inversement si des mouvements lents sont demandés). Dans cette étude, les résultats indiquent que la décision et l'action sont régulées de manière conjointe (co-régulation), résultat que nous interprétons **comme un mode de coordination "par défaut"** lorsque l'optimisation du taux de récompense n'est pas un objectif pour l'individu engagé dans le comportement.

Des conclusions similaires sont également observées dans une étude où le processus de décision est de nature sensorimotrice et automatique, ne relevant donc pas d'un processus de délibération lent, plus "cognitif". Effectivement, Kita et al. (Kita et al., 2023) ont employé une tâche dans laquelle les participants devaient réaliser un mouvement du bras pour atteindre une cible parmi quatre options possibles, et ce en réponse à l'occurrence d'un signal auditif leur permettant d'anticiper l'initiation du mouvement. Leur étude a montré que le fait de demander aux participants d'augmenter la vitesse du mouvement entraînait une sélection et une préparation de l'action (proxy de la durée de la décision) plus rapide. De plus, ils ont constaté que la relation inverse était également vérifiée : exercer une pression sur les participants pour accélérer leur sélection d'action conduisait à des augmentations de la vigueur des mouvements. Dans ce paradigme très différent de ceux discutés ci-dessus, les sujets n'avaient là encore pas de moyen d'optimiser leur taux de succès à l'échelle de l'essai individuel et donc à l'échelle de la session (la durée des essais était constante quelle que soit la durée de comportement des individus). La co-régulation mise en évidence par Kita et collaborateurs est donc compatible avec l'hypothèse selon laquelle ce mode de coordination représente le mécanisme d'interaction "par défaut", lorsque la maximisation du taux de succès n'est pas possible.

Les études mentionnées ci-dessus ont étudié les mécanismes de coordination de la décision et de l'action à l'échelle de blocs d'essais. Or, nous avons observé que les mécanismes de coordination entre la décision et l'action peuvent être étudiés à différentes échelles. Dans notre tâche de *foraging*, réalisée avec des sujets humains (voir chapitre 3), nous examinons cette relation à l'échelle des essais individuels, où il n'est également pas possible pour eux d'optimiser leur taux de récompense. En effet, les sujets n'avaient pas de récompense immédiate dépendant de leur performance (seulement l'accumulation de points) et la durée de la session était fixe. Dans ce

contexte, nous observons qu'un peu plus de la moitié des sujets co-régulent leurs durées d'exploitation et leurs durées de mouvement à l'échelle des essais. En examinant une autre échelle de coordination entre décision et action, à savoir entre les sujets, nous observons également de la co-régulation. Les sujets ayant les durées de décision les plus longues sont également ceux ayant les durées de mouvement les plus longues.

Ces résultats sont donc compatibles avec l'hypothèse d'un mécanisme de coordination des décisions et des actions dépendant de la possibilité d'optimiser le taux de récompense. Pour le confirmer, il serait intéressant de tester dans le futur des sujets humains sur la tâche de *foraging strictement identique à celle effectuée* par les singes. Ainsi, s'ils pouvaient gagner de l'argent à chaque point récolté et que la durée de la session dépendait de leur performance, notre prédiction est qu'ils compenseraient leurs décisions et leurs actions pour optimiser leur taux de récompense. Le fait que nous observions chez les sujets qui co-régulent à l'échelle des essais une tendance à moins co-réguler lorsque leur durée d'exploitation est longue pourrait en effet soutenir cette prédiction.

## **ii. Optimisation du taux de récompense possible**

Dans notre tâche de prise de décision perceptuelle (tâche des jetons - études 1 et 2), le taux de récompense peut être optimisé car les jetons restant dans la cible centrale accélèrent une fois que le sujet a répondu. Cette particularité incite donc les sujets à décider et à bouger rapidement afin de gagner du temps en raccourcissant le délai temporel entre chaque essai. Cependant, étant donné qu'un certain nombre d'essais corrects doivent être réalisés pour terminer la session, les sujets doivent également faire preuve de précision, ce qui peut impliquer un ralentissement du comportement (c'est le principe du compromis entre vitesse et précision). Malgré cette contrainte de précision, nous observons des mécanismes de compensation temporelle entre la décision et l'action à l'échelle des essais chez nos sujets humains, leur permettant de limiter la chute du taux de récompense lorsque des mouvements longs sont exécutés par exemple, et révélant l'importance du facteur temps pour le comportement dirigé vers un but (Verdel et al., 2023). En effet, ce dernier est influencé non seulement par le temps nécessaire pour décider mais aussi par le temps passé à exécuter le

mouvement. Une stratégie de compensation temporelle est logique si l'on suppose que le but de tout comportement, incluant la décision et le mouvement exprimant ce choix, visent à atteindre un état plus gratifiant. Dans ce cadre, retarder l'accomplissement du comportement décisionnel et moteur équivaut à diminuer la valeur gratifiante de ce comportement (Haith et al., 2012; Shadmehr et al., 2010). Des résultats similaires sont également observés chez les singes, bien qu'ils semblent par défaut co-réguler les deux processus. Cependant, à mesure que les singes deviennent 'experts' de la tâche au cours des sessions successives, nous observons un changement progressif de stratégie en faveur d'un mécanisme de compensation, en particulier pour l'un de nos singes, mise en place qui coïncide avec l'augmentation de la durée globale de ses décisions.

De la même manière, dans la tâche de *foraging*, où il n'y a pas de mauvaise réponse possible, les singes compensent leurs durées d'exploitation en réalisant des mouvements vigoureux pour limiter la dévaluation des récompenses immédiates et optimiser le taux de récompense global. Ce mécanisme de compensation est particulièrement marqué lors des sessions où les durées d'exploitation sont longues.

Une étude récente menée par Herz et ses collègues (Herz et al., 2022) indique également l'existence d'un mécanisme flexible de coordination de la décision et de l'action. Ils observent en effet une compensation à l'échelle de l'essai individuel (une décision longue sera suivie d'un mouvement rapide) mais les résultats indiquent une tendance à la co-régulation à l'échelle des blocs d'essais. En effet, les auteurs montrent que les essais réalisés avec des instructions favorisant la vigueur ont significativement réduit les temps de réaction et augmenté la vitesse des mouvements par rapport aux essais où les instructions étaient de type 'précision'. Enfin, de façon très intéressante, une autre étude récente menée chez l'humain indique également que les mêmes individus sont capables d'adopter différents modes de coordination en fonction du contexte dans lequel ils se comportent. Et tout comme le suggèrent nos résultats, ce choix du mode de coordination semble dicté par l'opportunité d'optimiser le taux de récompense (Fievez et al., 2023).

Dans l'ensemble, ces résultats indiquent que la coordination entre décisions et actions met en œuvre des mécanismes plus élaborés que le simple contrôle par un signal de régulation unique entraînant une co-régulation systématique des deux processus

(Thura, 2020; Thura et al., 2014). Ils suggèrent au contraire une grande flexibilité dépendante de nombreux facteurs, à la fois externes, dépendant du contexte, et interne tels que la motivation propre de l'individu à réaliser la tâche. Ils soulignent également l'importance d'examiner ces phénomènes à différentes échelles afin de pouvoir tenir compte de l'ensemble de ces différents facteurs. Il serait par exemple intéressant, à l'avenir, de tester des sujets humains sur plusieurs dizaines de sessions afin d'observer si, tout comme les singes, leur stratégie évolue avec leur niveau d'expertise dans la tâche.

## **b) Influence du paradigme expérimental**

### **i. Pression temporelle / urgence**

Un autre paramètre pouvant influencer la stratégie de coordination de la décision et de l'action des sujets est la pression temporelle. En effet, dans la tâche des jetons, les sujets doivent répondre avant que tous les jetons ne sautent dans leur cible respective, ce qui induit un signal d'urgence croissant au cours de leur délibération (Cisek et al., 2009; Thura et al., 2012).

Des études antérieures sur cette tâche des jetons avaient déjà montré que les décisions les plus longues s'accompagnent des mouvements les plus vigoureux (Thura, 2020; Thura et al., 2014) avec des analyses menées à l'échelle des essais individuels et des blocs d'essais définis par le contexte décisionnel dans lequel la tâche était effectuée. L'interprétation proposée à l'époque était que l'urgence décisionnelle et la vigueur du mouvement étaient co-régulées par un signal unique. En effet, dans cette tâche et à l'échelle de l'essai individuel, les longues décisions sont prises sous une forte pression temporelle car il reste peu de jetons dans le cercle central et il faut décider avant qu'ils n'aient tous sauté. Le niveau d'urgence des sujets est donc élevé et cela s'accompagne souvent d'un mouvement de réponse vigoureux, bien qu'aucune consigne concernant l'action ne soit donnée aux sujets. Néanmoins, avec les résultats de ce travail de thèse, nous proposons une réinterprétation de ces résultats en suggérant que ce mécanisme pourrait plutôt refléter de la compensation temporelle entre décision et action, bien que la pression temporelle puisse influencer, voire favoriser ce comportement.

Dans la tâche de *foraging*, la pression temporelle n'est pas aussi présente en raison du paradigme expérimental utilisé. En effet, aucune contrainte temporelle n'est imposée aux sujets et leur comportement dépend de la valeur qu'ils attribuent au rythme des récompenses du *patch* qu'ils exploitent ainsi qu'au mouvement nécessaire pour aller dans l'autre *patch* pour commencer une nouvelle phase d'exploitation. Cependant, la volonté des sujets d'optimiser leur taux de récompense, c'est-à-dire le nombre de récompenses (ou points pour les humains) obtenues par rapport à la durée de la session, peut induire une pression temporelle implicite et donc favoriser le mécanisme de compensation.

## **ii. Dissociation temps/effort nécessaire pour comprendre précisément ces principes économiques**

Un autre objectif de cette thèse était d'identifier les principes économiques déterminant la coordination entre prise de décision et action. Identifier le paramètre considéré comme le plus pénalisant par les sujets, qu'il s'agisse du temps ou de l'effort, permet donc de caractériser une partie de ces principes économiques. En effet, ces deux paramètres sont considérés comme coûteux par les individus et peuvent donc influencer leurs processus décisionnels, mais ils sont imbriqués dans un compromis comme mentionné dans l'introduction de ce manuscrit. Par exemple, un mouvement vigoureux peut permettre de réduire sa durée (ce qui sera perçu positivement car réduit la dévaluation temporelle de la récompense) mais augmenter la dépense énergétique (perçu négativement), et vice versa avec un mouvement moins vigoureux. Nos observations chez les sujets humains dans une tâche permettant de tester spécifiquement cette hypothèse (chapitre 1, étude 2) suggèrent que le temps est considéré comme le coût le plus pénalisant. En effet, nous constatons des mécanismes de compensation temporelle entre la décision et l'action dans nos expériences permettant de limiter une chute du taux de récompense. Ce résultat peut sembler surprenant au regard des études antérieures qui ont montré que les coûts biomécaniques associés à l'exécution des mouvements influencent la prise de décision des individus, qu'elle soit motrice, guidée par des indices perceptifs ou par la valeur (Cos et al., 2011; Hagura et al., 2017; Marcos et al., 2015; Pierrieau et al., 2021). Cependant, il est important de noter que le coût temporel (associé à l'aspect décisionnel ou bien au mouvement) peut être compensé dans les paradigmes



expérimentaux que nous avons utilisés dans ces travaux de thèse tandis que l'effort ne peut pas l'être (ou du moins, directement). Dans une étude visant à tenir de cette limite, les auteurs ont constaté que les ressources énergétiques peuvent également être partagées entre la décision et l'action, et ce de manière non uniforme de façon à favoriser le processus qui a le plus d'importance dans la tâche (la prise de décision dans le cas de cette étude) (Leroy et al., 2023).

La suite de ce travail de thèse sera consacrée à l'étude des bases neurales sous-tendant ces calculs économiques chez des singes effectuant une version de la tâche de *foraging* qui permet de dissocier l'effet du temps et de l'effort sur les mécanismes de coordination entre la décision et l'action. Il est également envisageable d'étudier le comportement et les bases neurales des singes sur la même tâche que Leroy et collaborateurs, permettant ainsi de tester l'hypothèse selon laquelle la gestion des ressources énergétiques liées à l'effort est partagée entre la décision et l'action également dans une tâche qui le permet.

### **c) Mécanismes de coordination dépendent des espèces étudiées ?**

Vu que l'étude des bases neurales régissant la coordination entre décision et action se fait par enregistrements électrophysiologiques chez le singe, nous nous sommes d'abord assurés que ces animaux possédaient les mêmes mécanismes de coordination que les humains. Malgré des principes communs aux deux espèces (chapitres 2 et 3), il convient de considérer les différences liées à l'aspect évolutif et au tempérament de chaque espèce.

La tâche des jetons, bien qu'elle tente de reproduire l'environnement dynamique et changeant dans lequel nous évoluons, reste peu écologique. C'est pourquoi l'étude des principes comportementaux régissant la coordination entre décisions et actions dans une tâche de *foraging* (plus écologique) était importante. De plus, nos dispositifs expérimentaux impliquent la manipulation d'un levier pour contrôler un curseur à l'écran. Alors que cette association entre les mouvements du bras et le curseur à l'écran est intuitive pour la plupart des humains (du fait de l'utilisation d'ordinateurs dans notre vie quotidienne), elle est peu familière pour les singes. Cela nécessite donc un apprentissage de leur part. De plus, le dispositif expérimental étant contraignant

puisque les singes sont assis dans une chaise de contention, cela peut également influencer leurs stratégies et comportements. Ainsi, il serait intéressant de les tester à l'avenir sur les mêmes tâches, mais dans un contexte de semi-liberté, afin de déterminer si l'aspect motivationnel est similaire entre un environnement contraint et un environnement plus écologique et si l'on observe les mêmes principes comportementaux.

Un autre point important à considérer est la compréhension des tâches entre les espèces. Les sujets humains reçoivent les consignes de la tâche verbalement et comprennent immédiatement ce qui est attendu d'eux. En revanche, les singes apprennent par essais-erreurs, ce qui peut prendre des semaines, voire des mois, avant qu'ils ne comprennent complètement ce qu'ils doivent faire dans les tâches. Cependant, en effectuant les tâches de manière répétée, ils acquièrent une expertise qui leur permet d'envisager des ajustements comportementaux face à certains paramètres, ce que les sujets humains pourraient ne pas saisir en une ou deux séances seulement. Comme mentionné plus haut dans cette discussion, il serait donc intéressant de tester des sujets humains sur plusieurs dizaines de sessions afin d'observer si leur stratégie évolue avec leur niveau d'expertise dans les tâches.

### **3) Niveau implémentational : bases neurales de la coordination entre décision et action**

#### **a) Fonctionnement de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base**

##### **i. Où bouger ?**

Les études neurophysiologiques menées chez les primates non-humains ont montré que, lorsqu'une décision implique la sélection d'une action, elle est sous-tendue par les mêmes circuits neuronaux qui guident la préparation et l'exécution de cette action (Cisek & Kalaska, 2010; Cisek & Thura, 2018; Gold & Shadlen, 2007). Cela suggère, comme nous avons vu dans la partie Introduction de ce manuscrit, que les régions du cerveau traditionnellement considérées comme "aires sensorimotrices" possèdent des neurones dont l'activité liée à l'action co-varie souvent avec des facteurs non moteurs.

Le premier niveau de décision concerne le *où* bouger (décision réalisée ici au sein d'un même répertoire moteur). Comme mentionné dans l'introduction de ce manuscrit, la voie corticale dorsale joue donc un rôle essentiel dans ce type de prises de décision en établissant des liens entre les systèmes perceptifs et moteurs, notamment dans les décisions basées sur des indices perceptuels (telles que la tâche des jetons par exemple). Il a été observé que les régions PMd et M1 semblent jouer un rôle dans la prise de décision concernant la direction du mouvement. En effet, l'activité neuronale dans le cortex sensorimoteur augmente progressivement au cours du processus de délibération, que ce soit en réponse à des informations sensorielles (Thura & Cisek, 2014) ou en lien avec d'autres informations contextuelles (e.g. Pastor-Bernier & Cisek, 2011). Ainsi, le 'but' du mouvement est spécifié tôt dans le cortex sensorimoteur et il n'est pas nécessairement guidé par des indices externes, comme observé dans notre tâche de *foraging* (chapitre 4).

D'autres aires corticales sont également probablement liées à ces processus intégratifs permettant de prendre une décision concernant un mouvement à effectuer sur la base de différentes sources d'informations. L'étude de Shima et Tanji (Shima & Tanji, 1998) montre par exemple, à l'aide d'enregistrements électrophysiologiques et d'inactivations temporaires, que les aires motrices du cortex cingulaire contiennent également des neurones liés à la sélection motrice basée sur la quantité de récompense. Des informations concernant la valeur des différentes options ainsi que les coûts des actions requises, potentiellement calculées dans le cortex orbitofrontal ou dans le cortex cingulaire antérieur (Kennerley et al., 2011; Wallis, 2007) peuvent également rentrer en jeu.

La prise de décision, et notamment la sélection du but du mouvement, est donc un processus distribué au niveau du cerveau et qui émerge différemment à travers différentes régions cérébrales en fonction des informations et qui aboutissent finalement à un choix (Cisek, 2007, 2012). Il a été proposé que le cortex génère un ensemble d'actions possibles et que le striatum sélectionne parmi ces actions en activant des circuits spécifiques en aval (voies directe/indirecte), favorisant ou inhibant ainsi les mouvements (Cox et al., 2015; DeLong, 1990; Gurney et al., 2001; Leblois et al., 2006; Mink, 1996; Redgrave et al., 1999). Selon certaines théories, l'apprentissage

par renforcement est le processus par lequel le striatum apprend à sélectionner les actions appropriées (Frank, 2005).

## ii. *Quand et comment bouger ?*

Ce modèle des ganglions de la base en tant que système de sélection et de génération d'actions est néanmoins toujours sujet à débat (Calabresi et al., 2014; Dudman & Krakauer, 2016; Turner & Desmurget, 2010 et voir Cisek & Thura, 2018). En effet, il a été montré par certaines études que les activités neuronales liées au mouvement débutent plus tard dans le striatum et le globus pallidus que dans les régions corticales (Anderson & Horak, 1985; Seo et al., 2012; Turner & Anderson, 1997) et sont parfois même simultanées avec la contraction musculaire (Anderson & Horak, 1985; Turner & Anderson, 1997). Ainsi, le *timing* de ces activités dans le GPi ne semble pas correspondre à un rôle dans les processus tels que la sélection de l'action et la suppression des actions concurrentes qui doivent être achevées avant le début du mouvement. De plus, des études d'inactivation du GPi n'ont pas montré d'allongement des temps de réaction ni de déficits dans la sélection des cibles de mouvement (Desmurget & Turner, 2008, 2010). Ces observations ne soutiennent donc pas l'idée que les ganglions de la base contribuent à la sélection ou à l'initiation des mouvements. Les enregistrements effectués dans le globus pallidus pendant la tâche des jetons (Thura & Cisek, 2017) et dans la tâche de *foraging* (chapitre 4) suggèrent plutôt que le GP ne participe pas à la délibération, mais plutôt à l'engagement dans le choix réalisé dans le cortex et à l'envigoration du comportement. En effet, de nombreuses études soutiennent un rôle des ganglions de la base dans le contrôle moteur et semblent réguler la vigueur des mouvements (Dudman & Krakauer, 2016; Niv et al., 2007; Turner & Desmurget, 2010). L'activité neuronale que nous avons observée dans le striatum pendant la tâche de *foraging* est compatible avec cette hypothèse. On note en effet une forte modulation de l'activité striatale en fonction de la vitesse des mouvements d'exploration et une sélectivité spatiale liée à la direction du mouvement à effectuer tardive par rapport à l'activité corticale.

### iii. Coordination entre décisions et actions

Au moment d'initier ce travail de thèse, le mécanisme neuronal proposé pour le contrôle de la coordination de la décision et de l'action impliquait un signal de régulation unique, possiblement en provenance dans les ganglions de la base. Thura et Cisek (Thura & Cisek, 2016, 2017) ont montré en effet que l'activité du globus pallidus interne était compatible avec l'implémentation dans ce noyau d'un signal de régulation des décisions et des actions, et aussi que l'activité motrice de neurones de PMd et M1 au moment du choix (i.e. le *commitment*) dépendait fortement du niveau d'urgence décisionnelle dans la tâche des jetons. L'interprétation des auteurs est que le cortex sensorimoteur, en plus de déterminer la sélection du mouvement à effectuer au cours d'une compétition entre actions potentielles, recevrait également un signal unique d'urgence dépendant du contexte, en provenance des ganglions de la base, qui pousse les singes à prendre leur décision (i.e. *quand ?*) et qui envigore le mouvement (*comment ?*). Ce mécanisme permet donc au niveau neuronal de faire le lien entre l'urgence avec laquelle les choix sont faits et la vigueur des actions choisies et donc participe à la coordination de ces deux paramètres.

Cependant, il est important de noter que dans nos résultats comportementaux, nous avons observé des résultats en faveur de la dissociation entre les signaux régulant la décision et l'action. En effet, nous avons vu que décisions et actions peuvent être soit co-régulées, soit compensées en fonction de nombreux facteurs tels que les paramètres de la tâche, le contexte moteur, l'expérience de l'individu, etc. Ce haut niveau de flexibilité remet donc en cause l'hypothèse d'un signal de régulation unique issu des ganglions de la base qui est trop réducteur pour expliquer la coordination complexe entre les deux processus. Le résultat des analyses de corrélations entre l'activité neuronale dans les différentes structures étudiées, notamment dans les ganglions de la base, et les deux variables comportementales testées sont compatibles avec une implémentation de ces mécanismes flexibles au niveau de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base (chapitre 4). En effet, nous avons mis en évidence des populations de neurones distinctes prenant en charge soit la durée des décisions, soit la vigueur des mouvements. Les analyses de la dynamique neuronale populationnelle suggèrent quant à elles que ces différents groupes de cellules interagissent pour permettre la coordination adaptée des deux processus. Ce résultat important est corroboré par une étude récente menée chez les patients

parkinsoniens durant laquelle les auteurs ont enregistré l'activité des neurones du noyau sous-thalamique (STN) en relation avec la durée des décisions et la vitesse des mouvements des patients. Tout comme démontré par nos données collectées chez le singe, ces auteurs ont observé que différentes populations de neurones du STN permettent le contrôle indépendant de la vitesse des décisions et de la vigueur des mouvements (Herz et al., 2022).

#### **iv. Intégration des informations guidant le comportement dans la tâche de *foraging***

Ainsi, pour coordonner décisions et actions, l'organisation anatomo-fonctionnelle du circuit que nous avons étudié suggère que le striatum reçoit des projections variées, en particulier des neurones du cortex sensorimoteur sensibles au contexte (Figure 13). En effet, des études ont démontré que le cortex cingulaire antérieur (ACC) et l'aire motrice supplémentaire (SMA) jouent un rôle crucial dans l'intégration de ces informations contextuelles. Par exemple, des études ont montré l'implication de SMA dans l'estimation du temps (Macar et al., 2006; Merchant & Averbeck, 2017) tandis que d'autres ont mis en évidence le rôle de ACC dans l'évaluation des comportements demandant un effort chez les rongeurs (Hauber & Sommer, 2009; Porter et al., 2019; Rudebeck et al., 2006), les singes (Walton et al., 2006) et les humains (Croxson et al., 2009; Husain & Roiser, 2018; Klein-Flügge et al., 2016; Prévost et al., 2010). De plus, elles possèdent des connexions anatomiques avec la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base que nous étudions, ce qui suggère que ces entrées participent activement à l'intégration des informations nécessaire à l'élaboration d'un comportement dirigé vers un but adapté (pour une revue, voir Alexander et al., 1986).

De plus, dans notre tâche de *foraging*, nous avons constaté que certains neurones de PMd sont modulés par les informations relatives aux coûts moteurs non seulement avant l'exécution du mouvement, mais également dès le début des phases d'exploration. Ces informations sont susceptibles d'être intégrées avec les contingences de récompenses au niveau du striatum, de par ses afférences dopaminergiques en provenance de la substance noire compacte (Graybiel, 1990; Joel & Weiner, 2000). Néanmoins, nous constatons une modulation moindre de l'activité neuronale dans nos régions d'intérêt en réponse aux informations liées à la

récompense. Ce résultat tend à confirmer les données récentes suggérant que le striatum dorsal serait davantage impliqué dans la prise en compte de l'effort dans lequel un mouvement est exécuté que le contexte de récompense du comportement (Rueda-Orozco & Robbe, 2015) (la partie ventrale du striatum étant probablement davantage impliquée dans le traitement des contingences de récompense que la partie dorsale). De plus, il est plausible que le caractère très répétitif de cette tâche, combiné au fait que les singes effectuent de nombreuses sessions sur une période relativement courte, entraîne une habituation à la récompense. Des études suggèrent en effet qu'une exposition fréquente à une même récompense peut entraîner une diminution progressive de l'activité dopaminergique (Schultz, 1998; Schultz et al., 1997).

L'ensemble des résultats neurophysiologiques de ce travail de thèse sont compatibles avec le mécanisme neurophysiologique sous tendant les interactions décision - action décrit dans les prédictions de ce manuscrit (voir Figure 13). Plus particulièrement, l'intégration de toutes les informations pertinentes pour la tâche de *foraging* se ferait à travers les ganglions de la base, ce qui permettrait la formation de signaux distincts mais qui interagissent pour coordonner les décisions et les actions. Ces signaux, qui déterminent quand et comment bouger, sont ensuite envoyés à PMd pour exécuter le comportement, en fonction de la direction sélectionnée, comme décrit précédemment. On suppose que ces sous-populations neuronales de PMd ne seraient pas les mêmes que celles envoyant les informations au striatum, et qu'elles sont donc davantage liées à l'exécution motrice.

Dans le futur, une analyse plus approfondie des activités neuronales enregistrées, en tenant compte des mécanismes comportementaux réalisés par les singes séance par séance, pourrait révéler des différences significatives dans les analyses populationnelles, telles que l'analyse de type *state-space* réalisée par réduction de dimensions.

### **b) Idiosyncrasie**

Dans ce manuscrit, nous avons souligné à plusieurs reprises l'importance de la sensibilité au contexte et aux coûts dans les comportements orientés vers un but (Labaune et al., 2020). Par exemple, des études ont démontré que les individus plus



âgés sont souvent moins sensibles à la dévaluation temporelle de la récompense (Green et al., 1994), ce qui soulève des interrogations quant aux mécanismes neuronaux sous-jacents à ces différences de sensibilité. En revanche, les individus plus jeunes ont tendance à être plus impulsifs et donc plus sensibles à la dévaluation temporelle (Levitt et al., 2020). Le singe B pourrait illustrer ce point, car nous observons des différences notables dans son comportement en termes de vigueur par rapport aux autres singes plus âgés. Il est intéressant de se demander si cette impulsivité est liée à un défaut d'inhibition peut être dû à une immaturité des réseaux neuronaux. Dans le cadre de la suite de notre projet, nous prévoyons donc de réaliser des enregistrements électrophysiologiques chez ce singe, ce qui nous permettra de comparer les résultats à ce que nous avons observé chez notre singe G. Cette comparaison pourrait fournir des *insights* intéressants sur les mécanismes neuronaux sous-jacents à ces différences de comportement en fonction de l'âge ou d'autres facteurs.

De plus, nous avons observé au niveau comportemental qu'il existe plusieurs niveaux de coordination entre la décision et l'action, y compris des variations entre les individus ou d'une séance à l'autre, ce qui suggère l'existence de différents niveaux de traitement computationnel. Cette observation suggère un lien potentiel avec les systèmes de neuromodulation, caractérisées par la nature globale de leurs influences sur le comportement. Par exemple, le système noradrénergique est étroitement lié au système dopaminergique dans les comportements dirigés vers un but (Ranjbar-Slamloo & Fazlali, 2019). Varazzani et ses collaborateurs (Varazzani et al., 2015) ont montré que ces deux systèmes neuromodulateurs catécholaminergiques ont un rôle distinct mais complémentaire dans la motivation liée à l'effort. Alors que la dopamine est fortement associée à la valeur de la récompense et à la motivation, la noradrénaline est principalement liée à la mobilisation des ressources attentionnelles (*arousal*) et à l'énergisation du comportement (Bouret et al., 2012; Bouret & Sara, 2005). Une étude récente tend à confirmer et préciser le rôle distinct de ces deux systèmes de neuromodulation, avec le système dopaminergique qui permettrait d'envigorer les décisions et les actions, tandis que le système noradrénergique permettrait de réguler la dépense énergétique associée au comportement, en fonction du contexte (Kaduk et al., 2023). Ainsi, il serait intéressant dans le futur de mener des études sur l'implication du système noradrénergique dans nos tâches, par exemple en mesurant

la taille de la pupille, qui est corrélée avec l'activité noradrénergique (Aston-Jones & Cohen, 2005; Rajkowski et al., 1994), ou en utilisant des modulations neuropharmacologiques. Ces approches pourraient fournir de nouvelles informations sur l'implication du système noradrénergique dans la coordination entre la décision et l'action, ouvrant ainsi de nouvelles perspectives de recherche dans ce domaine.

### c) Dysfonctionnements et aspect clinique

Certaines pathologies résultent d'un dysfonctionnement de ces réseaux, notamment au niveau des ganglions de la base, comme c'est le cas de la maladie de Parkinson. Traditionnellement considérés comme d'origine purement motrice, certains symptômes tels que la bradykinésie pourraient également avoir une origine motivationnelle (Baraduc et al., 2013; Levy & Dubois, 2006). Par exemple, une diminution de la dopamine dans le striatum chez un modèle murin de la maladie de Parkinson a été associée à la bradykinésie (Panigrahi et al., 2015), ainsi qu'à une réduction de la motivation de l'animal à entreprendre des actions nécessitant un effort en vue d'obtenir une récompense (Salamone & Correa, 2012). Cela peut donc refléter une surestimation des coûts associés à l'action qui aurait des répercussions significatives sur la motivation implicite à agir et, par conséquent, sur la vigueur des comportements (Mazzoni et al., 2007). De plus, certaines observations ont montré que certains patients parkinsoniens parviennent à maîtriser leurs tremblements lorsqu'ils sont engagés dans des activités qu'ils apprécient (patient parkinsonien faisant du vélo : <https://www.youtube.com/watch?v=aaY3gz5tJSk> ou bien avec un ballon de foot : <https://x.com/johnroc92928019/status/1260156048733863939?s=46>), mettant ainsi en évidence l'importance de cette composante motivationnelle.

Il en est de même avec l'apathie, l'un des changements comportementaux les plus courants associés à des maladies ou des lésions affectant soit le cortex préfrontal (PFC) soit les ganglions de la base. Des études ont montré, chez ces patients, une atrophie du striatum ventral (vStr) et/ou du cortex cingulaire antérieur (ACC) (Husain & Roiser, 2018). Ces résultats sont également corroborés par les recherches menées chez le rongeur ou chez les patients ayant eu un accident vasculaire cérébral, qui montrent une réduction de la volonté de fournir des efforts pour obtenir des récompenses.

## Perspectives

### 1) Approche holistique de la coordination entre décision et action

#### a) Différences entre répertoires moteurs ou autre type de décision ?

Il serait ainsi intéressant d'explorer si les mêmes principes comportementaux et neuronaux entre la décision et l'action sont observés lors de l'étude d'autres types de mouvements de réponse, tels que les saccades oculaires ou la locomotion. Comprendre comment ces principes se généralisent aux différents types de comportements moteurs nous permettrait d'avoir une vision plus holistique de la coordination entre la prise de décision et l'exécution des actions.

De plus, nous avons vu qu'il existe un continuum de décisions, qui s'étend des décisions abstraites jusqu'aux décisions motrices. Il serait donc également intéressant de déterminer à partir de quel niveau d'*embodiment* on observe ces mécanismes de coordination entre décisions et actions.

Les dispositifs expérimentaux dits "naturalistes", mettent en œuvre des contextes plus écologiques (tels que la présence de compétiteurs) et permettent de tester de nouvelles hypothèses éthologiquement pertinentes (Testard et al., 2024). Dans le cadre de la suite de ce projet, il serait par exemple très intéressant de tester le rôle potentiel des ganglions de la base dans d'autres types de prises de décision motrices que celles étudiées au cours de cette thèse (voir Introduction p.26).

En effet, nos résultats suggèrent que les ganglions de la base ne participent pas à la sélection de l'action, rôle que nous attribuons davantage au cortex sensorimoteur. Toutefois, il est important de préciser que dans notre cas, cette sélection concerne uniquement la direction d'un mouvement à effectuer, au sein d'une catégorie donnée d'actions (c'est-à-dire les mouvements du bras). Il est possible en revanche que les ganglions de la base sélectionnent entre ces catégories de mouvements, potentiellement en renforçant les circuits concernés, pour ensuite laisser au cortex sensorimoteur le rôle de sélection de la direction (Cisek & Thura, 2018; Grillner & Robertson, 2016). L'utilisation d'un dispositif expérimental permettant aux singes de se déplacer librement dans une volière, combinée à des tâches encourageant des décisions à la fois inter-catégories (par exemple, locomotion versus mouvements d'atteinte) et intra-catégorie de mouvements (vers la droite ou vers la gauche), permettrait de tester cette hypothèse.

## **b) Formalisation des interactions décisions/actions grâce à des modèles computationnels**

Une des perspectives de ce travail au niveau théorique est de développer des modèles pour déterminer si les stratégies de coordination entre la décision et l'action sont similaires selon les espèces, les types de décisions et les types de mouvements exprimés, et si ce n'est pas le cas, d'identifier les marqueurs de spécificité.

Il est à noter qu'il existe peu de théories à l'heure actuelle qui prennent en compte à la fois la prise de décision et le contrôle moteur dans la modélisation des comportements dirigés vers un but (e.g. [Rigoux & Guigon, 2012](#); [Servant et al., 2021](#); [Trommershäuser et al., 2008](#)). Par conséquent, il est prévu d'analyser plus en détail nos résultats obtenus dans la tâche de *foraging* dans le cadre du *Marginal Value Theorem* ([Charnov, 1976](#); [Yoon et al., 2018](#)), entre autres, en testant ses prédictions.

L'objectif est d'évaluer la sensibilité des individus aux différents paramètres et de comprendre comment cela se répercute dans leur comportement, ainsi que de voir comment cette sensibilité varie entre espèces et/ou catégories de mouvements. À cet effet, des travaux transversaux en collaboration avec les équipes de David Robbe (Marseille) et de Bastien Berret (Paris) seront réalisés afin d'étudier ces mécanismes chez les rongeurs et les humains respectivement, et de les comparer avec les résultats acquis chez les singes.

## **2) Spécificités des bases neurales**

Une autre perspective consisterait à étudier les sous-populations de neurones dans PMd afin d'identifier différentes catégories fonctionnelles potentielles de neurones. Nous pourrions tenter de caractériser deux types de neurones : d'une part, ceux qui reçoivent des projections des ganglions de la base, susceptibles d'être fortement impliqués dans l'exécution du comportement grâce aux signaux intégrés provenant du GPi et d'autre part, les neurones de PMd susceptibles d'être sensibles au contexte, qui projettent vers le striatum, permettant ainsi de représenter ces informations contextuelles sans nécessairement être directement liés à la production de comportement. Cette approche pourrait être également complétée en explorant l'aspect temporel de l'intégration des différents paramètres, tels que la récompense et

les coûts moteurs, dans les différentes régions de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base ainsi que les mécanismes de synchronisation entre ces différentes régions, aussi bien au niveau des neurones individuels qu'au niveau de la population, en examinant par exemple les potentiels de champ local.

Cela pourrait non seulement élargir notre compréhension fondamentale de la boucle cortex sensorimoteur - ganglions de la base, mais aussi avoir des potentielles retombées cliniques importantes. En comprenant mieux les dynamiques temporelles spécifiques impliquées dans la coordination des activités neuronales dans ces régions, nous pourrions développer de nouvelles stratégies de traitement pour les patients dont ces circuits neuronaux sont dysfonctionnels. Cette recherche pourrait ouvrir la voie à des interventions plus ciblées et efficaces pour traiter les troubles moteurs et cognitifs associés à ces dysfonctionnements, améliorant ainsi la qualité de vie des patients.

# REMERCIEMENTS

Tout d'abord, félicitations aux plus courageuses et courageux qui sont venu·e·s à bout de ce manuscrit. J'aimerais dire que je vais maintenant être brève pour les remerciements mais la liste des personnes que je tiens à remercier est longue car ces années ont été extrêmement riches humainement.

Dans un premier temps, je tiens à remercier chaleureusement les **membres de mon jury** d'avoir accepté de consacrer leur temps à la lecture et à l'évaluation de ce travail de thèse. Je souhaite également adresser une mention spéciale à **Yves** et **Fadila**, pour votre présence dans mon environnement scientifique tout au long de ces années à ImpAct, ainsi que pour votre soutien et bienveillance.

**David\***, je te remercie du plus profond de mon cœur pour ton soutien inconditionnel, toutes les opportunités scientifiques incroyables et surtout ta patience légendaire face à mes boulettes (je te jure que mon PC a vraiment fait la mise à jour Windows 11 TOUT SEUL).

Merci de m'avoir encadrée dès le M2 (alors que j'étais clairement parmi les outsiders de la promo), d'avoir cru en moi pour le concours de l'école doctorale, d'avoir écouté mes 1369753 répétitions de présentations orales diverses et variées, d'avoir toujours été là lors des nombreuses galères rencontrées au cours de ces 4 ans, d'avoir encouragé tous mes projets annexes et pour tout le reste.

Pour toutes ces fois où je suis venue dans ton bureau en disant *Hey, je peux te déranger juste deux p'tites minutes ?* qui se sont transformées en heures de discussion, de réflexion, à retourner les questions dans tous les sens, merci.

Je ne pouvais vraiment pas espérer mieux comme papou de la recherche :)

Un immense merci aussi à **Ghana et les mimis** (ainsi qu'à **Guyane** et **Nemo**) pour tout ce que j'ai appris grâce à vous (en particulier, la patience). Merci d'avoir été si coopératifs car grâce à vous, on a de chouettes résultats. En revanche, pour les bizutages et le vol de bonbons, pas merci.

**Martine**, merci de m'avoir mise sur la route de David, de m'avoir tant appris et encouragée à communiquer sur l'expérimentation animale. Merci de m'avoir toujours donné le feu vert pour faire des "bêtises" (je te promets de prendre le relais pour les prochaines années et je reste convaincue qu'on a bien fait de partager ce pique-nique avec eux). Merci également d'avoir fédéré cette belle équipe de MonkeyLovers.

En revanche, je ne sais pas si je te remercie de m'avoir relégué les très nombreuses visites d'animalerie (je vais sérieusement réfléchir à en faire un audioguide ahah).

J'espère que là où tu es, tu n'as pas affaire à trop de "talibans écolo" qui t'empêchent de mettre la clim à fond (j'essaye de me consoler ici en me disant que le bilan carbone du labo sera considérablement réduit cet été sans la clim de ton bureau).

Tu nous manques beaucoup.

**Gislène**, cette thèse aurait été bien différente sans toi. Merci pour tout ce que tu as fait pour le projet, pour les animaux et pour moi. Merci d'avoir partagé ton savoir-faire et pour toutes ces heures passées ensemble à l'animalerie (et merci à **Michel** aussi).

Merci **Fred** pour tous les set-ups bricolés, rafistolés, bidouillés, ajustés. Merci de nous avoir suivis dans les idées farfelues et pour les débats sans fin à la pause-café.

Un grand merci à **Luc** et **Manon** pour votre accompagnement et soutien, j'ai beaucoup appris grâce à vous.

Je tiens également à remercier **Nadine Ravel**, **Thomas Michelet** et **Charles Wilson**, membres de mon CSID, pour votre expertise, vos retours toujours bienveillants et vos encouragements au cours de ces quelques années pour mener à bien ce projet.

Merci à l'équipe du Bureau des Jeunes chercheurs de la Société française des neurosciences et tout particulièrement à **Laure** et à **Manu**, pour votre précieuse aide lors de l'organisation des sessions spéciales de NeuroFrance2023 et des Neuromentoring.

Merci aux membres du Gircor pour leur précieux travail, et particulièrement à **Laurent** et **Alan** pour la collaboration sur un projet qui me tient énormément à cœur, j'ai hâte de le voir aboutir. Un grand merci également à **Fabrice** pour ton expertise et tous les bons conseils.

Merci à **Benoit** pour ton accompagnement. J'ai énormément appris sur la vulgarisation scientifique et l'écriture journalistique grâce à toi au Cortex Mag.

Un énorme merci à **Marion\*** et **Leslie**, mes super copines de bureau et bien plus. Merci d'avoir incarné la sagesse pendant ces quelques années, d'avoir toujours répondu présentes quand ça n'allait pas trop et pour toutes les heures de discussion. La thèse aurait été bien fade sans vous, merci pour tout ce que vous m'avez apporté (vous êtes mes trentenaires préférées).

**Éric\***, merci d'avoir été soutien émotionnel, coach sportif (je ne compte plus le nombre de bleues validées grâce à tes conseils et de m'avoir supportée matin midi et soir quand j'apprenais à faire des tractions), collègue de pauses café (vive le dur rythme de travail des ITA), co-fondateur de l'ApéroClub d'ImpAct et fidèle associé pour organiser des sessions de team building. Il reste encore à organiser les aprêms bowling, karting, parachutisme, pole dance, lancer de haches, etc. (et j'ai encore mille autres idées).

---

\* un merci spécial d'avoir été source d'inspiration pour l'allongement de ma liste des *Raisons de ne pas avoir d'enfant*, elle s'est considérablement étoffée grâce à votre participation.



**Gérard et François**, merci pour la science et le fun.

Merci Gérard pour ta patience même si cela t'a valu l'achat d'un casque réducteur bruit à 350€... Je promets de canaliser le flot incessant de pensées pour ton bien pendant l'année de post-doc à venir. Merci également pour ton soutien et tous les conseils en général. Cependant, en ce qui concerne la méthode de coaching à l'escalade, peut mieux faire.

Merci François de m'avoir initiée à la recherche même si je maintiens que m'avoir fait mesurer des angles au rapporteur sur mon écran d'ordinateur en stage de L3 ce n'était clairement pas le top (toutefois, je suis d'accord pour être mentionnée dans les remerciements du futur papier ahah).

Merci **Sonia et Jean-Louis** pour votre précieuse aide administrative.

Merci **Valérie** de m'avoir accordé ta confiance pour donner des cours à l'ISTR. Je suis ravie d'avoir réussi à préserver les lunettes prismatiques intactes malgré des étudiants plus enclins à jouer avec qu'à faire de la science (mais qui peut leur en vouloir ?).

Merci **Roméo**, je peux rajouter la "soudure de petit pin riquiqui pour faire des câbles de référence" à mon CV grâce à toi. C'est tout de même une sacrée compétence !

Merci **Marine** pour ta bienveillance et gentillesse à mon égard ainsi que pour ton engagement sur les sujets importants au sein du centre et de l'équipe. Au plaisir de pouvoir à nouveau placarder des rapports du GIEC dans les toilettes :)

**Tzuyi et Camille**, même si notre rencontre a eu lieu tardivement lors de cette thèse, un grand merci pour votre soutien, votre gentillesse et votre bonne humeur.

**Bertrand**, merci pour les goûters et les débats politiques enflammés entre midi et deux.

Merci plus généralement à tous les "jeunes" du labo ou qui sont passés par-là au cours de ces dernières années. Un grand merci à ceux avec qui j'ai collaboré, notamment **Amélie, Claire, Nathan et Chloé** ainsi qu'à tous les autres, **Malika, Kenza, Gaiqing, Sameer, Romaric, Ali, Clément, Jean** et même **Audrey et Tristan** (même si vous êtes de Trajectoires, on vous accepte). Merci de rendre la vie sociale au labo sympatoche.

Merci à **Fadila** (encore une fois), **Alessandro et Denis** d'être des chefs d'équipe cool et de nous avoir mis à disposition un billard et un super babyfoot (si vous avez besoin d'idées pour compléter le futur aménagement du L2, n'hésitez pas - je pensais à une machine à coups de poing de fête foraine ou bien une piscine à balles).

En général, merci à **tous les membres d'ImpAct**. Merci de m'avoir supportée toutes les fois où j'ai fait le dragon en lab meeting : fichus travaux, fichus ouvriers et livreurs qui ont le chic de passer quand il n'y a personne au labo (mention spéciale à la semaine entre Noël et Jour de l'an ainsi que le mois d'août - je passe mon tour pour les années à venir).

Merci de permettre de grandir scientifiquement dans un environnement humainement riche et bienveillant.

Merci également aux autres copains de la recherche, les voisins de labo, **Marion**, **Clémence**, **Camille** et **Goussi**.

Marion, on tient le bon bout. On trinquera à cette soirée où les redoublants du master nous ont dit qu'on serait probablement les cancre de la promo.

Clémence, un grand merci pour cette summer school qui n'aurait pas été aussi chouette sans toi.

Camille, à tous ces jours de manip, à toutes les galères. Ça faisait du bien de ne pas se sentir seule.

Clément, merci pour les critiques et tes chambrages, cela forge l'esprit scientifique.

**Elisa**, **Ryan**, **Matthias** et **Adlan**, merci d'être là depuis si longtemps. Merci pour les soirées, les vacances et tous les souvenirs. Merci de toujours débarquer à la maison quand ça ne va pas, à toute heure du jour ou de la nuit, avec un paquet de Maltesers ou des sushis. Vous avez une place spéciale dans mon cœur.

(et big dédicace à Stéphane de Nooï qui nous nourrit depuis 2014 ahah)

**Luca**, **Joseph**, il est vrai que nos débuts en primaire il y a 20 ans n'étaient pas des plus prometteurs... mais finalement, nous nous en sortons plutôt bien. Je suis heureuse de vous avoir près de moi, merci pour votre soutien et pour vos conneries.

Merci **David** d'être mon acolyte de soirées techno, le meilleur taxi du monde et un super ami.

**Juliette**, **Tom**, merci d'être toujours là pour moi depuis tout ce temps, pour vos pensées et toutes vos petites attentions. Votre amitié m'est précieuse.

**Coco**, ça y est : Junior devient grand !

Mille mercis pour ton accueil, ton soutien, tes super repas et la compagnie féline.

Et enfin, pour finir, un immense merci à la famille... ou du moins, à celle sur qui on peut vraiment compter et sans qui tout cela n'aurait pas été possible. Un immense merci à **Nanou**, **Max** et évidemment **ma maman**. Désolée de vous avoir infligé 9 ans d'études post-bac et le stress qui va avec. C'est promis, j'arrête les études maintenant.

Une pensée spéciale également aux deux poilus qui partagent mon quotidien depuis de très nombreuses années maintenant et qui sont un sacré soutien émotionnel aussi, le **minet** et le **canasson**.

Je vous prie de m'excuser si j'ai omis de mentionner certaines personnes... Je tiens à exprimer ma gratitude envers toutes celles et ceux qui ont apporté leur contribution à mon travail de thèse, qui ont accompagné ma vie de doctorante ou qui m'ont simplement soutenue au cours de ces années importantes, que ce soit de près ou de loin.

Merci sincèrement à chacun·e d'entre vous :)



# RÉFÉRENCES

- Aldridge, J. W., Anderson, R. J., & Murphy, J. T. (1980a). Sensory-motor processing in the caudate nucleus and globus pallidus: A single-unit study in behaving primates. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, *58*(10), 1192–1201. <https://doi.org/10.1139/y80-182>
- Aldridge, J. W., Anderson, R. J., & Murphy, J. T. (1980b). The role of the basal ganglia in controlling a movement initiated by a visually presented cue. *Brain Research*, *192*(1), 3–16. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(80\)91003-3](https://doi.org/10.1016/0006-8993(80)91003-3)
- Alexander, G. E., & Crutcher, M. D. (1990). Functional architecture of basal ganglia circuits: Neural substrates of parallel processing. *Trends in Neurosciences*, *13*(7), 266–271. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(90\)90107-l](https://doi.org/10.1016/0166-2236(90)90107-l)
- Alexander, G. E., DeLong, M. R., & Strick, P. L. (1986). Parallel Organization of Functionally Segregated Circuits Linking Basal Ganglia and Cortex. *Annual Review of Neuroscience*, *9*(1), 357–381. <https://doi.org/10.1146/annurev.ne.09.030186.002041>
- Alhussein, L., & Smith, M. A. (2021). Motor planning under uncertainty. *eLife*, *10*, e67019. <https://doi.org/10.7554/eLife.67019>
- Andersen, R. A., Snyder, L. H., Bradley, D. C., & Xing, J. (1997). Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annual Review of Neuroscience*, *20*, 303–330. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.20.1.303>
- Anderson, M. E., & Horak, F. B. (1985). Influence of the globus pallidus on arm movements in monkeys. III. Timing of movement-related information. *Journal of Neurophysiology*, *54*(2), 433–448. <https://doi.org/10.1152/jn.1985.54.2.433>
- Apicella, P., Ljungberg, T., Scarnati, E., & Schultz, W. (1991). Responses to reward in monkey dorsal and ventral striatum. *Experimental Brain Research*, *85*(3), 491–500. <https://doi.org/10.1007/BF00231732>
- Arcaro, M. J., Schade, P. F., & Livingstone, M. S. (2019). Body map proto-organization in newborn macaques. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *116*(49), 24861–24871. <https://doi.org/10.1073/pnas.1912636116>
- Aston-Jones, G., & Cohen, J. D. (2005). An integrative theory of locus coeruleus-norepinephrine function: Adaptive gain and optimal performance. *Annual Review of Neuroscience*, *28*, 403–450. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.28.061604.135709>
- Balci, F., Simen, P., Niyogi, R., Saxe, A., Hughes, J. A., Holmes, P., & Cohen, J. D. (2011). Acquisition of decision making criteria: Reward rate ultimately beats accuracy. *Attention, Perception & Psychophysics*, *73*(2), 640–657. <https://doi.org/10.3758/s13414-010-0049-7>
- Ballard, K., & Knutson, B. (2009). Dissociable neural representations of future reward magnitude and delay during temporal discounting. *NeuroImage*, *45*(1), 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.11.004>
- Balleine, B. W., Delgado, M. R., & Hikosaka, O. (2007). The role of the dorsal striatum

- in reward and decision-making. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 27(31), 8161–8165. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1554-07.2007>
- Barack, D. L., Chang, S. W. C., & Platt, M. L. (2017). Posterior cingulate neurons dynamically signal decisions to disengage during foraging. *Neuron*, 96(2), 339–347.e5. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.09.048>
- Baraduc, P., Thobois, S., Gan, J., Broussolle, E., & Desmurget, M. (2013). A Common Optimization Principle for Motor Execution in Healthy Subjects and Parkinsonian Patients. *Journal of Neuroscience*, 33(2), 665–677. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1482-12.2013>
- Basso, M. A., & Wurtz, R. H. (1998). Modulation of neuronal activity in superior colliculus by changes in target probability. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 18(18), 7519–7534. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.18-18-07519.1998>
- Bendiksby, M. S., & Platt, M. L. (2006). Neural correlates of reward and attention in macaque area LIP. *Neuropsychologia*, 44(12), 2411–2420. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.04.011>
- Berret, B., Castanier, C., Bastide, S., & Deroche, T. (2018). Vigour of self-paced reaching movement: Cost of time and individual traits. *Scientific Reports*, 8(1), 10655. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28979-6>
- Berridge, K. C., & Robinson, T. E. (1998). What is the role of dopamine in reward: Hedonic impact, reward learning, or incentive salience? *Brain Research. Brain Research Reviews*, 28(3), 309–369. [https://doi.org/10.1016/s0165-0173\(98\)00019-8](https://doi.org/10.1016/s0165-0173(98)00019-8)
- Berridge, K. C., Robinson, T. E., & Aldridge, J. W. (2009). Dissecting components of reward: ‘liking’, ‘wanting’, and learning. *Current Opinion in Pharmacology*, 9(1), 65–73. <https://doi.org/10.1016/j.coph.2008.12.014>
- Blanchard, T. C., & Hayden, B. Y. (2015). Monkeys Are More Patient in a Foraging Task than in a Standard Intertemporal Choice Task. *PLOS ONE*, 10(2), e0117057. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117057>
- Bogacz, R., Hu, P. T., Holmes, P. J., & Cohen, J. D. (2010). Do humans produce the speed-accuracy tradeoff that maximizes reward rate? *Quarterly Journal of Experimental Psychology* (2006), 63(5), 863–891. <https://doi.org/10.1080/17470210903091643>
- Bonnelle, V., Veromann, K.-R., Burnett Heyes, S., Lo Sterzo, E., Manohar, S., & Husain, M. (2015). Characterization of reward and effort mechanisms in apathy. *Journal of Physiology-Paris*, 109(1–3), 16–26. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2014.04.002>
- Bouret, S., Ravel, S., & Richmond, B. J. (2012). Complementary neural correlates of motivation in dopaminergic and noradrenergic neurons of monkeys. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 6, 40. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2012.00040>
- Bouret, S., & Sara, S. J. (2005). Network reset: A simplified overarching theory of locus coeruleus noradrenaline function. *Trends in Neurosciences*, 28(11), 574–582. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2005.09.002>
- Bowman, E. M., Aigner, T. G., & Richmond, B. J. (1996). Neural signals in the monkey

- ventral striatum related to motivation for juice and cocaine rewards. *Journal of Neurophysiology*, 75(3), 1061–1073. <https://doi.org/10.1152/jn.1996.75.3.1061>
- Bowman, N. E., Kording, K. P., & Gottfried, J. A. (2012). Temporal integration of olfactory perceptual evidence in human orbitofrontal cortex. *Neuron*, 75(5), 916–927. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.06.035>
- Britten, K. H., Shadlen, M. N., Newsome, W. T., & Movshon, J. A. (1992). The analysis of visual motion: A comparison of neuronal and psychophysical performance. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 12(12), 4745–4765. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.12-12-04745.1992>
- Brown, A. R., & Teskey, G. C. (2014). Motor cortex is functionally organized as a set of spatially distinct representations for complex movements. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 34(41), 13574–13585. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2500-14.2014>
- Brunet, T., & Arendt, D. (2016). From damage response to action potentials: Early evolution of neural and contractile modules in stem eukaryotes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 371(1685), 20150043. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0043>
- Brunton, B. W., Botvinick, M. M., & Brody, C. D. (2013). Rats and Humans Can Optimally Accumulate Evidence for Decision-Making. *Science*, 340(6128), 95–98. <https://doi.org/10.1126/science.1233912>
- Burk, D., Ingram, J. N., Franklin, D. W., Shadlen, M. N., & Wolpert, D. M. (2014). Motor Effort Alters Changes of Mind in Sensorimotor Decision Making. *PLoS ONE*, 9(3), e92681. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092681>
- Calabresi, P., Picconi, B., Tozzi, A., Ghiglieri, V., & Di Filippo, M. (2014). Direct and indirect pathways of basal ganglia: A critical reappraisal. *Nature Neuroscience*, 17(8), Article 8. <https://doi.org/10.1038/nn.3743>
- Calhoun, A. J., & Hayden, B. Y. (2015). The foraging brain. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 5, 24–31. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.07.003>
- Calvert, A. L., Green, L., & Myerson, J. (2011). Discounting in Pigeons When the Choice is between Two Delayed Rewards: Implications for Species Comparisons. *Frontiers in Neuroscience*, 5, 96. <https://doi.org/10.3389/fnins.2011.00096>
- Capa, R. L., & Bouquet, C. A. (2018). Individual Differences in Reward Sensitivity Modulate the Distinctive Effects of Conscious and Unconscious Rewards on Executive Performance. *Frontiers in Psychology*, 9, 148. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00148>
- Cardinal, R. N., Pennicott, D. R., Sugathapala, C. L., Robbins, T. W., & Everitt, B. J. (2001). Impulsive choice induced in rats by lesions of the nucleus accumbens core. *Science (New York, N.Y.)*, 292(5526), 2499–2501. <https://doi.org/10.1126/science.1060818>
- Carello, C. D., & Krauzlis, R. J. (2004). Manipulating Intent. *Neuron*, 43(4), 575–583. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2004.07.026>
- Carland, M. A., Thura, D., & Cisek, P. (2019). The Urge to Decide and Act: Implications for Brain Function and Dysfunction. *The Neuroscientist: A Review Journal Bringing Neurobiology, Neurology and Psychiatry*, 25(5), 491–511. <https://doi.org/10.1177/1073858419841553>

- Carsten, T., Fievez, F., & Duque, J. (2023). Movement characteristics impact decision-making and vice versa. *Scientific Reports*, *13*(1), 3281. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-30325-4>
- Carver, C. S., & White, T. L. (1994). Behavioral inhibition, behavioral activation, and affective responses to impending reward and punishment: The BIS/BAS Scales. *Journal of Personality and Social Psychology*, *67*(2), 319–333. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.67.2.319>
- Chafee, M. V., & Heilbronner, S. R. (2022). Prefrontal cortex. *Current Biology*, *32*(8), R346–R351. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.02.071>
- Chandrasekaran, C., Peixoto, D., Newsome, W. T., & Shenoy, K. V. (2017). Laminal differences in decision-related neural activity in dorsal premotor cortex. *Nature Communications*, *8*(1), 614. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00715-0>
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, *9*(2), 129–136. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- Chittka, L., Skorupski, P., & Raine, N. E. (2009). Speed-accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(7), 400–407. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.010>
- Choi, J. E. S., Vaswani, P. A., & Shadmehr, R. (2014). Vigor of movements and the cost of time in decision making. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *34*(4), 1212–1223. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2798-13.2014>
- Churchland, M. M., Santhanam, G., & Shenoy, K. V. (2006). Preparatory activity in premotor and motor cortex reflects the speed of the upcoming reach. *Journal of Neurophysiology*, *96*(6), 3130–3146. <https://doi.org/10.1152/jn.00307.2006>
- Cisek, P. (1999). Beyond the Computer Metaphor: Behaviour as Interaction. *Journal of Consciousness Studies*, *6*(11–12), 11–12.
- Cisek, P. (2007). Cortical mechanisms of action selection: The affordance competition hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*(1485), 1585–1599. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2054>
- Cisek, P. (2012). Making decisions through a distributed consensus. *Current Opinion in Neurobiology*, *22*(6), 927–936. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2012.05.007>
- Cisek, P. (2019). Resynthesizing behavior through phylogenetic refinement. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *81*(7), 2265–2287. <https://doi.org/10.3758/s13414-019-01760-1>
- Cisek, P. (2021). Evolution of behavioural control from chordates to primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *377*(1844), 20200522. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0522>
- Cisek, P., & Kalaska, J. F. (2005). Neural correlates of reaching decisions in dorsal premotor cortex: Specification of multiple direction choices and final selection of action. *Neuron*, *45*(5), 801–814. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.01.027>
- Cisek, P., & Kalaska, J. F. (2010). Neural mechanisms for interacting with a world full of action choices. *Annual Review of Neuroscience*, *33*, 269–298. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.051508.135409>
- Cisek, P., Puskas, G. A., & El-Murr, S. (2009). Decisions in Changing Conditions: The



- Urgency-Gating Model. *Journal of Neuroscience*, 29(37), 11560–11571. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1844-09.2009>
- Cisek, P., & Thura, D. (2018). Neural circuits for action selection. In *Reach-to-grasp behavior: Brain, behavior, and modelling across the life span*, Daniela Corbetta and Marco Santello., pp 91–118 *Frontiers of developmental science*. New-York: Taylor & Francis Group.
- Cisek, P., & Thura, D. (2022). Models of Decision-Making Over Time. In P. Cisek & D. Thura, *Oxford Research Encyclopedia of Neuroscience*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acrefore/9780190264086.013.346>
- Clarke, S., Ivry, R., Grinband, J., Roberts, S., & Shimizu, N. (1996). Exploring the domain of the cerebellar timing system. In M. A. Pastor & J. Artieda (Eds.), *Advances in Psychology* (Vol. 115, pp. 257–280). North-Holland. [https://doi.org/10.1016/S0166-4115\(96\)80063-X](https://doi.org/10.1016/S0166-4115(96)80063-X)
- Coallier, É., Michelet, T., & Kalaska, J. F. (2015). Dorsal premotor cortex: Neural correlates of reach target decisions based on a color-location matching rule and conflicting sensory evidence. *Journal of Neurophysiology*, 113(10), 3543–3573. <https://doi.org/10.1152/jn.00166.2014>
- Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 22, 319–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.22.1.319>
- Cos, I., Bélanger, N., & Cisek, P. (2011). The influence of predicted arm biomechanics on decision making. *Journal of Neurophysiology*, 105(6), 3022–3033. <https://doi.org/10.1152/jn.00975.2010>
- Cos, I., Duque, J., & Cisek, P. (2014). Rapid prediction of biomechanical costs during action decisions. *Journal of Neurophysiology*, 112(6), 1256–1266. <https://doi.org/10.1152/jn.00147.2014>
- Cox, S. M. L., Frank, M. J., Larcher, K., Fellows, L. K., Clark, C. A., Leyton, M., & Dagher, A. (2015). Striatal D1 and D2 signaling differentially predict learning from positive and negative outcomes. *NeuroImage*, 109, 95–101. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.12.070>
- Cromwell, H. C., Hassani, O. K., & Schultz, W. (2005). Relative reward processing in primate striatum. *Experimental Brain Research*, 162(4), 520–525. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-2223-z>
- Croxson, P. L., Walton, M. E., O'Reilly, J. X., Behrens, T. E. J., & Rushworth, M. F. S. (2009). Effort-based cost-benefit valuation and the human brain. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 29(14), 4531–4541. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4515-08.2009>
- Cunningham, J. P., & Yu, B. M. (2014). Dimensionality reduction for large-scale neural recordings. *Nature Neuroscience*, 17(11), 1500–1509. <https://doi.org/10.1038/nn.3776>
- DeLong, M. R. (1990). Primate models of movement disorders of basal ganglia origin. *Trends in Neurosciences*, 13(7), 281–285. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(90\)90110-V](https://doi.org/10.1016/0166-2236(90)90110-V)
- Derosiere, G., Zénon, A., Alamia, A., & Duque, J. (2017). Primary motor cortex contributes to the implementation of implicit value-based rules during motor

- decisions. *NeuroImage*, 146, 1115–1127.  
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.10.010>
- Desmurget, M., Richard, N., Harquel, S., Baraduc, P., Szathmari, A., Mottolese, C., & Sirigu, A. (2014). Neural representations of ethologically relevant hand/mouth synergies in the human precentral gyrus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(15), 5718–5722.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1321909111>
- Desmurget, M., & Turner, R. S. (2008). Testing basal ganglia motor functions through reversible inactivations in the posterior internal globus pallidus. *Journal of Neurophysiology*, 99(3), 1057–1076. <https://doi.org/10.1152/jn.01010.2007>
- Desmurget, M., & Turner, R. S. (2010). Motor Sequences and the Basal Ganglia: Kinematics, Not Habits. *The Journal of Neuroscience*, 30(22), 7685–7690.  
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0163-10.2010>
- Ding, L., & Gold, J. I. (2010). Caudate encodes multiple computations for perceptual decisions. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 30(47), 15747–15759. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2894-10.2010>
- Ding, L., & Gold, J. I. (2013). The basal ganglia's contributions to perceptual decision making. *Neuron*, 79(4), 640–649. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.07.042>
- Dorris, M. C., & Glimcher, P. W. (2004). Activity in posterior parietal cortex is correlated with the relative subjective desirability of action. *Neuron*, 44(2), 365–378.  
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2004.09.009>
- Dudman, J. T., & Krakauer, J. W. (2016). The basal ganglia: From motor commands to the control of vigor. *Current Opinion in Neurobiology*, 37, 158–166.  
<https://doi.org/10.1016/j.conb.2016.02.005>
- Ereskovsky, A. V., & Dondua, A. K. (2006). The problem of germ layers in sponges (Porifera) and some issues concerning early metazoan evolution. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 245(2), 65–76.  
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2006.04.002>
- Ferraina, S., & Bianchi, L. (1994). Posterior parietal cortex: Functional properties of neurons in area 5 during an instructed-delay reaching task within different parts of space. *Experimental Brain Research*, 99(1), 175–178.  
<https://doi.org/10.1007/BF00241423>
- Fievez, F., Cos, I., Carsten, T., Derosiere, G., Zenon, A., & Duque, J. (2023). *Task goals shape the relationship between decision and movement speed*.  
<https://doi.org/10.1101/2023.12.29.573524>
- Fine, J. M., & Hayden, B. Y. (2022). The whole prefrontal cortex is premotor cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 377(1844), 20200524. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0524>
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, 47(6), 381–391.  
<https://doi.org/10.1037/h0055392>
- Fitts, P. M. (1966). Cognitive aspects of information processing. 3. Set for speed versus accuracy. *Journal of Experimental Psychology*, 71(6), 849–857.  
<https://doi.org/10.1037/h0023232>

- Fodor, J. A. (1983). *The Modularity of Mind*. The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/4737.001.0001>
- Frank, M. J. (2005). Dynamic dopamine modulation in the basal ganglia: A neurocomputational account of cognitive deficits in medicated and nonmedicated Parkinsonism. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *17*(1), 51–72. <https://doi.org/10.1162/0898929052880093>
- Frederick, S., Loewenstein, G., & O'donoghue, T. (2002). Time Discounting and Time Preference: A Critical Review. *Journal of Economic Literature*, *40*(2), 351–401. <https://doi.org/10.1257/jel.40.2.351>
- Gallivan, J. P., Chapman, C. S., Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2018). Decision-making in sensorimotor control. *Nature Reviews. Neuroscience*, *19*(9), 519–534. <https://doi.org/10.1038/s41583-018-0045-9>
- Garcia, C., Bouret, S., Druelle, F., & Prat, S. (2021). Balancing costs and benefits in primates: Ecological and palaeoanthropological views. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *376*(1819), 20190667. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0667>
- Gluth, S., Rieskamp, J., & Büchel, C. (2012). Deciding when to decide: Time-variant sequential sampling models explain the emergence of value-based decisions in the human brain. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *32*(31), 10686–10698. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0727-12.2012>
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. (2000). Representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *Nature*, *404*(6776), 390–394. <https://doi.org/10.1038/35006062>
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. (2007). The neural basis of decision making. *Annual Review of Neuroscience*, *30*, 535–574. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.29.051605.113038>
- Goldring, A. B., & Krubitzer, L. A. (2017). Evolution of Parietal Cortex in Mammals: From Manipulation to Tool Use. In *Evolution of Nervous Systems* (pp. 259–286). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804042-3.00086-5>
- Gordon, E. M., Chauvin, R. J., Van, A. N., Rajesh, A., Nielsen, A., Newbold, D. J., Lynch, C. J., Seider, N. A., Krimmel, S. R., Scheidter, K. M., Monk, J., Miller, R. L., Metoki, A., Montez, D. F., Zheng, A., Elbau, I., Madison, T., Nishino, T., Myers, M. J., ... Dosenbach, N. U. F. (2023). A somato-cognitive action network alternates with effector regions in motor cortex. *Nature*, *617*(7960), Article 7960. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-05964-2>
- Graybiel, A. M. (1990). Neurotransmitters and neuromodulators in the basal ganglia. *Trends in Neurosciences*, *13*(7), 244–254. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(90\)90104-i](https://doi.org/10.1016/0166-2236(90)90104-i)
- Graziano, M. S. A. (2016). Ethological Action Maps: A Paradigm Shift for the Motor Cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *20*(2), 121–132. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.10.008>
- Graziano, M. S. A., Taylor, C. S. R., & Moore, T. (2002). Complex Movements Evoked by Microstimulation of Precentral Cortex. *Neuron*, *34*(5), 841–851. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)00698-0](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)00698-0)

- Green, L., Fry, A. F., & Myerson, J. (1994). Discounting of Delayed Rewards: A Life-Span Comparison. *Psychological Science*, 5(1), 33–36.
- Green, L., Myerson, J., Holt, D. D., Slevin, J. R., & Estle, S. J. (2004). Discounting of delayed food rewards in pigeons and rats: Is there a magnitude effect? *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 81(1), 39–50. <https://doi.org/10.1901/jeab.2004.81-39>
- Gregorios-Pippas, L., Tobler, P. N., & Schultz, W. (2009). Short-term temporal discounting of reward value in human ventral striatum. *Journal of Neurophysiology*, 101(3), 1507–1523. <https://doi.org/10.1152/jn.90730.2008>
- Griffiths, B., & Beierholm, U. R. (2017). Opposing effects of reward and punishment on human vigor. *Scientific Reports*, 7, 42287. <https://doi.org/10.1038/srep42287>
- Grillner, S., & Robertson, B. (2015). The basal ganglia downstream control of brainstem motor centres—An evolutionarily conserved strategy. *Current Opinion in Neurobiology*, 33, 47–52. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2015.01.019>
- Grillner, S., & Robertson, B. (2016). The Basal Ganglia Over 500 Million Years. *Current Biology*, 26(20), R1088–R1100. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.041>
- Grillner, S., Robertson, B., & Stephenson-Jones, M. (2013). The evolutionary origin of the vertebrate basal ganglia and its role in action selection. *The Journal of Physiology*, 591(Pt 22), 5425–5431. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2012.246660>
- Guiard, Y., & Rioul, O. (2015). A mathematical description of the speed/accuracy trade-off of aimed movement. *Proceedings of the 2015 British HCI Conference*, 91–100. <https://doi.org/10.1145/2783446.2783574>
- Guitart-Masip, M., Beierholm, U. R., Dolan, R., Duzel, E., & Dayan, P. (2011). Vigor in the face of fluctuating rates of reward: An experimental examination. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(12), 3933–3938. [https://doi.org/10.1162/jocn\\_a\\_00090](https://doi.org/10.1162/jocn_a_00090)
- Gurney, K., Prescott, T. J., & Redgrave, P. (2001). A computational model of action selection in the basal ganglia. II. Analysis and simulation of behaviour. *Biological Cybernetics*, 84(6), 411–423. <https://doi.org/10.1007/PL00007985>
- Hage, P., Jang, I. K., Looi, V., Fakharian, M. A., Orozco, S. P., Pi, J. S., Sedaghat-Nejad, E., & Shadmehr, R. (2023). Effort cost of harvest affects decisions and movement vigor of marmosets during foraging. *bioRxiv: The Preprint Server for Biology*, 2023.02.04.527146. <https://doi.org/10.1101/2023.02.04.527146>
- Hagura, N., Haggard, P., & Diedrichsen, J. (2017). Perceptual decisions are biased by the cost to act. *eLife*, 6, e18422. <https://doi.org/10.7554/eLife.18422>
- Haith, A. M., Huberdeau, D. M., & Krakauer, J. W. (2015). Hedging your bets: Intermediate movements as optimal behavior in the context of an incomplete decision. *PLoS Computational Biology*, 11(3), e1004171. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004171>
- Haith, A. M., Reppert, T. R., & Shadmehr, R. (2012). Evidence for hyperbolic temporal discounting of reward in control of movements. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 32(34), 11727–11736. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0424-12.2012>
- Hauber, W., & Sommer, S. (2009). Prefrontostriatal Circuitry Regulates Effort-Related Decision Making. *Cerebral Cortex*, 19(10), 2240–2247.

<https://doi.org/10.1093/cercor/bhn241>

- Hayden, B. Y., Pearson, J. M., & Platt, M. L. (2011). Neuronal basis of sequential foraging decisions in a patchy environment. *Nature Neuroscience*, *14*(7), 933–939. <https://doi.org/10.1038/nn.2856>
- Heitz, R. P. (2014). The speed-accuracy tradeoff: History, physiology, methodology, and behavior. *Frontiers in Neuroscience*, *8*. <https://doi.org/10.3389/fnins.2014.00150>
- Heitz, R. P., & Schall, J. D. (2012). Neural mechanisms of speed-accuracy tradeoff. *Neuron*, *76*(3), 616–628. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.08.030>
- Hernández, A., Zainos, A., & Romo, R. (2002). Temporal evolution of a decision-making process in medial premotor cortex. *Neuron*, *33*(6), 959–972. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(02\)00613-x](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(02)00613-x)
- Herz, D. M., Bange, M., Gonzalez-Escamilla, G., Auer, M., Ashkan, K., Fischer, P., Tan, H., Bogacz, R., Muthuraman, M., Groppa, S., & Brown, P. (2022). Dynamic control of decision and movement speed in the human basal ganglia. *Nature Communications*, *13*(1), 7530. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35121-8>
- Hills, T. T. (2006). Animal Foraging and the Evolution of Goal-Directed Cognition. *Cognitive Science*, *30*(1), 3–41. [https://doi.org/10.1207/s15516709cog0000\\_50](https://doi.org/10.1207/s15516709cog0000_50)
- Horak, F. B., & Anderson, M. E. (1984a). Influence of globus pallidus on arm movements in monkeys. I. Effects of kainic acid-induced lesions. *Journal of Neurophysiology*, *52*(2), 290–304. <https://doi.org/10.1152/jn.1984.52.2.290>
- Horak, F. B., & Anderson, M. E. (1984b). Influence of globus pallidus on arm movements in monkeys. II. Effects of stimulation. *Journal of Neurophysiology*, *52*(2), 305–322. <https://doi.org/10.1152/jn.1984.52.2.305>
- Huber, L., Finn, E. S., Handwerker, D. A., Bönstrup, M., Glen, D. R., Kashyap, S., Ivanov, D., Petridou, N., Marrett, S., Goense, J., Poser, B. A., & Bandettini, P. A. (2020). Sub-millimeter fMRI reveals multiple topographical digit representations that form action maps in human motor cortex. *NeuroImage*, *208*, 116463. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.116463>
- Hurley, S. (2001). Perception And Action: Alternative Views. *Synthese*, *129*(1), 3–40. <https://doi.org/10.1023/A:1012643006930>
- Husain, M., & Roiser, J. P. (2018). Neuroscience of apathy and anhedonia: A transdiagnostic approach. *Nature Reviews Neuroscience*, *19*(8), 470–484. <https://doi.org/10.1038/s41583-018-0029-9>
- Hwang, E. J. (2013). The basal ganglia, the ideal machinery for the cost-benefit analysis of action plans. *Frontiers in Neural Circuits*, *7*. <https://doi.org/10.3389/fncir.2013.00121>
- Hwang, J., Kim, S., & Lee, D. (2009). Temporal discounting and inter-temporal choice in rhesus monkeys. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *3*, 9. <https://doi.org/10.3389/neuro.08.009.2009>
- 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>
- Jaeger, D., Gilman, S., & Aldridge, J. W. (1995). Neuronal activity in the striatum and

- pallidum of primates related to the execution of externally cued reaching movements. *Brain Research*, 694(1–2), 111–127. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(95\)00780-t](https://doi.org/10.1016/0006-8993(95)00780-t)
- James, W. (1890). *Principles of Psychology* (vol. 1).
- Jimura, K., Myerson, J., Hilgard, J., Braver, T. S., & Green, L. (2009). Are people really more patient than other animals? Evidence from human discounting of real liquid rewards. *Psychonomic Bulletin & Review*, 16(6), 1071–1075. <https://doi.org/10.3758/PBR.16.6.1071>
- Joel, D., & Weiner, I. (2000). The connections of the dopaminergic system with the striatum in rats and primates: An analysis with respect to the functional and compartmental organization of the striatum. *Neuroscience*, 96(3), 451–474. [https://doi.org/10.1016/S0306-4522\(99\)00575-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4522(99)00575-8)
- Johnson, P. B., Ferraina, S., Bianchi, L., & Caminiti, R. (1996). Cortical Networks for Visual Reaching: Physiological and Anatomical Organization of Frontal and Parietal Lobe Arm Regions. *Cerebral Cortex*, 6(2), 102–119. <https://doi.org/10.1093/cercor/6.2.102>
- Jurado-Parras, M.-T., Safaie, M., Sarno, S., Louis, J., Karoutchi, C., Berret, B., & Robbe, D. (2020). The Dorsal Striatum Energizes Motor Routines. *Current Biology: CB*, 30(22), 4362–4372.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.049>
- Kaas, J. H. (2013). The evolution of brains from early mammals to humans. *Wiley Interdisciplinary Reviews. Cognitive Science*, 4(1), 33–45. <https://doi.org/10.1002/wcs.1206>
- Kaas, J. H., Qi, H.-X., & Stepniewska, I. (2020). Chapter 27—Evolution of Parietal-Frontal Networks in Primates. In J. H. Kaas (Ed.), *Evolutionary Neuroscience (Second Edition)* (pp. 657–667). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820584-6.00027-1>
- Kable, J. W., & Glimcher, P. W. (2007). The neural correlates of subjective value during intertemporal choice. *Nature Neuroscience*, 10(12), 1625–1633. <https://doi.org/10.1038/nn2007>
- Kaduk, K., Henry, T., Guitton, J., Meunier, M., Thura, D., & Hadj-Bouziane, F. (2023). Atomoxetine and reward size equally improve task engagement and perceptual decisions but differently affect movement execution. *Neuropharmacology*, 241, 109736. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2023.109736>
- Kalaska, J. F., & Crammond, D. J. (1995). Deciding not to GO: Neuronal correlates of response selection in a GO/NOGO task in primate premotor and parietal cortex. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 5(5), 410–428. <https://doi.org/10.1093/cercor/5.5.410>
- Kapogiannis, D., Campion, P., Grafman, J., & Wassermann, E. M. (2008). Reward-related activity in the human motor cortex. *The European Journal of Neuroscience*, 27(7), 1836–1842. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2008.06147.x>
- Kawagoe, R., Takikawa, Y., & Hikosaka, O. (1998). Expectation of reward modulates cognitive signals in the basal ganglia. *Nature Neuroscience*, 1(5), 411–416. <https://doi.org/10.1038/1625>
- Keller, H. U., Wilkinson, P. C., Abercrombie, M., Becker, E. L., Hirsch, J. G., Miller, M. E., Scottramsey, W., & Zigmond, S. H. (1977). A proposal for the definition of terms

- related to locomotion of leucocytes and other cells. *Clinical and Experimental Immunology*, 27(3), 377–380.
- Kennerley, S. W., Behrens, T. E. J., & Wallis, J. D. (2011). Double dissociation of value computations in orbitofrontal and anterior cingulate neurons. *Nature Neuroscience*, 14(12), 1581–1589. <https://doi.org/10.1038/nn.2961>
- Kilavik, B. E., Confais, J., & Riehle, A. (2014). Signs of timing in motor cortex during movement preparation and cue anticipation. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 829, 121–142. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1782-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1782-2_7)
- Kira, S., Yang, T., & Shadlen, M. N. (2015). A neural implementation of Wald's sequential probability ratio test. *Neuron*, 85(4), 861–873. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.01.007>
- Kita, K., Du, Y., & Haith, A. M. (2023). Evidence for a common mechanism supporting invigoration of action selection and action execution. *Journal of Neurophysiology*, 130(2), 238–246. <https://doi.org/10.1152/jn.00510.2022>
- Klein, P.-A., Olivier, E., & Duque, J. (2012). Influence of Reward on Corticospinal Excitability during Movement Preparation. *The Journal of Neuroscience*, 32(50), 18124–18136. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1701-12.2012>
- Klein-Flügge, M. C., Kennerley, S. W., Friston, K., & Bestmann, S. (2016). Neural Signatures of Value Comparison in Human Cingulate Cortex during Decisions Requiring an Effort-Reward Trade-off. *The Journal of Neuroscience*, 36(39), 10002–10015. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0292-16.2016>
- Klein-Flügge, M. C., Kennerley, S. W., Saraiva, A. C., Penny, W. D., & Bestmann, S. (2015). Behavioral modeling of human choices reveals dissociable effects of physical effort and temporal delay on reward devaluation. *PLoS Computational Biology*, 11(3), e1004116. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004116>
- Koechlin, E., Ody, C., & Kouneiher, F. (2003). The architecture of cognitive control in the human prefrontal cortex. *Science (New York, N.Y.)*, 302(5648), 1181–1185. <https://doi.org/10.1126/science.1088545>
- Korbisch, C. C., Apuan, D. R., Shadmehr, R., & Ahmed, A. A. (2022). Saccade vigor reflects the rise of decision variables during deliberation. *Current Biology*, 32(24), 5374-5381.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.10.053>
- Kravitz, A. V., Freeze, B. S., Parker, P. R. L., Kay, K., Thwin, M. T., Deisseroth, K., & Kreitzer, A. C. (2010). Regulation of parkinsonian motor behaviours by optogenetic control of basal ganglia circuitry. *Nature*, 466(7306), 622–626. <https://doi.org/10.1038/nature09159>
- Kumar, S., & Hedges, S. B. (1998). A molecular timescale for vertebrate evolution. *Nature*, 392(6679), 917–920. <https://doi.org/10.1038/31927>
- Kurniawan, I. T., Seymour, B., Talmi, D., Yoshida, W., Chater, N., & Dolan, R. J. (2010). Choosing to make an effort: The role of striatum in signaling physical effort of a chosen action. *Journal of Neurophysiology*, 104(1), 313–321. <https://doi.org/10.1152/jn.00027.2010>
- Kurzban, R. (2016). The sense of effort. *Current Opinion in Psychology*, 7, 67–70. <https://doi.org/10.1016/j.copsy.2015.08.003>
- Labaune, O., Deroche, T., Teulier, C., & Berret, B. (2020). Vigor of reaching, walking, and gazing movements: On the consistency of interindividual differences. *Journal*



- of *Neurophysiology*, 123(1), 234–242. <https://doi.org/10.1152/jn.00344.2019>
- Lacalli, T. C. (2008). Basic features of the ancestral chordate brain: A protochordate perspective. *Brain Research Bulletin*, 75(2–4), 319–323. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2007.10.038>
- Laplane, D., Baulac, M., Widlöcher, D., & Dubois, B. (1984). Pure psychic akinesia with bilateral lesions of basal ganglia. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 47(4), 377–385. <https://doi.org/10.1136/jnnp.47.4.377>
- Le Heron, C., Apps, M. A. J., & Husain, M. (2018). The anatomy of apathy: A neurocognitive framework for amotivated behaviour. *Neuropsychologia*, 118, 54–67. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.07.003>
- Le Heron, C., Kolling, N., Plant, O., Kienast, A., Janska, R., Ang, Y.-S., Fallon, S., Husain, M., & Apps, M. A. J. (2020). Dopamine Modulates Dynamic Decision-Making during Foraging. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 40(27), 5273–5282. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2586-19.2020>
- Leblois, A., Boraud, T., Meissner, W., Bergman, H., & Hansel, D. (2006). Competition between feedback loops underlies normal and pathological dynamics in the basal ganglia. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 26(13), 3567–3583. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5050-05.2006>
- Ledberg, A., Bressler, S. L., Ding, M., Coppola, R., & Nakamura, R. (2007). Large-Scale Visuomotor Integration in the Cerebral Cortex. *Cerebral Cortex*, 17(1), 44–62. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhj123>
- Lepora, N. F., & Pezzulo, G. (2015). Embodied Choice: How Action Influences Perceptual Decision Making. *PLoS Computational Biology*, 11(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004110>
- Leroy, É., Koun, É., & Thura, D. (2023). Integrated control of non-motor and motor efforts during perceptual decision-making and action execution: A pilot study. *Scientific Reports*, 13(1), 9354. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-36443-3>
- Levitt, E., Sanchez-Roige, S., Palmer, A. A., & MacKillop, J. (2020). Steep Discounting of Future Rewards as an Impulsivity Phenotype: A Concise Review. *Current Topics in Behavioral Neurosciences*, 47, 113–138. [https://doi.org/10.1007/7854\\_2020\\_128](https://doi.org/10.1007/7854_2020_128)
- Levy, R., & Dubois, B. (2006). Apathy and the functional anatomy of the prefrontal cortex-basal ganglia circuits. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 16(7), 916–928. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhj043>
- Ludlow, L. W., & Weyand, P. G. (2016). Energy expenditure during level human walking: Seeking a simple and accurate predictive solution. *Journal of Applied Physiology (Bethesda, Md.: 1985)*, 120(5), 481–494. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00864.2015>
- Lydall, E. S., Gilmour, G., & Dwyer, D. M. (2010). Rats place greater value on rewards produced by high effort: An animal analogue of the “effort justification” effect. *Journal of Experimental Social Psychology*, 46(6), 1134–1137. <https://doi.org/10.1016/j.jesp.2010.05.011>
- Macar, F., Coull, J., & Vidal, F. (2006). The supplementary motor area in motor and

- perceptual time processing: fMRI studies. *Cognitive Processing*, 7(2), 89–94. <https://doi.org/10.1007/s10339-005-0025-7>
- Maclver, M. A., & Finlay, B. L. (2021). The neuroecology of the water-to-land transition and the evolution of the vertebrate brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 377(1844), 20200523. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0523>
- Mackie, G. O. (1970). Neuroid conduction and the evolution of conducting tissues. *The Quarterly Review of Biology*, 45(4), 319–332. <https://doi.org/10.1086/406645>
- Manohar, S. G., Chong, T. T.-J., Apps, M. A. J., Batla, A., Stamelou, M., Jarman, P. R., Bhatia, K. P., & Husain, M. (2015). Reward Pays the Cost of Noise Reduction in Motor and Cognitive Control. *Current Biology: CB*, 25(13), 1707–1716. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.05.038>
- Manzone, J. X., & Welsh, T. N. (2023). Explicit effort may not influence perceptuomotor decision-making. *Experimental Brain Research*, 241(11–12), 2715–2733. <https://doi.org/10.1007/s00221-023-06710-w>
- Marconi, B., Genovesio, A., Battaglia-Mayer, A., Ferraina, S., Squatrito, S., Molinari, M., Lacquaniti, F., & Caminiti, R. (2001). Eye-hand coordination during reaching. I. Anatomical relationships between parietal and frontal cortex. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 11(6), 513–527. <https://doi.org/10.1093/cercor/11.6.513>
- Marcos, E., Cos, I., Girard, B., & Verschure, P. F. M. J. (2015). Motor Cost Influences Perceptual Decisions. *PLOS ONE*, 10(12), e0144841. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144841>
- Marr, D. (1982). *Vision*. W. H. Freeman.
- Maselli, A., Gordon, J., Eluchans, M., Lancia, G. L., Thiery, T., Moretti, R., Cisek, P., & Pezzulo, G. (2023). Beyond simple laboratory studies: Developing sophisticated models to study rich behavior. *Physics of Life Reviews*, 46, 220–244. <https://doi.org/10.1016/j.plrev.2023.07.006>
- Massar, S. A. A., Libedinsky, C., Weiyan, C., Huettel, S. A., & Chee, M. W. L. (2015). Separate and overlapping brain areas encode subjective value during delay and effort discounting. *NeuroImage*, 120, 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.06.080>
- Matelli, M., & Luppino, G. (2001). Parietofrontal circuits for action and space perception in the macaque monkey. *NeuroImage*, 14(1 Pt 2), S27-32. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0835>
- Mauk, M. D., & Buonomano, D. V. (2004). The neural basis of temporal processing. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 307–340. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144247>
- Mazzoni, P., Hristova, A., & Krakauer, J. W. (2007). Why Don't We Move Faster? Parkinson's Disease, Movement Vigor, and Implicit Motivation. *The Journal of Neuroscience*, 27(27), 7105–7116. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0264-07.2007>
- Medina, L., Abellán, A., & Desfilis, E. (2021). Evolving Views on the Pallium. *Brain Behavior and Evolution*, 96(4–6), 181–199. <https://doi.org/10.1159/000519260>
- Meirhaeghe, N., Riehle, A., & Brochier, T. (2022). *Parallel planning through an optimal neural subspace in motor cortex* [Preprint]. Neuroscience.

<https://doi.org/10.1101/2022.07.09.499417>

- Merchant, H., & Averbeck, B. B. (2017). The Computational and Neural Basis of Rhythmic Timing in Medial Premotor Cortex. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 37(17), 4552–4564. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0367-17.2017>
- Merchant, H., Harrington, D. L., & Meck, W. H. (2013). Neural basis of the perception and estimation of time. *Annual Review of Neuroscience*, 36, 313–336. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-062012-170349>
- Michalski, J., Green, A. M., & Cisek, P. (2020). Reaching decisions during ongoing movements. *Journal of Neurophysiology*, 123(3), 1090–1102. <https://doi.org/10.1152/jn.00613.2019>
- Miller, E. K., Erickson, C. A., & Desimone, R. (1996). Neural Mechanisms of Visual Working Memory in Prefrontal Cortex of the Macaque. *Journal of Neuroscience*, 16(16), 5154–5167. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.16-16-05154.1996>
- 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)
- Mink, J. W., & Thach, W. T. (1991). Basal ganglia motor control. III. Pallidal ablation: Normal reaction time, muscle cocontraction, and slow movement. *Journal of Neurophysiology*, 65(2), 330–351. <https://doi.org/10.1152/jn.1991.65.2.330>
- Mishkin, M., Ungerleider, L. G., & Macko, K. A. (1983). Object vision and spatial vision: Two cortical pathways. *Trends in Neurosciences*, 6, 414–417. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(83\)90190-X](https://doi.org/10.1016/0166-2236(83)90190-X)
- Molano-Mazón, M., Garcia-Duran, A., Pastor-Ciurana, J., Hernández-Navarro, L., Bektic, L., Lombardo, D., de la Rocha, J., & Hyafil, A. (2024). Rapid, systematic updating of movement by accumulated decision evidence. *bioRxiv: The Preprint Server for Biology*, 2023.11.09.566389. <https://doi.org/10.1101/2023.11.09.566389>
- Morel, P., Ulbrich, P., & Gail, A. (2017). What makes a reach movement effortful? Physical effort discounting supports common minimization principles in decision making and motor control. *PLoS Biology*, 15(6), e2001323. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001323>
- Muhammed, K., Dalmaijer, E., Manohar, S., & Husain, M. (2020). Voluntary modulation of saccadic peak velocity associated with individual differences in motivation. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*, 122, 198–212. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.12.001>
- Musall, S., Kaufman, M. T., Juavinett, A. L., Gluf, S., & Churchland, A. K. (2019). Single-trial neural dynamics are dominated by richly varied movements. *Nature Neuroscience*, 22(10), 1677–1686. <https://doi.org/10.1038/s41593-019-0502-4>
- Myerson, J., & Green, L. (1995). Discounting of delayed rewards: Models of individual choice. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 64(3), 263–276. <https://doi.org/10.1901/jeab.1995.64-263>
- Nastase, S. A., Goldstein, A., & Hasson, U. (2020). Keep it real: Rethinking the primacy of experimental control in cognitive neuroscience. *NeuroImage*, 222, 117254. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117254>

- 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>
- Okun, M. S., Bakay, R. A. E., DeLong, M. R., & Vitek, J. L. (2003). Transient manic behavior after pallidotomy. *Brain and Cognition*, *52*(2), 281–283. [https://doi.org/10.1016/s0278-2626\(03\)00073-3](https://doi.org/10.1016/s0278-2626(03)00073-3)
- Palmer, J., Huk, A. C., & Shadlen, M. N. (2005). The effect of stimulus strength on the speed and accuracy of a perceptual decision. *Journal of Vision*, *5*(5), 376–404. <https://doi.org/10.1167/5.5.1>
- Panigrahi, B., Martin, K. A., Li, Y., Graves, A. R., Vollmer, A., Olson, L., Mensh, B. D., Karpova, A. Y., & Dudman, J. T. (2015). Dopamine Is Required for the Neural Representation and Control of Movement Vigor. *Cell*, *162*(6), 1418–1430. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.08.014>
- Paré, M., & Wurtz, R. H. (2001). Progression in neuronal processing for saccadic eye movements from parietal cortex area lip to superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, *85*(6), 2545–2562. <https://doi.org/10.1152/jn.2001.85.6.2545>
- Parkinson, J. (2002). An essay on the shaking palsy. 1817. *The Journal of Neuropsychiatry and Clinical Neurosciences*, *14*(2), 223–236; discussion 222. <https://doi.org/10.1176/jnp.14.2.223>
- Pastor-Bernier, A., & Cisek, P. (2011). Neural Correlates of Biased Competition in Premotor Cortex. *Journal of Neuroscience*, *31*(19), 7083–7088. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5681-10.2011>
- PENFIELD, W., & BOLDREY, E. (1937). SOMATIC MOTOR AND SENSORY REPRESENTATION IN THE CEREBRAL CORTEX OF MAN AS STUDIED BY ELECTRICAL STIMULATION1. *Brain*, *60*(4), 389–443. <https://doi.org/10.1093/brain/60.4.389>
- Penfield, W., & Rasmussen, T. (1950). *The cerebral cortex of man; a clinical study of localization of function* (pp. xv, 248). Macmillan.
- Pierriau, E., Lepage, J.-F., & Bernier, P.-M. (2021). Action Costs Rapidly and Automatically Interfere with Reward-Based Decision-Making in a Reaching Task. *Eneuro*, *8*(4), ENEURO.0247-21.2021. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0247-21.2021>
- Platt, M. L., & Glimcher, P. W. (1999). Neural correlates of decision variables in parietal cortex. *Nature*, *400*(6741), 233–238. <https://doi.org/10.1038/22268>
- Porter, B. S., Hillman, K. L., & Bilkey, D. K. (2019). Anterior cingulate cortex encoding of effortful behavior. *Journal of Neurophysiology*, *121*(2), 701–714. <https://doi.org/10.1152/jn.00654.2018>
- Prévost, C., Pessiglione, M., Météreau, E., Cléry-Melin, M.-L., & Dreher, J.-C. (2010). Separate valuation subsystems for delay and effort decision costs. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *30*(42), 14080–14090. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2752-10.2010>
- Pylyshyn, Z. W. (1986). *Computation and Cognition: Toward a Foundation for Cognitive Science*. The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/2004.001.0001>
- Rachlin, H. (2006). Notes on discounting. *Journal of the Experimental Analysis of*

- Behavior*, 85(3), 425–435. <https://doi.org/10.1901/jeab.2006.85-05>
- Rajkowski, J., Kubiak, P., & Aston-Jones, G. (1994). Locus coeruleus activity in monkey: Phasic and tonic changes are associated with altered vigilance. *Brain Research Bulletin*, 35(5–6), 607–616. [https://doi.org/10.1016/0361-9230\(94\)90175-9](https://doi.org/10.1016/0361-9230(94)90175-9)
- Ramkumar, P., Dekleva, B., Cooler, S., Miller, L., & Kording, K. (2016). Premotor and Motor Cortices Encode Reward. *PloS One*, 11(8), e0160851. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160851>
- Rangel, A., Camerer, C., & Montague, P. R. (2008). Neuroeconomics: The neurobiology of value-based decision-making. *Nature Reviews. Neuroscience*, 9(7), 545–556. <https://doi.org/10.1038/nrn2357>
- Ranjbar-Slamloo, Y., & Fazlali, Z. (2019). Dopamine and Noradrenaline in the Brain; Overlapping or Dissociate Functions? *Frontiers in Molecular Neuroscience*, 12, 334. <https://doi.org/10.3389/fnmol.2019.00334>
- Ratcliff, R. (1978). A theory of memory retrieval. *Psychological Review*, 85(2), 59–108. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.85.2.59>
- Ratcliff, R., Smith, P. L., Brown, S. D., & McKoon, G. (2016). Diffusion Decision Model: Current Issues and History. *Trends in Cognitive Sciences*, 20(4), 260–281. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.01.007>
- Redgrave, P., Prescott, T. J., & Gurney, K. (1999). The basal ganglia: A vertebrate solution to the selection problem? *Neuroscience*, 89(4), 1009–1023. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(98\)00319-4](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(98)00319-4)
- Reiner, A., Medina, L., & Veenman, C. L. (1998). Structural and functional evolution of the basal ganglia in vertebrates. *Brain Research Reviews*, 28(3), 235–285. [https://doi.org/10.1016/S0165-0173\(98\)00016-2](https://doi.org/10.1016/S0165-0173(98)00016-2)
- Renoult, L., Roux, S., & Riehle, A. (2006). Time is a rubberband: Neuronal activity in monkey motor cortex in relation to time estimation. *The European Journal of Neuroscience*, 23(11), 3098–3108. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2006.04824.x>
- Reppert, T. R., Lempert, K. M., Glimcher, P. W., & Shadmehr, R. (2015). Modulation of Saccade Vigor during Value-Based Decision Making. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 35(46), 15369–15378. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2621-15.2015>
- Reppert, T. R., Rigas, I., Herzfeld, D. J., Sedaghat-Nejad, E., Komogortsev, O., & Shadmehr, R. (2018). Movement vigor as a traitlike attribute of individuality. *Journal of Neurophysiology*, 120(2), 741–757. <https://doi.org/10.1152/jn.00033.2018>
- Revol, P., Collette, S., Boulot, Z., Foncelle, A., Niki, C., Thura, D., Imai, A., Jacquin-Courtois, S., Cabanac, M., Osiurak, F., & Rossetti, Y. (2019). Thirst for Intention? Grasping a Glass Is a Thirst-Controlled Action. *Frontiers in Psychology*, 10. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.01248>
- Reynaud, A. J., Saleri Lunazzi, C., & Thura, D. (2020). Humans sacrifice decision-making for action execution when a demanding control of movement is required. *Journal of Neurophysiology*. <https://doi.org/10.1152/jn.00220.2020>
- Richards, J. B., Mitchell, S. H., De Wit, H., & Seiden, L. S. (1997). DETERMINATION

- OF DISCOUNT FUNCTIONS IN RATS WITH AN ADJUSTING-AMOUNT PROCEDURE. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 67(3), 353–366. <https://doi.org/10.1901/jeab.1997.67-353>
- Rigoux, L., & Guigon, E. (2012). A model of reward- and effort-based optimal decision making and motor control. *PLoS Computational Biology*, 8(10), e1002716. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002716>
- Robbe, D., & Dudman, J. T. (2020). The Basal Ganglia Invigorate Actions and Decisions. In D. Poeppel, G. R. Mangun, & M. S. Gazzaniga (Eds.), *The Cognitive Neurosciences* (6th ed., pp. 527–540). The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/11442.003.0058>
- Romo, R., Hernández, A., & Zainos, A. (2004). Neuronal correlates of a perceptual decision in ventral premotor cortex. *Neuron*, 41(1), 165–173. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(03\)00817-1](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(03)00817-1)
- Romo, R., Hernández, A., Zainos, A., Lemus, L., & Brody, C. D. (2002). Neuronal correlates of decision-making in secondary somatosensory cortex. *Nature Neuroscience*, 5(11), 1217–1225. <https://doi.org/10.1038/nn950>
- Roux, S., Coulmance, M., & Riehle, A. (2003). Context-related representation of timing processes in monkey motor cortex. *European Journal of Neuroscience*, 18(4), 1011–1016. <https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2003.02792.x>
- Rudebeck, P. H., Walton, M. E., Smyth, A. N., Bannerman, D. M., & Rushworth, M. F. S. (2006). Separate neural pathways process different decision costs. *Nature Neuroscience*, 9(9), 1161–1168. <https://doi.org/10.1038/nn1756>
- Rueda-Orozco, P. E., & Robbe, D. (2015). The striatum multiplexes contextual and kinematic information to constrain motor habits execution. *Nature Neuroscience*, 18(3), 453–460. <https://doi.org/10.1038/nn.3924>
- Rushworth, M. F. S., Noonan, M. P., Boorman, E. D., Walton, M. E., & Behrens, T. E. (2011). Frontal cortex and reward-guided learning and decision-making. *Neuron*, 70(6), 1054–1069. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.05.014>
- Ryczko, D., & Dubuc, R. (2023). Dopamine control of downstream motor centers. *Current Opinion in Neurobiology*, 83, 102785. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2023.102785>
- Saga, Y., Hoshi, E., & Tremblay, L. (2017). Roles of Multiple Globus Pallidus Territories of Monkeys and Humans in Motivation, Cognition and Action: An Anatomical, Physiological and Pathophysiological Review. *Frontiers in Neuroanatomy*, 11. <https://doi.org/10.3389/fnana.2017.00030>
- Salamone, J. D., & Correa, M. (2012). The mysterious motivational functions of mesolimbic dopamine. *Neuron*, 76(3), 470–485. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.10.021>
- Salamone, J. D., Correa, M., Farrar, A., & Mingote, S. M. (2007). Effort-related functions of nucleus accumbens dopamine and associated forebrain circuits. *Psychopharmacology*, 191(3), 461–482. <https://doi.org/10.1007/s00213-006-0668-9>
- Salas, C., Broglio, C., & Rodríguez, F. (2003). Evolution of forebrain and spatial cognition in vertebrates: Conservation across diversity. *Brain, Behavior and Evolution*, 62(2), 72–82. <https://doi.org/10.1159/000072438>

- Salinas, E., & Romo, R. (1998). Conversion of sensory signals into motor commands in primary motor cortex. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 18(1), 499–511. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.18-01-00499.1998>
- Samuelson, P. A. (1937). A Note on Measurement of Utility. *The Review of Economic Studies*, 4(2), 155–161. <https://doi.org/10.2307/2967612>
- Schmidt, L., Lebreton, M., Cléry-Melin, M.-L., Daunizeau, J., & Pessiglione, M. (2012). Neural mechanisms underlying motivation of mental versus physical effort. *PLoS Biology*, 10(2), e1001266. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001266>
- Schmolesky, M. T., Wang, Y., Hanes, D. P., Thompson, K. G., Leutgeb, S., Schall, J. D., & Leventhal, A. G. (1998). Signal Timing Across the Macaque Visual System. *Journal of Neurophysiology*, 79(6), 3272–3278. <https://doi.org/10.1152/jn.1998.79.6.3272>
- Schultz, W. (1997). Dopamine neurons and their role in reward mechanisms. *Current Opinion in Neurobiology*, 7(2), 191–197. [https://doi.org/10.1016/s0959-4388\(97\)80007-4](https://doi.org/10.1016/s0959-4388(97)80007-4)
- Schultz, W. (1998). Predictive reward signal of dopamine neurons. *Journal of Neurophysiology*, 80(1), 1–27. <https://doi.org/10.1152/jn.1998.80.1.1>
- Schultz, W. (2006). Schultz W. Behavioral theories and the neurophysiology of reward. *Ann Rev Psychol* 57: 87-115. *Annual Review of Psychology*, 57, 87–115. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.56.091103.070229>
- Schultz, W., Apicella, P., Ljungberg, T., Romo, R., & Scarnati, E. (1993). Reward-related activity in the monkey striatum and substantia nigra. *Progress in Brain Research*, 99, 227–235. [https://doi.org/10.1016/s0079-6123\(08\)61349-7](https://doi.org/10.1016/s0079-6123(08)61349-7)
- Schultz, W., Apicella, P., Scarnati, E., & Ljungberg, T. (1992). Neuronal activity in monkey ventral striatum related to the expectation of reward. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 12(12), 4595–4610. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.12-12-04595.1992>
- Schultz, W., Dayan, P., & Montague, P. R. (1997). A neural substrate of prediction and reward. *Science (New York, N.Y.)*, 275(5306), 1593–1599. <https://doi.org/10.1126/science.275.5306.1593>
- Schultz, W., & Romo, R. (1992). Role of primate basal ganglia and frontal cortex in the internal generation of movements. I. Preparatory activity in the anterior striatum. *Experimental Brain Research*, 91(3), 363–384. <https://doi.org/10.1007/BF00227834>
- Schwab, B. C., Kase, D., Zimnik, A., Rosenbaum, R., Codianni, M. G., Rubin, J. E., & Turner, R. S. (2020). Neural activity during a simple reaching task in macaques is counter to gating and rebound in basal ganglia–thalamic communication. *PLoS Biology*, 18(10), e3000829. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000829>
- Seo, M., Lee, E., & Averbeck, B. B. (2012). Action selection and action value in frontal-striatal circuits. *Neuron*, 74(5), 947–960. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.03.037>
- Servant, M., Logan, G. D., Gajdos, T., & Evans, N. J. (2021). An integrated theory of deciding and acting. *Journal of Experimental Psychology: General*, 150(12), 2435–2454. <https://doi.org/10.1037/xge0001063>



- Shadlen, M. N., Britten, K. H., Newsome, W. T., & Movshon, J. A. (1996). A computational analysis of the relationship between neuronal and behavioral responses to visual motion. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 16(4), 1486–1510. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.16-04-01486.1996>
- Shadmehr, R. (2010). Control of movements and temporal discounting of reward. *Current Opinion in Neurobiology*, 20(6), 726–730. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.017>
- Shadmehr, R., & Ahmed, A. A. (2020). *Vigor: Neuroeconomics of Movement Control*. The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/12940.001.0001>
- Shadmehr, R., Huang, H. J., & Ahmed, A. A. (2016). A Representation of Effort in Decision-Making and Motor Control. *Current Biology: CB*, 26(14), 1929–1934. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.065>
- Shadmehr, R., Orban de Xivry, J. J., Xu-Wilson, M., & Shih, T.-Y. (2010). Temporal discounting of reward and the cost of time in motor control. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 30(31), 10507–10516. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1343-10.2010>
- Shadmehr, R., Reppert, T. R., Summerside, E. M., Yoon, T., & Ahmed, A. A. (2019). Movement Vigor as a Reflection of Subjective Economic Utility. *Trends in Neurosciences*, 42(5), 323–336. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2019.02.003>
- Shahidi, N., Franch, M., Parajuli, A., Schrater, P., Wright, A., Pitkow, X., & Dragoi, V. (2024). Population coding of strategic variables during foraging in freely moving macaques. *Nature Neuroscience*. <https://doi.org/10.1038/s41593-024-01575-w>
- Shima, K., & Tanji, J. (1998). Role for cingulate motor area cells in voluntary movement selection based on reward. *Science (New York, N.Y.)*, 282(5392), 1335–1338. <https://doi.org/10.1126/science.282.5392.1335>
- Sims, D. W., Reynolds, A. M., Humphries, N. E., Southall, E. J., Wearmouth, V. J., Metcalfe, B., & Twitchett, R. J. (2014). Hierarchical random walks in trace fossils and the origin of optimal search behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(30), 11073–11078. <https://doi.org/10.1073/pnas.1405966111>
- Snyder, L. H., Grieve, K. L., Brotchie, P., & Andersen, R. A. (1998). Separate body- and world-referenced representations of visual space in parietal cortex. *Nature*, 394(6696), 887–891. <https://doi.org/10.1038/29777>
- Stein, J. F. (1992). The representation of egocentric space in the posterior parietal cortex. *The Behavioral and Brain Sciences*, 15 Spec No 4, 691–700. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00072605>
- Stelmach, G. E., & Worringham, C. J. (1988). The preparation and production of isometric force in Parkinson's disease. *Neuropsychologia*, 26(1), 93–103. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(88\)90033-4](https://doi.org/10.1016/0028-3932(88)90033-4)
- Stephenson-Jones, M., Ericsson, J., Robertson, B., & Grillner, S. (2012). Evolution of the basal ganglia: Dual-output pathways conserved throughout vertebrate phylogeny. *Journal of Comparative Neurology*, 520(13), 2957–2973. <https://doi.org/10.1002/cne.23087>
- Stepniowska, I., Fang, P.-C., & Kaas, J. H. (2005). Microstimulation reveals specialized subregions for different complex movements in posterior parietal cortex of

- prosimian galagos. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(13), 4878–4883. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501048102>
- Striedter, G. F., & Northcutt, R. G. (2019). *Brains through time: A natural history of vertebrates* (Oxford University Press).
- Sugrue, L. P., Corrado, G. S., & Newsome, W. T. (2004). Matching behavior and the representation of value in the parietal cortex. *Science (New York, N.Y.)*, 304(5678), 1782–1787. <https://doi.org/10.1126/science.1094765>
- Sukumar, S., Shadmehr, R., & Ahmed, A. (2023). Effects of reward and effort history on decision-making and movement vigor during foraging. *Journal of Neurophysiology*. <https://doi.org/10.1152/jn.00092.2023>
- Summerside, E. M., Shadmehr, R., & Ahmed, A. A. (2018). Vigor of reaching movements: Reward discounts the cost of effort. *Journal of Neurophysiology*, 119(6), 2347–2357. <https://doi.org/10.1152/jn.00872.2017>
- Suzuki, S., Lawlor, V. M., Cooper, J. A., Arulpragasam, A. R., & Treadway, M. T. (2020). Distinct regions of the striatum underlying effort, movement initiation and effort discounting. *Nature Human Behaviour*, 5(3), 378–388. <https://doi.org/10.1038/s41562-020-00972-y>
- Takikawa, Y., Kawagoe, R., Itoh, H., Nakahara, H., & Hikosaka, O. (2002). Modulation of saccadic eye movements by predicted reward outcome. *Experimental Brain Research*, 142(2), 284–291. <https://doi.org/10.1007/s00221-001-0928-1>
- Testard, C., Tremblay, S., Parodi, F., DiTullio, R. W., Acevedo-Ithier, A., Gardiner, K. L., Kording, K., & Platt, M. L. (2024). Neural signatures of natural behaviour in socializing macaques. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07178-6>
- Thevarajah, D., Mikulić, A., & Dorris, M. C. (2009). Role of the superior colliculus in choosing mixed-strategy saccades. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 29(7), 1998–2008. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4764-08.2009>
- Theys, T., Romero, M. C., van Loon, J., & Janssen, P. (2015). Shape representations in the primate dorsal visual stream. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 9, 43. <https://doi.org/10.3389/fncom.2015.00043>
- Thura, D. (2016). How to discriminate conclusively among different models of decision making? *Journal of Neurophysiology*, 115(5), 2251–2254. <https://doi.org/10.1152/jn.00911.2015>
- Thura, D. (2020). Decision urgency invigorates movement in humans. *Behavioural Brain Research*, 382, 112477. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2020.112477>
- Thura, D. (2021). Reducing behavioral dimensions to study brain–environment interactions. *Behavioral and Brain Sciences*, 44, e135. <https://doi.org/10.1017/S0140525X21000169>
- Thura, D., Beaugard-Racine, J., Fradet, C.-W., & Cisek, P. (2012). Decision making by urgency gating: Theory and experimental support. *Journal of Neurophysiology*, 108(11), 2912–2930. <https://doi.org/10.1152/jn.01071.2011>
- Thura, D., & Cisek, P. (2014). Deliberation and commitment in the premotor and primary motor cortex during dynamic decision making. *Neuron*, 81(6), 1401–1416. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.01.031>

- Thura, D., & Cisek, P. (2016). Modulation of Premotor and Primary Motor Cortical Activity during Volitional Adjustments of Speed-Accuracy Trade-Offs. *Journal of Neuroscience*, 36(3), 938–956. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2230-15.2016>
- Thura, D., & Cisek, P. (2017). The Basal Ganglia Do Not Select Reach Targets but Control the Urgency of Commitment. *Neuron*, 95(5), 1160-1170.e5. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.07.039>
- Thura, D., Cos, I., Trung, J., & Cisek, P. (2014). Context-dependent urgency influences speed-accuracy trade-offs in decision-making and movement execution. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 34(49), 16442–16454. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0162-14.2014>
- Trapanese, C., Meunier, H., & Masi, S. (2019). What, where and when: Spatial foraging decisions in primates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 94(2), 483–502. <https://doi.org/10.1111/brv.12462>
- Tremblay, S., Testard, C., DiTullio, R. W., Inchauspé, J., & Petrides, M. (2023). Neural cognitive signals during spontaneous movements in the macaque. *Nature Neuroscience*, 26(2), 295–305. <https://doi.org/10.1038/s41593-022-01220-4>
- Trommershäuser, J., Maloney, L. T., & Landy, M. S. (2008). Decision making, movement planning and statistical decision theory. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(8), 291–297. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.04.010>
- Turner, R. S., & Anderson, M. E. (1997). Pallidal discharge related to the kinematics of reaching movements in two dimensions. *Journal of Neurophysiology*, 77(3), 1051–1074. <https://doi.org/10.1152/jn.1997.77.3.1051>
- Turner, R. S., & Desmurget, M. (2010). Basal ganglia contributions to motor control: A vigorous tutor. *Current Opinion in Neurobiology*, 20(6), 704–716. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.022>
- Varazzani, C., San-Galli, A., Gilardeau, S., & Bouret, S. (2015). Noradrenaline and Dopamine Neurons in the Reward/Effort Trade-Off: A Direct Electrophysiological Comparison in Behaving Monkeys. *The Journal of Neuroscience*, 35(20), 7866–7877. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0454-15.2015>
- Verdel, D., Bruneau, O., Sahm, G., Vignais, N., & Berret, B. (2023). The value of time in the invigoration of human movements when interacting with a robotic exoskeleton. *Science Advances*, 9(38), eadh9533. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adh9533>
- Von Neumann, J., & Morgenstern, O. (1944). *Theory of games and economic behavior* (pp. xviii, 625). Princeton University Press.
- Vyas, S., Golub, M. D., Sussillo, D., & Shenoy, K. V. (2020). Computation Through Neural Population Dynamics. *Annual Review of Neuroscience*, 43, 249–275. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-092619-094115>
- Wallis, J. D. (2007). Orbitofrontal cortex and its contribution to decision-making. *Annual Review of Neuroscience*, 30, 31–56. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.30.051606.094334>
- Wallis, J. D., & Miller, E. K. (2003). From Rule to Response: Neuronal Processes in the Premotor and Prefrontal Cortex. *Journal of Neurophysiology*, 90(3), 1790–1806. <https://doi.org/10.1152/jn.00086.2003>

- Walton, M. E., Kennerley, S. W., Bannerman, D. M., Phillips, P. E. M., & Rushworth, M. F. S. (2006). Weighing up the benefits of work: Behavioral and neural analyses of effort-related decision making. *Neural Networks: The Official Journal of the International Neural Network Society*, *19*(8), 1302–1314. <https://doi.org/10.1016/j.neunet.2006.03.005>
- Wickelgren, W. A. (1977). Speed-accuracy tradeoff and information processing dynamics. *Acta Psychologica*, *41*(1), 67–85. [https://doi.org/10.1016/0001-6918\(77\)90012-9](https://doi.org/10.1016/0001-6918(77)90012-9)
- Wise, R. A., & Rompre, P. P. (1989). Brain dopamine and reward. *Annual Review of Psychology*, *40*, 191–225. <https://doi.org/10.1146/annurev.ps.40.020189.001203>
- Wise, S. P. (2020). Chapter 28—The Evolution of the Prefrontal Cortex in Early Primates and Anthropoids. In J. H. Kaas (Ed.), *Evolutionary Neuroscience (Second Edition)* (pp. 669–707). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820584-6.00028-3>
- Wise, S. P., Boussaoud, D., Johnson, P. B., & Caminiti, R. (1997). Premotor and parietal cortex: Corticocortical connectivity and combinatorial computations. *Annual Review of Neuroscience*, *20*, 25–42. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.20.1.25>
- Wolpert, D. M., & Landy, M. S. (2012). Motor control is decision-making. *Current Opinion in Neurobiology*, *22*(6), 996–1003. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2012.05.003>
- Wong, A. L., & Haith, A. M. (2017). Motor planning flexibly optimizes performance under uncertainty about task goals. *Nature Communications*, *8*, 14624. <https://doi.org/10.1038/ncomms14624>
- Wong, A. L., Haith, A. M., & Krakauer, J. W. (2015). Motor Planning. *The Neuroscientist: A Review Journal Bringing Neurobiology, Neurology and Psychiatry*, *21*(4), 385–398. <https://doi.org/10.1177/1073858414541484>
- Xu-Wilson, M., Zee, D. S., & Shadmehr, R. (2009). The intrinsic value of visual information affects saccade velocities. *Experimental Brain Research*, *196*(4), 475–481. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1879-1>
- Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, *447*(7148), 1075–1080. <https://doi.org/10.1038/nature05852>
- Yoon, T., Geary, R. B., Ahmed, A. A., & Shadmehr, R. (2018). Control of movement vigor and decision making during foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(44), E10476–E10485. <https://doi.org/10.1073/pnas.1812979115>
- Yttri, E. A., & Dudman, J. T. (2016). Opponent and bidirectional control of movement velocity in the basal ganglia. *Nature*, *533*(7603), 402–406. <https://doi.org/10.1038/nature17639>
- Zénon, A., Sidibé, M., & Olivier, E. (2015). Disrupting the Supplementary Motor Area Makes Physical Effort Appear Less Effortful. *The Journal of Neuroscience*, *35*(23), 8737–8744. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3789-14.2015>