

# Émotions et Prises de décision chez les primates

THOMAS BORAUD

*Institut des Maladies Neurodégénératives - CNRS UMR 5293 - Université de Bordeaux*

## Rationaliser l'irrationnel

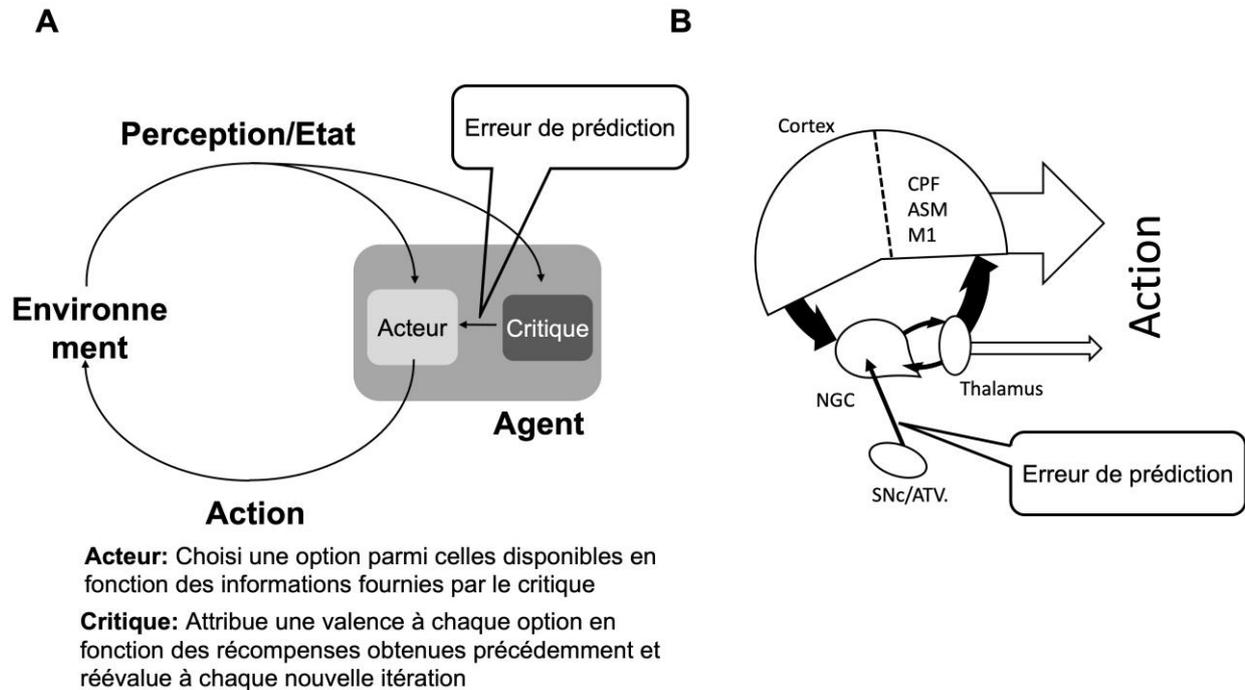
Étudier le rôle des émotions dans la prise de décision chez les primates peut sembler une gageure. Pour les expérimentateurs, il est très difficile de définir et de quantifier les émotions, et encore plus de les identifier chez les modèles animaux. Ils préfèrent généralement s'en tenir à des grandeurs quantifiables, telles que la valence (à quel point on considère que la conséquences d'une action est bénéfique ou dommageable), l'utilité (la valeur subjective accordée à une récompense, par exemple 10 € aujourd'hui ont une utilité supérieure à 10 € dans une semaine) ou l'espérance (au sens mathématique de la moyenne des récompenses obtenues si on répète une expérience un grand nombre de fois), et éviter ainsi la tâche complexe de traiter les émotions. Cependant, lorsque l'on étudie la prise de décision on ne peut pas faire l'impasse sur la vaste littérature concernant les interactions entre les émotions et la rationalité qui, dans la culture occidentale, remonte au vieux débat entre les stoïciens et les épicuriens. Jusqu'à récemment, les psychologues avaient tendance à opposer un système "froid", rationnel et calculateur à un système "chaud", irrationnel et émotionnel. Cependant, cette dichotomie ne résiste pas à l'examen de la neurobiologie : les humains utilisent les mêmes structures cérébrales pour prendre des décisions aussi bien dans des états calmes que sous l'influence des émotions : Les aires fronto-corticale – particulièrement dorsolatérale et fronto-médiales – et les noyaux gris centraux. De plus, exprimer une préférence constitue déjà une forme d'émotion. Par conséquent, il n'y a pas vraiment de décisions "froides" ; toutes les décisions sont influencées par différents types d'émotions. Ces émotions introduisent une dimension supplémentaire en modulant les grandeurs quantifiables sur lesquelles le système de prise de décision s'appuie pour faire ses choix. Cependant, bien que les controverses des philosophes remettent en

question la rationalité humaine depuis l'antiquité gréco-latine, il faudra attendre le milieu du vingtième siècle pour que ses limites soient expérimentalement mises en évidence. Depuis, de nombreux facteurs introduisant des biais dans nos décisions ont été identifiés et la théorie des perspectives tente d'axiomatiser les principaux (1).

L'essor de l'IRM fonctionnel dans les années 1990s a donné accès aux mécanismes neurobiologiques chez l'homme. Mais leur étude est limitée par la résolution temporelle de la technique, la contention à laquelle doivent se soumettre les sujets et des contraintes éthiques évidentes. Simultanément, un certain nombre d'études ont montré que les primates non humains (PNH) sont aussi sensibles aux biais cognitifs. Dès lors, il est devenu possible d'aborder également les bases neuronales de la prise de décision chez les PNH en enregistrant l'activité électrophysiologique pendant qu'ils effectuent des tâches de décision avec une résolution temporelle et spatiale inégalable. Le développement de méthodes multicanaux permettant le recueil simultané de l'activité de plusieurs neurones éventuellement situés dans différentes structures a permis d'appréhender les contours des réseaux impliqués dans le processus et potentiellement les mécanismes mis en jeu.

## Le jeu de l'acteur et du critique

Les réseaux impliqués ont pu être caractérisés, en mettant en évidence le rôle central de la dopamine et des circuits cortico et sous-corticaux incluant cortex frontal et préfrontal, ganglions de la base et thalamus. En s'inspirant d'algorithmes issus de l'apprentissage machine, une des disciplines de l'intelligence artificielle qui s'intéresse aux processus d'apprentissage (2), deux réseaux ont été caractérisés (voir Figure 1A) : un réseau qui s'occupe du choix (appelé réseau acteur) et un autre qui fournit les valeurs sur lesquelles ces choix peuvent



*Figure 1 : Le réseau acteur-critique. A : un Agent se définit par deux composantes essentielles : l'acteur et le critique. L'acteur est responsable de prendre des décisions en choisissant des actions pour maximiser une récompense attendue. Le critique, évalue ces actions en fournissant une estimation de la valeur attendue d'un état donné. Ensemble, l'acteur et le critique forment un système d'apprentissage qui permet d'ajuster les stratégies de décision pour améliorer les performances dans un environnement donné. B : L'architecture de l'acteur est bien caractérisée chez les primates : il est distribué au sein d'un large réseau qui associe les aires corticales frontales : Cortex préfrontal (CPF), supplémentaire moteur (ASM) et moteur (M1) ; les noyaux gris centraux (NGC) constitué par le striatum (noyau caudé et putamen), le globus pallidus, la substance noire réticulée et le noyau sous thalamique et les noyaux thalamiques antérieurs (ventral antérieur, ventro latéral et dorso médian). L'architecture du réseau critique est moins bien caractérisée, mais la substance noire compacte (SNc) et l'aire tegmentale ventrale (ATV) jouent un rôle prépondérant en transmettant un signal d'erreur de prédiction via la dopamine libérée au niveau du striatum.*

s'appuyer et les réactualise au besoin (réseau critique). Le premier est le mieux connu (Figure 1B). Il s'articule autour du cortex préfrontal dorsolatéral, des territoires dorsolatéraux des ganglions de la base et des noyaux dorsaux du thalamus (3). Sa connectivité est bien identifiée et ses propriétés dynamiques bien caractérisées. En ce qui concerne le réseau critique, si des structures clés ont été identifiées, le cortex orbitofrontal, les territoires ventraux des ganglions de la base et surtout les territoires dopaminergiques de la substance noire compacte (SNc) et de l'aire tegmentale ventrale (ATV), la façon dont elles interagissent et surtout l'intervention probable d'autres territoires cérébraux (insula, amygdale, locus coeruleus, hippocampe) demeurent encore largement à explorer.

### Rupture de symétrie

Pour qu'un réseau de neurones prenne une décision, il faut qu'une rupture de symétrie s'opère : un mécanisme de compétition s'instaure entre deux ou plusieurs populations de neurones à l'issue duquel une seule population doit rester activé et inhibe l'activité des autres. Ces processus de compétition résultent d'interactions

entre des populations de neurones excitateurs et inhibiteurs interconnectés. L'anatomie fonctionnelle des structures impliquées fait que ces processus peuvent être générés au sein du cortex préfrontal seul, des ganglions de la base seuls ou de la boucle cortico-sous corticale dans son ensemble. Différentes hypothèses ont été proposées pour mettre en avant tel ou tel mécanisme. Ces hypothèses sont défendues par des chapelles qui interagissent peu entre elles, voire s'ignorent. Nous pensons pour notre part qu'elles ne sont pas mutuellement exclusives et participent probablement à différents contextes de choix (4). Lors de l'apprentissage dans un contexte de nouveauté (nouvel apprentissage sensorimoteur par exemple), l'ensemble du réseau dépend fortement des interactions au sein de l'ensemble de la boucle et l'entonnoir des ganglions de la base joue un rôle essentiel dans l'intégration des différents paramètres sensoriels moteurs et cognitifs. En revanche, une fois que l'ensemble est bien maîtrisé, le cortex joue un rôle prépondérant en tant que structure effectrice principale car c'est lui qui chez les primates envoie les instructions aux centres moteurs du tronc cérébral et de la moelle épinière. Il peut même éventuellement faire cavalier seul, ce qui au passage permet d'expliquer le paradoxe de la stimulation cérébrale du Noyaux sous-

thalamique dans le contexte de la maladie de Parkinson où en neutralisant l'activité erratique des structures de sortie des ganglions de la base, on restaure la motricité des patients (5).

### Un critique mal défini

Le fonctionnement du réseau critique est plus mal connu. Cela peut paraître paradoxal car ce sont les travaux sur la dopamine chez le primate dont Wolfram Schultz a été le pionnier dans les années 1990 (6), en se basant sur les théories plus anciennes de Robert Rescorla et Allan Wagner (7) qui ont initié les travaux sur le sujet. Le rôle de signal d'erreur de prédiction (la littérature emploie aussi souvent le terme de différence temporelle) que joue la dopamine a été bien caractérisé par Schultz et largement confirmé. Un certain nombre de questions demeurent cependant en suspens telles que : i) D'autres neuromodulateurs contribuent-ils aussi au rôle de critique ? ii) Comment le signal dopaminergique est-il généré ? iii) Quelle(s) structure(s) conserve la mémoire de la valeur des choix ? iv) Y a-t-il une échelle de valeur unique pour tous les types de récompenses ou plusieurs échelles (une pour les récompenses alimentaires, pour les récompenses monétaires, pour les récompenses sexuelles, pour les récompenses sociales, etc.) qui peuvent entrer en concurrence ? v) Et, ce qui nous intéresse ici plus particulièrement, comment les émotions interagissent avec ce système ? Le cortex orbitofrontal et des zones ventrales des ganglions de la base jouent un rôle ainsi que d'autres structures étudiées plus récemment (amygdale et insula, pour donner les deux exemples les plus à la mode en ce moment) mais aucune théorie convaincante n'a encore été proposée pour expliciter comment ces différentes structures interagissent et identifier les mécanismes neuronaux sous-jacents.

Il y a un véritable enjeu à comprendre le fonctionnement du réseau critique. Nous pourrions ainsi mieux appréhender comment les émotions peuvent le moduler. Nous sommes réduits pour l'instant à constater le rôle d'un certain nombre d'émotions – ou tout au moins d'états émotionnels plus ou moins analogues à ceux observés chez l'homme notamment dans des contextes sociaux. A titre d'exemple, les capucins sont sensibles à l'équité et au partage des ressources (8), processus indispensables à la coopération. Des animaux soumis à un traitement inéquitable comparé à certains de leurs partenaires montrent rapidement un comportement de frustration caractérisé par le rejet violent de la récompense obtenu, des vocalisations et une gestuelle agressive.

### Comportements économiques chez les primates

Que les émotions préexistent chez un ancêtre commun ou résulte de convergence évolutive reste cependant encore à déterminer. C'est néanmoins l'observation de ce type de comportements émotionnels et des relations sociales sous-jacentes qui nous ont récemment amené, avec une vaste communauté, à nous interroger depuis une quinzaine d'années sur le comportement économique des primates non humains, puisque, comme nous l'avons précisé en introduction, la décision sans émotion n'existe pas. Ces interrogations ont donné lieu à un corpus de travaux multidisciplinaires au sein d'une large communauté incluant économistes, psychologues, anthropologues et bien sûr neurobiologistes qui ont montré notamment que les capacités cognitives, et certains biais qui sous-tendent la prise de décision économique typique chez les humains, sont également présents chez les primates non humains (9).

### Futurs enjeux

Ainsi, l'étude du rôle des émotions dans la prise de décision chez les primates est un champ en plein développement et qui ouvre de nombreuses perspectives. Par ailleurs le développement des méthodes d'enregistrements électrophysiologiques sans fil permet d'utiliser ces approches dans des contextes de plus en plus écologiques et socialement riches. Le couplage avec des marqueurs comportementaux et biologiques (conductance cutanée, rythme cardiaque et respiratoire, diamètre pupillaire, etc.) dont le recueil est rendu de plus en plus facile et fiable grâce à la généralisation des méthodes d'apprentissage profond, ouvre des perspectives encourageantes vers une meilleure compréhension de l'influence des émotions générées dans ces contextes écologiques sur les processus de prise de décision. Il est dès lors permis de rêver que dans un terme plus ou moins proche, nous parviendrons à produire une théorie unifiée du fonctionnement des réseaux critiques et acteurs impliqués dans ces processus.

thomas.boraud@u-bordeaux.fr

### Références

- (1) Kahneman, D. & Tversky, A. (1979). *Econometrica* 47, 263–291.
- (2) Sutton, R. S. & Barto, A. G. (1998). *Reinforcement learning : an introduction*. Adaptive computation and machine learning (MIT Press)

- (3) Daw, N. D. & Doya, K. (2006). *Curr. Opin. Neurobiol.* 16, 199–204.
- (4) Boraud, T., et al. (2018). *Prog. Neurobiol.* 171, 114–124.
- (5) Piron, C. et al. (2016). *Mov. Disord.* 31(8): 1146-54. doi: 10.1002/mds.26542
- (6) Schultz, W., et al. (1997). *Science* 275 (5306): 1593–1599.
- (7) Rescorla, R. A. & Wagner, A. R. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. in *Classical Conditioning II* (eds. Black, A. H. & Prokasy, W. F.) 64–99 (Appleton-Century-Crofts).
- (8) Henrich, J. (2004) Animal behaviour: inequity aversion in capuchins? *Nature* 428, 139; discussion 140 (2004).
- (9) Bourgeois-Gironde, S., et al. (2021). *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 376 (1819) 20190676.