

## COMMUNICATION

### **Comment le cerveau motive le comportement : du circuit de la récompense au système des valeurs**

Mathias PESSIGLIONE \*

**L'auteur déclare ne pas avoir de liens d'intérêt en relation avec le contenu de cet article**

## INTRODUCTION

Pourquoi décide-t-on de faire une chose plutôt qu'une autre ? Pourquoi faire un effort alors qu'on pourrait rester sans rien faire ? Contrairement aux plantes, les animaux doivent se déplacer pour rechercher de la nourriture ou un partenaire, et éviter les dangers. Mais tout ce qui compte aux yeux de la sélection naturelle, c'est le succès reproductif : la transmission des gènes aux générations futures. Or, pour un individu particulier à un moment donné, il n'est pas évident de savoir quelles sont les actions les plus susceptibles d'assurer une vaste descendance. Fort heureusement, l'évolution a doté notre cerveau de mécanismes capables d'orienter notre comportement vers des situations meilleures, sans qu'il y ait besoin de calculer au préalable l'avantage reproductif associé à chacune de nos actions. Les circuits cérébraux de la motivation nous permettent d'anticiper la valeur des différentes options disponibles, de sélectionner une situation que nous prenons pour but, et de mettre en place un plan d'action qui nous mène vers ce but.

## CONDITIONNER LES COMPORTEMENTS

C'est par l'étude du comportement animal que les chercheurs ont commencé leur exploration des systèmes cérébraux qui représentent le caractère agréable ou déplaisant des situations que nous rencontrons. Thorndike, au début du siècle

---

\* Motivation, Cerveau et Comportement, Institut du Cerveau et de la Moelle Épinrière, Hôpital de la Pitié-Salpêtrière — Inserm UMR 1127, CNRS UMR 7225, Université Pierre et Marie Curie, Paris

*Tirés à part* : Docteur Mathias PESSIGLIONE, même adresse

*Article reçu le 3 octobre 2014, accepté le 20 octobre 2014*

dernier, a le premier formulé la loi de l'effet : toute action qui amène une situation plaisante tend à être répétée dans le futur. Ainsi, certains stimuli, qu'on appelle récompenses, ont une propriété particulière : ils font qu'on y revient. Autrement dit, les récompenses viennent renforcer le comportement. Certains stimuli, dits primaires, agissent comme des récompenses de façon innée, dès la naissance ; c'est par exemple le cas du sucre. D'autres stimuli, dits secondaires, peuvent acquérir leur valeur récompensante au travers d'un apprentissage associatif. C'est ce qu'ont démontré les expériences de Pavlov : si leur repas est régulièrement précédé d'un son de cloche, alors les chiens se mettent à saliver dès qu'ils entendent la cloche, et pas seulement lorsqu'ils sentent la nourriture. Ainsi, le cerveau en vient à conférer une valeur à un stimulus auparavant neutre : le son de cloche devient désirable, parce qu'il annonce la récompense alimentaire.

Ce qui est vrai des stimuli l'est aussi des actions. Les actions qui sont fréquemment associées à des récompenses primaires prennent de la valeur. C'est d'ailleurs le principe qu'emploient les dresseurs d'animaux pour les spectacles de cirque, où l'on voit des tigres tourner sur eux-mêmes sur leurs pattes de derrière. Watson prétendait pouvoir établir n'importe quel comportement, y compris chez un enfant, par le seul jeu des renforcements positifs ou négatifs. Fort heureusement les stratégies employées pour éduquer nos enfants ne se cantonnent pas aux techniques de renforcement développées par ce courant de pensée, dit *behavioriste* car il ne s'intéresse qu'aux associations entre stimulus et comportement.

Le dispositif expérimental qui nous a le plus appris sur les mécanismes de renforcement est probablement la cage de Skinner, dans laquelle des rats apprennent à appuyer sur un levier pour obtenir de la nourriture. C'est grâce à ce dispositif que les chercheurs ont mis à jour les circuits cérébraux qui sous-tendent l'effet des récompenses. Ils ont découvert que la stimulation électrique de certaines parties du cerveau pouvait avoir le même effet que les récompenses naturelles : elle renforce le comportement. Dans ce cas, la pression sur le levier déclenche, non pas l'arrivée de la nourriture dans la cage, mais la survenue d'un courant électrique par une électrode implantée dans le cerveau (Figure 1). Les rats se mettaient alors à appuyer de plus en plus souvent sur ce levier, jusqu'à le presser frénétiquement, comme si cette auto-stimulation électrique leur procurait un plaisir intense. En déplaçant pas à pas l'électrode, les chercheurs ont découvert, empiriquement, les régions cérébrales susceptibles d'induire ces comportements d'auto-stimulation. En font partie les noyaux profonds du mésencéphale, ceux qui produisent une molécule particulière, la dopamine, et les régions dites « limbiques » des ganglions de la base, notamment le striatum ventral.

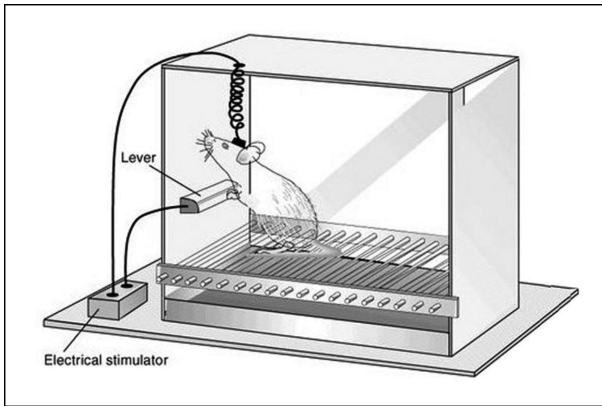


FIG. 1. — Dispositif expérimental permettant de tester le comportement d'auto-stimulation

Lorsque le rat appuie sur le levier, cela déclenche une impulsion électrique acheminée jusque dans une région spécifique de son cerveau. Si cette région fait partie du circuit de la récompense, alors le rat va recommencer de plus en plus souvent.

## LES CIRCUITS DE LA RÉCOMPENSE

Les ganglions de la base sont un ensemble de noyaux sous-corticaux qui forment avec le cortex frontal des circuits fermés, dont le striatum est la principale entrée, et le pallidum la principale sortie (Figure 2). Ces circuits interviennent dans différents domaines, selon la région du cortex avec laquelle ils sont connectés. Les circuits postérieurs sont liés aux territoires moteurs, et interviennent dans l'initiation des mouvements. Les circuits dorsaux sont liés au cortex préfrontal, et impliqués dans les fonctions cognitives supérieures, comme le langage ou le calcul. Enfin les circuits ventraux sont liés au cortex orbitofrontal, ainsi qu'à certains noyaux du système limbique comme l'amygdale et l'hippocampe, et représentent la valeur des récompenses. Les neurones dopaminergiques sont situés dans de noyaux plus profonds qui sont innervés par le striatum ventral et projettent leurs axones vers le striatum dorsal et postérieur. Ils sont donc en position de transmettre les informations limbiques aux circuits cognitifs et moteurs, et par ce biais de renforcer les comportements qui mènent à des récompenses.

À la suite des expériences d'auto-stimulation, une nouvelle technique est venue accréditer le rôle des neurones dopaminergiques dans l'apprentissage par renforcement. Il s'agit de l'enregistrement de l'activité électrique émise par un neurone individuel, grâce à des microélectrodes implantées chez un singe qui réalise une tâche comportementale (Figure 3). L'équipe de Schultz a ainsi découvert que, au moment où le singe obtient une récompense, les neurones dopaminergiques envoient une bouffée de signaux électriques, surtout si cette récompense est

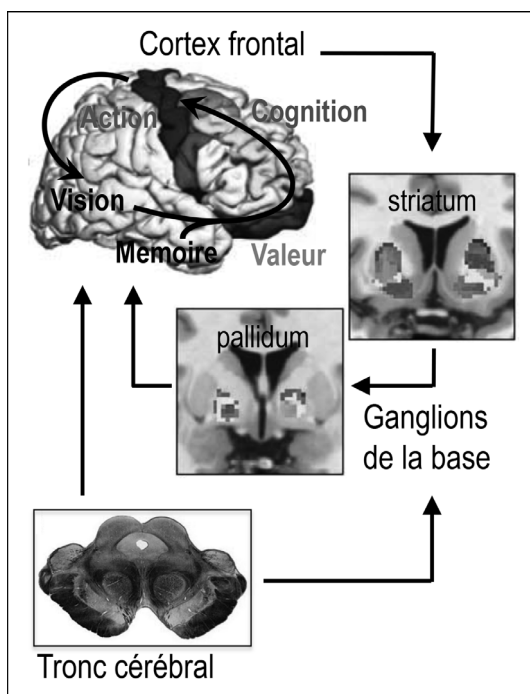


FIG. 2. — Représentation schématique des circuits cérébraux impliqués dans la motivation du comportement

La région principale du système cérébral qui code les valeurs subjectives est le cortex orbitofrontal. Ce système est générique : il peut assigner des valeurs à des objets que l'on perçoit, par exemple par le système visuel, ou à des situations que l'on imagine, en recombinaison des éléments enregistrés dans notre mémoire. Les valeurs encodées dans le cortex orbitofrontal sont susceptibles d'influencer l'activité des régions corticales impliquées dans la génération du comportement. Parmi celles-ci on distingue les régions cognitives qui permettent d'élaborer un plan d'action complexe, et les régions motrices qui permettent de piloter les muscles nécessaires aux mouvements. Les encadrés représentent des structures sous-corticales, appelées ganglions de la base, qui forment des circuits avec le cortex frontal. La spécialisation fonctionnelle observée dans le cortex frontal est conservée depuis les entrées (striatum) jusqu'aux sorties (pallidum) de ces circuits, de sorte que les territoires ventraux sont impliqués dans le codage des valeurs, les territoires dorsaux dans les opérations cognitives et les territoires postérieurs dans le contrôle des mouvements. Enfin des substances comme la dopamine, synthétisées dans des noyaux plus profonds (dans le tronc cérébral), modulent l'efficacité des synapses reliant le cortex frontal aux ganglions de la base.

imprévue. Si, par contre, le singe s'attend à recevoir une récompense et que celle-ci ne survient pas, ces neurones deviennent brutalement silencieux.

Ces observations indiquent que les neurones dopaminergiques ne se contentent pas de signaler les récompenses que reçoit l'animal, ils prennent en compte les attentes. Leur décharge correspond à un signal théorique utilisé dans des algorithmes d'apprentissage sur ordinateur, appelé « erreur de prédiction ». Il s'agit de la

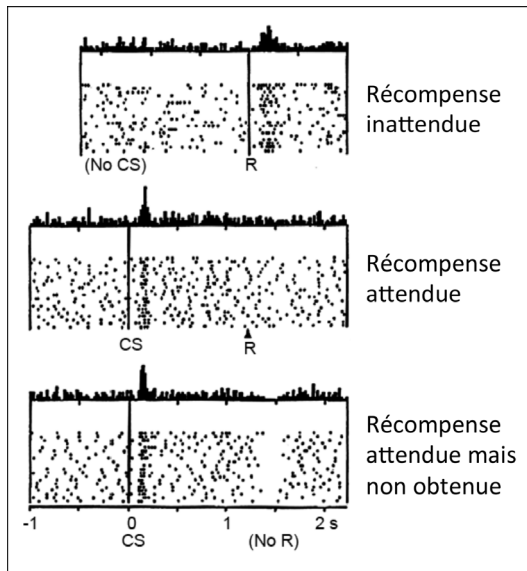


FIG. 3. — Caractérisation de l'activité d'un neurone dopaminergique

Les diagrammes représentent des enregistrements de l'activité d'un seul neurone dopaminergique, chez le singe. Chaque point est une impulsion électrique émise par le neurone (un potentiel d'action). Chaque ligne correspond à un essai de la tâche expérimentale. Au sommet de chaque diagramme est indiquée la somme des activités obtenues pour les différents essais reproduits en-dessous. Le singe a appris qu'un flash lumineux (stimulus conditionnel, CS) prédit l'arrivée de la récompense (R). Dans le bloc du haut, on ne prévient pas le singe et on lui donne une récompense : le neurone répond par une bouffée d'activité. Dans le bloc du milieu, on prévient le singe à l'aide du stimulus avertisseur : le neurone ne réagit pas lorsque la récompense survient. Enfin dans le bloc du bas on prévient le singe mais on omet de lui donner la récompense : le neurone répond à cette omission par une diminution d'activité. On peut donc dire que ce neurone signale l'erreur de prédiction de la récompense, c'est-à-dire la différence de valeur entre ce qui est obtenu et ce qui était attendu.

différence entre la récompense obtenue et la récompense attendue. Plusieurs théoriciens, dont Rescorla et Wagner, avaient montré que les courbes d'apprentissage obéissent à une loi selon laquelle la force des associations, autrement dit l'efficacité des synapses, doit être modifiée après chaque essai en proportion de l'erreur de prédiction de la récompense. Ainsi le conditionnement des animaux pourrait s'expliquer par une modification des synapses reliant le cortex au striatum, modification induite par la libération de dopamine, celle-ci étant elle-même déclenchée par l'écart entre la récompense observée et celle attendue.

Le cerveau humain contient-il un circuit de la récompense, qui biaise nos décisions et conditionne nos actes ? Avec l'avènement de la neuro-imagerie, en particulier l'IRM fonctionnelle, les résultats établis chez l'animal ont pu être répliqués chez l'homme. Toute récompense que notre cerveau reçoit au cours d'un apprentissage active principalement le cortex orbitofrontal et le striatum ventral, ce qui pourrait

correspondre aux modifications d'activité synaptique induites par la dopamine. Par ailleurs, on a montré que les drogues ou les médicaments qui jouent sur la libération de dopamine affectent les apprentissages. Ainsi les patients atteints de maladie de Parkinson, qui souffrent d'une difficulté à produire des mouvements liée à une dégénérescence des neurones dopaminergiques, sont moins sensibles aux renforcements positifs. À l'inverse, les médicaments anti-parkinsoniens, qui visent à augmenter les taux de dopamine, peuvent induire le déséquilibre opposé, avec une insensibilité aux renforcements négatifs. Ce déséquilibre peut expliquer certains comportements compulsifs induits par les médicaments pro-dopaminergiques, comme ces cas (heureusement rares) de patients qui vont jusqu'à jouer tout leur salaire au casino.

Il faut cependant noter que la dopamine n'est probablement pas le seul composant du cerveau à déterminer l'effet des renforcements. Il existe notamment à l'heure actuelle un débat sur l'existence d'un système inverse : un circuit neuronal qui coderait les punitions de la même façon que le circuit striato-frontal ventral traite des récompenses. Ce système inverse pourrait faire intervenir d'autres neuromodulateurs, comme la sérotonine, ou d'autres territoires corticaux, comme les régions antérieures de l'insula.

L'effet des renforcements positifs, codés par la dopamine, varie probablement selon les circuits striato-frontaux concernés. Dans les circuits moteurs, la récompense joue sur l'initiation de l'action. Lorsqu'une action est récompensée, elle devient désormais plus facile à déclencher dès que l'animal se retrouve dans le même contexte. Ceci correspond au schéma classique du béhaviorisme : la récompense renforce le lien entre stimulus et réponse. Dans les circuits limbiques, par contre, ce qui est renforcé est l'association d'un contexte avec une valeur. On sort ici du schéma béhavioriste, qui excluait toute représentation mentale de grandeur abstraite telle que la valeur.

Il est aujourd'hui admis que les deux phénomènes existent : les récompenses que reçoit notre cerveau vont à la fois modeler nos représentations affectives (une valeur s'attache à chaque contexte dans lequel nous avons reçu une récompense) et façonner notre répertoire de comportements (nous aurons tendance à reproduire les actions qui ont été suivies d'une récompense).

Cependant les deux phénomènes n'ont peut-être pas la même temporalité, il est possible qu'avec la répétition des renforcements, ce soit l'automatisation des routines motrices qui prenne le pas. Dans ce cas le comportement serait généré sans que son but et sa valeur anticipée (c'est-à-dire la récompense recherchée) ne soient représentés. On peut démontrer ce phénomène en dévaluant la récompense, par exemple en amenant l'animal à satiété s'il s'agit d'une récompense alimentaire. Si l'animal continue à reproduire le même comportement, par exemple appuyer sans relâche sur un levier, on peut dire que ce comportement est devenu routinier : il est directement déclenché par le contexte et n'est plus guidé par la valeur du but recherché.

## DÉSIR ET PLAISIR

La découverte de ces circuits cérébraux qui représentent une anticipation de la récompense future a permis de comprendre un processus subtilement différent du renforcement : la motivation de l'action.

Quelle est la différence entre la motivation et le renforcement ? La motivation vient à l'avance, elle pousse à agir, tandis que le renforcement fait qu'on recommence. Lorsqu'on donne une prime à celui qui a fait un bon travail, on exerce un renforcement. Mais si on promet une prime à ceux qui travailleront bien, on agit sur la motivation (par incitation dans ce cas).

La motivation concerne donc les processus qui transforment les récompenses anticipées en activité comportementale. Les neurosciences ont longtemps ancré la motivation sur le principe de la régulation homéostatique. L'idée, due à Claude Bernard, est que l'organisme doit maintenir certaines variables internes à un niveau bien précis, par exemple le taux de glucose sanguin autour d'un gramme par litre. Tout écart par rapport à cette dose idéale déclenche des mécanismes régulateurs qui peuvent impliquer un comportement, de prise alimentaire dans le cas d'une hypoglycémie. Ce qui motive le comportement est donc le besoin de stabiliser son milieu intérieur.

On voit cependant que cette théorie s'applique mal à des récompenses secondaires. Les êtres humains sont motivés par toutes sortes de situations anticipées (l'envie d'être applaudi, le désir de partir en vacances ...) pour lesquelles on voit mal quelle est la variable qui serait régulée autour d'un point idéal. De nombreuses observations ont par ailleurs relégué les besoins fondamentaux de l'organisme au second plan, et mis en avant les aspects hédoniques. Ainsi les rats peuvent fournir des efforts pour obtenir des solutions de saccharine, bien que ce sucre ne puisse pas être digéré pour rétablir la glycémie. Autre exemple : des chiens pourtant nourris par sonde intraveineuse continuent de s'alimenter oralement et prennent du poids. Dans bien des cas si les animaux mangent, ce n'est pas pour subvenir à leurs besoins, c'est parce qu'ils aiment ça. Il faut donc admettre que l'évolution nous a doté d'une sensation, le plaisir, qui permet au cerveau d'approximer, à l'avance, combien une chose est bonne pour nous. En général, rechercher des situations plaisantes revient à générer des comportements adaptés pour la survie de nos gènes. Il existe toutefois des situations où ce mécanisme peut être dévoyé, par exemple dans la toxicomanie.

Si l'expérience d'une récompense peut être rapprochée de la notion commune de plaisir, l'espérance d'une récompense correspond probablement à celle de désir. Les recherches en neurosciences ont montré que les récompenses recherchées et obtenues impliquent les mêmes circuits cérébraux, notamment le cortex orbitofrontal et le striatum ventral. C'est par l'intermédiaire de ces circuits que la valeur anticipée des récompenses nous incite à produire un effort, que celui-ci soit mental (comme de calculer un trajet) ou physique (comme de porter une valise).

Lorsque les circuits de la motivation sont détruits par une lésion, c'est toute la chaîne de déclenchement des actes qui s'en ressent. Ainsi les lésions bilatérales des ganglions de la base donnent des tableaux d'apathie sévère, où le comportement spontané est extrêmement réduit, même si les capacités motrices et cognitives sont préservées. Le rôle spécifique des étages corticaux et sous-corticaux de ces circuits est encore débattu. On sait que le cortex orbitofrontal est mobilisé lorsque les situations à évaluer sont nouvelles ou complexes. La valeur des objets routiniers, comme les pièces de monnaie, est principalement codée dans le striatum ventral, de même que la valeur des objets non conscients (Figure 4).

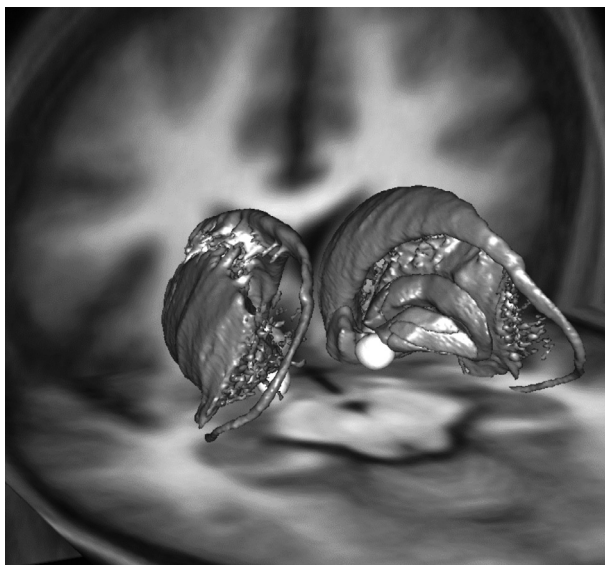


FIG. 4. — Activation des régions sous-corticales impliquées dans la motivation non-consciente.

Les structures illustrées en trois dimensions et en couleurs sont les ganglions de la base, avec le striatum et le pallidum. Les noyaux jaunes indiquent les populations neuronales activées par des récompenses (des pièces de monnaie) présentées aux participants de manière subconsciente pour les motiver à serrer une poignée avec davantage de force. Ces activations se superposent avec les régions ventrales du pallidum. Ainsi le pallidum ventral peut nous conduire à produire un effort plus conséquent sans que nous ayons conscience de la motivation justifiant ce surcroît d'effort.

## FAIRE DES CHOIX

Depuis environ deux décennies, les travaux sur les circuits de la récompense ont suscité l'intérêt de chercheurs qui travaillent non pas sur le renforcement ni sur la motivation mais sur la prise de décision. Ces chercheurs regroupent des philosophes, des psychologues et des économistes qui s'attachent à comprendre quels sont les



principes qui nous permettent de faire un choix. On peut faire remonter ce courant de pensée à Blaise Pascal, qui a le premier formulé le principe de maximisation. Ce principe affirme que pour faire un choix, on doit envisager les conséquences des différentes options, et assigner à chaque conséquence deux grandeurs : une probabilité (à quel point cette conséquence est vraisemblable) et une valeur (à quel point cette conséquence est plaisante). Le choix consiste alors à choisir l'option pour laquelle le produit des valeurs et des probabilités est maximal.

Ce principe est toujours au cœur des conceptions modernes de la décision, comme la théorie de la valeur attendue de Von Neumann et Morgenstern, ou la théorie des perspectives de Kahneman et Tversky. Plusieurs amendements ont toutefois été apportés à la théorie initiale. Un premier amendement est que le choix est probabiliste : on ne choisit pas toujours l'option qui maximise la valeur attendue, on la choisit simplement plus souvent. La fréquence de ce choix dépend de l'écart avec les valeurs des autres options.

D'autres amendements du modèle de Pascal concernent la distorsion des quantités objectives, comme les montants monétaires ou les probabilités. Subjectivement, une même somme d'argent n'a pas la même valeur selon qu'on est pauvre ou riche. De même, dans nos estimations subjectives, nous avons tendance à surestimer les faibles probabilités (comme celle de gagner au loto) et à sous-estimer les fortes probabilités (comme celle de ne pas gagner au loto).

Moyennant ces aménagements, la théorie de la décision permet de définir une norme de rationalité. La notion de rationalité ne renvoie pas forcément au fait que les individus maximisent des récompenses objectives : après tout, on a le droit de préférer l'enfer au paradis. Elle contraint essentiellement les choix à être cohérents. Pour être considéré comme rationnels, les choix doivent par exemple satisfaire la règle de transitivité : si je préfère A à B et B à C alors je dois préférer A à C. Naturellement, les agents humains dans la vraie vie ne se comportent pas de façon aussi rationnelle que l'homo economicus de la théorie. Un des objectifs premiers de la neuro-économie, cette discipline émergente qui vise à comprendre comment le cerveau fait des choix, est d'identifier des contraintes biologiques susceptibles d'expliquer l'irrationalité de nos décisions.

Comme pour la motivation, la quantité que l'organisme cherche à estimer lorsqu'il prend une décision est donc la valeur attendue des différentes options qui s'offrent à nous (les économistes l'appellent aussi « utilité espérée »). La représentation de cette valeur est implémentée dans les mêmes régions cérébrales, cortex orbitofrontal et striatum ventral au premier chef. C'est sous l'influence de la neuro-économie que le circuit de la récompense a été rebaptisé « système des valeurs ».

Que se passe-t-il quand les valeurs partent à vau-l'eau ? Comme on pourrait s'y attendre, les lésions du cortex orbitofrontal conduisent les patients à prendre des décisions incohérentes et inadaptées. On connaît le destin célèbre de Phineas Gage, contremaître sans histoire qui changea de personnalité après qu'une barre à mine ait traversé son cerveau et détruit une bonne partie de son cortex orbitofrontal (Figure 5).

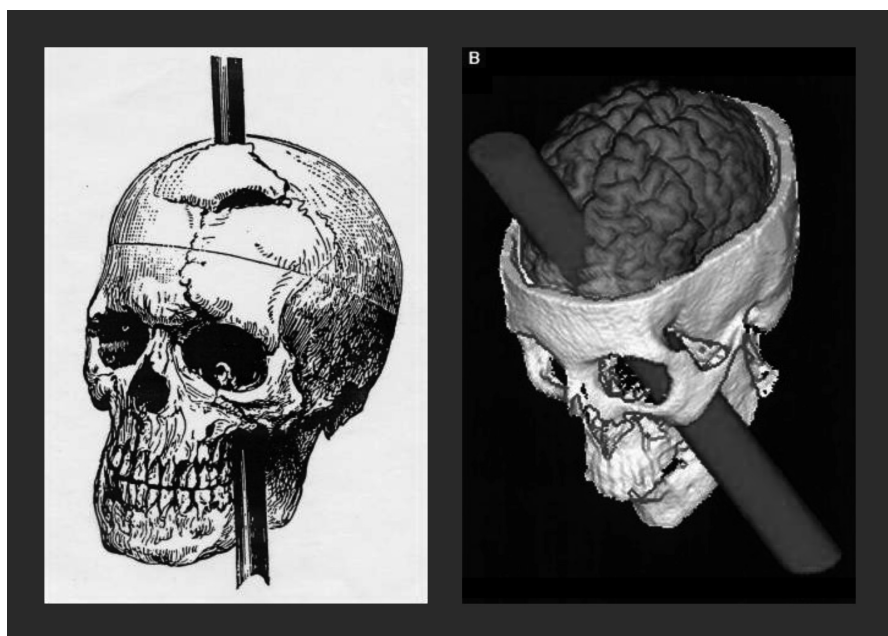


FIG. 5. — L'incroyable histoire de Phineas Gage

Phineas Gage était un contremaître qui travaillait dans la construction de voies ferrées pour relier la côte Est à la côte Ouest des Etats-Unis. En 1848, un accident survint alors qu'il tassait de la poudre avec une barre à mine en acier. Une étincelle mit le feu à la poudre et l'explosion projeta la barre à mine au travers de son cerveau. Dans son malheur, Gage eut la chance de survivre et de conserver la plupart de ses capacités, comme le langage. Cependant, sa personnalité avait changé : considéré comme sérieux, fiable et attentionné, il devint instable, colérique et grossier. Sa vie fut ensuite marquée par une série de décisions désastreuses sur le plan de sa vie professionnelle et sociale. Les images montrent une reconstruction de la trajectoire de la barre à mine par rapport au crâne et au cerveau de Gage. On pense que les lésions concernaient principalement les parties médianes du cortex orbito-frontal, ce qui confirme le rôle de cette région cérébrale dans le codage des valeurs subjectives qui fondent la prise de décision.

On raconte qu'il partit alors pour une vie aventureuse, prenant régulièrement des décisions qui le menaient à la faillite financière et à la rupture de ses relations sociales. Au-delà de cette histoire, probablement simplifiée, des études récentes ont établi que les atteintes du cortex orbitofrontal augmentent l'incohérence des choix, c'est-à-dire la violation des règles de rationalité, telle que la transitivité.

Au-delà de la représentation des valeurs, la neuro-économie s'est également intéressée à la façon dont le cerveau compare ces valeurs afin de sélectionner la meilleure option. Comme toutes les activités cérébrales, les signaux codant les valeurs sont bruités. Une solution est alors d'intégrer ces signaux dans le temps, afin d'extraire l'information du bruit. C'est une solution très générale qu'on retrouve implémentée dans de multiples processus cérébraux, notamment dans la perception (Figure 6).

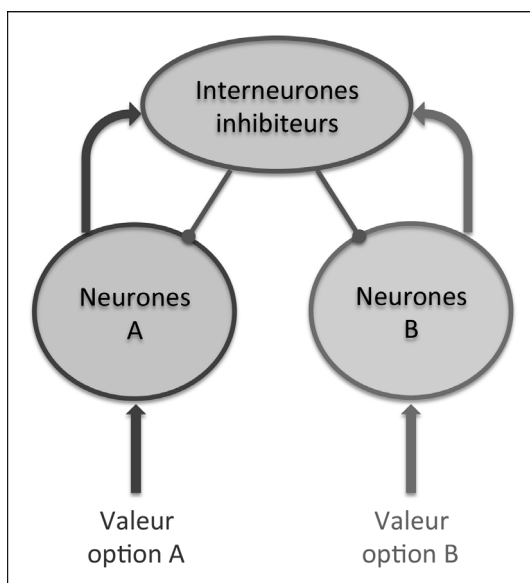


FIG. 6. — Comment les neurones font des choix

Le schéma illustre un modèle très prisé actuellement, qui montre comment un réseau de neurones peut choisir entre deux options, A et B. La valeur de chaque option est transmise à des ensembles de neurones distincts, qui activent une population de neurones inhibiteurs. Il s'ensuit une compétition entre les populations A et B, jusqu'à ce que le système se stabilise dans un état où une population reste active tandis que l'autre est réduite au silence. La population gagnante correspond à l'option choisie par le cerveau. On peut montrer que ce type de réseau choisit l'option de plus haute valeur, avec une probabilité et une durée qui dépendent de la différence entre les deux valeurs. Ce qui reproduit les données observées : plus A est supérieur à B, plus nous avons tendance à choisir A, et plus nous le faisons rapidement.

Dans le cas de la comparaison des valeurs, le mécanisme le plus simple consiste à allouer des groupes de neurones distincts à chacune des options. On dit que chaque population de neurones accumule de l'évidence en faveur de l'option qu'elle représente.

Pour que la décision s'opère, il est nécessaire que chaque population soit connectée de façon réciproque à un ensemble de neurones inhibiteurs. Ainsi l'une des populations verra son activité dépasser le seuil de la victoire, tandis que l'autre sera réduite au silence. Les simulations de réseaux de neurones organisés selon ces principes reproduisent certaines caractéristiques des choix que nous faisons. Par exemple, la différence de valeur entre la meilleure option et les autres détermine à la fois la durée de la délibération et la fréquence avec laquelle elle est choisie. Il n'y a pas aujourd'hui de consensus sur l'inscription cérébrale de ce processus de comparaison des valeurs. Certains auteurs pensent qu'il est interne au cortex orbitofrontal, d'autres qu'il fait

intervenir des structures plus éloignées qui serviraient d'intermédiaires entre le système des valeurs et les régions qui contrôlent le comportement.

## SOMMES-NOUS RATIONNELS ?

Les recherches en neuro-économie ont également mis à jour plusieurs propriétés intéressantes du système des valeurs. La première est qu'il est générique : il peut assigner une valeur à des objets appartenant à des catégories différentes (par exemple lire un livre ou manger un gâteau). On parle de « monnaie neuronale commune », c'est-à-dire d'un signal qui place n'importe quel objet sur une même échelle de valeur. Il s'agit d'une propriété cruciale pour la notion de valeur en économie, puisqu'elle permet de faire un arbitrage entre des options de nature différente.

Une autre propriété intéressante du système de valeur est qu'il opère de façon automatique. Des expériences de décodage ont montré qu'on peut lire dans le cerveau les valeurs que les participants assignent aux objets portés à leur attention, même si on ne leur demande pas d'exprimer un jugement de valeur (Figure 7). Tout se passe comme si le système était toujours actif, et attribuait des valeurs même lorsqu'il n'y a pas de choix à faire.

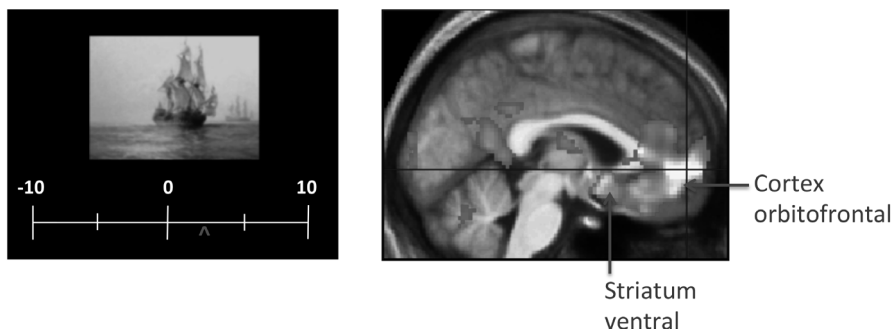


FIG. 7. — Mise en évidence du système cérébral des valeurs subjectives

L'écran de gauche illustre un essai de la tâche imposée au volontaire qui se prête à l'expérience. Il s'agit de donner une note entre -10 (très déplaisant) et 10 (très plaisant) à un tableau, qui change à chaque essai. L'image de droite montre les régions du cerveau dont l'activité est corrélée aux notes : plus le tableau nous plaît, plus elles s'activent. On peut montrer que ces régions codent aussi la valeur d'autres catégories d'objets, comme les visages ou les maisons. Ces signaux de valeur sont également émis lorsqu'on demande au participant de réaliser une tâche qui ne concerne pas les valeurs, comme d'estimer la date de réalisation du tableau. On conclut donc que ce système cérébral d'évaluation opère de façon générique et automatique.

Ces propriétés de généricité et d'automatisme peuvent expliquer certains effets de contexte sur nos préférences. En effet si le cerveau assigne automatiquement

des valeurs à n'importe quel élément du contexte, il risque de se produire des contaminations. Par exemple on aura tendance à accepter plus facilement une proposition faite dans un contexte agréable : on croit qu'on apprécie la proposition, alors qu'on apprécie le contexte.

D'autres biais peuvent provenir de la participation d'autres systèmes cérébraux à la construction des valeurs. Un débat classique concerne l'impact des émotions sur la rationalité des choix. Selon la perspective cartésienne, pour être rationnel, il vaut mieux ne pas écouter ses émotions qui risquent de biaiser la prise de décision. Cette perspective permet d'expliquer certains biais de nos comportements, par exemple l'aversion à la perte. Mettons 100 € sur la table, et proposons le choix suivant, formulé de deux manières différentes. Dans la première, vous avez le choix entre, soit garder 40 € à coup sûr, soit une chance sur deux de garder les 100 € ; dans la seconde, il vous faut choisir entre perdre 60 € à coup sûr, ou une chance sur deux de perdre les 100 €. La réponse la plus courante consiste à prendre l'option certaine dans le premier cas (garder 40 €), et l'option risquée dans le second cas (une chance sur deux de perdre 100 €). Ainsi nous pouvons à la fois préférer A à B et B à A, selon la façon dont A et B sont formulés. Dans ce cas l'imagerie cérébrale a montré que le comportement des sujets était calqué sur celui de leur amygdale, une structure limbique impliquée dans le traitement des émotions. Ainsi dans la seconde formulation, les sujets préfèrent l'option risquée parce qu'il serait trop douloureux sur le plan émotionnel d'accepter une perte certaine. En revanche les patients souffrant d'une atteinte congénitale de l'amygdale se montrent beaucoup plus rationnels et choisissent l'option qui présente la plus forte valeur attendue.

Cependant d'autres auteurs comme Damasio ont adopté la perspective inverse, et proposent que les émotions fondent la décision rationnelle, ou du moins que les valeurs qui guident nos choix sont de nature affective. On retrouve là l'idée que les réactions émotionnelles permettent de savoir ce qui est bon pour nous et d'adapter notre comportement en conséquence. Dans le jeu de l'ultimatum, un joueur (le donateur) dispose d'une certaine somme d'argent, disons 100 €, et propose un partage au second (le receveur). Si le receveur accepte le partage, celui-ci est validé et chacun reçoit la part proposée ; dans le cas contraire, tout l'argent est perdu et les deux joueurs se retrouvent sans un sou. Le comportement rationnel pour le receveur est d'accepter n'importe quel partage — c'est toujours mieux que rien. Or les participants refusent typiquement le partage si le donateur propose moins de 30 % de son capital. La neuro-imagerie a montré que l'insula s'active chez le receveur lorsque le partage proposé est trop inégal. Or cette région a par ailleurs été impliquée dans les émotions négatives, comme le dégoût. Il est tentant de conclure que les refus irrationnels proviennent d'une réaction émotionnelle des sujets à l'injustice qui leur est faite. Cependant refuser les partages inéquitables n'est inadapté que si on joue une seule fois avec un partenaire qu'on ne reverra jamais. Si le jeu se répète, ce comportement prend tout son sens puisqu'il conduit à imposer des normes de réciprocité et à éviter de se faire exploiter. Ainsi ce qui paraissait irrationnel dans la résolution d'un problème économique local peut au contraire

paraître adapté à l'environnement global dans lequel nous évoluons. Autrement dit le cerveau a développé au cours de l'évolution certaines heuristiques, émotionnelles ou non, qui sont globalement adaptées mais qui peuvent être prises en défaut dans les situations artificielles du monde économique contemporain.

## CONCLUSION

Les neurosciences, depuis les travaux pionniers sur le conditionnement animal jusqu'aux recherches récentes sur la rationalité des choix humains, ont mis à jour un système cérébral capable d'attribuer des valeurs subjectives à des objets très divers. Ces valeurs correspondent à ce que nous ressentons comme agréable ou déplaisant, et représentent une approximation de ce qui est bon pour nous — ou du point de vue de la sélection naturelle, pour la survie de nos gènes. Elles s'appliquent non seulement à la perception de notre environnement immédiat, qui peut être pénible ou réjouissant, mais aussi à des situations futures que nous imaginons dans notre tête. Ainsi les signaux de valeur émis par notre cerveau permettent de comparer les options qui s'offrent à nous, et donc de prendre des décisions, comme celle d'investir de l'énergie dans une certaine tâche plutôt que dans une autre.

Les découvertes à venir sur le fonctionnement de ce système auront des répercussions sur notre société. Par exemple dans le domaine clinique, elles apporteront d'une lumière nouvelle sur des symptômes comme l'apathie, dans lequel la motivation est déficiente, ou l'impulsivité, dans lequel la motivation est difficile à contrôler. Dans le domaine économique, les recherches futures pourront fournir des explications à certains comportements irrationnels, notamment ceux concernant des décisions qui ne sont pas naturelles, au sens où elles sont prises dans un environnement composé de quantités abstraites, qui n'est pas celui pour lequel le cerveau a été adapté au cours de l'évolution.

## RÉFÉRENCES

- [1] Berridge KC. Motivation concepts in behavioral neuroscience. *Physiol Behav.* 2004;81(2):179-209.
- [2] Schultz W. Behavioral theories and the neurophysiology of reward. *Annu Rev Psychol.* 2006;57:87-115.
- [3] Rangel A, Camerer C, Montague PR. A framework for studying the neurobiology of value-based decision making. *Nat Rev Neurosci.* 2008;9(7):545-56.
- [4] Glimcher PW. *Neuroeconomics: Decision Making and the Brain*. San Diego: Academic Press ; 2009.
- [5] Kahneman D. *Thinking, fast and slow*. New York: Farrar, Straus and Giroux ; 2011.