



HAL
open science

**Implication des dimensions neurocognitives dans le
maintien de l'effort physique au travers du rôle endossé
par le cortex préfrontal et de la perspective
coûts/bénéfices**

Gauthier Denis

► **To cite this version:**

Gauthier Denis. Implication des dimensions neurocognitives dans le maintien de l'effort physique au travers du rôle endossé par le cortex préfrontal et de la perspective coûts/bénéfices. Neurosciences. Université Côte d'Azur, 2020. Français. NNT : 2020COAZ4091 . tel-03202865

HAL Id: tel-03202865

<https://theses.hal.science/tel-03202865>

Submitted on 20 Apr 2021

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

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

THÈSE DE DOCTORAT

Implication des dimensions neurocognitives dans le maintien de l'effort physique au travers du rôle endossé par le cortex préfrontal et de la perspective coûts/bénéfices

Gauthier DENIS

Laboratoire Motricité Humaine Expertise Sport Santé – UPR 6312

**Présentée en vue de l'obtention
du grade de docteur en Sciences du
Mouvement Humain
de l'Université Côte d'Azur**

Dirigée par : Raphaël ZORY / Rémi RADEL
Soutenue le : 11 Décembre 2020

Devant le jury, composé de :

Jeanick BRISSWALTER, Professeur, Université
Côte d'Azur, Examineur
Karen DAVRANCHE, Dr, Chargée de
Recherche, CNRS, Aix-Marseille Université,
Examinatrice
Mathieu GRUET, MCF-HDR, Université de
Toulon, Rapporteur
Romuald LEPERS, Professeur, Université de
Bourgogne, Rapporteur
Stéphane PERREY, Professeur, Université de
Montpellier, Examineur
Raphaël ZORY, Professeur, IUF, Université Côte
d'Azur, Directeur

Implication des dimensions neurocognitives dans le maintien de l'effort physique au travers du rôle endossé par le cortex préfrontal et de la perspective coûts/bénéfices

Président du jury

Jeanick BRISSWALTER, Professeur des universités, Université Côte d'Azur

Rapporteurs

Mathieu GRUET, Maître de conférences, HDR, Université de Toulon

Romuald LEPERS, Professeur des universités, Université de Bourgogne-Dijon

Examineurs

Karen DAVRANCHE, Docteure, Chargée de Recherche, CNRS, Aix-Marseille Université

Stéphane PERREY, Professeur des universités, Université de Montpellier

Directeur

Raphaël ZORY, Professeur des universités, IUF, Université Côte d'Azur

Implication des dimensions neurocognitives dans le maintien de l'effort physique au travers du rôle endossé par le cortex préfrontal et de la perspective coûts/bénéfices

Résumé. Le cortex préfrontal (CPF), habituellement connu pour son implication dans le contrôle cognitif supérieur, apparaît particulièrement impliqué dans le maintien de l'effort physique. Si cette implication suggère l'existence d'une composante psychologique dans la capacité à tolérer et maintenir l'exercice, les mécanismes neurocognitifs sous-jacents demeurent relativement méconnus. Des propositions théoriques récentes envisagent que l'arrêt de l'exercice soit déterminé par un processus décisionnel contrôlé par le CPF. L'intégration et l'évaluation consciente des coûts (i.e, sensations désagréables de fatigue) et des bénéfiques (e.g., récompenses) associés à la tâche d'effort conditionneraient cette décision. Le maintien de l'effort serait dynamisé lorsque les bénéfiques estimés augmentent ou que les coûts perçus diminuent. Toutefois, la manière dont le fonctionnement cognitif et le CPF pourraient moduler l'intégration de ces informations pour favoriser une décision orientée vers la poursuite de l'exercice reste à clarifier. Le niveau d'attention accordée aux coûts et aux bénéfiques jouerait un rôle dans ce processus. De plus, les sensations désagréables de fatigue seraient limitées via une fonction inhibitrice implémentée au niveau du CPF. L'objectif de ce travail doctoral était de préciser l'implication des dimensions neurocognitives et notamment du CPF dans l'intégration et le traitement des coûts et des bénéfiques susceptibles de moduler le maintien de l'effort.

Les résultats de l'étude 1 n'ont pas permis de révéler l'implication du CPF dans l'endurance physique via l'engagement de sa fonction cognitive d'inhibition. Toutefois, les résultats des études 2, 3 et 4 ont indiqué que l'orientation de l'attention, plus ou moins dirigée vers les coûts ou les bénéfiques, modulait les performances d'endurance et l'activité des régions du CPF impliquées dans l'intégration et la régulation de ces informations. Une focalisation de l'attention sur les bénéfiques monétaires a amélioré les performances comparativement à une focalisation sur les coûts de l'effort ou à une tâche de distraction cognitive. Les focalisations sur les coûts et les bénéfiques ont induit une intensification de l'activité des régions antérieures et inférieures du CPF impliquées dans l'interprétation de ces informations (étude 3). De plus, la réalisation d'une tâche de distraction cognitive a repoussé la décision d'arrêter l'exercice et a entraîné une diminution de l'activité inhibitrice de régions préfrontales susceptibles de réguler les coûts de l'effort (étude 2). Cette partie de nos résultats suggère la capacité de l'attention à repousser l'arrêt de l'exercice en favorisant l'intégration consciente des bénéfiques (via une focalisation vers ces informations) et en perturbant celle des coûts (via une distraction cognitive). Elle tend aussi à souligner l'implication du CPF dans la régulation des coûts perçus et le traitement des coûts et des bénéfiques associés à l'effort d'endurance.

De manière relativement contradictoire, une focalisation sur les coûts n'a pas nécessairement conduit à un arrêt plus précoce de l'effort (comparativement à une condition de distraction cognitive) mais à une amélioration de l'endurance musculaire chez les individus disposant des meilleures capacités aérobies (étude 4). Faciliter l'intégration consciente des coûts de l'effort s'avérerait ainsi favorable au maintien de l'exercice chez certains individus.

Les résultats de ce travail renforcent l'idée d'une implication des processus neurocognitifs dans le maintien de l'effort physique. Chercher à identifier les stratégies attentionnelles favorisant l'engagement dans l'exercice physique et le maintien de l'effort chez différentes populations constitue une perspective de recherche intéressante, notamment chez des individus sédentaires pour qui la pratique physique représente un réel enjeu de santé.

Mots clés : *Endurance; Cortex préfrontal ; Fonction exécutive d'inhibition, Focus attentionnel ; Perspective décisionnelle coûts/bénéfices ; Électroencéphalographie ; Imagerie spectroscopique proche infrarouge ; Stimulation transcrânienne à courant direct continu*

Involvement of the neurocognitive dimensions in the maintenance of physical effort through the role of the prefrontal cortex and the cost/benefit perspective

Abstract. The prefrontal cortex (PFC), usually known for its involvement in higher cognitive control, appears to be particularly involved in maintaining physical effort. While this involvement suggests the existence of a psychological component in the ability to tolerate and maintain exercise, the underlying neurocognitive mechanisms remain relatively unknown. Recent theoretical proposals speculate that exercise termination is determined by a decision-making process, controlled by the PFC. The integration and conscious evaluation of the costs (i.e., unpleasant feelings of fatigue) and benefits (e.g., rewards), associated with the physical task, would control this decision. Maintaining an effort would be facilitated when estimated benefits increase or perceived costs decrease. However, how cognitive functioning and the PFC may modulate the integration of this information to support a decision to continue exercise remains to be clarified. The level of attention given to costs and benefits could play a role in this process. In addition, the unpleasant sensations of fatigue would be limited via an inhibitory function implemented at the level of the PFC. The objective of this doctoral work was to clarify the involvement of the neurocognitive dimensions and in particular of the PFC in the integration and processing of costs and benefits likely to modulate maintaining an effort.

The results of study 1 failed to reveal the involvement of the PFC through the engagement of its inhibitory cognitive function in physical endurance. However, the results of studies 2, 3 and 4 indicated that the orientation of attention, more or less directed towards the costs or the benefits, modulated the endurance performance and the activity of the regions of the PFC involved in the integration and regulation of this information. Attention focused on monetary benefits improved performance compared to a focus on the costs of the effort or a cognitive distraction task. The focus on costs and benefits led to increased activity in the anterior and inferior regions of the PFC involved in interpreting this information (study 3). In addition, performing a cognitive distraction task delayed the decision to stop the exercise and resulted in decreased inhibitory activity in prefrontal regions that may regulate exercise costs (study 2). These results suggest the ability of attention to delay exercise cessation by facilitating the conscious integration of benefits (through focusing on that information) and disrupting that of costs (through cognitive distraction). It also tends to emphasize the involvement of the PFC in the regulation of perceived costs and the processing of costs and benefits associated with endurance effort.

In a relatively contradictory way, a focus on costs did not necessarily lead to an earlier cessation of the effort (compared to a cognitive distraction condition) but to an improvement in muscular endurance in individuals with the best aerobic capacities (study 4). Facilitating the conscious integration of the costs of the effort would thus prove favorable in maintaining the exercise in certain individuals.

The results of this work reinforce the idea that neurocognitive processes are involved in maintaining physical effort. Identifying attentional strategies that could facilitate engaging in physical activity and exercise pursuit in different populations is an interesting research perspective, particularly in sedentary individuals for whom physical activity represents a real health issue.

Keywords : *Endurance ; Prefrontal cortex ; Executive function of inhibition ; Attentional focus ; Cost/benefit decision perspective ; Electroencephalography ; Near infrared spectroscopic imaging ; Transcranial direct current stimulation*

Ce travail est dédié à Rémi Radel

*Tu étais une personne exceptionnelle
Je suis fier et honoré d'avoir eu la chance
de travailler à tes côtés*

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce travail de thèse a représenté une expérience de vie intense et extrêmement enrichissante. Elle a aussi été éprouvante à maints égards. L'aboutissement de ce projet a été rendu possible grâce à la contribution de certaines personnes que je souhaite chaleureusement remercier.

Mes premiers remerciements vont à mes directeurs de thèse, Raphaël ZORY et Rémi RADEL. Rémi aura été un encadrant idéal au cours de mon master recherche et de la première partie de cette thèse. Il m'a initié au domaine de la recherche scientifique avec bienveillance et pédagogie. Rémi incarnait pour moi la compétence, l'honnêteté, la créativité et savait être à l'écoute de mes difficultés. J'admirais son éthique de travail et sa sincérité. L'importance de sa contribution dans ce travail a été capitale tant sur les aspects humains que scientifiques. Poursuivre en ton absence aura été extrêmement difficile. Merci pour tout.

Raphaël, je tiens à vous exprimer ma profonde gratitude. Vous avez été omniprésent pour m'écouter, me guider, me rassurer et me conseiller en toute circonstance. Votre expertise et votre bonne humeur quotidienne m'ont permis d'aller de l'avant en me montrant l'exemple à suivre. J'ai eu la chance, sous votre direction, de bénéficier d'un subtil mélange d'humilité et d'excellence qui ont constitué une source d'inspiration et d'apprentissage inestimable. Je vous remercie d'avoir toujours soutenu et encouragé mon double projet universitaire et sportif. Cette confiance à mon égard a été plus qu'appréciable et je vous en suis très reconnaissant. Je suis heureux d'avoir eu l'opportunité de partager cette aventure à vos côtés et espère que nous aurons l'occasion de travailler à nouveau ensemble. Pour tout ce que vous m'avez apporté : Merci.

J'adresse tous mes remerciements au Docteur Mathieu GRUET et au Professeur Romuald LEPERS de m'avoir fait l'honneur d'être rapporteurs de cette thèse. Merci également

au docteur Karen DAVRANCHE ainsi qu'aux Professeurs Jeanick BRISSWALTER et Stéphane PERREY d'avoir accepté d'être examinateurs de ce travail.

Je tiens également à remercier les membres du LAMHESS et du Campus STAPS. Un Merci tout particulier à Florian MONJO pour ses conseils avisés, son immense gentillesse, sa joie de vivre et son soutien précieux dans les moments difficiles.

Merci aux doctorants du LAMHESS avec qui j'ai eu l'occasion de partager de très bons moments. Merci à Laura, Meggy, Raphaëlle, Stacey, Valentine, Antoine, Johan, Nicolas et Valentin. Un grand Merci à Lisa, Toni et Flavio pour leur présence et leur amitié. Merci à Guillaume d'avoir pris le temps de répondre à mes questions. Un Merci spécial à Maxime avec qui j'ai eu le plaisir de partager une grande partie de mes journées lors de cette thèse et qui a su m'épauler activement dans les bons comme dans les mauvais moments.

Merci à la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur ainsi qu'aux sociétés Innov-training et BFS Training d'avoir financé ce projet.

Merci à Cyril SCHMIT et Stephen RAMANOEL de m'avoir aiguillé à la suite de mes sollicitations.

Pour finir, je souhaite exprimer ma profonde reconnaissance à ma famille, qui a joué un rôle déterminant dans l'aboutissement de ce travail. Merci à mes parents pour leur dévouement sans faille. Vous m'avez aidé, soutenu et accompagné quotidiennement pour me donner les moyens de concrétiser mes projets. J'ai conscience de l'énergie que cela a pu représenter et vous en suis infiniment reconnaissant. Vous êtes des parents extraordinaires. Merci à ma sœur et à Ben pour leur aide, leur réconfort et leur attention constante, notamment dans la dernière période de la rédaction. Merci enfin à Céline, qui m'a apporté un soutien total et inconditionnel lors de ces trois années. Ta force, ton amour et le bonheur que tu m'apportes m'ont permis d'aller au bout de ce travail. Je ne l'oublierai jamais.

LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

Article | **Denis, G.**, Zory, R., & Radel, R. (2019). Testing the role of cognitive inhibition in physical endurance using high-definition transcranial direct current stimulation over the prefrontal cortex. *Human Movement Science*, 67, 102507. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2019.102507>

Article | Radel, R., Tempest, G., **Denis, G.**, Besson, P., & Zory, R. (2017). Extending the limits of force endurance: Stimulation of the motor or the frontal cortex? *Cortex*, 97, 96–108. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.09.026>

Article | **Denis, G.**, Deshayes, M., Schmit, C., Bredin, J., Radel, R., & Zory, R. How the brain translates monetary rewards into physical effort: an EEG exploration of the costs/benefits perspective. *Soumis (Human Movement Science)*

Article | **Denis, G.**, Deshayes, M., Radel, R., & Zory, R. Dissociative or associative cognitions: a focus on muscle pain can be more effective for endurance performance. *Soumis (International Journal of Sport and Exercise Psychology)*

Article | **Denis, G.**, Radel, R., & Zory, R. The effect of an attentional focus directed toward benefits during a rewarded exercise: a NIRS exploration of the cost/benefit perspective. *Soumis (Neuropsychologia)*

Article | Deshayes, M., Clément-Guillotin, C., Bredin, J., **Denis, G.**, Radel, R., & Zory, R. Effect of a sex stereotype on cortical activity during a self-paced exercise: A motor-related cortical potential approach. *En préparation*

Poster | **Denis, G.**, Zory, R., & Radel, R. (2019). Testing the role of cognitive inhibition in physical endurance using high-definition transcranial direct current stimulation over the prefrontal cortex. 15ème journée de l'Ecole Doctorale Sciences du Mouvement Humain, Marseille, France, Juin 2019.

Orale | Zory, R., **Denis, G.**, Tempest, G., Besson, P., & Radel, R. “Endurance de force et tDCS-HD : stimulation du cortex moteur primaire vs préfrontal ». 17ème congrès international de l'ACAPS. Dijon, 29-31 octobre 2017

INDEX DES TABLEAUX ET FIGURES

Figure 1. Les facteurs centraux et périphériques pouvant contribuer au phénomène de fatigue	12
Figure 2. Représentation de l'évolution de la performance musculaire mesurée lors des études de Mosso (1891) et Reid (1928)	16
Figure 3. Evolution des performances d'endurance réalisées au cours d'une tâche de cyclisme conduite jusqu'à épuisement chez des participants bénéficiant ou non d'une intervention psychologique (discours interne motivant)	28
Figure 4. Illustration du modèle du gouverneur central	36
Figure 5. Modèle supraspinal de régulation de la fatigue physique proposé par Tanaka & Watanabe (2011)	47
Figure 6. Modèle d'allocation de l'effort physique au cours du temps proposé par Meyniel et al. (2014)	55
Figure 7. Evolution de la concentration en O ₂ Hb mesurée au sein du CPF lors d'un exercice de cyclisme conduit jusqu'à épuisement.....	65
Figure 8. Evolution de l'oxygénation préfrontale mesurée au cours d'une contraction musculaire isométrique sous maximale réalisée lors d'une tâche de préhension.....	66
Figure 9. Illustration de la proposition théorique de régulation de l'effort formulée par Robertson & Marino (2016)	72
Figure 10. Illustration de la voie d'intégration du feedback intéroceptif proposée par McMorris et al. (2018)	75

Figure 11. Illustration du montage tDCS-HD utilisé lors de l'étude 1 de notre programme de recherche	99
Figure 12. Illustration des différentes régions cérébrales ciblées par les études investiguant l'effet de la tDCS sur les performances d'endurance	103
Figure 13. La table d'Angelo Mosso permettant d'étudier l'activité cérébrale (1884)	107
Figure 14. Extraction de la forme d'onde d'un potentiel évoqué à partir d'un enregistrement EEG	112
Figure 15. Potentiels évoqués enregistrés à la suite de présentations de stimuli visuels indiquant la possibilité d'être récompensé selon la performance réalisée lors d'une tâche subséquente	114
Figure 16. Spectre d'extinction d'O ₂ Hb et d'HHb dans la fenêtre d'observation du proche infrarouge	118
Figure 17. Illustration de la NIRS en mode réflexion	119

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 : CADRE THÉORIQUE.....	9
1. LES DÉTERMINANTS DU MAINTIEN DE L’EFFORT PHYSIQUE	10
1.1. L’ENDURANCE	10
1.1.1. Définition.....	10
1.1.2. Description du phénomène de fatigue	11
1.1.2.1. Définitions de la fatigue neuromusculaire	11
1.1.2.2. Les facteurs centraux et périphériques de la fatigue neuromusculaire	12
1.1.2.2.1. <i>Les facteurs périphériques.....</i>	<i>12</i>
1.1.2.2.2. <i>Les facteurs centraux</i>	<i>15</i>
1.1.2.2.3. <i>Les facteurs centraux et périphériques interagissent</i>	<i>20</i>
1.1.3. Les tâches fatigantes : un moyen d’investiguer le maintien de l’effort	23
1.2. INFLUENCE DES FACTEURS PSYCHOLOGIQUES, ENVIRONNEMENTAUX ET PSYCHOSOCIOLOGIQUES SUR L’EFFORT D’ENDURANCE	26
1.2.1. Manipulation de la motivation.....	26
1.2.2. Utilisation de stratégies attentionnelles	29
1.2.3. Habillage de la tâche	30
1.2.4. Manipulation de la fatigue mentale	31
1.2.5. Manipulation de facteurs psychosociaux	31
1.2.6. Manipulations psychologiques et maintien de l’effort : origines des effets observés	32
1.3. QUELLE PLACE POUR LES MÉCANISMES CÉRÉBRAUX DANS LES MODÈLES DE RÉGULATION DE L’EFFORT ?	34
1.3.1. Modèles explicatifs de la régulation de l’effort	35
1.3.2. Limites communes des modèles explicatifs	40
1.3.3. Place du cortex moteur dans la régulation de l’effort physique	41
1.3.4. L’implication des structures cérébrales supérieures envisagée au sein de propositions théoriques.....	43
2. L’ARRÊT DE L’EFFORT : UNE DÉCISION COGNITIVEMENT CONTROLÉE AU SEIN DU CPF ?	49
2.1. LA PRISE DE DÉCISION DANS LA THÉORIE ÉCONOMIQUE	50
2.1.1. Les décisions visent à maximiser les bénéfices par rapport aux coûts.....	50
2.1.2. Une évaluation des coûts et des bénéfices au niveau préfrontal guide le comportement.....	51

2.2.	LA THÉORIE ÉCONOMIQUE APPLIQUÉE AU MAINTIEN DE L'EFFORT PHYSIQUE	53
2.2.1.	L'effort physique fatigant engendre l'accumulation de coûts.....	56
2.2.2.	Manipulation des bénéfices : les incitations monétaires influencent l'effort investi	60
2.3.	LE CORTEX PRÉFRONTAL : ACTEUR CENTRAL DANS LA TOLÉRANCE ET LA POURSUITE DE L'EXERCICE (INTÉGRATION, INHIBITION ET DÉCISION)	62
2.3.1.	Une implication de plus en plus évidente du CPF au cours de l'effort physique prolongé	64
2.3.2.	Le CPF comme gouverneur décisionnel du maintien de l'effort : centre d'interprétation des coûts et des bénéfices associés à l'exercice physique	69
2.3.3.	Rôle de l'attention dans la perception des coûts et des bénéfices associés à l'effort physique ...	77
2.3.3.1.	Importance de l'attention dans la perception consciente et les processus contrôlés.....	77
2.3.3.2.	Influence du focus attentionnel dans la perception et le traitement des coûts et des bénéfices associés à l'effort d'endurance	78
2.3.4.	Régulation des coûts de l'effort par l'inhibition cognitive	82
	PROBLÉMATIQUE & PROGRAMME DE RECHERCHE	89
	CHAPITRE 2 : MÉTHODES D'INVESTIGATION DES MÉCANISMES CÉRÉBRAUX IMPLIQUÉS DANS LE MAINTIEN DE L'EFFORT	97
	1. EXPLORATION DES MÉCANISMES CÉRÉBRAUX PAR STIMULATION CÉRÉBRALE NON INVASIVE	98
1.1.	TECHNIQUES EXISTANTES ET FONCTIONNEMENT DE LA STIMULATION TRANSCRANIENNE À COURANT DIRECT CONTINU (tDCS).....	98
1.2.	EFFETS DE LA tDCS SUR LA PERFORMANCE D'ENDURANCE	100
1.3.	EFFETS DE LA tDCS SUR LE CONTRÔLE COGNITIF ET LA FONCTION COGNITIVE D'INHIBITION.....	103
	2. ÉTUDE DE L'ACTIVITÉ CÉRÉBRALE PAR NEUROIMAGERIE LORS DE L'EFFORT PHYSIQUE.....	106
2.1.	INTÉRÊTS ET MÉTHODES D'IMAGERIE CÉRÉBRALE.....	106
2.2.	L'ÉLECTROENCÉPHALOGRAPHIE (EEG).....	108
2.2.1.	Principes théoriques généraux	108
2.2.2.	Analyse des rythmes EEG dans les domaines cognitifs et moteurs.....	109
2.2.3.	Les potentiels évoqués.....	111
2.3.	L'IMAGERIE SPECTROSCOPIQUE PROCHE INFRAROUGE FONCTIONNELLE (fNIRS)....	116
2.3.1.	Principes théoriques généraux	116
2.3.2.	Utilisation de la NIRS dans les domaines cognitif et moteur	121

CHAPITRE 3 : CONTRIBUTIONS PERSONNELLES.....	123
ÉTUDE 1.....	125
ÉTUDE 2.....	143
ÉTUDE 3.....	183
ÉTUDE 4.....	215
CHAPITRE 4 : DISCUSSION GÉNÉRALE.....	237
1. EFFETS DES MANIPULATIONS PSYCHOLOGIQUES SUR LA PERFORMANCE D'ENDURANCE AU REGARD DE LA PERSPECTIVE COÛTS/BÉNÉFICES.....	240
1.1. MANIPULATION DES BÉNÉFICES ATTENDUS	240
1.1.1. Effets des incitations monétaires.....	240
1.1.2. Manipulation des bénéfices par orientation de l'attention.....	243
1.2. MANIPULATION DES COÛTS DE L'EFFORT	246
1.2.1. Manipulation des coûts de l'effort par la fonction cognitive d'inhibition	246
1.2.2. Manipulation des coûts de l'effort par orientation de l'attention	248
1.2.3. L'effort physique doit-il toujours être considéré comme un coût ?.....	259
2. IMPLICATION DU CPF DANS LE MAINTIEN DE L'EFFORT ET LE TRAITEMENT DES COÛTS ET DES BÉNÉFICES	262
2.1. CPF ET PROCESSUS INHIBITEURS : INFLUENCES ET ORIGINES.....	262
2.2. LE TRAITEMENT DES COÛTS ET DES BÉNÉFICES EST-IL PRIS EN CHARGE PAR LE CPF ?	265
2.3. L'IMPLICATION DU CPF DANS LA POURSUITE DE L'EFFORT PROLONGÉ EST-ELLE SOUTENUE PAR NOS RÉSULTATS ?.....	271
3. LIMITES	274
4. PERSPECTIVES DE RECHERCHE	278
4.1. MISE EN ÉVIDENCE D'UNE RELATION CAUSALE ENTRE LE CPF ET LE MAINTIEN DE L'EFFORT	278
4.2. CLARIFIER L'IMPLICATION DU CPF ET DE L'ATTENTION DANS L'INTÉGRATION ET LE TRAITEMENT DES BÉNÉFICES FAVORISANT LE MAINTIEN DE L'EFFORT.....	279
4.3. POURSUIVRE L'EXPLORATION DES MÉCANISMES NEUROCOGNITIFS DU MAINTIEN DE L'EFFORT VIA L'UTILISATION DE L'IRMf	281
CHAPITRE 5 : CONCLUSION.....	285
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	291

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La réalisation d'efforts physiques réguliers apparaît aujourd'hui comme un enjeu sociétal majeur dans un objectif de santé publique. En effet, un rapport récent de l'Organisation Mondiale de la Santé (2019) indique que la réalisation d'une activité physique régulière représente un facteur de protection important pour la prévention et le traitement de maladies, telles que les cardiopathies, les accidents vasculaires cérébraux, le diabète ainsi que certaines formes de cancers (e.g., les cancers du côlon et du sein). Elle aide également à prévenir d'autres facteurs de risques comme l'hypertension, la surcharge pondérale et l'obésité. Elle favorise de plus la santé mentale, retarde l'apparition de troubles mentaux graves et contribue plus généralement à la qualité de vie et au bien-être (WHO ; 2019). De manière paradoxale, notre société moderne fait face à une « pandémie d'inactivité physique », qui constitue la quatrième cause de décès dans le monde (Kohl et al., 2012) et était à l'origine de plus de 5,3 millions de morts en 2008 (Lee et al., 2012). Le coût estimé de la sédentarité s'élevait en 2013 à près de 54 milliards de dollars dans le monde (Ding et al., 2016). L'activité physique constitue donc, à la lumière de ces éléments, un véritable enjeu sanitaire à l'échelle mondiale. Afin de lutter contre le phénomène de sédentarité, les recommandations de l'Organisation Mondiale de la Santé (OMS) préconisent à minima 150 minutes d'activité physique aérobie hebdomadaire à intensité modérée ou 75 minutes à intensité forte pour les adultes. L'activité devant être maintenue sur des périodes d'au moins 10 minutes. Pour les adolescents, 60 minutes d'activité quotidienne à intensité modérée à forte sont au minimum recommandées (WHO, 2010). Veiller à l'entretien de sa santé nécessite ainsi de développer une capacité à répéter de nombreuses contractions musculaires et/ou maintenir ces contractions sur des durées relativement prolongées (plusieurs minutes) et donc de développer son endurance (Kenney, Wilmore, & Costill, 2015). Identifier les mécanismes impliqués dans le maintien de l'effort se révèle, par conséquent, déterminant dans la lutte contre le fléau mondial de la sédentarité.

Au cours d'un effort d'endurance, l'individu va devoir composer avec l'apparition de la fatigue neuromusculaire et se confronter aux sensations de douleurs qui lui sont associées (Pollak et al., 2014). Dans la pratique et le maintien régulier de l'activité physique à des fins de santé, la population va donc être amenée à éprouver ces sensations « limitantes ». La capacité à faire face à l'apparition de la fatigue et à surmonter les sensations désagréables liées à l'exercice semble aussi s'avérer déterminante dans le domaine de la performance sportive comme de la réhabilitation. Pour améliorer leurs performances motrices à l'entraînement comme en compétition, les athlètes sont en effet constamment amenés à défier et repousser leur niveau de fatigue. Ces derniers possèdent d'ailleurs un niveau de tolérance à la douleur plus important que des sujets non entraînés (Tesarz, Schuster, Hartmann, Gerhardt, & Eich, 2012). A l'opposé de ces objectifs de performance, certaines pathologies, comme la sclérose en plaque ou les séquelles d'accidents vasculaires cérébraux vont induire une fatigabilité extrême très handicapante dans la vie quotidienne. 60 à 70 % des patients atteints de sclérose en plaque considèrent la fatigue comme le symptôme handicapant majeur de leur vie quotidienne (Lerdal, Gulowsen Celius, Krupp, & Dahl, 2007). Il a de plus été mis en évidence que l'objectif principal des patients atteints de pathologies neurologiques était de marcher « loin » plutôt que de marcher « vite » afin d'améliorer leur autonomie dans la vie quotidienne (Combs et al., 2013). La compréhension des mécanismes favorisant le maintien de l'effort pourrait aussi s'avérer porteur dans le domaine clinique en s'intégrant dans les méthodes de réhabilitation.

Au regard de ces éléments, qui soulignent l'importance du maintien de l'effort physique dans divers domaines de notre société, une question nous apparaît pertinente : comment permettre aux individus de mieux tolérer la fatigue et les sensations désagréables qui y sont associées au cours d'un effort d'endurance afin de faciliter sa poursuite ?

Historiquement, la question du maintien de l'effort et des déterminants qui lui sont associés a principalement été abordée par les physiologistes de l'exercice. Pour comprendre la chute de force qui se produit pendant la réalisation d'efforts physiques, une première approche a été d'identifier les facteurs limitants du maintien de l'effort au niveau périphérique (principalement musculaires) tels que les déficits d'apport énergétique et l'accumulation des métabolites musculaires (Fitts, 1994 ; Sahlin, Tonkonogi, & Soderlund, 1998). Plus tard, la focale s'est déplacée au niveau du système nerveux central (i.e., au niveau central) en affichant notamment l'intention d'accorder une attention particulière aux structures cérébrales dans la régulation de l'exercice, restées traditionnellement ignorées (Noakes, 2011a). Cette évolution a pu être conduite sous l'impulsion des résultats expérimentaux soulignant la place incontournable des mécanismes centraux dans le maintien de l'exercice, au travers notamment d'une implication supraspinale (i.e, au niveau du centre nerveux supérieur) (Taylor, Todd, & Gandevia, 2006). De manière paradoxale, les interactions entre les processus cérébraux et l'effort d'endurance restent largement méconnus (McMorris, Barwood, & Corbett, 2018 ; Perrey & Besson, 2018) et constituent une piste d'exploration fertile.

Afin de comprendre les mécanismes cérébraux impliqués dans le maintien de l'effort, les hypothèses explicatives se sont traditionnellement centrées sur la contribution des régions corticales impliquées dans le contrôle et l'exécution du mouvement. Si des études ont supposé une implication du cortex moteur primaire dans la régulation de l'exercice (e.g., Gagnon et al., 2011), sa contribution semble toutefois moins évidente dans la poursuite d'un effort prolongé (e.g., Rupp et al., 2003 ; Tempest, Davranche, Brisswalter, Perrey, & Radel, 2017). A l'inverse, le cortex préfrontal (CPF), apparaît particulièrement actif lors d'un effort maintenu (pour une revue, voir Rooks, Thom, McCully, & Dishman, 2010). Cette région constitue le siège du contrôle exécutif (Diamond, 2013), ce qui suggère l'implication déterminante d'une composante cognitive dans le maintien et la tolérance de l'effort

(McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). Cette idée est renforcée par des résultats empiriques ayant suggéré l'implication des fonctions exécutives dans l'effort d'endurance et souligné l'effet positif de différents facteurs psychologiques (e.g., imagerie, présence de compétiteurs, manipulations attentionnelles) sur la performance (pour des revues, voir Hyland-Monks, Cronin, McNaughton, & Marchant, 2018 ; McCormick, Meijen, & Marcora, 2015). Le niveau de connaissance sur les aspects cognitifs contribuant au maintien de l'effort demeurent pourtant relativement faible (Cona et al., 2015 ; McMorris et al., 2018).

Des propositions théoriques récentes ont néanmoins tenté de fournir une meilleure description des mécanismes cérébraux sous-jacents au maintien de l'effort en accordant une place privilégiée au CPF (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). Il a ainsi été proposé que l'arrêt de l'exercice soit conditionnée par une décision cognitivement contrôlée par le CPF. Ce processus décisionnel reposerait sur l'intégration conjointe d'informations périphériques et cognitives/psychologiques (e.g., récompenses, discours interne motivant). La présence de facteurs psychologiques associés au contexte d'exercice modulerait l'interprétation consciente des signaux afférents de fatigue pour conditionner la décision relative à la poursuite de l'exercice et influencer la commande motrice. Cette décision pourrait ainsi s'apparenter à l'élaboration d'un compromis stratégique entre les coûts (i.e., signaux subjectifs de fatigue) et les bénéfices (e.g., objectifs, buts, récompenses) associés à la tâche d'effort au niveau du CPF (Perrey, Radel, & Brisswalter, 2016). Cette idée fait écho aux résultats de travaux expérimentaux indiquant qu'une évaluation stratégique des coûts et des bénéfices guide de manière dynamique la décision relative à la poursuite de l'effort physique (Meyniel, Sergent, Rigoux, Daunizeau, & Pessiglione, 2013). Lorsque les coûts perçus dépassent les bénéfices attendus, les individus ne seraient plus motivés à s'engager dans l'exécution de la tâche, conduisant ainsi à l'arrêt de l'effort. Il est présumé que ce processus d'évaluation interviendrait au niveau orbitofrontal, cette structure ayant la capacité d'intégrer

des multiples sources d'informations (Robertson & Marino, 2016 ; Wallis, 2007). L'idée selon laquelle la tolérance et le maintien de l'exercice seraient sous le contrôle du CPF au travers d'une intégration consciente des coûts et des bénéfices reste aujourd'hui très peu documentée et mérite une investigation plus approfondie. De plus, des zones d'ombres demeurent sur la manière dont cette structure module le contrôle cognitif pour faire face à l'accumulation des coûts de l'effort (Perrey et al., 2016). Déchiffrer les mécanismes cognitifs sous-jacents à l'intégration des coûts et des bénéfices permettant d'influencer la tolérance des sensations d'effort et d'impacter l'arrêt de l'exercice relève pourtant d'une importance cruciale dans la compréhension de sa régulation. Comme les informations associées aux coûts et aux bénéfices de l'effort entrent en concurrence pour accéder à la conscience, l'attention pourrait occuper un rôle prépondérant dans le maintien de l'exercice en facilitant l'intégration des signaux vers lesquels elle est orientée (Bigliassi, 2015 ; Robertson & Marino, 2016). Il a aussi été proposé que la composante neuronale impliquée dans notre capacité à tolérer les sensations de fatigue puisse s'appréhender au travers d'une fonction inhibitrice implémentée au niveau du CPF (Ekkekakis, 2009 ; Perrey et al., 2016). Ce contrôle inhibiteur participerait ainsi à limiter l'intégration des coûts de l'effort pour faciliter le maintien et la tolérance de l'exercice.

L'objectif de ce travail doctoral était de préciser l'implication des dimensions neurocognitives dans l'intégration et le traitement des coûts et des bénéfices susceptibles de moduler le maintien de l'effort, au travers notamment, du rôle endossé par le cortex préfrontal.

Pour tenter d'y répondre, un programme de recherche réalisé sur trois ans et comportant quatre études a été mené. L'étude 1 a investigué le rôle de l'inhibition cognitive dans le maintien de l'effort d'endurance. Les études 2, 3 et 4 ont évalué l'effet de manipulations attentionnelles plus ou moins dirigées vers les bénéfices ou les coûts de l'effort sur la performance d'endurance et l'activité du CPF.

Ce manuscrit de thèse s'organisera autour de quatre grandes sections. Dans une première partie théorique, nous tenterons de faire un état des lieux de la recherche scientifique portant sur les déterminants du maintien de l'exercice physique. Plus précisément, l'examen du phénomène de fatigue, des différents modèles et propositions théoriques de la régulation de l'effort et des études de neuroimagerie souligneront l'intérêt d'investiguer l'implication des dimensions cognitives et du CPF dans l'intégration des coûts et des bénéfices associés à la performance d'endurance. Dans un deuxième chapitre nous présenterons les différentes techniques permettant d'explorer les mécanismes cérébraux impliqués dans le maintien de l'effort. La troisième partie sera consacrée aux quatre expérimentations réalisées au cours de ce travail de thèse. Pour finir, nous discuterons l'ensemble de nos résultats en abordant notamment les limites de nos travaux et en envisageant de nouvelles perspectives de recherche.

CHAPITRE 1 : CADRE THÉORIQUE

1. LES DÉTERMINANTS DU MAINTIEN DE L'EFFORT PHYSIQUE

1.1. L'ENDURANCE

1.1.1. DÉFINITION

Puisqu'elle peut se définir comme « la capacité à répéter de nombreuses contractions, ou à maintenir longuement des contractions statiques¹ » (Kenney et al., 2015), l'endurance semble refléter l'aptitude d'un individu à maintenir l'effort physique. L'endurance s'avère essentielle dans le domaine de la santé. Pour l'organisation mondiale de la santé (2019), la pratique régulière d'activité d'endurance² est en effet un facteur déterminant de santé physique. De plus, le niveau d'endurance s'avère être un prédicteur majeur de la performance sportive (Weineck, 1983) en impactant la performance dans un large éventail de disciplines (Baiget, Iglesias, & Rodríguez, 2016 ; Francini et al., 2019 ; Fryer et al., 2014 ; Stöggel, Pellegrini, & Holmberg, 2018). Lors d'une épreuve d'endurance, l'individu sera inévitablement confronté à l'accumulation de la fatigue neuromusculaire induite par l'effort physique (Bigland-Ritchie, 1981). Weineck (1983) considère ainsi que l'endurance représente la capacité de l'individu à résister à la fatigue. Ce phénomène de fatigue neuromusculaire constituerait donc le facteur limitant du maintien de l'exercice physique. Il sera abordé dans la section suivante afin d'identifier plus précisément les déterminants du maintien de l'effort.

¹ Définition tirée de l'ouvrage *Physiologie du sport et de l'exercice* (2015), traduit de la 5^{ème} édition Américaine.

² Recommandations de l'Organisation Mondiale de la Santé récemment renouvelées dans une publication de 2019 intitulée « Global action plan on physical activity 2018–2030: more active people for a healthier world »

1.1.2. DESCRIPTION DU PHÉNOMÈNE DE FATIGUE

1.1.2.1. Définitions de la fatigue neuromusculaire

La fatigue neuromusculaire est un phénomène qui renvoie à de nombreuses définitions. Dans le champ de la physiologie, elle a été initialement définie comme une « incapacité à maintenir la force requise ou attendue » (Edwards, 1981) conduisant à une réduction de la performance. Une définition plus contemporaine indique que la fatigue représenterait « un déficit moteur, une perception ou un déclin de la fonction mentale, elle peut décrire la diminution progressive de la capacité de force du muscle ou la fin d'une activité soutenue » (Enoka & Duchateau, 2008).

Alors que ces deux définitions suggèrent une réduction de la capacité à produire une force en condition fatigante, la seconde laisse entrevoir la complexité d'un phénomène multifactoriel. En effet, l'altération de la capacité à produire une force peut être causée par plusieurs phénomènes et attribuée à une variété de processus le long de la voie motrice (Bigland-Ritchie, 1981). Ces processus sont anatomiquement séparés par la jonction neuromusculaire en deux composantes : les processus centraux et périphériques (figure 1).

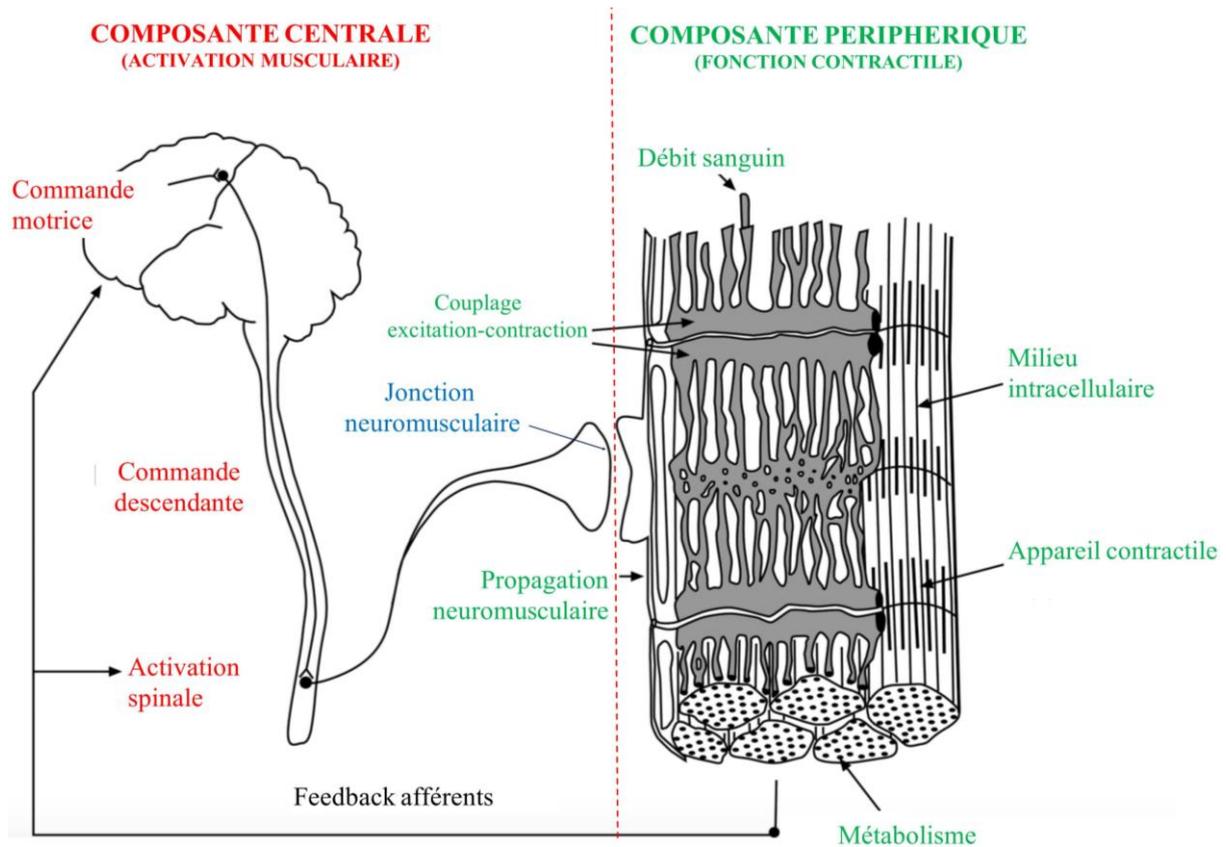


Figure 1 : Les facteurs centraux et périphériques pouvant contribuer au phénomène de fatigue.

Cette figure, traduite et adaptée d'Enoka et Duchateau (2016), présente les processus physiologiques responsables de la fatigue neuromusculaire. Ils sont classés en deux sous-composantes en fonction de leur origine anatomique : les processus situés en amont de la jonction neuromusculaire, qui influencent le niveau d'activation musculaire (la composante centrale) et les processus situés en aval de la jonction neuromusculaire, qui influencent la fonction contractile (la composante périphérique).

1.1.2.2. Les facteurs centraux et périphériques de la fatigue neuromusculaire

Cette partie permettra de décrire rapidement les facteurs périphériques et centraux engagés dans le phénomène de fatigue neuromusculaire avant d'aborder leurs interrelations.

1.1.2.2.1. Les facteurs périphériques

Des facteurs d'origine périphérique, se situant au niveau ou en aval de la jonction neuromusculaire peuvent expliquer la diminution de la capacité intrinsèque du muscle à produire une force (Gandevia, 2001). Tout d'abord, une altération de la propagation de la

commande nerveuse au niveau de la jonction neuromusculaire ou du sarcolemme pourrait être une des origines de la fatigue périphérique. Cette défaillance au niveau de la transmission neuromusculaire peut trouver ses origines dans une altération de la propagation du potentiel d'action, une perturbation du couplage excitation-sécrétion des neurotransmetteurs au niveau de la fente synaptique, une déplétion de ces neurotransmetteurs ou encore une diminution de la sensibilité des neurorécepteurs post-synaptiques et/ou de la membrane (Allen, Lamb, & Westerblad, 2008 ; Sieck & Prakash, 1995). L'altération de la transmission neuromusculaire et de la propagation du potentiel d'action musculaire permettrait de limiter les changements d'homéostasie susceptibles de conduire à des dommages cellulaires (Lindinger & Sjøgaard, 1991).

Une altération du couplage excitation-contraction peut aussi être à l'origine d'une fatigue périphérique. Le couplage excitation-contraction correspond à la transformation du potentiel d'action en réaction chimique se traduisant par la libération de calcium nécessaire à la contraction musculaire. Au cours de l'exercice physique, plusieurs facteurs seraient responsables de la perturbation du couplage excitation-contraction (pour une revue, voir Fitts & Metzger, 1988). Parmi eux, une altération des flux d'ions calcium (Allen et al., 2008 ; Fitts, 1994 ; Fitts & Metzger, 1988) pourrait être causée par la modification du milieu intracellulaire et plus particulièrement par la présence de métabolites, sous-produits de la contraction musculaire (Westerblad, Allen, & Lännergren, 2002). L'accumulation de phosphates inorganiques pourrait par exemple diminuer la quantité d'ions calcium disponible pour la contraction musculaire. En pénétrant au sein du réticulum sarcoplasmique, ces phosphates inorganiques précipiteraient avec les ions calcium pour former le phosphate de calcium, réduisant ainsi la quantité d'ions calcium disponible (Allen et al., 2008 ; Westerblad et al., 2002). Au cours de l'exercice l'augmentation de la concentration d'autres métabolites comme

les ions Magnésium et/ou Hydrogène ou encore l'adénosine diphosphate pourrait également inhiber la libération de calcium (Dutka & Lamb, 2004 ; Metzger & Moss, 1990).

La réduction du flux sanguin intramusculaire serait également un facteur limitant de l'effort. Alors qu'une augmentation de ce flux est nécessaire pour évacuer les métabolites musculaires et approvisionner la demande croissante en oxygène au cours de l'exercice, les contractions musculaires vont induire une diminution du flux sanguin (Sejersted et al., 1984 ; Sjøgaard, Savard, & Juel, 1988). Cette diminution va ainsi favoriser l'accumulation de métabolites associée à un exercice fatigant (Sjøgaard et al., 1988). L'augmentation de la pression artérielle au cours de l'effort serait à l'origine de cette ischémie musculaire (Sejersted et al., 1984).

Une déplétion en Adénosine Triphosphates (ATP) aurait aussi un impact sur l'altération des propriétés contractiles du muscle. L'hydrolyse de l'ATP engendre la production de force par le mouvement des têtes de myosine interagissant avec les filaments d'actine. En se fixant sur les têtes de myosine, elle permet aussi le relâchement musculaire. On peut ainsi penser qu'une déplétion de ce substrat puisse limiter le fonctionnement musculaire. Une réduction de la concentration en ATP a pu être observée au cours de contractions musculaires répétées et a été associée à une diminution parallèle des stocks de phosphocréatine (Walter, Vandenborne, Elliott, & Leigh, 1999). Même si la concentration en ATP varie peu au cours de l'exercice (Cady, Jones, Lynn, & Newham, 1989) et est très rapidement resynthétisée, notamment par l'utilisation de la phosphocréatine, une déplétion en ATP inhiberait la libération de calcium et contribuerait au phénomène de fatigue périphérique (Owen, Lamb, & Stephenson, 1996). La diminution des stocks de glycogène limiterait aussi la resynthèse de l'ATP par la glycogénolyse (Kent, Ørtenblad, Hogan, Poole, & Musch, 2016). Une déplétion des stocks en glycogène observée au cours de l'exercice réduirait en effet la quantité de calcium libérée au niveau du réticulum sarcoplasmique et participerait à

l'apparition de la fatigue périphérique au travers d'une diminution de la concentration en ATP (Ørtenblad, Nielsen, Saltin, & Holmberg, 2011 ; Ørtenblad, Westerblad, & Nielsen, 2013).

L'implication de la diminution de la concentration en ATP sur l'altération de la fonction contractile semble toutefois nuancée au sein de la littérature (Dutka & Lamb, 2004).

Enfin, une altération de l'appareil contractile pourrait aussi intervenir dans le phénomène de fatigue périphérique. La diminution du niveau de force pourrait en effet s'expliquer par une défaillance des mécanismes contractiles au niveau des myofilaments (Duchateau, de Montigny, & Hainaut, 1987 ; Edman & Lou, 1990 ; Weir, 1996). Les modifications métaboliques du muscle au cours de l'effort et plus particulièrement l'élévation de l'acidose ou la diminution des réserves en substrats seraient à l'origine de cette altération (Edman & Lou, 1990).

Ces éléments soulignent l'implication de facteurs périphériques dans le processus de fatigue. Ils ne sont cependant pas exclusifs puisque des mécanismes centraux sont aussi associés à ce phénomène.

1.1.2.2.2. Les facteurs centraux

La diminution de la capacité à produire une force peut également s'expliquer par des facteurs dont l'origine est située en amont de la jonction neuromusculaire (Gandevia, 2001). La découverte de ces facteurs centraux remonte aux travaux princeps d'Angelo Mosso (1891). Cet auteur a évalué la force volontaire produite par les muscles fléchisseurs du doigt en mesurant la hauteur de déplacement d'un poids de trois kilos soulevé toutes les deux secondes. Mosso souligna une baisse de performance musculaire plus rapide après une période de deux heures d'enseignement magistral comparativement à une condition contrôle où la performance était évaluée au repos (sans charge cognitive préalable). Ces résultats suggéraient que la période d'enseignement influençait négativement la performance motrice et que l'origine de

cette altération pouvait se situer au niveau du système nerveux central (figure 2). Charles Reid (1928) a ensuite confirmé ces hypothèses. En stimulant électriquement les muscles fléchisseurs du doigt immédiatement après l'arrêt de l'effort (sur une tâche motrice identique à celle utilisée par Mosso), ce dernier observa que les sujets étaient en mesure de soulever le poids à des hauteurs supérieures à celles enregistrées au moment de l'épuisement. Comme la stimulation électrique du nerf moteur des fléchisseurs du doigt n'impliquait pas le système nerveux central, ce résultat indiquait que l'altération de la performance pouvait en partie dépendre de facteurs centraux (figure 2).

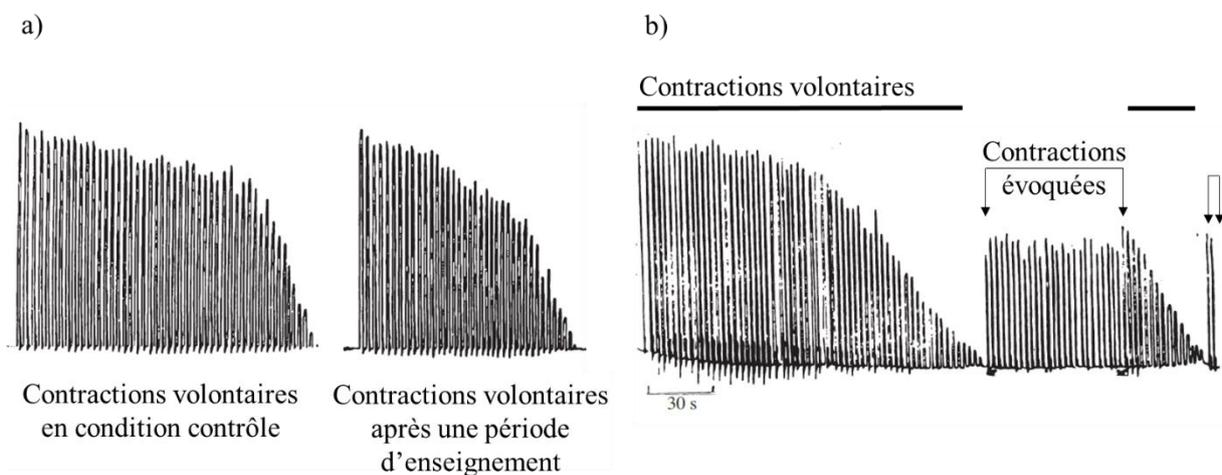


Figure 2 : Représentation de l'évolution de la performance musculaire mesurée lors des études de Mosso (1891) et Reid (1928)

Cette figure, traduite et adaptée de Mosso (1891) et Reid (1928), illustre l'évolution de la performance motrice des fléchisseurs de l'index observée au cours de leurs études respectives. Le panneau a) indique la performance mesurée par Mosso en condition contrôlée (à gauche) et après deux heures d'enseignement magistral réalisé le lendemain (à droite). On observe que l'apparition de la fatigue est plus précoce après la période d'enseignement, suggérant ainsi que l'origine de la cinétique d'apparition de la fatigue est imputable au système nerveux central. Le panneau b) qui illustre les mesures effectuées par Reid, indique que la première série de contractions volontaires diminue sous l'effet de la fatigue jusqu'à épuisement. Les contractions évoquées par stimulation du nerf moteur (suivant immédiatement les contractions volontaires) révèlent que le niveau de performance est supérieur à celui mesuré pendant les contractions volontaires. Ces observations suggèrent ainsi l'implication de facteurs centraux dans la réalisation de la performance musculaire.

L'implication de facteurs centraux dans le phénomène de fatigue a depuis été mise en évidence à de nombreuses reprises dans une littérature plus contemporaine (Goodall, Ross, & Romer, 2010 ; Gruet et al., 2014 ; Lloyd, Raccuglia, Hodder, & Havenith, 2016). Les travaux de Gruet et al. (2014) ont notamment indiqué une diminution progressive d'environ 10% de l'activation volontaire³ sur une tâche de contractions isométriques du quadriceps, jusqu'à épuisement, effectuées à 50% de MVC (contractions maximales volontaires). Ils ont aussi mis en évidence que la cinétique d'apparition de cette fatigue centrale s'accroissait à l'approche du niveau d'épuisement⁴ suggérant l'importance des facteurs centraux dans l'arrêt de l'effort. En soulignant au cours d'un exercice isométrique de maintien de charge, que l'arrêt de l'effort pouvait être associé à un déficit d'activation volontaire des unités motrices et non à une inhibition du couplage excitation-contraction, d'autres études ont également démontré que la fatigue centrale occupait un rôle prépondérant dans le maintien de l'effort (Löscher, Cresswell, & Thorstensson, 1996 ; Neyroud, Maffiuletti, Kayser, & Place, 2012).

La dégradation de cette activation volontaire peut être imputable à des altérations intervenant au niveau spinal et/ou supraspinal (i.e. au niveau du centre nerveux supérieur) (Bigland-Ritchie, 1981). Au niveau spinal, la capacité des motoneurones à transmettre les potentiels d'action aux muscles conditionne la réponse musculaire initialement sollicitée par la commande motrice originaire de structures supraspinales. En utilisant la stimulation cervicomédullaire, la littérature scientifique a en effet indiqué que l'excitabilité des motoneurones- α pouvait être altérée au cours de contractions fatigantes (maximales et sous maximales) des fléchisseurs du coude (Andersen, Westlund, & Krarup, 2003 ; Butler, Taylor, & Gandevia, 2003 ; Martin, Smith, Butler, Gandevia, & Taylor, 2006). La diminution de la fréquence de décharge des motoneurones au cours de l'effort pourrait s'expliquer par une

³ L'activation volontaire du muscle caractérise la fatigue centrale et représente la capacité à activer et recruter volontairement un certain nombre d'unités motrices (Gandevia, 2001).

⁴ Les sujets ont effectué des contractions de 20 s (15 s à 50 % de MVC immédiatement suivies par une MVC de 5 s) séparées par une période de repos de 10 s. Le niveau d'épuisement se caractérisait ici par l'incapacité du sujet à maintenir pendant plus de 2 s le niveau de force correspondant à 50% de la MVC précédemment réalisée.

altération de leurs propriétés intrinsèques (Brownstone, 2006), une réduction de l'inhibition réflexe présynaptique des afférences Ia (Brooke et al., 1997) ou par l'activation de réseaux afférents en réponse aux variations nociceptives et métaboliques provenant de la périphérie (Enoka & Stuart, 1992). L'interaction entre ces facteurs centraux et périphériques sera abordée plus précisément en section 1.1.2.2.3..

L'influence de facteurs supraspinaux (i.e. au niveau du centre nerveux supérieur) dans le phénomène de fatigue a, elle aussi, été établie au sein de la littérature. Gandevia et al. (1996) ont en effet mis en évidence l'implication de processus cérébraux dans le maintien de l'effort. Au cours, et à la suite d'une MVC de deux minutes, la force produite par la stimulation magnétique surimposée du cortex moteur augmente proportionnellement à la diminution du niveau de force volontaire (Gandevia et al., 1996). Ces résultats suggèrent une incapacité progressive du cortex moteur à activer l'ensemble des motoneurones responsables de la contraction musculaire. D'autres études ont ensuite confirmé ces résultats sur des tâches isométriques sous maximales conduites jusqu'à épuisement (Gruet et al., 2014 ; Zghal et al., 2015) ou lors d'exercices « corps entier » (Thomas, Elmeua, Howatson, & Goodall, 2016). Taylor et al., (2006) ont suggéré que la fatigue supraspinale était responsable de 20 à 25% de la perte de force lors de certaines tâches fatigantes.

Si les mécanismes sous-jacents n'ont pas encore été clairement identifiés, l'implication de structures cérébrales semble donc incontournable dans la capacité à maintenir un niveau de force. Il a été proposé qu'une variation de la concentration en neurotransmetteurs cérébraux comme la sérotonine (Meeusen, Watson, Hasegawa, Roelands, & Piacentini, 2006), la dopamine ou la noradrénaline (Roelands et al., 2008) puisse être à l'origine de cette fatigue au cours de l'exercice, notamment via l'augmentation de la température cérébrale (Caputa, Feistkorn, & Jessen, 1986) et en condition ambiante chaude (30°) (Roelands et al., 2008). Ces hypothèses ne semblent toutefois pas faire l'objet d'un consensus avéré (Meeusen, Roeykens,

Magnus, Keizer, & De Meirleir, 1997 ; Piacentini, Meeusen, Buyse, de Schutter, & de Meirleir, 2002). Pour certains auteurs, une perte de force liée à une fatigue d'origine supraspinale ne serait pas directement imputable aux modifications de l'excitabilité du cortex moteur et pourrait principalement impliquer des mécanismes en amont de cette région (Gandevia et al., 1996 ; Kalmar & Cafarelli, 2006). Une étude relativement récente a notamment suggéré l'implication d'autres régions cérébrales dans la régulation de la fatigue (Rupp et al., 2015). Dans cette étude, les participants ont effectué des contractions intermittentes sous-maximales des extenseurs du genou jusqu'à épuisement en condition hypoxique sévère dans laquelle l'oxygénation musculaire était maintenue constante. Les auteurs ont investigué l'effet de la manipulation du niveau d'oxygénation cérébrale (manipulation de la pression expirée en CO₂) sur l'activation volontaire corticale. Si une augmentation du déficit d'activation volontaire a été observée lorsque l'oxygénation cérébrale était affaiblie (par une perturbation du niveau d'expiration en CO₂), cette diminution d'activité ne semblait pas impliquer les neurones du cortex moteur puisque la surface de la MEP (potentiel moteur évoqué par stimulation magnétique du cortex moteur) apparaissait inchangée. Le déficit d'activation susraspinal provoqué par la réduction du niveau d'oxygénation cérébrale pourrait ainsi être imputable à l'altération de l'activité neuronale d'autres régions cérébrales. Il convient toutefois de souligner que ces observations ont été réalisées dans des conditions d'efforts particulières. Aussi, les MEP sont difficilement interprétables en tant qu'indicateur de l'excitabilité corticale lorsqu'elles ne sont pas normalisées en fonction de l'excitabilité spinale. De manière plus générale, l'absence de modification d'excitabilité corticospinale révélée par MEP n'exclue pas nécessairement l'implication des cellules du cortex moteur dans le phénomène de fatigue centrale. En effet, d'autres indicateurs du fonctionnement du cortex moteur comme l'inhibition intracorticale pourraient notamment y jouer un rôle essentiel. Par exemple, l'augmentation de la période de

silence, considérée comme un indicateur classique de l'inhibition intracorticale (obtenu à la suite d'une stimulation magnétique simple du cortex moteur) augmente généralement avec la fatigue et de manière relativement concomitante avec la diminution du niveau d'activation (Gruet et al., 2013).

Les éléments abordés dans le paragraphe précédent attisent un questionnement nécessaire au sujet de l'implication de mécanismes cérébraux en amont du cortex moteur au cours d'un exercice fatigant (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). Des régions cérébrales en amont du cortex moteur semblent également interagir avec des composantes périphériques afin de réguler la commande motrice. Les relations entre facteurs centraux et périphériques seront abordées plus en détails ci-après.

1.1.2.2.3. Les facteurs centraux et périphériques interagissent

Les facteurs centraux et périphériques impliqués dans le maintien de l'effort ont été dissociés au sein de la littérature afin de distinguer les origines de la fatigue neuromusculaire. Toutefois, il est désormais avéré qu'au cours de l'effort physique, ces facteurs interagissent. La manière dont se comporte le muscle dépend non seulement de ses propriétés intrinsèques et de la façon dont il est simulé, mais aussi de systèmes de rétroactions qui influencent son rendement (Gandevia, 2001).

L'existence d'un réseau de fibres nerveuses afférentes assure une communication entre les composantes périphérique et centrale. Ce réseau d'informations constitué de cinq types de fibres (Ia, Ib, II, III et IV) permet notamment au système nerveux central de surveiller l'activité musculaire au cours de l'effort (Blain et al., 2016). Plus précisément, les fibres de type III transmettent principalement des informations mécaniques associées à la contraction musculaire lorsque les afférences de type IV sont liées aux altérations métaboliques (Kaufman & Rybicki, 1987). Les afférences de type III et IV contribuent aussi à la perception de la

douleur (Enoka & Duchateau, 2016). Elles sont en effet sensibles aux stimuli nociceptifs associés à une concentration élevée de métabolites (Kaufman & Rybicki, 1987). Des sous populations de récepteurs au sein de ces groupes de fibres seraient responsables des sensations de douleur et de fatigue (Pollak et al., 2014). Ces informations, transmises jusqu'au système nerveux central, pourraient notamment atteindre les centres de perception de la douleur et de la température au niveau du thalamus (Craig, Bushnell, Zhang, & Blomqvist, 1994) mais également le cortex prémoteur (Craig, 1995), le cortex cingulaire antérieur (CCA) (Craig, 2002 ; 2004), le cortex somatosensoriel (Almeida, Roizenblatt, & Tufik, 2004 ; Craig, 1995) ou encore le cortex préfrontal (CPF) (Craig, 2002 ; Pires et al., 2011).

L'activation des fibres de type III et IV au cours de l'effort jouerait ainsi un rôle non négligeable dans sa régulation. L'influence de ces feedbacks d'origine musculaire sur le système nerveux central lors de l'effort a en effet été démontrée par un certain nombre d'études impliquant des groupes musculaires spécifiques (Bigland-Ritchie, Dawson, Johansson, & Lippold, 1986 ; Gandevia et al., 1996) ou le « corps entier » (Amann, Proctor, Sebranek, Pegelow, & Dempsey, 2009). L'augmentation du niveau de fatigue périphérique et de la concentration en métabolites musculaires induirait une stimulation des afférences de type III et IV qui limiterait l'activation volontaire. Même si la compréhension des mécanismes associés est encore incomplète, cet effet pourrait s'expliquer par l'implication de régions corticales en amont du cortex moteur ou une diminution de l'excitabilité du cortex moteur et des motoneurones spinaux (Gandevia et al., 1996 ; Martin, Weerakkody, Gandevia, & Taylor, 2008 ; Sidhu et al., 2017 ; Taylor, Butler, & Gandevia, 2000). En régulant l'activité musculaire, les afférences III et IV permettraient de limiter l'accumulation du niveau de fatigue périphérique sous un niveau seuil (Amann et al., 2011 ; Blain et al., 2016). Les feedbacks provenant des afférences de type Ia et Ib pourraient également être à l'origine d'une modulation de la fréquence de décharge des motoneurones. Les fibres afférentes de type Ia,

faciliteraient l'excitabilité motoneuronale lorsque les fuseaux neuromusculaires sont activés alors que les fibres de type Ib, sensibles aux variations de tensions musculaires, pourraient jouer un rôle inhibiteur sur les motoneurones (Gandevia, 2001). Cette régulation de la commande centrale à l'exercice témoigne ainsi d'une interaction permanente entre l'environnement musculaire et le système nerveux central par le biais d'un réseau afférent susceptible de projeter jusqu'à des structures cérébrales supérieures.

La commande motrice pourrait aussi être limitée par des décharges corollaires provenant de l'activation du cortex moteur. Des stimuli, appelés « feedforwards », associés à l'activation de la commande motrice seraient transmis au niveau du cortex somatosensoriel (Enoka & Stuart, 1992 ; Gallagher et al., 2001) pour prédire les conséquences sensorielles attendues de l'effort (McMorris et al., 2018). Ces stimuli permettraient de renseigner l'individu sur la perception de l'effort (Bigliassi, 2015 ; De Morree, Klein, & Marcora, 2012). Le concept de tolérance sensorielle « limite » à l'effort suggère que ces décharges corollaires (« feedforwards ») puissent s'ajouter à la somme d'activités afférentes pour limiter l'exercice une fois le seuil sensoriel atteint.

L'ensemble de ces éléments soulignent que les facteurs centraux et périphériques impliqués au cours d'une tâche fatigante ne doivent pas être appréhendés indépendamment mais bien comme des mécanismes interagissant dans un objectif de régulation de la commande centrale au cours de l'effort (Taylor, Amann, Duchateau, Meeusen, & Rice, 2016). Cette régulation semble impliquer des voies neuronales (Hureau, Romer, & Amann, 2018) et des structures corticales, notamment dans la manière d'intégrer et d'interpréter les stimuli sensoriels d'effort (McMorris et al., 2018 ; Tanaka & Watanabe, 2012). Afin d'investiguer ces mécanismes et plus largement l'endurance des participants, la littérature scientifique a recours à l'utilisation de tâches que l'on qualifie de « fatigantes ». Ces tâches seront abordées dans la partie suivante.

1.1.3. LES TÂCHES FATIGANTES : UN MOYEN D'INVESTIGUER LE MAINTIEN DE L'EFFORT

Au sein de la littérature scientifique, différents types de tâches permettent d'investiguer la capacité des participants à résister à la fatigue. Afin de quantifier l'endurance des participants, les tâches de type « temps-limite » peuvent être utilisées (Abdelmoula, Baudry, & Duchateau, 2016 ; Angius, Santarnecchi, Pascual-Leone, & Marcora, 2019 ; Bigland-Ritchie, Furbush, & Woods, 1986 ; Blanchfield, Hardy, De Morree, Staiano, & Marcora, 2014 ; Duchateau, Balestra, Carpentier, & Hainaut, 2002 ; Gerodimos, Karatrantou, Psychou, Vasilopoulou, & Zafeiridis, 2017). Ces tâches permettent d'atteindre l'épuisement des participants et révèlent le niveau d'endurance en examinant la durée de maintien de l'effort pour une intensité donnée. Sur ce type de tâches, les tâches continues (e.g., Abdelmoula et al., 2016) sont à distinguer des tâches intermittentes (e.g., Bigland-Ritchie et al., 1986a).

Les tâches de maintien de force isométrique conduites jusqu'à épuisement sont représentatives des tâches continues et largement utilisées au sein de la littérature scientifique (Cogiamanian, Marceglia, Ardolino, Barbieri, & Priori, 2007 ; Cruz-Montecinos et al., 2018 ; Gerodimos et al., 2017 ; Matkowski, Place, Martin, & Lepers, 2011 ; Radel, Tempest, Denis, Besson, & Zory, 2017). Cogiamanian al. (2007) et Cruz-Montecinos et al. (2018) ont par exemple mesuré le niveau de force maximale des fléchisseurs du coude des participants, avant de leur demander de maintenir un niveau de force correspondant à 35% ou 50% de MVC jusqu'à épuisement. Ces tâches permettaient ainsi de tester l'effet de différentes manipulations expérimentales sur l'endurance des participants. De plus, Gerodimos et al. (2017) ont indiqué que les mesures relevées au cours de ce type de tâches étaient particulièrement reproductibles. Ces efforts isométriques peuvent aussi être réalisés à « niveau électromyographique constant » (e.g., à 40% de l'activité EMG maximale) pour que l'exercice soit effectué à « décharge motoneuronale » constante (e.g., Place, Matkowski, Martin &

Lepers, 2006). Les tâches continues jusqu'à épuisement peuvent également être conduites lors d'exercices de type « corps entier » au cours de tâches de course ou de cyclisme. Par exemple, Angius et al., (2019) ont demandé aux participants de maintenir un effort de cyclisme le plus longtemps possible à 70% du pic de puissance maximale préalablement mesuré.

Dans ces travaux de thèse, des contractions isométriques conduites à intensité constante et jusqu'à épuisement ont été utilisées. Cette modalité d'exercice présentait l'avantage de réduire un maximum les mouvements de tête et de limiter le niveau de sudation, qui influencent grandement la qualité d'enregistrement de l'activité cérébrale, particulièrement en électroencéphalographie (Perrey & Besson, 2018). Aussi, comme ces efforts localisés sollicitent moins le système cardiovasculaire que les exercices dynamiques « corps entier », ils semblaient moins susceptibles d'évoquer différents types d'affects qui pourraient venir interférer avec l'utilisation parallèle des manipulations cognitives envisagées (e.g., anxiété liée à des intensités supérieures au premier seuil ventilatoire, Ekkekakis et al., 2011).

Au cours des tâches intermittentes, il peut être demandé aux participants de répéter des contractions musculaires sous-maximales entrecoupées de périodes de repos plus ou moins longues jusqu'à épuisement (e.g., contractions répétées de 6 secondes conduites à 50% de MVC et entrecoupées de 4 secondes de récupération, Bigland-Ritchie et al., 1986a). Lorsque le sujet n'est plus en mesure de fournir le niveau de force requis pour maintenir la contraction pendant le temps défini, il atteint la limite de son endurance (Bigland-Ritchie et al., 1986a). Les tâches intermittentes peuvent aussi être conduites sur des exercices de type « corps entier » (Grossl, de Lucas, de Souza, & Guglielmo, 2012 ; Ohya, Yamanaka, Ohnuma, Hagiwara, & Suzuki, 2016). Le protocole intermittent proposé par Grossl et al. (2012) consistait par exemple à effectuer jusqu'à épuisement, 5 minutes de cyclisme à une intensité sous-maximale donnée

(en l'occurrence à l'état stable maximal de lactatémie) entrecoupées d'une minute de récupération.

Les tâches sollicitant des efforts à intensités maximales sont aussi utilisées pour investiguer l'endurance des participants. Ces tâches impliquent généralement la réalisation de contractions volontaires maximales répétées (dont le nombre est préalablement défini) et entrecoupées de courtes périodes de récupération (Ciccone et al., 2019 ; Liu, Zhang, Yao, Sahgal, & Yue, 2005 ; Montenegro et al., 2015 ; Taylor, Allen, Butler, & Gandevia, 2000 ; Vargas et al., 2018). L'endurance des participants est observée au travers de leur capacité à résister à la perte de force induite par la répétition des efforts. Liu et al. (2005) ont par exemple observé qu'après la réalisation de 100 contractions maximales volontaires (d'une durée de 2 secondes et entrecoupées d'une seconde de récupération), la force de préhension des fléchisseurs des doigts avait diminué de 40% à la fin de la tâche fatigante. L'effort de type « contre la montre » est aussi utilisé au sein de la littérature pour mesurer l'endurance des participants (Amann et al., 2009 ; Blain et al., 2016 ; Ducrocq, Hureau, Meste, & Blain, 2017). L'individu doit parcourir une distance donnée (e.g., 5km) le plus rapidement possible en régulant le niveau d'intensité fourni dans le but de réaliser la meilleure performance possible. La performance réalisée révèle ainsi le niveau d'endurance du participant.

Enfin, les tâches « à perception d'effort constante » ont fait leur apparition au cours de ces dernières années afin d'investiguer l'endurance des participants. Les tâches à intensité perçue constante définissent une perception d'effort (e.g., RPE 13 sur l'échelle 6-20 de Borg ; Deshayes, Clément-Guillotin, & Zory, 2019) que les participants doivent maintenir au cours de l'exercice. Cette méthode a été utilisée sur des exercices de type « corps entier » (Deshayes et al., 2019a ; Roussey et al., 2018) ou lors de contractions isométriques (Keller et al., 2018) pour fournir un indicateur de performance concernant l'endurance des participants (i.e., temps de maintien ; Deshayes et al., 2019a ou puissance développée ; Roussey et al., 2018).

Si la capacité d'un individu à performer au cours de ces tâches fatigantes dépend de facteurs centraux et périphériques amenés à interagir, elle semble aussi étroitement liée à un ensemble de facteurs psychologiques. Dans la partie suivante, nous mettrons en évidence que la manipulation de facteurs psychologiques et psychosociologiques peut moduler l'interprétation des stimuli sensoriels d'effort et influencer la performance d'endurance au travers d'adaptations centrales.

1.2. INFLUENCE DES FACTEURS PSYCHOLOGIQUES, ENVIRONNEMENTAUX ET PSYCHOSOCIOLOGIQUES SUR L'EFFORT D'ENDURANCE

Un certain nombre d'études a cherché à investiguer les facteurs psychologiques, environnementaux et psychosociologiques susceptibles d'influencer la performance d'endurance des individus (pour des revues, voir Brick, MacIntyre, & Campbell, 2014 ; 2016 ; McCormick et al., 2015). Ces résultats suggèrent l'existence d'une composante psychologique dans la tolérance des sensations d'effort et l'arrêt de l'exercice (Robertson & Marino, 2016).

1.2.1. MANIPULATION DE LA MOTIVATION

De nombreuses études ont mis en évidence l'impact de la motivation sur la performance d'endurance (Andreacci et al., 2002 ; Barwood, Weston, Thelwell, & Page, 2009 ; Barwood, Corbett, Wagstaff, McVeigh, & Thelwell, 2015 ; Blanchfield et al., 2014 ; Meyniel et al., 2013 ; 2014 ; Neto et al., 2015 ; Wallace et al., 2017 ; Williams et al., 2015a ; 2015b ; Wilmore, 1968). Il a notamment été montré que des encouragements verbaux dispensés auprès des individus avant ou pendant des tâches d'endurance augmentaient les performances comparativement à une condition sans encouragement (Andreacci et al., 2002 ; Donohue et

al., 2001 ; Neto et al., 2015). De plus, au cours d'une série de contractions maximales volontaires des extenseurs du genou, la diminution de la force produite a été moins importante lorsque les sujets étaient encouragés que lorsqu'ils ne l'étaient pas (Rube & Secher, 1981). Les récompenses monétaires semblent aussi pouvoir impacter la performance d'endurance. En récompensant proportionnellement les sujets à la durée de contractions isométriques lors d'une tâche de handgrip, Meyniel et al. (2013 ; 2014) ont constaté que la durée de l'effort augmentait en fonction de l'enjeu monétaire. Les individus fournissaient ainsi des efforts plus longs pour des enjeux monétaires plus avantageux. Blanchfield et al. (2014) ont quant à eux mis en évidence au cours d'une tâche de cyclisme conduite jusqu'à épuisement, que les participants s'adressant (à eux même) un discours motivant (du type : « tu t'en sors bien ») augmentaient leurs performances de 18%, comparativement à une performance conduite sans manipulation psychologique (figure 3). L'effet positif de l'utilisation de ce type de discours avant ou pendant la performance d'endurance a été suggéré à de nombreuses reprises (Donohue et al., 2001 ; Hamilton et al., 2007 ; Miller & Donohue, 2003 ; Wallace et al., 2017 ; Weinberg et al., 2012 ; Weinberg et al., 1984).

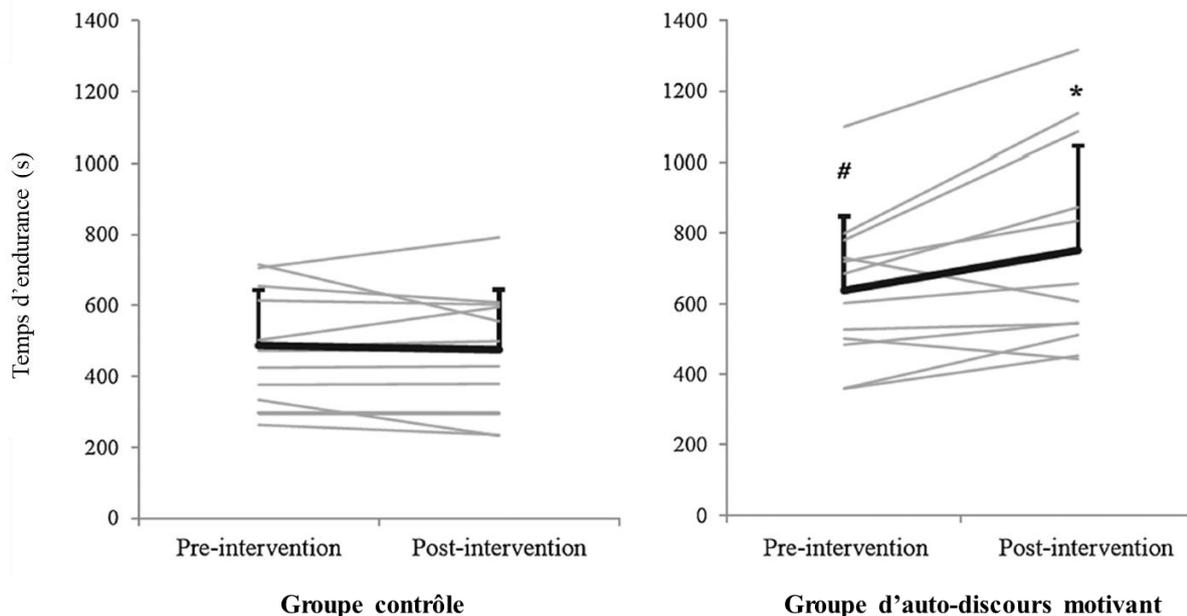


Figure 3 : Evolution des performances d'endurance réalisées au cours d'une tâche de cyclisme conduite jusqu'à épuisement chez des participants bénéficiant ou non d'une intervention psychologique (discours interne motivant).

Cette figure, traduite et adaptée de Blanchfield et al. (2014), illustre les performances individuelles (en gris) et moyennes (en noir) réalisées au cours de deux tâches d'endurance conduites jusqu'à épuisement au sein de deux groupes distincts et à deux semaines d'intervalle. Les participants du groupe contrôle n'ont reçu aucune intervention psychologique entre les deux performances. Les participants de l'autre groupe ont bénéficié d'une intervention psychologique entre les deux performances leur permettant de mobiliser efficacement un auto-discours motivant lors de la deuxième visite. Les résultats révèlent un effet positif de l'intervention psychologique sur la performance (*). Une différence entre les groupes a aussi été observée lors de la première visite (#), amenant les auteurs à contrôler les performances initiales en tant que covariable.

D'autres études mettent en évidence une amélioration des performances d'endurance par l'intermédiaire de musique (pour une revue, voir Karageorghis & Priest, 2012a ; 2012b) et/ou de vidéos motivantes (Barwood et al., 2009 ; Damali, 2014). L'étude de Barwood et al. (2009) demandait ainsi aux participants de courir la plus grande distance possible en 15 minutes dans deux conditions de motivation différente. Au cours de la condition non motivante, les participants écoutaient un discours politique alors que dans la condition motivante ils réalisaient l'effort en écoutant une musique motivante de par son « tempo », son « contenu affectif » et la présence de « phrases inspirantes » (Barwood et al., 2009). Des images de « moments sportifs inspirants » sont venues compléter la condition motivante. Les

résultats ont indiqué que la condition motivante permettait aux individus de parcourir plus de distance et augmentait le taux de lactate mesuré en fin d'exercice. Les auteurs ont ainsi suggéré que la manipulation du niveau de motivation par ces facteurs environnementaux avait permis d'améliorer la tolérance à l'exercice. Ils ont également émis l'hypothèse que l'amélioration des performances pouvait être imputable à la modification de processus attentionnels. La condition motivante aurait permis aux participants de moins se focaliser sur leurs « sensations physiques internes » (Barwood et al., 2009).

1.2.2. UTILISATION DE STRATÉGIES ATTENTIONNELLES

Il a également été démontré que l'utilisation de stratégies cognitives attentionnelles pouvait améliorer les performances d'endurance (pour une revue, voir Brick et al., 2014). Les stratégies dissociatives et/ou externes permettant aux individus de se concentrer sur des stimuli distrayants pour "bloquer" les sensations de douleur ou d'inconfort (Lind, Welch et Ekkekakis, 2009) ont permis de repousser l'arrêt de l'effort sur des tâches conduites jusqu'à épuisement (Cruz-Montecinos et al., 2018 ; Lohse & Sherwood, 2011 ; Morgan, Horstman, Cymerman, & Stokes, 1983). En utilisant une tâche de course réalisée à 80% de la puissance maximale aérobie et conduite jusqu'à épuisement, l'étude de Morgan et al. (1983) a par exemple observé qu'un groupe de participants assigné à l'utilisation d'une stratégie dissociative (répéter dans sa tête le mot « down » à chaque fois que la jambe descendait vers le sol) avait des performances supérieures (19%) à celle d'un groupe contrôle réalisant la tâche sans stratégie cognitive particulière. Pour Brick et al. (2016), les compétences métacognitives (i.e., penser à ses pensées) peuvent avoir une influence importante sur la performance d'endurance. La planification des pensées au travers de l'utilisation de stratégies cognitives à utiliser pendant l'effort (e.g., la fixation d'objectifs ou le discours interne) ou le contrôle des pensées lorsque les stimuli d'effort nécessitent une réponse appropriée (e.g., prioriser un focus

attentionnel en particulier) influenceraient la difficulté perçue de la tâche et la performance (Brick et al., 2016). Le rôle de l'attention dans le maintien de l'effort physique sera abordé plus longuement dans la section 2.3.3. du cadre théorique.

1.2.3. HABILLAGE DE LA TÂCHE

D'autres stratégies interventionnelles semblent en mesure d'impacter la performance d'endurance, en modifiant notamment les informations proposées aux sujets lors de la tâche. Morton (2009) a par exemple indiqué une amélioration de plus de 18% de la performance d'endurance sur une tâche de cyclisme, lorsque le chronomètre présenté était ralenti de 10% à l'insu des participants. Des résultats similaires ont été mis en évidence en simulant un contexte compétitif via la projection d'un avatar virtuel contrôlé par ordinateur. Les sujets avaient pour objectif de battre cet avatar virtuel, censé reproduire la performance d'endurance réalisée au cours d'une visite contrôle antérieure. Plusieurs études ont mis en évidence une amélioration des performances lorsque l'avatar reproduisait, à l'insu des participants, une performance supérieure à celle réalisée lors de la visite contrôle (Ansdell, Thomas, Howatson, Amann, & Goodall, 2018 ; Ducrocq et al., 2017 ; Stone et al., 2012, 2017 ; Williams et al., 2015a). Williams et al. (2015a) et Ducrocq et al. (2017) ont suggéré que l'amélioration de la performance était la conséquence d'une diminution de la focalisation attentionnelle sur les sensations interne de fatigue au profit d'informations motivantes distrayantes (e.g. l'avatar virtuel). La présence d'autres compétiteurs semble également pouvoir améliorer les performances d'endurance notamment lors d'efforts de type « corps entier » (Corbett, Barwood, Ouzounoglou, Thelwell, & Dicks, 2012 ; Noreen, Yamamoto, & Clair, 2010 ; Williams et al., 2015b ; Wilmore, 1968). Certains auteurs ont une nouvelle fois indiqué que l'augmentation du niveau de performance était obtenue grâce à la modulation du focus

attentionnel qui était moins dirigé vers les sensations de fatigue en présence de compétiteurs (Williams et al., 2015b).

1.2.4. MANIPULATION DE LA FATIGUE MENTALE

Il a été montré que la fatigue mentale⁵ influençait également la performance d'endurance (pour des revues, voir Pageaux & Lepers, 2016 ; Schiphof-Godart, Roelands, & Hettinga, 2018 ; Silva-Júnior et al., 2016 ; Van Cutsem et al., 2017). Lors de tâches fatigantes, des études ont en effet démontré que l'induction d'une fatigue mentale supplémentaire entraînait une diminution du temps avant l'épuisement (Marcora, Staiano, & Manning, 2009 ; Pageaux, Marcora, & Lepers, 2013), une augmentation du temps nécessaire pour effectuer une distance donnée (MacMahon, Schücker, Hagemann, & Strauss, 2014 ; Pageaux, Lepers, Dietz, & Marcora, 2014) ou une diminution de la distance parcourue dans un temps déterminé (Smith et al., 2016). L'étude de Pageaux et al. (2013) a par exemple indiqué que la performance d'endurance réalisée à l'aide d'une tâche de type « temps-limite » diminuait de 13% après la réalisation d'une tâche cognitive difficile comparativement à la réalisation d'une tâche cognitive plus facile.

1.2.5. MANIPULATION DE FACTEURS PSYCHOSOCIAUX

Des facteurs psychosociaux peuvent également impacter la performance d'endurance. Hutchinson et al. (2008) ont notamment indiqué qu'une comparaison sociale descendante engendrait de meilleures performances qu'une comparaison sociale ascendante ou qu'une condition contrôle. De plus, les travaux de Deshayes et al. (2019), portant sur l'influence des stéréotypes sexués sur la performance d'endurance ont indiqué une amélioration de la

⁵ La fatigue mentale a été définie comme l'effet prolongé de l'effort mental sur l'humeur et/ou sur la performance lors de tâches nécessitant de la vigilance ou des processus cognitifs exigeants (Boksem & Tops, 2008). Pour ces auteurs, elle se caractérise par une sensation de fatigue ou un manque d'énergie. La fatigue mentale est toutefois à dissocier de la fatigue centrale même si un lien étroit semble exister entre ces dernières (Bray, Graham, Martin Ginis, & Hicks, 2012).

performance des femmes et des hommes après qu'un stéréotype négatif soit induit à l'encontre des femmes (Deshayes et al., 2019a ; Deshayes, Zory, Seitchik, Chalabaev, & Clement-Guillotin, 2019b ; 2019c).

1.2.6. MANIPULATIONS PSYCHOLOGIQUES ET MAINTIEN DE L'EFFORT : ORIGINES DES EFFETS OBSERVÉS

Le nombre d'études cherchant à investiguer l'origine des adaptations susceptibles d'expliquer l'augmentation de la performance d'endurance via la manipulation de facteurs psychologiques ou psychosociologiques apparaît limité (Ansdell et al., 2018 ; Blakemore, Rieger, & Vuilleumier, 2016 ; Deshayes et al., 2019b ; Ducrocq et al., 2017 ; Rube & Secher, 1981 ; Temesi et al., 2013). Il semble toutefois que ces facteurs impactent la performance au travers d'adaptions centrales, principalement supraspinales. En effet, ces études n'observent aucune modification des facteurs périphériques associés à l'augmentation du niveau de performance induit par la manipulation psychologique ou psychosociologique, suggérant ainsi une implication du système nerveux central pour expliquer la différence de performance (Ansdell et al., 2018 ; Deshayes et al., 2019b ; Rube & Secher, 1981).

D'autres études viennent compléter ces résultats en indiquant clairement que des adaptations centrales sont impliquées dans les modifications de performance associées à des manipulation psychologiques (Blakemore et al., 2016 ; Ducrocq et al., 2017). Lors d'une première session, les participants de l'étude de Ducrocq et al. (2017) ont dû réaliser un contre la montre de 5 kilomètres le plus rapidement possible. Au cours d'une deuxième session, il a été demandé aux participants de suivre un avatar virtuel censé représenter fidèlement la performance réalisée au cours de la première session. Cependant, l'avatar était calibré, à l'insu des participants, sur une performance représentant 102% de la performance réalisée en session 1. En présence de cet avatar, les participants sont parvenus à réaliser une meilleure

performance. Cette différence n'était pas imputable à un effet de familiarisation puisque les auteurs ont pris le soin de réaliser, au préalable, trois sessions de familiarisation et qu'aucune différence n'avait été observée entre la session 1 et les sessions de familiarisation. L'investigation des fonctions neuromusculaires a révélé que l'amélioration du niveau de performance était associée à une réduction supérieure du niveau d'activation volontaire immédiatement après l'arrêt de l'effort. Le niveau de fatigue périphérique mesuré à ce moment-là n'apparaissait quant à lui pas impacté. Ces résultats suggèrent que les facteurs psychologiques agissent prioritairement sur la performance d'endurance au travers de mécanismes centraux.

Pris ensemble, ces éléments révèlent que des facteurs psychologiques et psychosociologiques seraient impliqués dans le maintien de l'exercice en repoussant le niveau de fatigue centrale. Ils pourraient aussi impacter la tolérance à l'exercice. Certains auteurs suggèrent en effet que ces facteurs modulent la perception de sensations internes de fatigue au cours de l'effort (Ducrocq et al., 2017 ; Fillingim & Fine, 1986 ; Lohse & Sherwood, 2011 ; Morgan et al., 1983 ; Pennebaker & Lightner, 1980 ; Rejeski & Kenney, 1987). Ces derniers semblent aussi capables d'influencer la perception de l'effort. En effet, la manipulation du discours interne motivant (Blanchfield et al., 2014), de l'environnement musical (Karageorghis & Priest, 2012a), du focus attentionnel (Brick et al., 2014 ; Lohse & Sherwood, 2011) ou encore de la fatigue mentale (Pageaux & Lepers, 2016) peuvent moduler l'effort perçu.

ÉLÉMENTS MARQUANTS

Comme des facteurs psychologiques et psychosociologiques semblent moduler le maintien de l'exercice (au travers d'adaptations centrales) et la perception des sensations d'effort, l'existence d'une composante cognitive susceptible d'influencer la poursuite de l'exercice est à considérer (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). De plus, l'implication de structures cérébrales en amont du cortex moteur a été suggérée dans le phénomène de fatigue, notamment dans les mécanismes de régulation initiés par les afférences musculaires (Gandevia et al., 1996 ; Rupp et al., 2015).

La compréhension des mécanismes corticaux et neurocognitifs impliqués dans l'effort d'endurance représente donc un enjeu considérable dans l'exploration du maintien de l'exercice. La partie suivante questionnera la place accordée à ces mécanismes au sein de la littérature et des différents modèles explicatifs de la régulation de l'effort.

1.3. QUELLE PLACE POUR LES MÉCANISMES CÉRÉBRAUX DANS LES MODÈLES DE RÉGULATION DE L'EFFORT ?

Plusieurs modèles théoriques se sont attachés à envisager des relations entre les facteurs centraux et périphériques dans la régulation de l'exercice. Si le rôle du centre nerveux supérieur n'avait pas été initialement considéré, son intégration s'est ensuite avérée indispensable dans la régulation de l'effort (Noakes, St. Clair Gibson, & Lambert, 2004). Paradoxalement, les mécanismes cérébraux et neurocognitifs sous-jacents restent largement méconnus et en partie inexplorés (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016 ; Tanaka & Watanabe, 2012).

1.3.1. MODÈLES EXPLICATIFS DE LA RÉGULATION DE L'EFFORT

Une première approche a proposé que l'arrêt de l'effort physique puisse s'expliquer par une accumulation « catastrophique » de métabolites altérant progressivement la fonction musculaire et limitant l'exercice (Hill & Lupton, 1923). Comme les facteurs centraux ne sont pas intégrés dans ce modèle et que ces derniers apparaissent déterminants dans le maintien de l'effort (comme abordé en section 1.1.2.2.), le système nerveux central a logiquement été inclus dans les modèles subséquents.

Des études ont indiqué d'une part que la fonction musculaire n'est pas totalement exploitée à l'arrêt de l'effort fatigant, puisque le recrutement des unités motrices reste sous-maximale (Gandevia, 2001 ; St Clair Gibson, Lambert, & Noakes, 2001) et d'autre part, que les individus ont la capacité d'accélérer à la fin d'une épreuve fatigante (Amann et al., 2006). À la lumière de ces résultats, Noakes et al. ont postulé que l'arrêt de l'effort puisse résulter de mécanismes centraux permettant de protéger l'intégrité de l'organisme (Noakes, 2004 ; Noakes & St Clair Gibson, 2004). Ces auteurs ont ainsi proposé l'existence d'un gouverneur central régulant de manière subconsciente le niveau d'unités motrices recrutées au cours de l'effort. Selon ce modèle, l'exercice réalisé n'utiliserait jamais la capacité maximale du muscle à produire une force, expliquant l'existence d'une réserve susceptible d'être mobilisée en fin d'épreuve par l'individu (Noakes, 2012). Cette théorie suggère que les signaux afférents provenant de la périphérie et les signaux efférents (« feedforwards ») sont comparés au sein d'une « boîte noire » centrale pour réguler la commande motrice. Ce gouverneur central intégrerait aussi un ensemble d'informations (internes et/ou externes) perçues consciemment et inconsciemment au cours de l'effort physique. N'importe quel facteur associé à l'exercice, comme l'état biologique et émotionnel de l'individu, sa motivation mais aussi la fin attendue de l'exercice conditionnerait le niveau de recrutement des unités motrices (figure 4) (Noakes, 2012). À des niveaux d'efforts importants, la perception de l'effort occuperait une place

déterminante dans cette théorie. Cette perception d'effort s'ajouterait aux autres informations pour permettre au gouverneur central de réguler la commande motrice sous un niveau de tolérance maximum. Il a été proposé que le gouverneur central soit situé au niveau du cortex insulaire (Noakes, 2012), en raison de l'augmentation de son activité en situation de fatigue et de sa connectivité avec les régions motrices et sensorielles (Hilty, Langer, Pascual-Marqui, Boutellier, & Lutz, 2011).

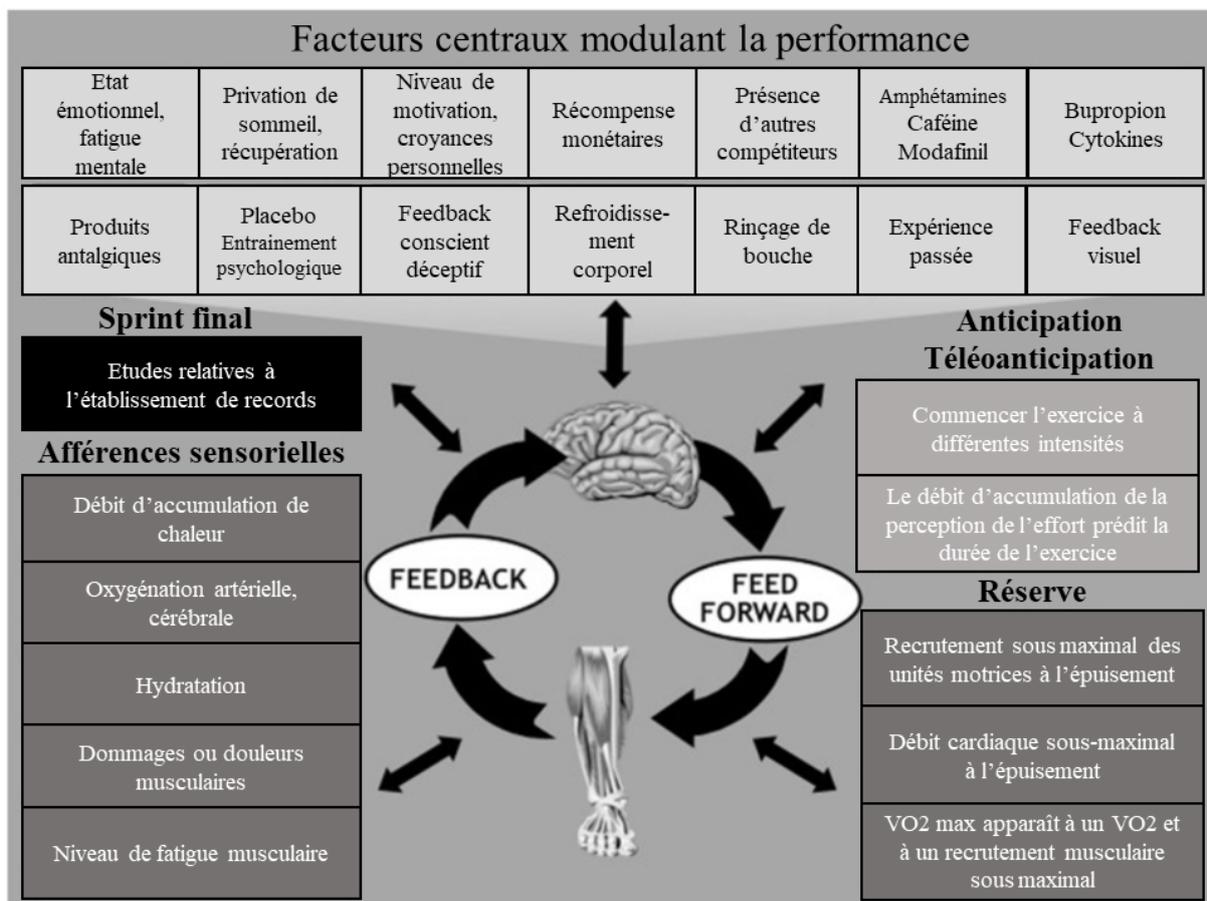


Figure 4 : Illustration du modèle du gouverneur central

Ce schéma, traduit et adapté de Noakes et al. (2012), illustre l'intégration de divers facteurs internes, externes, conscients et inconscients au sein du gouverneur central. La performance serait régulée au niveau cérébral à partir des perceptions provenant du feedback et du feedforward associés à l'exercice. Selon ce modèle, le cortex cérébral jouerait donc un rôle essentiel dans la régulation de l'effort en utilisant la sensation de fatigue pour s'assurer que l'intensité de l'exercice ne dépasse pas un niveau de tolérance maximum. Les mécanismes sous-jacents semblent toutefois peu explicités.

Certaines limites ont été attribuées à la théorie du gouverneur central. Tout d'abord, cette théorie accorde une visibilité limitée aux mécanismes implémentés au sein de cette « boîte noire » centrale (Ekkekakis, 2009). Aussi, la complexité des interactions envisagées entre les différents processus a soulevé un certain scepticisme (Ekblom, 2009 ; Marcora, 2008, Shephard, 2009) et de nombreux débats au sein de la littérature (Ekblom, 2009 ; Noakes et al., 2011b ; Noakes & Marino, 2009). Pour Noakes et al., (2004), le gouverneur central devrait réguler l'intensité de l'exercice pour éviter une diminution de la saturation artérielle en oxygène et une ischémie cardiaque et contrôlerait la quantité de travail que le cœur est « autorisé » à réaliser (Noakes & St Clair Gibson, 2004 ; Noakes et al., 2004). Cependant, des études indiquent qu'une ischémie cardiaque et une diminution de la saturation artérielle en oxygène peuvent être observées au cours de l'effort (Dempsey, Hanson, & Henderson, 1984 ; Whyte, 2008). De plus, d'autres auteurs suggèrent que le travail cardiaque n'est pas limité par la présence d'un gouverneur central (Brink-Elfegoun, Kaijser, Gustafsson, & Ekblom, 2007). Enfin, si le postulat d'une régulation de l'effort par le gouverneur central afin d'éviter une ischémie cardiaque ou une désaturation en oxygène pourrait éventuellement s'appliquer à certains types d'efforts « corps entier », les conditions d'application de ce modèle ne semblent pas réunies pour des exercices impliquant des groupes musculaires isolés. La contrainte cardio-respiratoire et vasculaire n'apparaît en effet pas limitante dans ce contexte. Ces éléments remettent ainsi en cause le modèle proposé.

Marcora (2008) considère que l'arrêt de l'exercice surviendrait lorsque 1) l'effort requis par la tâche est égal à l'effort maximal que l'individu est capable d'exercer ou 2) lorsque l'individu pense avoir réalisé un effort maximal et que la poursuite de l'exercice est perçue comme impossible. Dans ce modèle psychobiologique ou psycho-motivationnel, la régulation de l'effort lors de tâches d'endurance est consciente et déterminée par cinq facteurs clefs : la perception de l'effort (qui constituerait le déterminant ultime de la performance d'endurance)

; la motivation ; la connaissance du temps ou de la distance à parcourir ; la connaissance du temps ou de la distance restant(e) et les expériences antérieures de perception d'effort. Contrairement au modèle du gouverneur central, la perception de l'effort ne serait pas liée aux feedbacks afférents de la périphérie mais dépendrait de la décharge corollaire provenant de la commande motrice transmise aux régions cérébrales sensorielles. Lorsque l'effort devient plus difficile et que la perception d'effort augmente, toute décision quant à ce qu'il faut entreprendre dépend des quatre autres facteurs cités ci-dessus. À ce stade, il existerait un conflit entre les réponses concurrentes relatives à la poursuite ou à l'arrêt de l'exercice (McMorris et al., 2018). Le conflit nécessaire à la décision de poursuivre ou d'arrêter l'exercice nécessiterait l'activation du cortex cingulaire antérieur et du cortex insulaire (Marcora, 2009 ; Pageaux et al., 2014). Les mécanismes associés restent néanmoins peu évidents. Ce modèle n'envisage aucune régulation de la performance via les feedbacks afférents (Marcora, 2010), ce qui constitue une limite importante pour certains auteurs (Amann & Secher, 2010a ; 2010b). Comme abordé précédemment, des études suggèrent en effet que les afférences musculaires jouent un rôle notable dans la régulation de l'exercice (Amann et al., 2009 ; Blain et al., 2016).

La théorie du seuil de fatigue périphérique (Amann, 2011), abordée en section 1.1.2.2.3. suggère quant à elle que le niveau d'activation musculaire est régulé afin de limiter le niveau de fatigue périphérique sous un seuil critique pour protéger l'intégrité de l'organisme. Cette régulation dépendrait d'une inhibition centrale de l'activation musculaire induite par l'activité des afférences de type III et IV projetant au niveau spinal et supraspinal (Blain et al., 2016). La perception de l'effort jouerait un rôle négligeable dans ce processus. Les auteurs qui remettent en question cette théorie soulignent que la performance d'endurance n'est pas améliorée par l'inhibition des afférences III et IV (via injection de produit pharmacologique capable de bloquer l'activité afférente de type III-IV) (Marcora et al., 2010).

Selon Marcora (2010), l'activité des afférences III-IV ne serait donc pas nécessaire pour moduler l'intensité de l'exercice. Des conditions environnementales particulières semblent aussi pouvoir mettre en défaut ce modèle. En effet, des niveaux de fatigue périphérique moins importants ont été observés à l'épuisement en condition d'effort hypoxique sévère (comparativement à une condition de normoxie) alors que les niveaux de fatigue centrale s'avéraient supérieurs (e.g., Goodall et al., 2010). Dans cette condition d'effort, le feedback périphérique inhibiteur ne jouerait pas un rôle prépondérant dans l'arrêt de l'exercice puisque le seuil critique de fatigue périphérique ne semblait pas avoir été atteint.

Le flush modèle, développé par Millet (2011), a proposé une simplification du modèle du gouverneur central. Il envisage aussi une régulation du recrutement des unités motrices par le système nerveux central tout en précisant l'importance des facteurs périphériques dans ce processus. Dans ce modèle, le système nerveux central est comparé à une chasse d'eau comprenant le flotteur, le débit de remplissage, le débit d'évacuation et la réserve de sécurité. Le flotteur représente la perception de l'effort dont le niveau serait déterminé par la quantité d'informations sensorielles afférentes provenant de la périphérie ou issus des décharges corollaires efférentes (débit de remplissage et d'évacuation). La réserve de sécurité représente la limite maximale de perception d'effort tolérable pour l'individu. L'individu n'atteindrait généralement pas un état où cette réserve de sécurité aurait été saturée. Au regard de cette proposition théorique, l'arrêt de l'effort refléterait davantage un désengagement volontaire, dont la motivation constituerait l'élément déterminant (Millet, 2011). Ce modèle semble cependant adapté aux épreuves d'ultra endurance et pourrait s'avérer moins pertinent dans un contexte où l'importance de la gestion de l'effort serait réduite.

En dépit de la pluralité des modèles présentés, des auteurs relèvent une certaine inconsistance concernant les mécanismes explicatifs envisagés au sein de la littérature

(McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016 ; Tanaka & Watanabe, 2012). Ces limites, ainsi que les propositions théoriques qui en découlent seront abordées ci-dessous.

1.3.2. LIMITES COMMUNES DES MODÈLES EXPLICATIFS

Bien que les propositions précédemment abordées comportent un certain nombre de différences, elles suggèrent (à l'exception du modèle « catastrophique », que nous excluons désormais dans la suite de nos propos) l'implication de structures cérébrales dans la régulation et l'arrêt de l'exercice. De plus, la plupart de ces théories s'accordent sur le fait que la perception consciente des sensations physiologiques et/ou des conséquences sensorielles attendues puisse influencer le maintien de l'effort. Enfin, elles soulignent majoritairement l'implication déterminante de processus motivationnels et/ou psychologiques dans l'arrêt de l'exercice.

Cependant, de manière assez paradoxale compte tenu des éléments présentés dans le paragraphe précédent et en section 1.2., ces propositions laissent planer l'incertitude quant aux mécanismes cérébraux et cognitifs impliqués. Les mécanismes explicatifs intégrant l'existence d'une composante psychologique susceptible d'influencer les voies neuronales de régulation de l'effort n'apparaissent pas manifestes. Des auteurs soulignent que la littérature associée à l'étude des déterminants centraux s'est historiquement concentrée sur les performances du système moteur, délaissant ainsi les aspects cognitifs susceptibles d'être impliqués dans le maintien de l'effort et la tolérance des sensations de fatigue (McMorris et al., 2018 ; Taylor & Gandevia, 2008). L'intérêt prépondérant accordé au cortex moteur dans l'étude de l'exercice physique peut notamment en témoigner.

1.3.3. PLACE DU CORTEX MOTEUR DANS LA RÉGULATION DE L'EFFORT PHYSIQUE

Bien qu'il ait été proposé que de nombreuses structures corticales et sous-corticales puissent entrer en jeu pour réguler l'effort physique (e.g., l'insula, le cortex cingulaire antérieur, le CPF ou les ganglions de la base ; voir McMorris et al., 2018 ; Rauch, Schönbacher, & Noakes, 2013 ; Robertson & Marino, 2016 ; Tanaka & Watanabe, 2012) il est communément admis que le cortex moteur représente le déterminant clé de la régulation de la commande motrice (Radel et al., 2017b). Cette affirmation semble partagée dans les principaux modèles de régulation d'effort. Plusieurs raisons ont conduit à attribuer cette fonction au cortex moteur. Premièrement, une innervation corticale directe le relie aux motoneurones- α via la voie corticospinale (Dum & Strick, 2002). De plus, une grande partie des neurones corticospinaux formant la voie corticospinale proviennent du cortex moteur (Chouinard & Paus, 2006) et l'activation de ces neurones par stimulation électrique ou magnétique a entraîné des contractions musculaires (Selimbeyoglu & Parvizi, 2010).

Toutefois, si plusieurs études ont rapporté une augmentation significative de l'activité du cortex moteur au cours de l'exercice physique et une correspondance entre l'activité de cette structure et l'activité musculaire, ces résultats semblent concerner des contractions musculaires de courte durée (e.g., Dai, Liu, Sahgal, Brown, & Yue, 2001 ; Ehrsson et al., 2000 ; Gagnon et al., 2011 ; Spraker, Yu, Corcos, & Vaillancourt, 2007). Sa contribution paraît en effet moins évidente dans la poursuite d'un exercice prolongé. Des études utilisant la tomographie par émission de positons (TEP) (Dettmers, Lemon, Stephen, Fink, & Frackowiak, 1996), l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) (Liu, Dai, Sahgal, Brown, & Yue, 2002 ; Liu et al., 2003) ou la spectroscopie proche infrarouge fonctionnelle (fNIRS) (Rupp et al., 2013 ; Shibuya & Kuboyama, 2007 ; 2010 ; Shibuya &

Tachi, 2006) ont indiqué qu'après une augmentation initiale, l'activité du cortex moteur déclinait ensuite rapidement lors de ce type d'effort.

Ces résultats ne participent pas à valider l'idée selon laquelle le cortex moteur représente l'unique régulateur de la commande motrice nécessaire au maintien d'un effort prolongé. Plusieurs études ont suggéré une implication plus importante d'autres régions corticales dans le maintien d'un effort fatigant (e.g., Abdelmoula et al., 2016 ; Liu et al., 2003, 2005 ; Rupp et al., 2013, 2015 ; Tempest et al., 2017). C'est notamment le cas de l'étude d'Abdelmoula et al. (2016), qui a cherché à utiliser la stimulation transcranienne à courant direct continu (tDCS) pour tester l'hypothèse selon laquelle une facilitation de l'activité du cortex moteur puisse améliorer la performance d'endurance musculaire. Alors que les auteurs ont observé une amélioration significative du temps d'endurance à l'aide d'une stimulation anodique du cortex moteur (comparativement à une condition contrôle), ils ont conclu que cet effet n'était pas imputable à une modification de l'activité de cette région. En couplant la tDCS à la stimulation magnétique transcrânienne (TMS) du cortex moteur, aucune modification de l'excitabilité cortico-spinale n'a été observée entre les conditions. Ces résultats ont permis de suggérer que la stimulation avait influencé l'excitabilité d'autres zones corticales, potentiellement responsables des différences de performances observées. En effet, la technique de stimulation utilisée ne permettait pas de contrôler strictement d'éventuels effets de contamination⁶.

Des études utilisant des techniques de neuroimagerie ont pu observer une activation au niveau des régions sensorimotrices (Liu et al., 2003), somatosensorielles (Korotkov et al., 2005), préfrontales (Dettmers et al., 1996 ; Liu et al., 2003 ; 2005 ; 2007 ; Van Duinen, Renken, Maurits, & Zijdwind, 2007) et du cortex cingulaire antérieur (Korotkov et al., 2005

⁶ La contamination fait ici référence à la diffusion du courant électrique dans d'autres régions corticales que celle initialement ciblée. Des montages tDCS haute définition (tDCS-HD) utilisant quatre électrodes (Caparelli-Daquer et al., 2012) sont parfois préférés aux montages tDCS classiques à deux électrodes (Medeiros et al., 2012) afin de fournir une neuromodulation unidirectionnelle, focalisée sur la zone corticale d'intérêt, contrôlant davantage ces effets de contamination (Im, Park, Shim, Chang, & Kim, 2012 ; Villamar et al., 2013).

; Liu et al., 2003 ; 2007) au cours de tâches musculaires maximales et sous-maximales fatigantes. En comparant l'activité cérébrale lors de deux tâches plus ou moins fatigantes (via la manipulation du temps de récupération entre des contractions maximales sur une tâche de handgrip), Liu et al. (2007) ont observé que la tâche particulièrement fatigante entraînait un déplacement de l'activité cérébrale vers des régions antérieures et inférieures du cortex. Ces auteurs ont ainsi suggéré que les processus cérébraux s'adaptent à la fatigue en activant des régions préfrontales afin de poursuivre la tâche motrice. Le CPF, dont le rôle est généralement associé au contrôle cognitif (Alvarez & Emory, 2006) pourrait être particulièrement impliqué dans le maintien d'un effort soutenu (Robertson & Marino, 2015, 2016 ; Rupp & Perrey, 2008). Nous y reviendrons durant la deuxième grande partie de ce cadre théorique.

Bien que les processus cognitifs semblent traditionnellement s'effacer au profit du système moteur dans l'exploration des déterminants centraux de la régulation de l'effort, de récentes propositions théoriques envisagent l'existence d'un réseau de régions cérébrales fonctionnellement connectées, impliquant des structures corticales associées au fonctionnement cognitif supérieur. Ces propositions seront abordées dans la prochaine partie.

1.3.4. L'IMPLICATION DES STRUCTURES CÉRÉBRALES SUPÉRIEURES ENVISAGÉE AU SEIN DE PROPOSITIONS THÉORIQUES

Comme nous avons pu l'aborder précédemment, l'implication du cortex moteur apparaît moins évidente que celle d'autres régions corticales dans le maintien d'un exercice soutenu. La vraisemblable implication de mécanismes supraspinaux (susceptibles de mobiliser des processus en amont du cortex moteur) et de facteurs psychologiques dans le phénomène de fatigue et la tolérance des sensations d'effort a conduit certains auteurs à proposer de nouvelles pistes explicatives associées au maintien de l'effort. En complément des précédents modèles du maintien de l'effort, ces propositions théoriques récentes

envisagent l'implication de structures associées au fonctionnement cognitif supérieur au centre d'un réseau de régions cérébrales fonctionnellement connectées (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016 ; Tanaka & Watanabe, 2012). Elles constituent ainsi une source de propositions et d'interprétations intéressante concernant les mécanismes supraspinaux impliqués dans le maintien de l'effort.

Ces propositions théoriques envisagent le CPF comme un centre d'intégration de différentes informations associées à l'effort, directement impliqué dans la décision de poursuivre ou d'arrêter l'exercice (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016 ; Tanaka & Watanabe, 2012). Cette structure étant considérée comme un centre décisionnel au sommet de la hiérarchie motrice (Rushworth, 2000) et du contrôle cognitif (Alvarez & Emory, 2006), il n'apparaît pas étonnant que certains auteurs l'envisagent comme la pierre angulaire des voies neuronales impliquées dans le maintien de l'effort (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016 ; Tanaka & Watanabe, 2012).

Au sein des propositions de Robertson et Marino (2016) et McMorris et al. (2018), les informations physiologiques et psychologiques associées à l'exercice telles que les afférences musculaires, la présence de récompenses, la présence de compétiteurs ou la confiance en soi, sont intégrées par des voies neuronales interconnectant des structures corticales et sous-corticales pour être conjointement interprétées au sein du CPF. À partir de ces informations, le CPF sélectionnerait la réponse motrice la plus pertinente. Le fonctionnement cognitif conditionnerait ainsi la tolérance à l'exercice et la commande motrice subséquente.

Tanaka et Watanabe (2012) ont, quant à eux, proposé l'existence de deux voies de régulation supraspinale (figure 5). Au cours d'un effort fatigant, ces auteurs envisagent que les informations sensorielles provenant de la périphérie puissent activer une voie inhibitrice composée de structures corticales et sous-corticales interconnectées. Dans ce système inhibiteur, les informations sensorielles atteindraient le cortex moteur pour limiter la

commande motrice via une voie de transmission neuronale incluant la moelle épinière, le thalamus, le cortex somatosensoriel, le cortex insulaire, le cortex cingulaire, l'aire pré-motrice et l'aire motrice supplémentaire. D'autre part, une voie facilitatrice pourrait être activée en présence d'informations motivationnelles et permettrait de lutter contre l'inhibition de la commande motrice induite par les informations sensorielles périphériques (Tanaka & Watanabe, 2012). Dans ce système de facilitation, l'input motivationnel faciliterait la commande motrice pour lutter contre les effets inhibiteurs liés à la fatigue supraspinale (inhibition du cortex moteur) via un circuit neuronal composé des ganglions de la base, du thalamus, du cortex orbitofrontal (COF), du CPF, du cortex cingulaire antérieur, de l'aire pré-motrice et de l'aire motrice supplémentaire (figure 5). Pour ces auteurs, la commande motrice serait régulée par l'équilibre entre les systèmes d'inhibition et de facilitation (Tanaka & Watanabe, 2012). Cette proposition envisage ainsi l'existence d'une composante psychologique engagée dans le maintien de l'effort, en considérant notamment le rôle de structures préfrontales dans l'intégration d'informations motivationnelles et la régulation de la commande motrice.

Les mécanismes de régulation motrice envisagés par Tanaka et Watanabe (2012) impliquent les régions corticales associées au fonctionnement cognitif supérieur (CPF et COF) seulement au sein du système de facilitation guidé par l'input motivationnel. Contrairement à ces auteurs, Robertson et Marino (2016) et McMorris (2019), considèrent l'implication de ces structures dans l'intégration et l'interprétation conjointe d'informations psychologiques et physiologiques afin d'élaborer une décision cognitivement contrôlée déterminant la poursuite ou l'arrêt de l'exercice. Cette décision pourrait alors être sous-tendue par une analyse dynamique des coûts et des bénéfices associés à l'effort. Cette perspective sera envisagée dans la deuxième grande partie de notre cadre théorique. Au-delà de ce point de divergence, ces

propositions soulignent le rôle central du CPF dans la régulation de l'effort au travers d'un réseau d'intégration cérébral d'informations psychologiques et physiologiques.

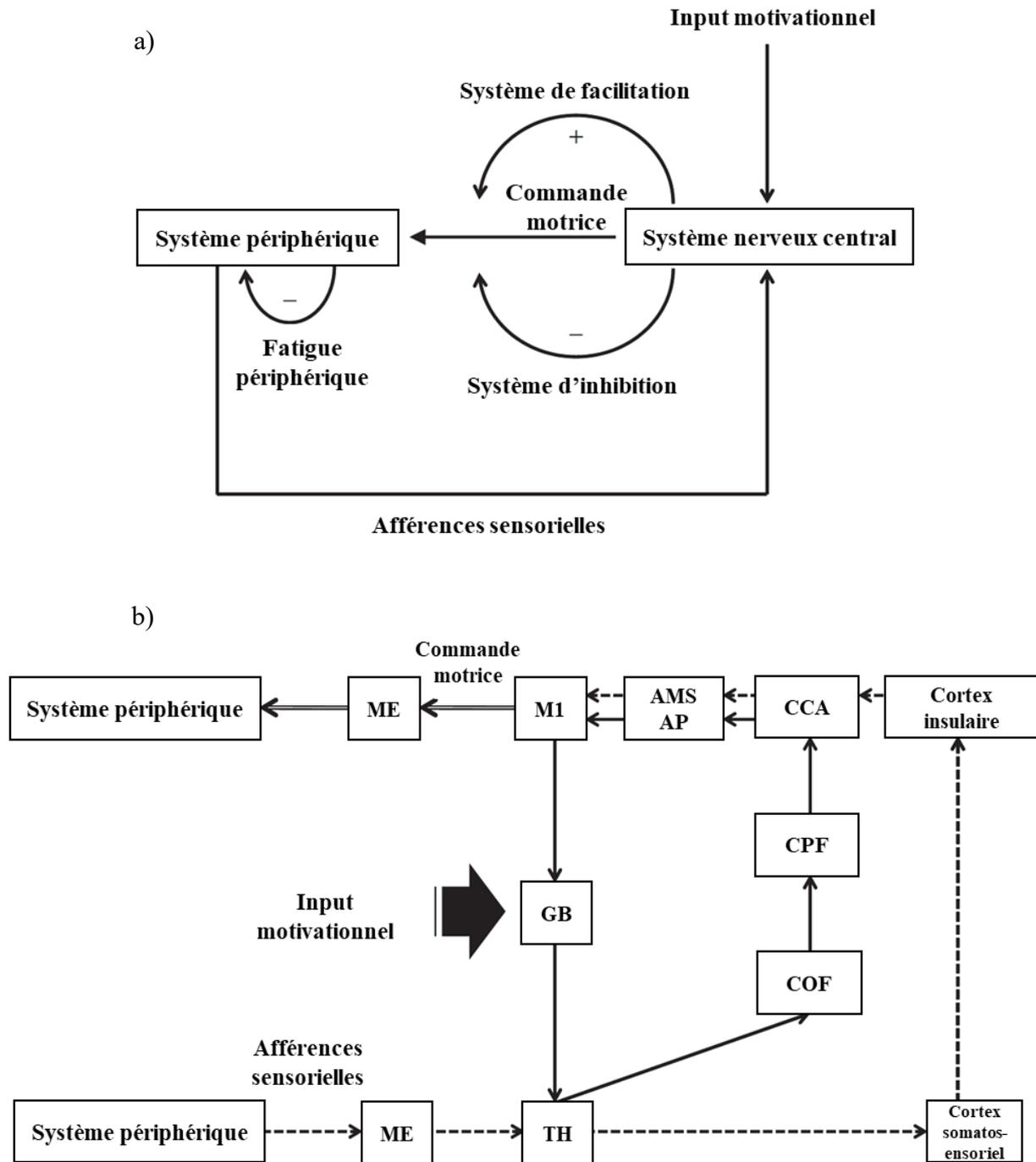


Figure 5 : Modèle supraspinal de régulation de la fatigue physique proposé par Tanaka & Watanabe (2011)

Ces schémas, traduits et adaptés de Tanaka et Watanabe (2011), illustrent les mécanismes de régulation de la fatigue physique. Le panneau a) indique que les systèmes d'inhibition et de facilitation jouent un rôle primordial pour déterminer la commande motrice envoyée vers la périphérie. Si les afférences sensorielles activent un système inhibiteur sur la commande motrice, des informations motivantes activent un système de facilitation via l'intervention du système nerveux central. Le panneau b) précise les connexions neuronales et les interactions cérébrales sous-jacentes à ces deux systèmes de régulation. Le système d'inhibition est illustré par les traits pointillés et le système de facilitation par les traits pleins. *ME* : Moelle épinière ; *M1* : cortex moteur primaire ; *AMS* : aire motrice supplémentaire ; *AP* : aire prémotrice ; *CCA* : cortex cingulaire antérieur ; *CPF* : cortex préfrontal ; *COF* : cortex orbitofrontal ; *GB* : ganglions de la base ; *TH* : Thalamus.

SYNTHÈSE PARTIE 1

Pour maintenir l'effort physique, l'individu va devoir faire face à l'apparition de la fatigue. Cette fatigue neuromusculaire provient de facteurs périphériques (i.e., altération de la capacité intrinsèque du muscle à produire une force) ou centraux (i.e., altération de la capacité à activer volontairement le muscle au niveau cérébral ou spinal) qui interagissent via des voies neuronales pour réguler la commande centrale et l'activité musculaire. Des mécanismes impliquant des structures cérébrales en amont du cortex moteur semblent engagés dans le phénomène de fatigue. Ces structures pourraient participer au processus de régulation de la commande centrale induite par l'activité musculaire afférente et/ou la perception de l'effort. De plus, un ensemble de facteurs psychologiques semble en mesure de moduler la tolérance et l'arrêt de l'exercice au travers d'adaptations centrales. Aussi, la dynamique d'activité cérébrale associée à la poursuite d'un effort prolongé semble davantage s'opérer au profit de régions impliquées dans le fonctionnement cognitif supérieur plutôt que du cortex moteur.

Ces éléments suggèrent l'existence de processus de régulation impliquant un contrôle cognitif. Pourtant, celui-ci ne semble pas particulièrement prégnant dans les principaux modèles de régulation de l'effort, qui offrent une visibilité limitée aux mécanismes cérébraux impliqués. Des propositions envisagent toutefois que des informations physiologiques et psychologiques régulent la commande motrice via des circuits neuronaux interconnectant des structures supraspinales. Certaines de ces propositions considèrent nécessaire l'implication de régions corticales engagées dans le fonctionnement cognitif supérieur pour poursuivre l'exercice.

La prochaine partie s'attardera sur l'idée que le maintien et la tolérance de l'exercice pourraient s'appréhender au travers d'une décision cognitivement contrôlée, basée sur l'évaluation des coûts et des bénéfices associés à l'effort et guidée par des processus neurocognitifs impliquant le CPF.

2. L'ARRÊT DE L'EFFORT : UNE DÉCISION COGNITIVEMENT CONTROLÉE AU SEIN DU CPF ?

La partie précédente a suggéré l'implication de mécanismes cérébraux et de facteurs psychologiques dans la capacité d'un individu à maintenir un effort physique prolongé. Pourtant, leur compréhension reste encore à approfondir (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016).

Alors que l'exploration des processus neurocognitifs au cours de l'exercice semble représenter un enjeu important, cette partie mettra en évidence que la décision d'arrêter (ou de poursuivre) l'effort pourrait être guidée par une comparaison dynamique entre les coûts et les bénéfices associés à la tâche d'exercice. Dans cette approche, la capacité à tolérer les signaux afférents (désagréables) de fatigue et à poursuivre l'exercice dépendrait de la présence d'informations psychologiques susceptibles de mieux tolérer l'accumulation de ces signaux physiologiques (coûts de l'effort) (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). Les structures préfrontales interpréteraient ces informations pour réguler la commande motrice en prenant la décision la plus avantageuse possible. L'implication de processus attentionnels et d'un contrôle inhibiteur au sein du CPF permettrait de limiter la réponse affective négative induite par l'accumulation des coûts de l'effort (Ekkekakis, 2009 ; Hyland-Monks et al., 2018).

2.1. LA PRISE DE DÉCISION DANS LA THÉORIE ÉCONOMIQUE

2.1.1. LES DÉCISIONS VISENT À MAXIMISER LES BÉNÉFICES PAR RAPPORT AUX COÛTS

Il est largement reconnu dans la littérature que la décision de s'engager ou non dans une action spécifique peut dépendre de l'évaluation des coûts et des bénéfices associés à cette action (Kurniawan, Guitart-Masip, Dayan, & Dolan, 2013 ; Rigoux & Guigon, 2012). Ce concept de prise de décision, basée sur la valeur, a été formalisé par la théorie économique (Rangel, Camerer, & Montague, 2008). Les fondements et les mécanismes cérébraux associés à ces décisions ont récemment été investigués dans le champ des neurosciences, donnant naissance à la neuroéconomie⁷ (Fehr & Rangel, 2011). Le concept de prise de décision basée sur la valeur est à présent utilisé dans le domaine de la psychologie comportementale (Rangel et al., 2008). Selon la théorie économique, qui vise à expliquer les décisions (Glimcher, Camerer, Fehr, & Poldrack, 2009), nos choix sont effectués parmi les alternatives d'un ensemble, de manière à maximiser l'utilité⁸ (Mas-Colell, Whinston & Green, 1995). Cette utilité dépend du résultat qu'elle implique et notamment de la valence de ce résultat (Doya, 2008). La valence est utilisée pour distinguer la valeur positive du résultat en tant que bénéfique et la valeur négative en tant que coût. La valeur nette du résultat engagé dans la décision découle ainsi de l'évaluation des coûts et des bénéfices qui y sont associés (Rangel & Hare, 2010). Les coûts influençant la prise de décision peuvent correspondre à des pertes monétaires, à la douleur, à des punitions ou encore aux dépenses énergétiques engagées (Boksem & Tops, 2008 ; Rangel et al., 2008 ; Rigoux & Guigon, 2012). Dans la littérature, les bénéfices sont

⁷ La neuroéconomie est l'étude des bases neurobiologiques et computationnelles de la prise de décision basée sur des valeurs. Son objectif est de fournir un compte rendu biologique du comportement humain qui peut être appliqué à la fois dans les sciences naturelles et sociales (Rangel et al., 2008).

⁸ Dans ce cadre, l'utilité reflète les préférences révélées par les choix possibles dans un ensemble d'alternatives. Elle représente une variable qui rend compte des choix de manière raisonnée.

généralement associés à des buts et des objectifs à atteindre comme des récompenses monétaires (Meyniel et al., 2013 ; Kurniawan et al., 2010) ou alimentaires (Floresco & Ghods-Sharifi, 2007 ; Rigoux & Guigon, 2012).

2.1.2. UNE ÉVALUATION DES COÛTS ET DES BÉNÉFICES AU NIVEAU PRÉFRONTAL GUIDE LE COMPORTEMENT

Le fondement de la décision basée sur la valeur est d'engager un choix permettant de sélectionner la réponse la plus avantageuse. Cela implique une capacité à accorder les actions par rapport aux objectifs et donc à mobiliser le contrôle cognitif (Meyniel et al., 2013). Le CPF, au travers de ses fonctions exécutives, est bien connu pour assurer le contrôle cognitif nécessaire à la coordination entre les pensées et les actions associées à la réalisation d'objectifs (Miller & Cohen, 2001). Les choix basés sur la valeur pourraient ainsi être cognitivement contrôlés au niveau préfrontal, notamment parce que le contrôle cognitif semble aussi intégrer la motivation de l'individu (Kouneiher, Charron, & Koechlin, 2009).

Il a été indiqué que l'évaluation des coûts et des bénéfices serait encodée par des structures cérébrales particulières. Les résultats de la littérature tendent à soutenir que ce système d'évaluation serait implémenté au sein du cortex préfrontal (Domenech & Koechlin, 2015) et plus précisément au niveau orbitofrontal/ventromédian (Bartra, McGuire, & Kable, 2013 ; Kühn & Gallinat, 2012 ; Peters & Büchel, 2010 ; Rushworth, Kolling, Sallet, & Mars, 2012 ; Rushworth, Noonan, Boorman, Walton, & Behrens, 2011 ; Sescousse, Caldú, Segura, & Dreher, 2013 ; Wallis, 2007). De manière générale, ces structures sont principalement impliquées dans la prise de décision et la motivation et paraissent jouer un rôle important dans le maintien du comportement dirigé vers les buts (McMorris et al., 2018). Elles sont censées évaluer les choix possibles et coder les résultats attendus afin d'adapter le comportement (Schoenbaum, Roesch, Stalnaker, & Takahashi, 2009).

Des études IRMf ont indiqué que ces régions étaient particulièrement activées lorsque les individus devaient évaluer la valeur de divers stimuli (e.g., le sujet estime de manière la plus précise possible le prix d'un bien, la décision étant soumise à d'éventuelles pénalités) ou exprimer leur préférence entre divers stimuli (e.g., objets, visages, maisons, peintures) (Lebreton, Jorge, Michel, Thirion, & Pessiglione, 2009 ; Plassmann, O'Doherty, & Rangel, 2010). D'autres expérimentations enregistrant l'activité électrophysiologique au niveau cérébral ont mis en évidence l'implication de ces régions dans le processus de traitement de la valeur (e.g., la valeur de la récompense accordée suite à une prise de décision) (Doñamayor, Marco-Pallarés, Heldmann, Schoenfeld, & Münte, 2011 ; Hunt et al., 2012). Certaines études ont aussi révélé que des lésions au niveau de ces zones perturbaient les prises de décisions impliquant le traitement subjectif de la valeur (Fellows, 2011 ; Noonan et al., 2010). Des patients ayant subi des dommages au niveau préfrontal présentent des déficiences dans la prise de décision lors de tâches nécessitant d'effectuer des choix entre plusieurs options engageant des bénéfices et des pertes monétaires. Ces déficiences étaient plus précisément associées à des lésions sur les régions médianes du CPF ventral et orbitofrontal (Bechara, Damasio, & Lee, 1999), sur le cortex cingulaire antérieur (Manes et al., 2002) ou sur les régions dorsolatérales et dorsomédiales du CPF (Fellows & Farah, 2005 ; Manes et al., 2002). De même, l'exécution de ces tâches décisionnelles chez des sujets sains révèle une activation préfrontale au niveau orbitofrontal, dorsolatéral et au sein du cortex cingulaire antérieur (Clark, Cools, & Robbins, 2004 ; Ernst et al., 2002 ; Fukui, Murai, Fukuyama, Hayashi, & Hanakawa, 2005 ; Rogers et al., 1999). Le processus d'évaluation des coûts et des bénéfices pourrait reposer sur un réseau cérébral impliquant le CPF, le cortex cingulaire, l'insula, le striatum et l'amygdale (Amemori & Graybiel, 2012 ; Boksem & Tops, 2008 ; Lebreton et al., 2009 ; Peters & Büchel, 2010). Certains auteurs envisagent aussi que les voies neuronales engagées dans ce processus puissent se distinguer en fonction des coûts et des bénéfices. Par

exemple, si les bénéfices semblent davantage associés à la partie médiane du cortex préfrontal (Prévost, Pessiglione, Météreau, Cléry-Melin, & Dreher, 2010), le traitement des coûts serait plutôt latéralisé (Kringelbach, 2005). Le réseau d'évaluation engagé divergerait en fonction des différents types de coûts (e.g., l'effort ou la dépense monétaire engagée) (Prévost et al., 2010 ; Rangel & Hare, 2010).

Au regard de ces éléments, il semble que l'évaluation des coûts et des bénéfices sous-jacente à la prise de décision guidant le comportement puisse être réalisée par certaines des structures les plus sophistiquées du contrôle cognitif (i.e., les régions antérieures et inférieures du cortex préfrontal) (Koechlin & Summerfield, 2007). La poursuite ou l'arrêt de l'effort pourrait ainsi être dépendants de cette balance décisionnelle. Nous aborderons dans la partie suivante comment cette perspective décisionnelle peut s'appliquer à l'effort physique.

2.2. LA THÉORIE ÉCONOMIQUE APPLIQUÉE AU MAINTIEN DE L'EFFORT PHYSIQUE

Les travaux de Meyniel et al. (2013 ; 2014) se sont appuyés sur la théorie économique afin d'investiguer les processus impliqués dans la décision d'arrêter ou de reprendre l'effort physique. En manipulant expérimentalement la difficulté de la tâche physique (i.e., les coûts) et l'enjeu monétaire⁹ (i.e., les bénéfices) lors d'une tâche au cours de laquelle les participants étaient proportionnellement récompensés à la durée de la contraction (tâche de handgrip), ces auteurs ont révélé que l'allocation de l'effort était guidée par une décision stratégique visant à maximiser les bénéfices par rapport aux coûts. En effet, les sujets décidaient de maintenir l'effort plus longtemps pour des incitations monétaires avantageuses. De plus, la durée de l'effort était réduite pour des niveaux de difficulté supérieurs, représentés implicitement via

⁹ La difficulté de la tâche physique a été manipulé en modulant le niveau de force nécessaire (i.e. 70 ; 80 ou 90% de MVC) pour obtenir les bénéfices monétaires mis en jeu au cours de la contraction musculaire. L'enjeu monétaire a été manipulé en modulant la valeur de la récompense monétaire accordée au cours de la contraction. Le gain a été calculé en multipliant l'incitation monétaire (i.e., 10, 20 ou 50 centimes) par le temps passé au-dessus du niveau de force cible (Meyniel et al., 2014).

un niveau de force cible à atteindre. Les auteurs ont proposé que l'arrêt de l'effort puisse reposer sur un modèle d'accumulation dans lequel les bénéfices associés à un temps supplémentaire d'effort seraient comparés, de manière dynamique, à l'accumulation des coûts estimés que cet effort implique. La différence entre ces deux variables représente l'utilité nette. Avec le développement de la fatigue, l'utilité nette diminuerait au cours du temps jusqu'à l'atteinte d'une limite qui déclencherait l'arrêt de l'effort, lorsque les coûts dépassent les bénéfices (figure 6). Les résultats des travaux cherchant à tester ce modèle d'accumulation indiquent que le comportement des individus lors du maintien de l'exercice reflète les variations du coût estimé et du compromis entretenu avec le bénéfice attendu (Meyniel et al., 2014). La difficulté « réelle » de l'effort augmente la vitesse d'accumulation du coût estimé et les récompenses monétaires permettent de repousser le seuil de tolérance limite du coût estimé (figure 6). Selon les auteurs, la difficulté « réelle » représente la difficulté éprouvée pendant l'exercice, manipulée implicitement par l'illustration d'un niveau de force cible à atteindre. Elle s'oppose à la difficulté « attendue » qui correspond au niveau de difficulté explicitement présenté au participant et qui ne semble pas influencer la durée de l'effort. La variable du coût estimé s'avère distincte du ressenti subjectif d'effort (Meyniel et al., 2014). Pris ensemble, ces éléments indiquent que l'arrêt de l'exercice repose sur des processus décisionnels visant à limiter les coûts physiologiques d'effort tout en intégrant des facteurs stratégiques comme l'enjeu monétaire.

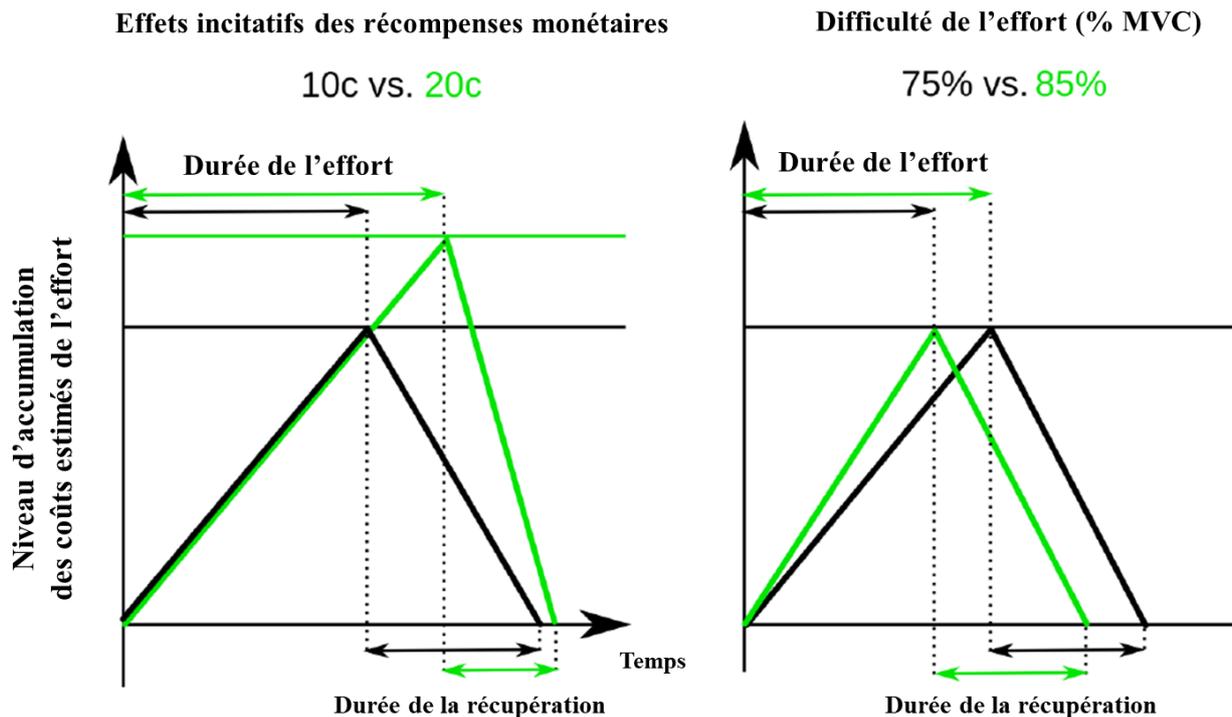


Figure 6 : Modèle d'allocation de l'effort physique au cours du temps proposé par Meyniel et al. (2014)

Ces schémas, traduits et adaptés de Meyniel et al. (2014), illustrent la manière dont les bénéfices (incitations monétaires) et les coûts de l'effort (difficulté de la tâche) influencent la durée de l'effort et de la récupération de manière stratégique. Des récompenses monétaires plus importantes augmentent la tolérance limite d'accumulation des coûts estimés de l'effort pour repousser la durée de l'exercice. A l'inverse, un niveau de difficulté plus élevé accélère l'accumulation des coûts estimés et engendre un arrêt plus précoce de l'effort physique. L'architecture de base de ce modèle (le principe de l'accumulation des coûts de l'effort jusqu'à l'atteinte d'une limite) rend compte d'une adaptation dynamique de l'effort physique en fonction des bénéfices attendus et des contraintes physiologiques imposées par la tâche.

D'autres travaux ont proposé qu'une évaluation des récompenses et des coûts potentiellement associés à la tâche soit au cœur du phénomène de fatigue mentale et conditionnerait le comportement (Boksem & Tops, 2008). Alors que des récompenses semblent en mesure de motiver l'individu à s'engager dans l'activité, la poursuite de l'effort engendre nécessairement des coûts énergétiques supplémentaires. Selon Boksem & Tops (2008), lorsque les coûts énergétiques perçus sont supérieurs aux récompenses attendues, les individus ne seraient plus motivés pour s'engager dans l'exécution de la tâche fatigante (Boksem & Tops, 2008).

Une évaluation stratégique des coûts et des bénéfices influencerait la décision de poursuivre ou d'arrêter l'effort fatigant (Boksem & Tops, 2008 ; Meyniel et al., 2014). Les deux parties suivantes veilleront à préciser la nature des coûts et bénéfices susceptibles d'intégrer ce processus décisionnel lors de l'effort physique.

2.2.1. L'EFFORT PHYSIQUE FATIGANT ENGENDRE L'ACCUMULATION DE COÛTS

Il a été proposé que le centre nerveux supérieur estime l'effort objectivement via l'énergie métabolique consommée pour produire l'action (Boksem & Tops, 2008, Shadmehr, Huang, & Ahmed, 2016). L'effort physique a ainsi généralement été considéré comme un coût dans la mise en place de paradigmes expérimentaux coûts/bénéfices chez l'homme (Kurniawan et al., 2013 ; Meyniel et al., 2014 ; Pessiglione et al., 2007) comme chez l'animal (Floresco & Ghods-Sharifi, 2007 ; Hauber & Sommer, 2009 ; Hillman & Bilkey, 2010). Cette idée découle principalement du besoin fondamental d'économie d'énergie (Lee, Emerson, & Williams, 2016).

Dans un contexte fatigant, l'évaluation du coût énergétique engagé pour obtenir les récompenses prendrait en compte l'état physiologique actuel de l'individu et notamment ses ressources énergétiques mais aussi les conséquences attendues de l'effort (e.g., les stimuli aversifs envisagés) (Boksem & Tops, 2008). En précisant un cadre conceptuel de la fatigue mentale reposant sur l'intégration des coûts et des bénéfices, Boksem & Tops (2008) ont suggéré que les informations relatives au coût énergétique soient transmises par le cortex insulaire, au niveau du cortex cingulaire antérieur pour être évaluées en fonction des récompenses engagées et permettre ainsi une prise de décision optimale (Boksem & Tops, 2008). De manière similaire, des études, cherchant à augmenter l'effort physique nécessaire afin d'obtenir une récompense plus importante ont suggéré que les signaux associés aux coûts

de l'effort proviendraient de l'amygdale (Floresco & Ghods-Sharifi, 2007), du thalamus et de l'insula (Meyniel et al., 2013) pour être transmis au niveau du CPF via le cortex cingulaire antérieur afin de guider le processus décisionnel (Floresco & Ghods-Sharifi, 2007). Il est généralement envisagé que le cortex insulaire et le cortex cingulaire antérieur travaillent de concert pour permettre à l'individu d'accéder à la perception de son état intéroceptif (Craig, 2002 ; Critchley, Wiens, Rotshtein, Öhman, & Dolan, 2004 ; Medford & Critchley, 2010 ; Pollatos, Gramann, & Schandry, 2007). Le caractère appétitif ou aversif de l'action entreprise serait codé par l'amygdale, l'insula et le cortex orbitofrontal et pourrait aussi être intégré au sein du cortex cingulaire antérieur (Boksem & Tops, 2008). L'activité du cortex cingulaire antérieur est en effet associée au traitement aversif (Vogt, 2005) et fait également partie de la voie de motivation/récompense (Chudasama et al., 2013). Les projections du cortex cingulaire antérieur et du cortex insulaire au niveau du CPF ventromédian (Craig, 2002), qui entretient aussi des connexions avec le thalamus et l'amygdale (Craig, 2002), permettraient ainsi de prendre une décision intégrant les stimuli aversifs d'effort.

Dans une perspective décisionnelle économique, la perception de douleur, associée à l'accumulation du niveau de fatigue musculaire, pourrait être un moyen de caractériser les coûts inhérents à la poursuite de l'effort. Le niveau de douleur, manipulé dans l'étude des prises de décisions basées sur l'évaluation coûts/bénéfices est en effet généralement considéré comme un coût (Brooks & Berns, 2013). De plus, la réalisation de tâches physiques peut générer des niveaux importants de douleur et d'inconfort (Boat & Taylor, 2017; Bray, Martin Ginis, Hicks, & Woodgate, 2008 ; Cook, O'Connor, Eubanks, Smith, & Lee, 1997 ; Dorris, Power, & Kenefick, 2012; Englert & Wolff, 2015). Au cours de l'effort physique fatigant, les afférences de type III et IV informent l'individu des stimuli nociceptifs associés à l'activité musculaire à mesure que les métabolites s'accumulent (Kaufman & Rybicki, 1987 ; Kniffki, Mense, & Schmidt, 1978 ; Mense & Meyer, 1985 ; Pires et al., 2011 ; Pollak et al., 2014). Le

cortex insulaire, potentiellement engagé dans l'intégration des coûts estimés de l'effort (Meyniel et al., 2013) s'avèrerait également sensible à la perception de douleur qui peut être induite par le développement de la fatigue périphérique (Craig, Chen, Bandy, & Reiman, 2000 ; Hilty et al., 2011). D'autres éléments permettent aussi d'établir une relation entre l'effort d'endurance, la fatigue physique et la perception de douleur. Il semble par exemple que la libération de bêta-endorphine¹⁰ augmente au niveau cérébral afin de soulager le niveau de douleur induit par l'effort physique (Berk, Tan, Anderson, & Reiss, 1981 ; Droste, Greenlee, Schreck, & Roskamm, 1991 ; Gandevia, 2001). L'ingestion de produits antalgiques semble de plus pouvoir améliorer les performances d'endurance (Mauger, Jones, & Williams, 2010). Une étude a aussi mis en évidence une corrélation significative entre la douleur induite par l'exercice physique et la performance d'endurance au cours d'une tâche de cyclisme (Astokorki & Mauger, 2017). Selon certains auteurs, un consensus général tend à indiquer que la douleur induite par l'effort physique constitue un facteur important de l'exercice d'endurance (Mauger, 2014 ; Stevens, Mauger, Hassmèn, & Taylor, 2018). Au regard de ces éléments, même si la perception de la douleur n'est pas invariablement liée à l'effort physique, elle pourrait néanmoins refléter le coût de l'effort en étant étroitement associée à l'accumulation de la fatigue musculaire.

L'évaluation subjective du niveau de douleur serait donc un moyen efficace de rendre compte des coûts associés à la poursuite d'un effort fatigant. Selon Halperin et Emanuel (2019), il pourrait d'ailleurs être plus pertinent de recueillir la perception de l'inconfort ou de la douleur plutôt que la perception de l'effort lorsque l'estimation de la difficulté perçue de l'exercice porte sur un groupe musculaire spécifique. Pour ces auteurs, l'évaluation de la perception d'effort, au sens large, peut s'avérer ambiguë et difficile à cerner pour les

¹⁰ La bêta-endorphine (β -Endorphin) est un agoniste des récepteurs opioïdes. Si ces récepteurs semblent étroitement liés aux capacités antalgiques, le système opioïde occupe plus généralement un rôle essentiel dans la régulation de la perception de la douleur (Benedetti, 2008 ; Sprouse-Blum, Smith, Sugai, & Parsa, 2010 ; Staahl, Olesen, Andresen, Arendt-Nielsen, & Drewes, 2009 ; Taylor et al., 2013).

participants (Halperin & Emanuel, 2019). Il est vrai que plusieurs définitions s'opposent au sujet de la perception de l'effort et des facteurs susceptibles de l'influencer. En effet alors que certains auteurs considèrent la perception de l'effort comme l'intensité subjective de l'effort, de l'inconfort et/ou de la fatigue ressentie et envisagent l'implication d'un feedback afférent dans cette perception (Noble & Robertson, 1996 ; Robertson & Noble, 1997), Marcora (2009) s'oppose à cette idée. Selon lui, les afférences sensorielles ne sont pas impliquées dans la perception de l'effort (Marcora, 2009). Alors que la perception de l'effort pourrait intuitivement refléter les coûts de l'effort, l'absence de consensus concernant ses fondements neurophysiologiques ne permet pas d'affirmer avec certitude que les sensations afférentes douloureuses induites par un exercice fatigant puissent être intégrées dans son évaluation (Halperin & Emanuel, 2019). Au regard des éléments précédemment évoqués, ces sensations douloureuses semblent pourtant révélatrices des coûts de l'effort et associées à la perception sensorielle du niveau de fatigue provenant de la périphérie. La perception du niveau de douleur pourrait ainsi davantage refléter les coûts de l'effort, ce qui permettrait de s'affranchir des divergences d'opinions associées à la perception de l'effort.

L'existence d'un réseau cérébral commun dans l'intégration des coûts de l'effort et de la douleur témoignerait également de cette étroite relation. A l'instar du réseau cérébral susceptible d'intégrer les coûts de l'effort, la perception de la douleur impliquerait aussi la participation du thalamus, de l'insula et du cortex cingulaire antérieur (Craig, 1994 ; 2002 ; Friebel, Eickhoff, & Lotze, 2011 ; Peyron, Laurent, & García-Larrea, 2000). Bien que la perception de la douleur soit à distinguer de la perception d'effort ou de fatigue (Halperin & Emanuel, 2019 ; Staiano, Bosio, De Morree, Rampinini, & Marcora, 2018), l'augmentation du niveau de fatigue au cours de l'exercice ferait varier la perception de l'état interne du corps et intensifierait la perception de douleur, révélatrice des coûts de l'effort.

2.2.2. MANIPULATION DES BÉNÉFICES : LES INCITATIONS MONÉTAIRES INFLUENCENT L'EFFORT INVESTI

Les récompenses monétaires ont largement été utilisées pour manipuler les bénéfices associés à la décision de produire un effort physique, notamment lors de tâches de handgrip (Burke, Brünger, Kahnt, Park, & Tobler, 2013 ; Croxson, Walton, O'Reilly, Behrens, & Rushworth, 2009 ; Kurniawan et al., 2010 ; 2013 ; Meyniel et al., 2013 ; 2014 ; Pessiglione et al., 2007). Il a été démontré que l'utilisation d'incitations monétaires permettait d'activer les circuits cérébraux de la récompense pour moduler le niveau de motivation de l'individu (Pessiglione et al., 2007 ; Sescousse et al., 2013). Le système de récompense est un réseau cérébral comprenant un ensemble de structures cérébrales dopaminergiques (le pallidum ventral, le striatum, le noyau accumbens, le cortex préfrontal et l'amygdale), susceptible d'engendrer le désir (la composante incitative) et/ou le plaisir (la composante hédonique) (Berridge, Robinson, & Aldridge, 2009 ; Haber & Knutson, 2010). Les effets induits par l'augmentation de l'enjeu monétaire sur la production d'effort physique sont opposés à ceux observés via l'augmentation de la difficulté de la tâche. Comme évoqué précédemment, Meyniel et al. (2013) ont notamment indiqué que les incitations monétaires repoussaient l'arrêt de l'effort en augmentant la tolérance limite d'accumulation des coûts estimés. L'incitation monétaire pourrait dynamiser la production d'effort physique en activant des régions impliquées dans le traitement des récompenses et l'évaluation dynamique des coûts et des bénéfices comme le striatum, le cortex cingulaire antérieur ou le cortex orbitofrontal (Kurniawan et al., 2010 ; Pessiglione et al., 2007 ; Schmidt et al., 2009 ; Schmidt, Lebreton, Cléry-Melin, Daunizeau, & Pessiglione, 2012). Des auteurs ont indiqué que l'effet des incitations monétaires sur l'effort physique serait sous-tendu par l'activité d'un réseau sous-cortical incluant des structures habituellement consacrées aux fonctions émotionnelles et motivationnelles (i.e., le pallidum, le striatum ou encore l'amygdale) (Pessiglione et al., 2007).

Ce système pourrait être activé par des structures préfrontales (via les régions orbitofrontales) également engagées dans l'évaluation consciente des coûts et des bénéfices (Pessiglione et al., 2007). Toutefois, il serait aussi susceptible d'être activé par une voie sous-corticale, indépendante de cette évaluation consciente. Une étude a en effet montré que le niveau de force musculaire produit pouvait être dynamisé par des récompenses monétaires subliminales, indiquant que le comportement moteur pouvait être régulé inconsciemment (Pessiglione et al., 2007).

Afin de dynamiser l'effort physique produit, les informations motivantes associées aux récompenses monétaires pourraient atteindre des régions préfrontales (e.g., CCA, COF) également impliquées dans l'évaluation des coûts de l'effort (Floresco & Ghods-Sharifi, 2007) et plus généralement dans le processus d'évaluation coûts/bénéfices qui déterminerait la poursuite d'un effort fatigant (Boksem & Tops, 2008 ; Croxson et al., 2009 ; Kolling, Behrens, Mars, & Rushworth, 2012).

ÉLÉMENTS MARQUANTS

À la lumière de la théorie économique, la décision de s'engager ou non dans une action serait guidée par une évaluation des coûts et des bénéfices qui lui sont associés (Rigoux & Guigon, 2012). Cette décision, qui viserait à maximiser les bénéfices par rapport aux coûts serait sous-tendue par l'activité de structures préfrontales (e.g., au niveau orbitofrontal).

La décision de maintenir l'effort physique pourrait aussi être déterminée par une comparaison stratégique coûts/bénéfices (Meyniel et al., 2013). Les individus décideraient de maintenir l'effort plus longtemps lorsque les coûts estimés sont réduits (e.g., par manipulation du niveau de difficulté). De plus, la présence de bénéfices (e.g., récompenses monétaires) repousserait le seuil de tolérance des coûts pour retarder l'arrêt l'exercice. Toutefois, les mécanismes neurocognitifs impliqués dans l'intégration et la régulation de ces informations permettant de faire face à l'intensification des coûts (e.g., sensations douloureuses) et de favoriser la poursuite de l'exercice restent à clarifier.

La prochaine partie mettra en évidence que le CPF apparaît pour certains auteurs comme le centre d'interprétation des coûts et des bénéfices associés à l'effort physique. Leur traitement conscient pourrait être modulée par l'orientation de l'attention et un contrôle cognitif inhibiteur limitant la réponse affective négative induite par l'accumulation des coûts (Ekkekakis, 2009 ; Hyland-Monks et al., 2018).

2.3. LE CORTEX PRÉFRONTAL : ACTEUR CENTRAL DANS LA TOLÉRANCE ET LA POURSUITE DE L'EXERCICE (INTÉGRATION, INHIBITION ET DÉCISION)

Le fonctionnement du CPF a largement été associé au fonctionnement cognitif supérieur (Domenech & Koechlin, 2015 ; Miller & Cohen, 2001). Si son rôle dans la prise de décision a été précédemment souligné, il implémente aussi d'autres fonctions exécutives

(Diamond, 2013). Les fonctions exécutives permettent la manipulation mentale d'informations, la planification, la réflexion nécessaire à la réalisation adaptée d'une action, l'adaptation à des événements inédits ou imprévus, la résolution de problèmes ou encore l'orientation de nos ressources attentionnelles (Diamond, 2013 ; Hyland-Monks et al., 2018 ; Volle & Levy, 2014). Dans la littérature scientifique, les fonctions exécutives principales sont l'inhibition (résister à l'impulsivité, inhiber la réponse comportementale associée aux tentations et résister aux distractions pour rester concentré), la mémoire de travail (garder l'information à l'esprit pour pouvoir l'inclure dans le travail mental), et la flexibilité cognitive (la capacité à s'adapter aux circonstances changeantes, à élaborer une pensée créative, à voir les choses sous différentes perspectives) (Diamond, 2013). Dans des situations inédites, changeantes, où lorsque les comportements automatiques ne sont plus appropriés, ces fonctions permettent à l'individu de réguler son comportement en adéquation avec ses besoins, ses buts et les contraintes environnementales (Alvarez & Emory, 2006 ; Volle & Levy, 2014). Le rôle du CPF dans le comportement contrôlé et l'autorégulation est notamment sous-tendu par ses propriétés anatomiques de connectivité qui lui permettent d'accéder à diverses informations sur l'état interne et externe du système (Fuster, 2001 ; Miller & Cohen, 2001 ; Volle & Levy, 2014). Cette structure constitue en effet une interface entre les régions d'intégration sensorielle, les régions de la mémoire, des émotions, des récompenses, de l'homéostasie et les régions motrices et décisionnelles (Miller & Cohen, 2001).

Pour Miller & Cohen (2001), le CPF remplit une fonction spécifique dans le contrôle cognitif en assurant le maintien actif du pattern d'activité qui représente les objectifs et les moyens de les atteindre. De manière similaire, des auteurs indiquent que les fonctions exécutives contribuent particulièrement aux processus d'auto-régulation en permettant à l'individu de surmonter les obstacles et de résister aux tentations rencontrés (Hofmann, Schmeichel, & Baddeley, 2012). Enfin, le contrôle cognitif impliquant le CPF sous-tendrait

la capacité d'un individu à faciliter ou inhiber des stimuli susceptibles d'influencer sa réponse affective et comportementale (Ochsner & Gross, 2005).

Envisager l'implication du CPF dans la régulation de l'effort physique suscite ainsi une curiosité quant aux mécanismes neurocognitifs veillant à la poursuite de l'exercice tout en s'adaptant à l'accumulation inévitable des coûts estimés qui lui sont associés. La prochaine partie mettra en évidence une implication de plus en plus probable de cette région corticale dans le maintien d'un effort fatigant.

2.3.1. UNE IMPLICATION DE PLUS EN PLUS ÉVIDENTE DU CPF AU COURS DE L'EFFORT PHYSIQUE PROLONGÉ

Un nombre conséquent d'études empiriques a souligné l'implication du CPF dans le maintien d'un effort physique soutenu. Les études investiguant l'activité corticale à l'aide de la neuroimagerie ont observé l'engagement de structures préfrontales au cours de contractions musculaires soutenues. Une étude utilisant l'IRMf a par exemple indiqué une augmentation régulière de l'activité du cortex préfrontal sur des tâches de préhension sous-maximales (continues et intermittentes) conduites à 30% de MVC (Liu et al., 2003). Selon les auteurs, cette réponse représenterait l'augmentation de l'activité cérébrale nécessaire à la poursuite de l'effort et au traitement d'informations sensorielles supplémentaires induites par la fatigue. D'autres recherches ont aussi suggéré que l'activité du CPF refléterait l'implémentation de processus permettant de surmonter l'apparition de la fatigue (Dettmers et al., 1996). Cette interprétation a été formulée à partir de résultats révélant une corrélation significative entre l'activité du CPF dorsolatéral enregistrée par tomographie par émission de positons (TEP) et la durée de contractions sous maximales des fléchisseurs de l'index. Comme abordé en section 1.3.3., une étude utilisant l'EEG a aussi souligné que l'activation des régions préfrontales était sensible à la présence de fatigue après avoir comparé la dynamique d'activité corticale au

cours de deux conditions plus ou moins fatigantes (Liu et al., 2007). Il a également été observé de manière consistante, que l'hémoglobine oxygénée, un indicateur fiable de l'activité cérébrale enregistrée par NIRS (Perrey, 2008), augmentait au sein du CPF pendant un exercice soutenu impliquant le corps entier (pour une revue, voir Rooks et al., 2010) et diminuait juste avant l'épuisement (Bhambhani, Malik, & Mookerjee, 2007 ; Rupp & Perrey, 2008 ; Tempest, Eston, & Parfitt, 2014) (figure 7).

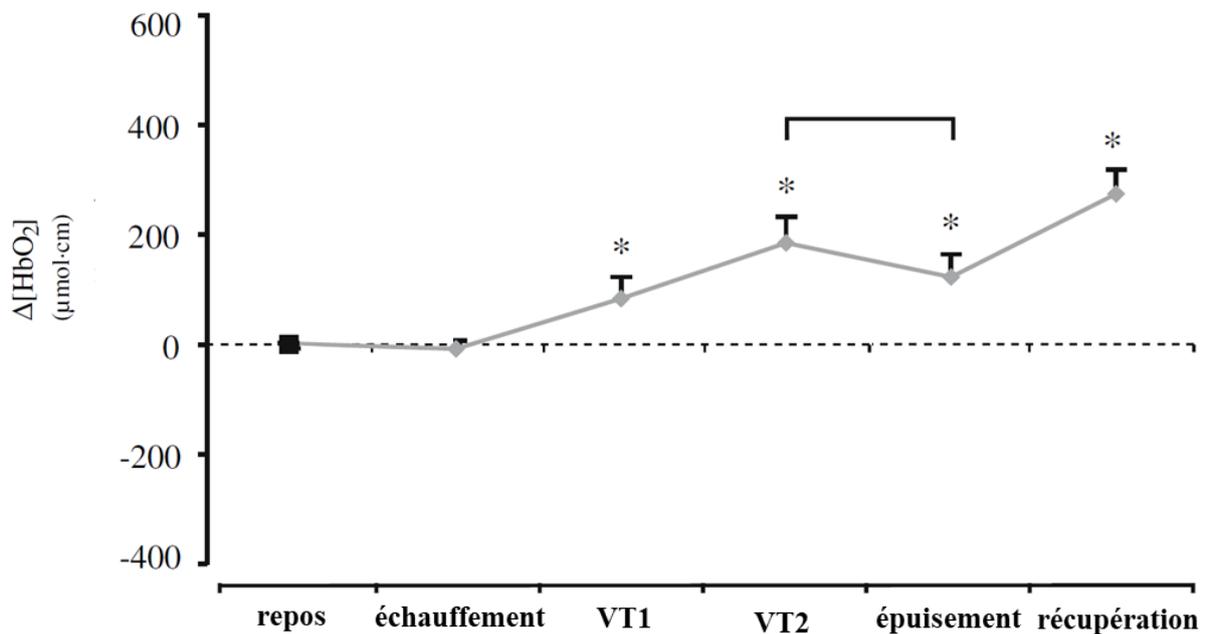


Figure 7 : Evolution de la concentration en O₂Hb mesurée au sein du CPF lors d'un exercice de cyclisme conduit jusqu'à épuisement

Cette figure, traduite et adaptée de Rupp et Perrey (2008) présente l'évolution de la concentration en O₂Hb cérébrale (au sein du CPF gauche) pendant un exercice de cyclisme conduit jusqu'à épuisement (n=13). L'intensité de l'exercice a été augmentée de 30 Watts chaque minute jusqu'à épuisement. Chaque point représente la valeur moyenne de l'ensemble du groupe associée aux différentes périodes d'exercice (VT1 seuil ventilatoire 1, VT2 seuil ventilatoire 2). Alors que l'activité du CPF semble augmenter jusqu'au deuxième seuil ventilatoire, celle-ci diminue ensuite jusqu'à l'épuisement. Ces résultats semblent compatibles avec l'idée selon laquelle une diminution de l'activité du CPF précède l'épuisement.

L'augmentation de l'oxygénation cérébrale au sein du CPF a aussi été mise en évidence sur des exercices de type « corps entier » conduits à charge constante, pour des intensités modérées (Ide, Horn, & Secher, 1999 ; Kounalakis & Geladas, 2012 ; Suzuki et al., 2004) ou élevées (González-Alonso et al., 2004 ; Goodall, González-Alonso, Ali, Ross, & Romer, 2012 ; Keramidis, Kounalakis, Eiken, & Mekjavic, 2011 ; Shibuya, Tanaka, Kuboyama, & Ogaki, 2004) mais également au cours de contractions isométriques d'un groupe musculaire spécifique (Bhambhani, Fan, Place, Rodriguez-Falces, & Kayser, 2014 ; Mottola, Crisostomi, Ferrari, & Quaresima, 2006) (figure 8).

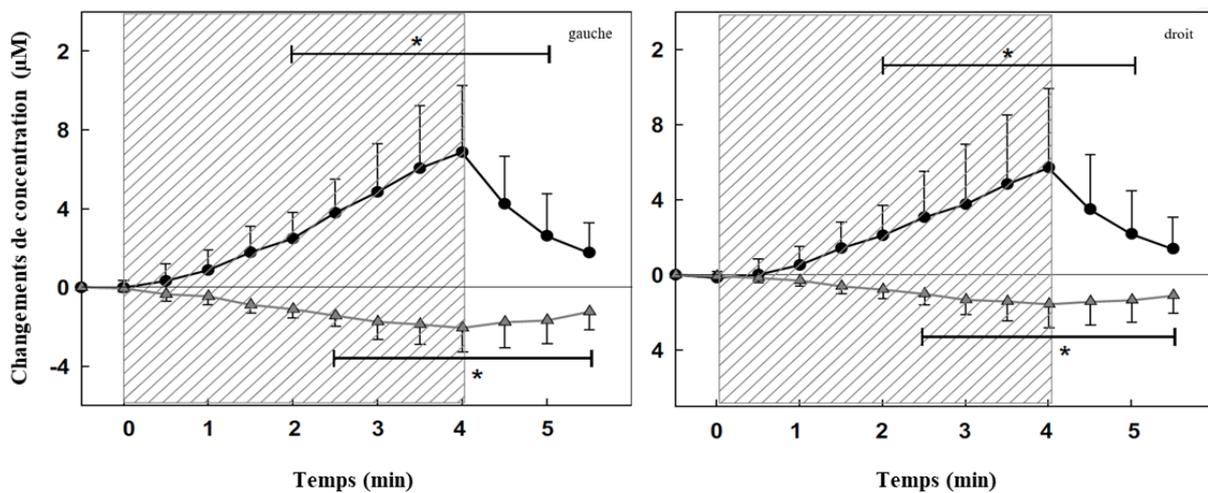


Figure 8 : Evolution de l'oxygénation préfrontale mesurée au cours d'une contraction musculaire isométrique sous maximale réalisée lors d'une tâche de préhension

Cette figure, traduite et adaptée de Mottola et al. (2006), présente l'évolution de la concentration en O₂Hb (en noir) et HHb (en gris) au sein du CPF (droit et gauche) avant, pendant et après une contraction isométrique sous maximale de 4 minutes réalisée à 30% MVC sur une tâche de handgrip (n=12). Chaque point représente la moyenne des 5 dernières secondes toutes les 30 secondes d'exercice. Les différences rapportées sur le tracé noir indiquent que les concentrations en oxyhémoglobine ont significativement augmentés après les deux premières minutes de contraction. Ces résultats semblent compatibles avec l'idée selon laquelle le CPF puisse être impliqué dans le maintien de l'exercice physique.

Si cette dynamique d'oxygénation suggère la participation du CPF dans le maintien de l'effort en général, le déclin observé à l'approche de l'arrêt d'un exercice incrémental pourrait plus particulièrement révéler son implication dans l'arrêt de l'effort épuisant (Ekkekakis, 2009 ; Robertson & Marino, 2016). Cette idée peut aussi être renforcée par les changements d'activité EEG mesurés lors d'un exercice incrémental de cyclisme, conduit jusqu'à épuisement (Robertson & Marino, 2015). Ces auteurs ont observé un déclin de la réponse EEG à l'approche du niveau d'épuisement au sein du CPF alors que cette dynamique n'était pas observée au niveau du cortex moteur. Plusieurs auteurs ont évoqué la possibilité que la diminution de l'activité préfrontale à l'extrémité supérieure du spectre d'intensité de l'exercice puisse impacter le désir de poursuivre l'effort et conduire à l'arrêt de celui-ci (Ekkekakis, 2009).

Il existe néanmoins des débats sur le fait que ces modifications d'activité au niveau du CPF puissent représenter une véritable régulation de l'exercice (Jung, Moser, Baucsek, Dern, & Schneider, 2015 ; Robertson & Marino, 2016). Pour certains, elles pourraient davantage refléter une redistribution sanguine (et d'oxygène) vers la périphérie et/ou d'autres régions cérébrales afin de garantir l'activité motrice (Robertson & Marino, 2016). Une étude utilisant l'IRMf a pourtant observé une augmentation de la connectivité entre le CPF et le cortex moteur au cours d'un exercice physique soutenu impliquant 120 contractions intermittentes conduites à 50% de MVC lors d'une tâche de handgrip (Jiang, Wang, Kisiel-Sajewicz, Yan, & Yue, 2012). Ces résultats suggèrent ainsi un contrôle de la commande motrice par le CPF au cours d'un exercice fatigant. D'autres études investiguant l'oxygénation cérébrale du CPF au cours de l'effort indiquent aussi une association entre l'activité de cette structure et la performance d'endurance. Santos-Concejero et al., (2017) ont fait participer des coureurs de haut niveau à une séance d'entraînement conduite jusqu'à épuisement comprenant des séries d'1 kilomètre réalisées à intensité élevée (la vitesse cible était 5% plus rapide que la vitesse

moyenne enregistrée sur un contre la montre de 5km) et entrecoupées de 30 secondes de récupération. Les auteurs ont observé que la concentration en oxyhémoglobine enregistrée au niveau du CPF avait tendance à moins diminuer entre les séries chez les athlètes les plus performants. Deux groupes avaient été créés afin de distinguer les coureurs ayant effectué au moins six séries (groupe de fatigue tardive) de ceux ayant réalisé cinq séries ou moins (groupe de fatigue précoce). Ces résultats suggèrent que les coureurs les plus résistants à l'accumulation de la fatigue parvenaient à conserver une activité préfrontale supérieure, fournissant un lien tangible entre la performance d'endurance et l'activité du CPF (Santos-Concejero et al., 2017). D'autres études ont aussi indiqué une relation entre le niveau d'entraînement aérobie et l'oxygénation préfrontale, en observant que cette dernière était supérieure chez des individus entraînés (Rooks et al., 2010). De plus, l'activation du CPF pouvait prédire la performance motrice lors de tâches nécessitant d'exercer une force de préhension (Rasmussen et al., 2007). Enfin, certaines études utilisant la tDCS ont pu mettre en évidence qu'une facilitation de l'activité du CPF par stimulation anodique pouvait améliorer les performances lors de tâches fatigantes (Angius et al., 2019 ; Lattari et al., 2016, 2018). Angius et al. (2019) ont en effet observé que l'arrêt de l'effort était repoussé au cours d'une tâche de cyclisme conduite jusqu'à épuisement lorsque les participants avaient préalablement bénéficié d'une stimulation anodique du CPF, comparativement à une condition SHAM (i.e., condition de stimulation tDCS placebo).

L'implication du CPF au cours d'un exercice intense peut toutefois être nuancée au regard de la théorie de l'hypofrontalité (Dietrich & Audiffren, 2011). Ce modèle part du principe que l'exercice est métaboliquement coûteux et que le traitement cognitif, qui nécessite l'implication de ressources métaboliques limitées, se produit sur une base compétitive entre les différentes régions corticales. Ainsi, lorsque l'intensité de l'exercice augmente, le CPF, dont les fonctions relatives au contrôle cognitif de haut niveau impliquent

un coût computationnel élevé, perdrait en efficacité au profit d'autres régions (i.e., les régions motrices). Cependant, ce phénomène ne semble s'observer qu'à l'approche du niveau d'épuisement (Rooks et al., 2010) et l'étude de Tempest et al., (2017) indique aucun déclin d'activité préfrontale au cours d'un effort physique intense (intensité supérieure au seuil ventilatoire). Les preuves associées à l'existence d'une hypofrontalité au cours de l'exercice n'apparaissent donc pas particulièrement évidentes (Hyland-Monks et al., 2018).

Conformément à l'ensemble de ces éléments, le CPF pourrait tenir un rôle déterminant dans la capacité à tolérer des niveaux élevés d'effort et, par conséquent, dans la détermination de la fin de l'exercice (Robertson & Marino, 2016). Son implication a récemment été précisée au cœur d'un réseau neuronal susceptible de moduler l'arrêt de l'effort physique (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). Sa capacité à intégrer des informations motivantes permettant de moduler l'interprétation des coûts et la réponse émotionnelle associée sera précisée dans la prochaine partie.

2.3.2. LE CPF COMME GOUVERNEUR DÉCISIONNEL DU MAINTIEN DE L'EFFORT : CENTRE D'INTERPRÉTATION DES COÛTS ET DES BÉNÉFICES ASSOCIÉS À L'EXERCICE PHYSIQUE

Alors que l'activité du CPF s'avère déterminante dans la poursuite de l'exercice, son implication au travers d'une comparaison stratégique d'informations psychologiques (e.g., des récompenses) et physiologiques (e.g., sensations de fatigue) guidant les décisions relatives à l'arrêt de l'exercice est également présumée. Désireux de préciser les voies cérébrales impliquées dans le maintien de l'effort, Robertson, Marino (2016) et McMorris et al. (2018) établissent un lien entre l'activité du CPF et la régulation de l'exercice. Le CPF est ainsi positionné au centre d'un réseau neuronal capable de moduler la tolérance à l'exercice

physique et de conditionner la commande motrice via l'intégration d'informations cognitives et périphériques influençant la prise de décision.

Robertson et Marino (2016), proposent que les signaux physiologiques afférents puissent être intégrés et interprétés en fonction de facteurs internes et externes présents dans l'environnement lors de l'exercice (figure 9). L'interprétation de ces facteurs favoriserait l'élaboration d'une réponse pertinente au cours de l'exercice en engendrant une régulation descendante, qui permettrait, dans certaines situations, d'outrepasser les coûts de l'effort (les signaux de fatigue) et de prolonger la sortie motrice (Robertson & Marino, 2016). Pour ces auteurs, le feedback afférent provenant du système spinothalamique atteint le COF (Craig, 2002), au même titre que les informations relatives à la perception générale de l'état corporel (via la co-activation de l'insula et du cortex cingulaire antérieur). En plus de ces informations physiologiques, les auteurs indiquent que la région orbitofrontale est en mesure d'intégrer une pluralité d'informations psycho-motivationnelles associées à l'exercice, afin d'évaluer l'utilité de l'action entreprise. Cette structure corticale traiterait, à la fois, des réponses émotionnelles et motivationnelles en réponse aux stimuli présents dans l'environnement, pour réguler la commande motrice. Les signaux physiologiques relatifs à l'exercice (révélateurs des coûts de l'effort) pourraient ainsi être interprétés au regard de facteurs psychologiques comme la présence d'autres compétiteurs, les objectifs fixés ou les récompenses engagées (révélatrices des bénéfices). De manière similaire à ce qui a pu être suggéré dans la littérature s'intéressant aux décisions coûts/bénéfices (Boksem & Tops, 2008 ; Floresco & Ghods-Sharifi, 2007 ; Meyniel et al., 2013), cette interprétation dépendrait aussi des relations que le COF entretient avec le CCA, le cortex insulaire et d'autres structures dopaminergiques impliquées dans le système de récompense comme l'amygdale. Ce réseau cérébral, permettrait à l'individu d'accéder à l'ensemble des informations physiologiques, motivationnelles et émotionnelles nécessaires à la sélection de la réponse motrice appropriée (Robertson &

Marino, 2016). Afin de renseigner le contexte motivationnel dans son ensemble, le CCA fournirait aussi des informations issues des expériences physiques précédentes (Robertson & Marino, 2016). Une fois l'ensemble de ces signaux intégrés et en conjonction avec le CCA et le COF, le CPF latéral déterminerait les différents choix possibles pour sélectionner la réponse pertinente et organiser le comportement (Domenech & Koechlin, 2015). Le plan sélectionné serait ensuite transmis à l'aire motrice supplémentaire et aux ganglions de la base pour adapter la commande motrice. Pour ces auteurs, même si le niveau d'effort perçu et les demandes physiologiques sont élevés, la capacité d'un individu à poursuivre et tolérer l'exercice serait facilitée par l'intégration et l'évaluation d'informations psychologiques au sein du CPF (Robertson & Marino, 2016). Ces informations permettraient ainsi de contrebalancer la présence des coûts de l'effort et de limiter la réponse émotionnelle associée à leur interprétation pour influencer positivement l'élaboration du processus décisionnel. Cet effet pourrait être favorisé par l'utilisation de stratégies cognitives attentionnelles et/ou motivationnelles dirigées vers les signaux motivants (Robertson & Marino, 2016).

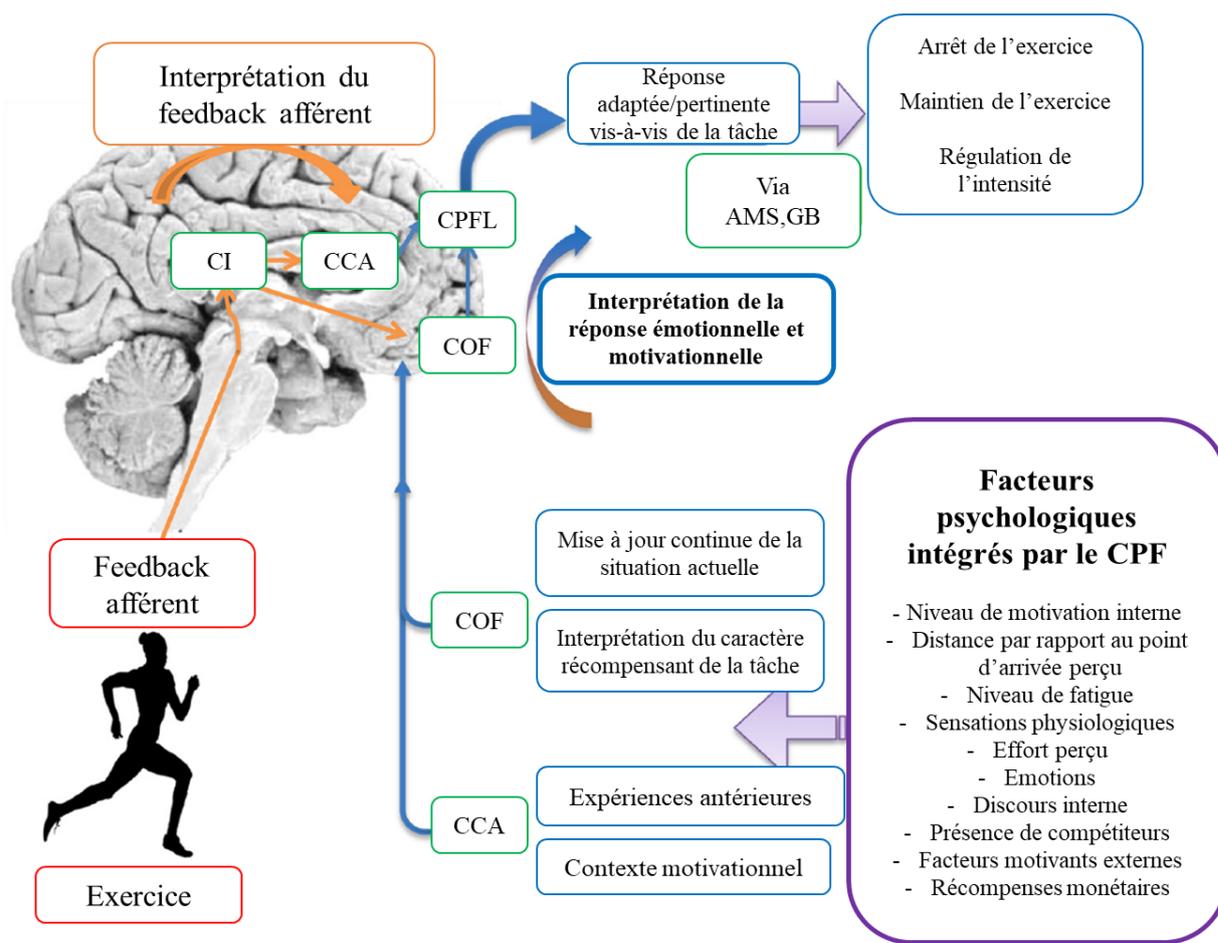


Figure 9 : Illustration de la proposition théorique de régulation de l'effort formulée par Robertson & Marino (2016).

Cette figure, traduite et adaptée de Robertson & Marino (2016), illustre les voies cérébrales potentiellement impliquées dans l'interprétation des signaux physiologiques. Cette interprétation dépend de l'intégration de facteurs psychologiques afin de déterminer la tolérance et la poursuite de l'exercice. Selon cette proposition, l'arrêt de l'exercice est sous-tendu par une décision cognitivement contrôlée par le CPF. Les signaux afférents sont intégrés et interprétés au niveau du cortex orbitofrontal (COF), au même titre que les informations associées au contexte émotionnel/motivationnel afin d'élaborer la décision la plus adaptée possible. Cette décision est effectuée par le cortex préfrontal latéral (CPFL) pour guider le comportement. *CI* : cortex insulaire ; *CCA* : cortex cingulaire antérieur ; *AMS* : aire motrice supplémentaire ; *GB* : ganglions de la base

De manière similaire, McMorris et al. (2018) ont proposé un modèle holistique basé sur l'intéroception (Craig et al., 2000) qui dépend du feedback de l'ensemble du corps concernant l'activité musculaire, l'émotion et la motivation. Ces auteurs mettent l'accent sur l'interaction des régions cérébrales impliquées dans la prise de décision et la motivation lors d'un effort physique fatigant. Bien que les voies de régulation de l'exercice envisagées par ces auteurs soient proches de la proposition de Robertson et Marino (2016) (figure 10), elles

précisent néanmoins le rôle occupé par les décharges corollaires. Au travers de la voie spinothalamique, le réseau de fibres afférentes relayerait les informations physiologiques vers les principaux sites d'intégration homéostatique du tronc cérébral. Celui-ci comprend aussi des régions recevant des afférences vagales et glossopharyngiennes (informations sensorielles, sensibles, motrices et végétatives) via le noyau du tractus solitaire. Le feedback afférent comprendrait une variété d'informations physiologiques transmises au niveau du thalamus et qui seraient ensuite projetées au niveau du cortex insulaire pour devenir consciemment accessibles (McMorris et al., 2018). La perception affective subjective de l'état physiologique deviendrait alors disponible. Le cortex insulaire comparerait ce feedback intéroceptif, révélateur des coûts de l'effort, avec les prédictions intéroceptives descendantes issues des décharges corollaires afin de générer l'état de conscience émotionnel actuel (Gu, Hof, Friston, & Fan, 2013). McMorris et al., (2018) postulent qu'au cours de l'exercice, une prédiction du feedback intéroceptif est envoyée au niveau du cortex insulaire. La capacité de l'individu à réaliser ces prédictions sur la situation intéroceptive à venir dépendrait : de l'expérience passée de l'individu dans une activité physique similaire à celle entreprise, de la perception de son niveau de forme physique actuel, de la présence d'autres individus, des objectifs fixés ou encore de l'interprétation de l'importance de l'activité (McMorris et al., 2018). Cette prédiction intéroceptive serait transmise à l'insula par le CPF dorsolatéral. La perception subjective associée à la comparaison du feedback intéroceptif et des prédictions intéroceptives serait traitée par le CCA et le COF pour être confrontée à des informations motivationnelles, révélatrices des bénéfices associés à l'effort. Dans ce modèle, l'évaluation des choix possibles et des résultats attendus serait effectuée au niveau orbitofrontal. Les décisions concernant les mesures à prendre seraient réalisées au niveau du CPF latéral avant d'être transmises aux régions motrices. En s'appuyant sur les suggestions d'Aron et al., (2014), les auteurs soutiennent que le CPF dorsolatéral déterminerait les paramètres de la

tâche concernée en fixant le seuil limite de tolérance du feedback intéroceptif (des coûts estimés de l'effort) indiquant la nécessité d'arrêter l'exercice. Cette idée concorde avec l'hypothèse selon laquelle l'accumulation des coûts de l'effort serait plafonnée par un seuil limite susceptible d'être modulé par la présence d'informations motivantes (Meyniel et al., 2014). Le CPF ventrolatéral serait plus spécifiquement responsable de l'initiation ou de l'arrêt de l'effort (McMorris et al., 2018). La décision de poursuivre ou d'arrêter l'exercice reposerait donc sur la perception affective issue du traitement d'informations motivationnelles et physiologiques (nourrie par le feedback afférent et les décharges corollaires). Les auteurs envisagent que cette décision préfrontale soit dépendante de l'interaction avec les systèmes dopaminergiques et noradrénergiques sous-corticaux (impliquant des régions du tronc cérébral). L'activité des neurones dopaminergiques et noradrénergiques semble en effet impliquée dans l'augmentation de la motivation générale (encode la récompense attendue), le maintien d'une action dirigée vers un objectif, l'évaluation de la valeur et du coût physiologique de l'action en cours (Bouret, Ravel, & Richmond, 2012 ; Bromberg-Martin, Hikosaka, & Nakamura, 2010). Elle s'avère aussi essentielle pour surmonter les coûts associés à l'effort physique (Ghods-Sharifi & Floresco, 2010). Lorsque la fatigue s'accumule et que les récompenses attendues ne valent plus le coût de poursuivre l'effort, les régions orbitofrontales et le CCA initieraient une modification de cette activité (passage d'une activité tonique à une activité phasique) afin de faciliter la recherche d'objectifs alternatifs comme l'arrêt de l'effort, induisant une perception accrue de fatigue (McMorris et al., 2018).

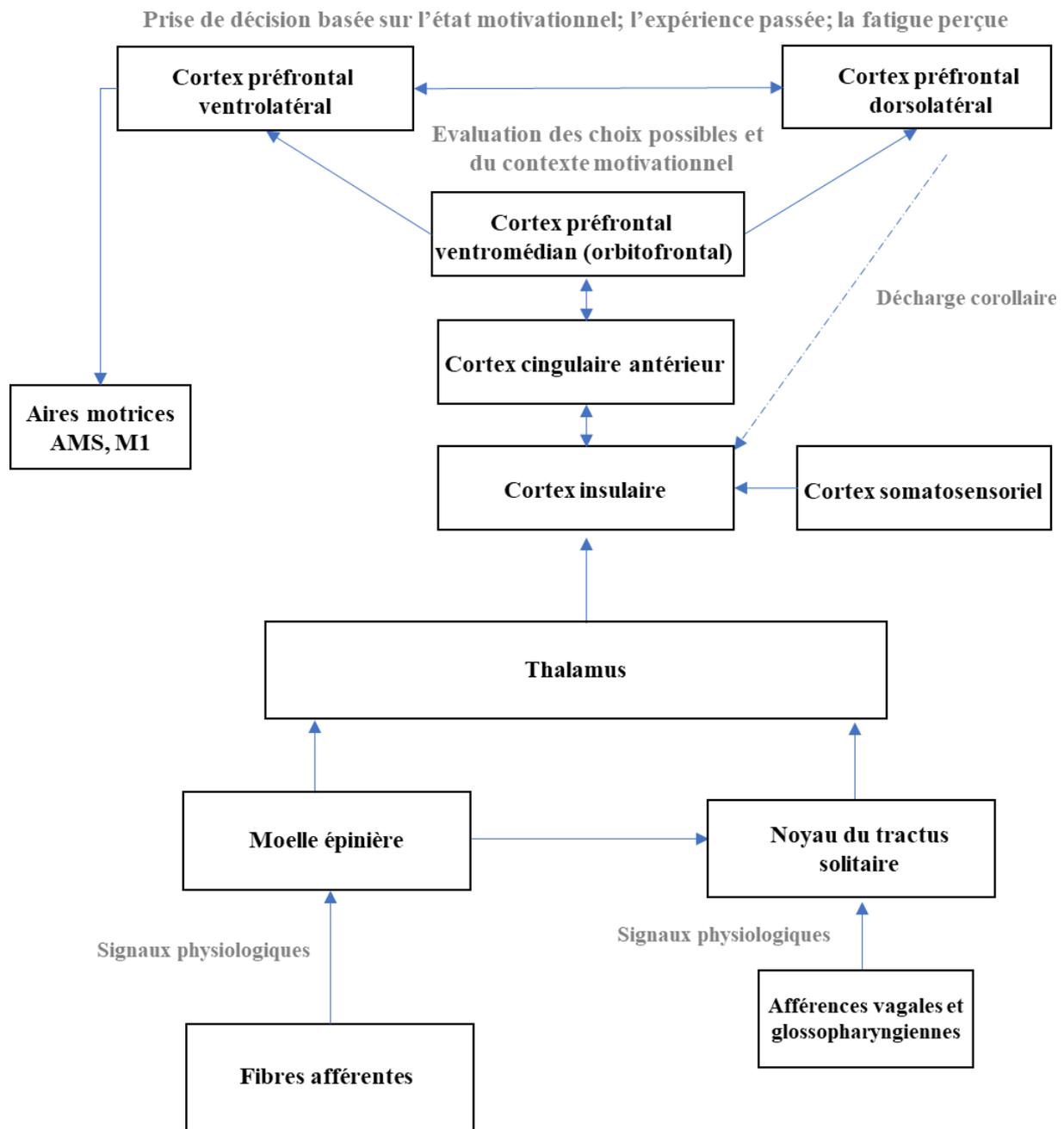


Figure 10 : Illustration de la voie d'intégration du feedback intéroceptif proposée par McMorris et al. (2018).

Ce schéma, traduit et adapté de McMorris et al. (2018) illustre les voies cérébrales potentiellement impliquées dans l'intégration du feedback intéroceptif et la régulation de l'effort. Le feedback intéroceptif est comparé aux décharges corollaires pour générer un état de conscience transmis au niveau du cortex préfrontal. Ces informations sont confrontées à des informations motivationnelles (objectifs, récompenses) pour qu'une décision relative à la poursuite ou à l'arrêt de l'exercice soit effectuée. *AMS* : aire motrice supplémentaire ; *M1* : cortex moteur primaire

Même si la pertinence de l'idée directrice associée à ces propositions a été évoquée au sein de la littérature (Laurie Rauch, 2016 ; Lutz, 2016 ; Perrey et al., 2016 ; Pires & Pinheiro, 2016), Perrey et al., (2016) insistent sur le fait que l'hypothèse formulée par Robertson et Marino est « fondée sur des preuves insuffisantes ». De plus, la manière dont le CPF et le contrôle cognitif s'adaptent pour faire face au développement de la fatigue (coûts) et favoriser la poursuite de l'exercice reste incertaine (Perrey et al., 2016). Aussi, alors que ces propositions tendent à mettre l'accent sur l'implication d'une régulation consciente de l'effort physique, des études ont aussi suggéré l'importance d'un système de régulation motrice sous-cortical indépendant de la conscience de l'individu (Dudman & Krakauer, 2016 ; Graybiel, Aosaki, Flaherty, & Kimura, 1994 ; Pessiglione et al., 2007 ; Turner & Desmurget, 2010).

Prises ensemble, ces deux propositions indiquent que pour des intensités d'exercice élevées, la poursuite ou l'arrêt de l'effort nécessitent l'engagement d'un contrôle décisionnel au sein du CPF. Il est fortement présumé que ce processus soit sous-tendu par l'intégration et l'interprétation, au niveau du CPF orbitofrontal, des coûts et des bénéfices associés à l'effort physique. Le traitement des bénéfices, induit par la présence de facteurs psychologiques motivants, modulerait l'interprétation émotionnelle des coûts (signaux de fatigue afférents) pour influencer la décision de poursuivre l'exercice.

Dès lors, le niveau d'attention accordé aux facteurs psychologiques et physiologiques présents dans le contexte d'exercice pourrait accentuer ou limiter la perception des coûts et/ou des bénéfices et influencer la décision inhérente au maintien de l'effort. La partie suivante veillera à préciser ces propos.

2.3.3. RÔLE DE L'ATTENTION DANS LA PERCEPTION DES COÛTS ET DES BÉNÉFICES ASSOCIÉS À L'EFFORT PHYSIQUE

Robertson et Marino (2016) indiquent que la capacité à soutenir l'exercice peut être facilitée en prêtant davantage d'attention aux informations motivationnelles (bénéfices) qu'aux signaux homéostatiques/physiologiques (coûts). L'attention pourrait ainsi jouer un rôle dans la régulation de l'effort en modulant l'intégration et le traitement des informations associées à l'exercice physique pour influencer l'évaluation consciente coûts/bénéfices sous tendant le maintien de l'effort. Ces propos semblent pouvoir trouver écho au sein de la littérature.

2.3.3.1. Importance de l'attention dans la perception consciente et les processus contrôlés

Le niveau d'attention accordé à un stimulus sensoriel joue un rôle déterminant dans sa perception consciente (Dehaene, Changeux, Naccache, Sackur, & Sergent, 2006). Pour que l'information puisse intégrer un réseau cognitif supérieur incluant les régions frontales et guider des actions intentionnelles, la force du stimulus doit être suffisamment importante. Il s'agit de la force « ascendante » du stimulus. Cela nécessite également que l'attention du sujet soit orientée en direction de ce stimulus. Cette attention « descendante » peut être déclenchée délibérément ou par une force d'attraction du stimulus suffisamment élevée (Dehaene et al., 2006). À la lumière de ces éléments et dans la lignée d'une régulation de l'effort reposant sur une évaluation coûts/bénéfices, il pourrait être opportun de focaliser l'attention sur les informations susceptibles de dynamiser le comportement afin de faciliter leur intégration consciente (Hyland-Monks et al., 2018). Se divertir des coûts de l'effort pourrait à l'inverse freiner leur perception et limiter leur intégration dans l'évaluation coûts/bénéfices.

Etant donné que les processus contrôlés dépendent largement de l'attention (Evans, 2008), le niveau d'attention accordé à la réalisation de la tâche physique et au traitement des informations associées (e.g., coûts et bénéfiques) devrait influencer le niveau d'implication du système de régulation néocortical (Radel, Brisswalter, & Perrey, 2017). En cas d'attention divisée (e.g., condition de double tâche cognitive et motrice), les coûts (e.g., sensations désagréables de fatigue) et les bénéfiques (e.g., informations motivantes) ne devraient pas être intégrés dans la même mesure ce qui pourraient conduire à des régulations motrices différentes.

2.3.3.2. Influence du focus attentionnel dans la perception et le traitement des coûts et des bénéfiques associés à l'effort d'endurance

La littérature investiguant les effets des stratégies attentionnelles au cours d'un effort d'endurance suggère leur capacité à moduler la perception des coûts et des bénéfiques susceptibles d'influencer le maintien de l'effort. Il est généralement indiqué que l'utilisation d'un focus attentionnel associatif, dirigé vers les sensations corporelles, augmente l'effort perçu et les sensations de fatigue ou d'inconfort alors que les stratégies dissociatives (e.g., utilisation de tâches cognitives supplémentaires, écouter une musique) réduisent ces perceptions et induisent des émotions plus positives (voir Brick et al., 2014 pour une revue). Il est envisagé que cet effet de dissociation est dû au fait que l'attention du sujet est divertie des coûts de l'effort (Filligim, Roth, & Haley, 1989 ; Filligim & Fine, 1986 ; Lind et al., 2009 ; Rejeski, 1985). Initialement, les stratégies associatives se caractérisent par la surveillance des sensations physiologiques ressenties pendant l'exercice, tandis que la dissociation permet à l'individu de se focaliser sur des stimuli distrayants permettant de bloquer activement les sensations de douleurs ou d'inconfort pendant l'exercice (Lind et al.,

2009 ; Morgan & Pollock, 1977 ; Rejeski, 1985). C'est au travers de ces définitions que ces stratégies seront abordées dans nos travaux de recherche.

Un manque de cohérence concernant les définitions utilisées pour caractériser l'association et la dissociation est observée au sein de la littérature et représente un réel obstacle pour appréhender efficacement ce domaine de recherche (Lind et al., 2009). Le référent utilisé pour caractériser l'orientation du focus diffère (i.e., le corps ou la tâche d'effort) entraînant l'émergence d'une pluralité de concepts (e.g., associatif/dissociatif ; interne/externe ; sur la tâche/en dehors de la tâche) conduisant même à l'utilisation de nomenclatures similaires pour des définitions différentes (pour des revues, voir Brick et al., 2014 ; Lind et al., 2009). Cette inconsistance pourrait participer, au même titre que les différences inter-individuelles portant sur le niveau d'expertise physique des participants, à l'hétérogénéité observée concernant les effets de ces stratégies sur la performance d'endurance (Brick et al., 2014 ; Lind et al., 2009).

Certaines études indiquent une amélioration des performances via l'utilisation de stratégies dissociatives et interprètent notamment cet effet au regard d'une réduction des sensations de fatigue perçues (coûts de l'effort) (Cruz-Montecinos et al., 2018 ; Morgan et al., 1983 ; Rejeski & Kenney, 1987). Des revues suggèrent aussi une relation entre la direction de l'attention et la perception des coûts associés à l'exercice. Un traitement excessif de la douleur et de l'inconfort semble associé à des perceptions élevées d'effort lors de tâche d'endurance, tandis que des cognitions dissociatives et/ou autorégulatrices (e.g., penser à la technique gestuelle ; mise en place volontaire des stratégies attentionnelles dirigées vers le but) sont en mesure de réduire la perception de douleur (Brick et al., 2014 ; Hyland-Monks et al., 2018). La perception consciente de douleur serait ainsi modulée par la présence compétitive d'autres signaux mobilisant la voie attentionnelle (Brewer & Buman, 2006 ; Brick et al., 2014). En dehors du champ de l'exercice physique, il a aussi été souligné que la distraction attentionnelle

permettait d'augmenter la tolérance à la douleur (McCaul & Malott, 1984). Dans la lignée des propos de Robertson et Marino (2018), ces éléments suggèrent que la perception des coûts de l'effort soit modulée par la manipulation de l'attention pour impacter le maintien de l'effort. La perception des bénéfices pourrait aussi être concernée par ces manipulations.

Certains auteurs soulignent que l'utilisation de tâches cognitives supplémentaires au cours de l'effort peut détourner l'attention du sujet des signaux physiologiques mais aussi des autres informations associées à la tâche d'effort (Delignières & Brisswalter, 1994). Cet effet de distraction pourrait perturber le traitement d'informations motivationnelles (e.g., les bénéfices) qui s'avèrent pourtant déterminant dans le maintien de l'exercice. L'orientation du focus attentionnel jouerait en effet un rôle important dans la perception des bénéfices associés à l'effort physique. Dans un contexte motivant (e.g., présence d'un avatar virtuel ou d'autres compétiteurs), des études ont indiqué que les individus avaient tendance à se focaliser sur les stimuli motivationnels, au détriment des signaux internes d'effort afin de mieux performer dans la tâche d'endurance (Ducrocq et al. 2017 ; Williams 2015a ; 2015b). En priorisant ce focus attentionnel, les individus favoriseraient l'intégration et le traitement des bénéfices au détriment des signaux internes d'effort (coûts), facilitant ainsi le maintien de l'effort. Ces informations motivantes seraient considérées comme pertinentes au maintien de l'exercice. Plusieurs auteurs ont en effet indiqué que le centre nerveux supérieur « redistribuait » le focus attentionnel vers les stimuli considérés comme étant les plus pertinents au maintien de l'effort (Bigliassi, 2015 ; Hutchinson & Tenenbaum, 2007 ; Razon, Basevitch, Land, Thompson, & Tenenbaum, 2009). Cette capacité à orienter volontairement l'attention vers ces informations afin de performer nécessiterait une implication croissante du contrôle cognitif attentionnel au cours de l'exercice (Brick et al., 2016 ; Hyland-Monks et al., 2018). En effet, les stimuli aversifs d'effort gagnent en intensité avec le développement de la fatigue, augmentant ainsi leur force d'attraction sur l'attention de l'individu (Ekkekakis, 2003). L'intervention du

contrôle attentionnel (ou attention exécutive), sous tendue par l'implication du CPF, contribuerait ainsi à la « protection » des objectifs en cours en permettant à l'individu de se focaliser sur des stimuli de plus grande importance (Dreisbach & Haider, 2009 ; Hyland-Monks et al., 2018). La réalisation d'une tâche cognitive supplémentaire, pourrait ainsi perturber le contrôle attentionnel nécessaire à l'intégration d'informations pertinentes (i.e., les bénéfiques) et engendrer une sensibilité accrue des coûts de l'effort. A l'inverse, orienter activement l'attention des individus vers des informations motivantes s'avèrerait plus efficace pour réduire la perception des coûts et repousser l'arrêt de l'exercice (Blanchfield et al., 2014). Permettre à l'individu de se focaliser au cours de l'effort sur des informations motivantes via la manipulation du contexte (e.g., présence d'incitations monétaires) et/ou du focus attentionnel (e.g., orienté vers les récompenses attendues) pourrait ainsi favoriser la perception des bénéfiques et faciliter leur intégration au détriment des coûts dans l'évaluation coûts/bénéfices. L'influence des processus attentionnels a aussi été mise en évidence au sein de la littérature portant sur la prise de décision (Krajbich, Armel, & Rangel, 2010). Lorsque l'individu est confronté à un choix impliquant deux options (e.g., choisir entre deux produits alimentaires), le niveau d'attention que l'individu accorde aux différentes options influence le choix réalisé. Les individus ont tendance à choisir l'option pour laquelle une attention plus importante a été accordée (Krajbich et al., 2010).

En résumé, alors que les signaux associés aux coûts et aux bénéfiques semblent entrer en concurrence pour accéder à la conscience, la capacité à orienter efficacement l'attention au cours de l'effort jouerait un rôle important dans ce processus (Bigliassi, 2015 ; Brewer & Buman, 2006 ; Brick et al., 2014 ; Lind et al., 2009 ; Rejeski, 1985). L'intensité avec laquelle ces informations sont intégrées dans l'évaluation consciente coûts/bénéfices pourrait ainsi être modulée afin d'influencer la décision de poursuivre l'exercice. Lorsque l'attention de l'individu est manipulée pour être orientée vers les coûts de l'effort, leur intégration

consciente semble facilitée. À l'inverse, une orientation de l'attention vers les informations motivantes, privilégiée par l'individu afin de performer, pourrait favoriser la perception des bénéfices et diminuer celle des coûts. Si diviser l'attention du sujet de la tâche d'exercice via l'utilisation d'une tâche cognitive supplémentaire semble parfois en mesure de réduire les coûts perçus, elle pourrait aussi nuire au traitement des bénéfices. Pour certains auteurs, les processus attentionnels influenceraient le maintien et la tolérance de l'effort y compris pour des intensités d'exercice élevées, lorsque les signaux physiologiques tendent à monopoliser l'attention (Lohse & Sherwood, 2011 ; Robertson et Marino, 2016). L'implication du contrôle cognitif supérieur serait alors nécessaire afin de maintenir une attention soutenue vers les stimuli les plus pertinents (Hyland-Monks et al., 2018). L'activité exécutive du CPF devrait ainsi s'intensifier pour faire face à l'émergence des stimuli de fatigue perçue à mesure que l'effort se poursuit.

De plus, des processus cognitifs inhibiteurs semblent requis afin d'adopter une stratégie attentionnelle efficace à la poursuite de l'exercice (Hasher, Lustig, & Zacks, 2007 ; Hyland-Monks et al., 2018). Le CPF pourrait implémenter un contrôle cognitif permettant d'inhiber les signaux associés aux coûts de l'effort. Ce contrôle inhibiteur sera abordé ci-après.

2.3.4. RÉGULATION DES COÛTS DE L'EFFORT PAR L'INHIBITION COGNITIVE

Au-delà du rôle supposé du CPF dans la régulation de l'exercice au travers de l'interprétation émotionnelle du feedback afférent guidant la prise de décision, on sait peu de choses sur les mécanismes neurocognitifs qui la sous-tendent (Hyland-Monks et al., 2018 ; Perrey et al., 2016). En complément du rôle intégratif et décisionnel du CPF, certains auteurs suggèrent l'existence d'un contrôle cognitif inhibiteur des sensations de fatigue favorisant le

désir de poursuivre l'exercice (Angius et al., 2019 ; Ekkekakis, 2009 ; Perrey et al., 2016 ; Radel et al., 2017a ; 2017b). En régulant la réponse affective négative, ce contrôle veillerait ainsi à une autorégulation efficace, favorable à une prise de décision orientée vers les buts (Hyland-Monks et al., 2018).

Des progrès semblent avoir été réalisés dans la compréhension générale du rôle tenu par le CPF dans le contrôle cognitif des émotions (Ochsner & Gross, 2005, 2007 ; Phan, Wager, Taylor, & Liberzon, 2002) et de la douleur (Apkarian, Bushnell, Treede, & Zubieta, 2005). Dans le champ de l'exercice physique, les connaissances relatives à ce contrôle restent néanmoins limitées (Ekkekakis, 2009). Pourtant, l'importance du CPF dans la régulation des réponses affectives négatives associées à des intensités d'exercice élevées a déjà été envisagé (Tempest et al., 2014). Pour Ekkekakis et al. (2009) le CPF pourrait être impliqué dans le maintien de l'effort au travers d'une inhibition cognitive des affects négatifs induits par les stimuli afférents de fatigue traités par l'amygdale. Nous avons vu précédemment que les signaux associés aux coûts de l'effort pouvaient provenir de l'amygdale (Floresco & Ghods-Sharifi, 2007). L'amygdale apparaît également comme un point essentiel de convergence des informations intéroceptives et une structure clef dans la coordination des réponses affectives associées à l'exercice (pour une revue, voir Ekkekakis & Acevedo, 2006). L'activité amygdalienne tendrait à désengager la poursuite de l'effort en alertant la conscience des perturbations périphériques associées à la dynamique croissante des afférences musculaires véhiculant les stimuli aversifs (Ekkekakis & Acevedo, 2006). Des auteurs indiquent que le CPF peut exercer un contrôle inhibiteur sur l'amygdale lors d'une exposition à des stimuli aversifs afin de réguler la réponse affective négative (Davidson, 2002). De manière similaire, des études soulignant l'implication du CPF dans le contrôle des affects négatifs ont indiqué qu'une augmentation de l'activité du CPF était étroitement associée à une atténuation de l'activité amygdalienne (Ochsner & Gross, 2005 ; 2007). En l'absence de cette inhibition lors

de l'effort, un ressenti exacerbé des sensations de fatigue serait observé (DeLuca, Genova, Capili, & Wylie, 2009). Lorsque l'exercice soutenu est prolongé et que l'activité des signaux afférents de fatigue s'intensifie, ce contrôle cognitif inhibiteur deviendrait alors essentiel pour relever le défi affectif associé au maintien de l'effort (Ekkekakis, 2009). Cette hypothèse semble recouper la dynamique d'activité préfrontale observée au cours de l'effort soutenu et décrite en section 2.3.1. de ce cadre théorique. D'une part, l'augmentation de l'oxygénation préfrontale pourrait refléter la nécessité de plus en plus importante d'engager ce contrôle cognitif pour faire face à l'intensification des coûts de l'effort. D'autre part, à l'approche d'un seuil d'intensité d'exercice critique, ce contrôle inhibiteur ne pourrait plus être maintenu, reflétant ainsi l'hypoactivation du CPF précédant l'épuisement (Ekkekakis, 2009). Ce désengagement permettrait alors aux stimuli périphériques afférents de dominer la conscience. Les coûts perçus de l'effort pourraient alors rapidement s'accumuler pour excéder les bénéfices et conduire à l'arrêt de l'exercice. D'autres auteurs soulignent également que le CPF limiterait l'accumulation des coûts perçus de l'effort en exerçant un contrôle inhibiteur des structures cérébrales comme le CCA et l'insula, proportionnellement activées au degré de fatigue subjective pour surmonter le développement de la fatigue (Perrey et al., 2016). La composante neuronale impliquée dans la capacité à tolérer et maintenir l'exercice pourrait ainsi s'appréhender au travers d'un contrôle cognitif inhibiteur des coûts de l'effort, implémenté au niveau du CPF (Ekkekakis, 2009 ; Perrey et al., 2016).

Des études et propositions récentes qui suggèrent une implication de l'inhibition cognitive dans le maintien de l'effort physique et la tolérance des coûts de l'effort font écho à cette hypothèse. L'inhibition cognitive est une fonction exécutive qui repose fortement sur les structures préfrontales telle que le CPF dorsolatéral et le cortex frontal inférieur (Aron, 2007). La fonction d'inhibition se caractérise par le blocage de processus enclenchés automatiquement par l'organisme lorsque ces derniers s'avèrent inadaptés (Burle, Van den

Wildenberg, & Ridderinkhof, 2005). Plus précisément, elle permet aux individus de supprimer les informations/impulsions qui entrent en concurrence avec leurs objectifs volontaires. Dans le contexte de l'endurance physique, ceci peut être vu comme le conflit entre l'objectif de maintenir l'effort et l'accumulation des coûts poussant l'individu à s'arrêter.

Pour certains auteurs, « le maintien d'un exercice physique continu reposerait principalement sur l'inhibition » (Radel et al., 2017a). Elle favoriserait en effet la motivation à poursuivre l'exercice en inhibant les signaux périphériques de fatigue signalant l'envie d'arrêter (Radel et al., 2017b). Une étude d'Angius et al. (2019) a mis en évidence qu'à la suite d'une stimulation atDCS du CPF dorsolatéral (comparativement à une condition SHAM), les performances cognitives d'inhibition étaient améliorées, au même titre que les performances d'endurance subséquentes, mesurées lors d'une tâche de cyclisme conduite jusqu'à épuisement. La perception de l'effort relevée pendant la tâche d'endurance était significativement réduite via la facilitation de l'activité du CPF. Ces éléments ont ainsi conduit les auteurs à envisager le fait que la réduction de l'effort perçu « était le résultat de l'amélioration du contrôle inhibiteur suivant la stimulation réelle » et que cela impliquait que « les participants aient dû fournir moins d'effort cognitif pour exercer ce contrôle inhibiteur et éviter le désengagement de la tâche motrice ». La fonction d'inhibition ciblée par la stimulation pourrait ainsi participer à l'inhibition des sensations d'effort et favoriser le maintien de l'exercice. De plus, une étude cherchant à investiguer les déterminants cognitifs de la sensibilité à la douleur à l'aide du « test au froid » (i.e., la sensibilité à la douleur est évaluée en immergeant la main du participant dans de l'eau glacée) a indiqué que l'inhibition cognitive était la seule fonction exécutive associée à la résistance à la douleur (Oosterman, Dijkerman, Kessels, & Scherder, 2010). Plus précisément les résultats montrent qu'une meilleure capacité d'inhibition cognitive est associée à une augmentation de la durée d'immersion et à une réduction des sensations désagréables perçues. Cette fonction pourrait

donc jouer un rôle dans l'inhibition des stimuli aversifs induits par le développement de la fatigue. Dans la lignée de la proposition d'Ekkekakis (2009), ce contrôle inhibiteur pourrait être déterminant dans le maintien de l'effort d'endurance étant donné que les sensations d'inconfort et de douleur augmentent conjointement avec l'intensité de l'exercice (Cook et al., 1997 ; Pollak et al., 2014). En explorant la relation entre le fonctionnement exécutif et l'exercice d'endurance, une étude de Cona et al., (2015) a mis en évidence le caractère prédictif de la capacité d'inhibition sur la performance réalisée. Dans cette étude, 30 coureurs d'ultra-marathon ont effectué une batterie de tests cognitifs (mobilisant l'implication de différentes fonctions exécutives) avant une course de 80 kilomètres. Sur la base d'une répartition médiane des performances d'endurance, les résultats indiquent que les coureurs les plus performants sur la tâche d'endurance disposent d'un meilleur contrôle cognitif inhibiteur. Les coureurs les plus rapides étaient plus performants dans l'inhibition des réponses motrices lors d'une tâche de type « go/no-go » (i.e., le contrôle de soi, la capacité à résister à l'impulsivité ; Diamond, 2013) et dans leur capacité à supprimer le traitement d'informations non pertinentes. Leurs performances cognitives semblent également moins influencées par les stimuli émotionnels. D'autres études ont aussi indiqué une relation entre la fonction d'inhibition et les performances d'endurance (Martin et al., 2016 ; Pageaux et al., 2014). Les observations de Martin et al. (2016) ont par exemple révélé que des cyclistes professionnels étaient plus performants que des cyclistes amateurs lors de la réalisation d'une tâche d'inhibition cognitive. Ces résultats ont amené les auteurs à indiquer que le contrôle cognitif inhibiteur pouvait contribuer à la performance d'endurance (Martin et al., 2016). Dans la lignée de l'étude de Cona et al. (2015), ces observations suggèrent qu'une capacité supérieure d'inhibition soit une caractéristique psychobiologique des athlètes d'endurance performants (Hyland-Monks et al., 2018 ; Martin et al., 2016).

À la lumière de ces éléments, le CPF pourrait être impliqué dans le maintien et la tolérance de l'exercice au travers de sa capacité cognitive d'inhibition. Elle permettrait un contrôle inhibiteur des signaux périphériques de fatigue considérés comme défavorables à la poursuite du comportement recherché. En contrôlant ces stimuli, elle limiterait le traitement d'informations non pertinentes au maintien de l'effort (e.g., les coûts) au profit d'informations plus pertinentes (e.g., les bénéfices), régulant/atténuant ainsi la réponse affective négative induite par le feedback afférent (Ekkekakis, 2009 ; Hyland-Monks et al., 2018). Ce contrôle inhibiteur pourrait donc influencer positivement le processus décisionnel coûts/bénéfices sous tendant la poursuite de l'exercice. Envisager le maintien de l'effort au travers d'une focale neurocognitive impliquant le CPF semble constituer une piste intéressante pour mettre en évidence les mécanismes permettant de tolérer les coûts de l'effort. Celle-ci semble d'ailleurs relativement méconnue (Hyland-Monks et al., 2018 ; Perrey et al., 2016 ; Radel et al., 2017b). L'investiguer davantage nous apparaît donc nécessaire et fera l'objet d'une partie de nos travaux.

SYNTHÈSE PARTIE 2

Une évaluation stratégique des coûts et des bénéfices semble guider la décision associée à l'engagement d'un individu dans l'action à entreprendre (Rangel et al., 2008) et notamment dans le maintien de l'effort d'endurance (Meyniel et al., 2013 ; Robertson & Marino, 2016). Il est présumé que cette évaluation coûts/bénéfices et la prise de décision subséquente soit prise en charge par des structures préfrontales.

Habituellement connu pour son rôle dans le fonctionnement exécutif, le CPF apparaît également impliqué dans le maintien de l'exercice épuisant (Rooks et al., 2010). Certains auteurs envisagent ainsi que l'interprétation émotionnelle induite par l'accumulation des coûts de l'effort (e.g., inconfort, douleur) serait modulée par l'intégration consciente d'informations motivantes (e.g., récompenses) provenant du contexte psychologique. Cette interprétation serait sous le contrôle du CPF et faciliterait la tolérance et le maintien de l'exercice (McMorris et al., 2018 ; Robertson et Marino., 2016). Si cette hypothèse mérite d'être confirmée, l'intégration concurrentielle des coûts et des bénéfices dans cette évaluation consciente pourrait dépendre du contrôle cognitif attentionnel (Hyland-Monks et al., 2018). Il a aussi été suggéré que le CPF puisse exercer, au travers de l'inhibition cognitive, un contrôle inhibiteur sur les coûts de l'effort afin de favoriser le maintien de l'exercice (Radel et al., 2017b). Investiguer l'implication de ces processus dans l'intégration des coûts et des bénéfices associés à la performance d'endurance s'avère donc pertinent pour mieux appréhender les mécanismes neurocognitifs sous tendant le maintien de l'effort.



PROBLÉMATIQUE & PROGRAMME DE RECHERCHE

Les différents travaux portant sur le phénomène de fatigue neuromusculaire ont pu mettre en évidence que le maintien de l'effort dépendait de la capacité intrinsèque du muscle à produire une force mais aussi de la capacité à activer volontairement ce muscle (Enoka & Duchateau, 2016). Cette activation volontaire, dont le rôle apparaît déterminant dans le maintien de l'effort (Gruet et al., 2014 ; Löscher et al., 1996 ; Neyroud et al., 2012) dépend de facteurs spinaux et supraspinaux (Bigland-Ritchie, 1981). Les facteurs supraspinaux s'avèrent capitaux dans le maintien de l'exercice puisqu'ils pourraient être responsables de 20 à 25% de la perte de force observée au cours d'un effort fatigant (Taylor et al., 2006). Si la nature de ces mécanismes supraspinaux restent à clarifier, ils pourraient impliquer des structures en amont du cortex moteur (Gandevia et al., 1996 ; Rupp et al., 2015). Ces dernières seraient notamment essentielles dans l'intégration des stimuli afférents nécessaires à la régulation de la commande motrice en fonction du niveau de fatigue périphérique.

De nombreuses études ont suggéré l'existence d'une composante psychologique dans le maintien et la tolérance de l'exercice physique. Les effets de la motivation (Andreacci et al., 2002 ; Blanchfield et al. 2014), des stratégies attentionnelles (Lohse & Sherwood, 2011 ; Morgan et al., 1983), de l'habillage de la tâche (Ducrocq et al., 2017 ; Morton et al., 2019), de la fatigue mentale (Pageaux & Lepers, 2016 ; Schiphof-Godart et al., 2018) ou de facteurs psychosociaux (Hutchinson et al., 2018 ; Deshayes et al., 2019a ; 2019b ; 2019c) ont été mis en évidence sur la performance d'endurance et l'effort perçu. Ces facteurs psychologiques influenceraient le maintien de l'effort physique au travers d'adaptations centrales (i.e., mécanismes impliqués dans la capacité à activer volontairement le muscle au niveau cérébral ou spinal) (Blakemore et al., 2016 ; Ducrocq et al., 2017).

Pourtant, les aspects cognitifs susceptibles d'être impliqués dans le maintien de l'effort semblent avoir connu un intérêt moins prononcé que les performances du système moteur au sein de la littérature scientifique s'intéressant aux mécanismes centraux (McMorris et al.,

2018). En effet, les modèles explicatifs dominants du maintien de l'effort ne décrivent pas précisément le rôle endossé par une composante cognitive/psychologique au sein de mécanismes cérébraux potentiellement impliqués dans la régulation de l'exercice. La visibilité accordée à ces derniers reste d'ailleurs limitée alors que les modèles soulignent l'importance de processus motivationnels, psychologiques et perceptifs dans l'effort d'endurance. Le rôle du cortex moteur dans l'activation des unités motrices a induit l'idée selon laquelle cette région constituerait le déterminant cérébral clef du maintien de l'effort (Radel et al., 2017b). Il est en effet couramment supposé que l'augmentation de la commande motrice nécessaire au maintien du niveau de force requis soit produite à la suite d'une activité intensifiée du cortex moteur (Dai et al., 2001 ; Ehrsson et al., 2000 ; Gagnon et al., 2011 ; Spraker et al., 2007).

Toutefois, plusieurs études utilisant la neuroimagerie ont indiqué que sa contribution semblait moins évidente au cours d'un effort prolongé (Liu et al., 2002 ; 2003 ; Rupp et al., 2013 ; Shibuya & Kuboyama, 2007, 2010 ; Shibuya & Tachi, 2006) et ont suggéré une implication plus importante d'autres régions corticales, telle que le CPF (Liu et al., 2003 ; 2007 ; Rupp et al., 2013 ; Tempest et al., 2017). Un déplacement de l'activité corticale vers les régions antérieures et inférieures du cortex a notamment pu être observé en condition fatigante (Liu et al., 2007). L'implication du CPF dans le maintien de l'effort prolongé apparaît ainsi de plus en plus évidente au sein de la littérature (Ekkekakis, 2009 ; Robertson & Marino, 2016 ; Rooks et al., 2010). Par ailleurs, le CPF s'avère largement engagé dans le contrôle cognitif (Miller & Cohen, 2001) et dans des mécanismes d'autorégulation puisqu'il implémente un ensemble de fonctions cognitives supérieures (Alvarez & Emory, 2006 ; Diamond, 2013). Au regard de ces éléments, des propositions théoriques récentes ont ainsi envisagé cette région corticale comme la pierre angulaire des voies cérébrales impliquées dans la tolérance et le maintien de l'effort (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016).

Ces auteurs ont ainsi proposé que la poursuite de l'exercice soit soumise à un contrôle décisionnel du CPF. Cette décision serait sous-tendue par l'intégration consciente des signaux périphériques afférents (les coûts estimés de l'effort) mais aussi d'autres informations psychologiques comme la présence de récompenses (les bénéfices attendus de l'effort). L'intégration des bénéfices associés à la présence de facteurs psychologiques motivants permettrait de moduler l'interprétation émotionnelle des coûts de l'effort pour influencer positivement la tolérance de l'exercice et la décision de maintenir l'effort. Cette proposition semble faire écho à la littérature investiguant la prise de décision. Au travers de la théorie économique (Rangel et al., 2008), la décision de s'engager ou non dans une action spécifique dépendrait de l'évaluation des coûts et des bénéfices qui lui sont associés pour choisir l'option la plus avantageuse (Boksem & Tops, 2008 ; Kurniawan et al., 2013 ; Rigoux & Guigon, 2012). Ce processus d'évaluation serait contrôlé par le CPF, au niveau de ses régions antérieures et inférieures. Dans le domaine de l'effort physique, certains auteurs ont également indiqué qu'un suivi dynamique des coûts et des bénéfices influençait de manière stratégique la décision de poursuivre ou d'arrêter l'exercice (Meyniel et al., 2013 ; 2014). D'autres ont aussi suggéré que des informations récompensantes puissent dynamiser l'effort physique en intégrant une analyse consciente coûts/bénéfices au travers d'une voie impliquant les régions inférieures du CPF (i.e., au niveau orbitofrontal) (Pessiglione et al., 2007).

Pour autant, l'hypothèse d'une implication du CPF dans la tolérance et le maintien de l'exercice au travers de cette perspective coûts/bénéfices reste à clarifier, au même titre que les mécanismes cognitifs susceptibles de l'influencer (Hyland-Monks et al., 2018 ; Perrey et al., 2016). Pour Robertson et Marino (2016), prêter davantage d'attention aux bénéfices (signaux motivationnels) qu'aux coûts de l'effort (signaux physiologiques) favoriserait une décision orientée vers la poursuite de l'exercice. Une implication croissante du contrôle cognitif attentionnel serait ainsi nécessaire pour que l'individu puisse orienter son attention

vers les informations les plus pertinentes (e.g., les bénéfiques) et concurrencer l'intégration consciente des signaux afférents s'intensifiant au cours de l'effort (Dreisbach & Haider, 2009 ; Hyland-Monks et al., 2018 ; Bigliassi, 2015). Le centre nerveux supérieur « redistribuait » le focus attentionnel vers les stimuli considérés comme étant les plus pertinents pour le maintien de l'exercice (Bigliassi, 2015 ; Hutchinson & Tenenbaum, 2007 ; Razon et al., 2009). Afin de performer, l'individu pourrait ainsi privilégier une focalisation sur les signaux motivants au détriment des signaux internes d'effort (Ducrocq et al. 2017 ; Williams 2015a). Par ailleurs, certains résultats expérimentaux ont indiqué que l'orientation du focus attentionnel pouvait influencer les perceptions d'effort et de fatigue, l'état émotionnel ainsi que les performances des individus au cours de tâches d'endurance (Brick et al., 2014). L'attention pourrait ainsi moduler l'intensité avec laquelle les informations associées à l'exercice seraient intégrées dans l'analyse consciente coûts/bénéfices guidant la décision relative à la poursuite de l'exercice. Il a aussi été suggéré que la capacité cognitive d'inhibition, implémentée au niveau du CPF (Aron, 2007), puisse limiter l'intégration des coûts de l'effort pour favoriser sa poursuite. En effet, le CPF serait engagé dans l'inhibition des signaux périphériques de fatigue au travers d'un contrôle inhibiteur des structures cérébrales impliquées dans le traitement de ces informations (e.g., l'amygdale, le CCA ou l'insula ; Ekkekakis, 2009 ; Perrey et al., 2016). De plus, les résultats de certaines études expérimentales indiquent d'une part une relation entre la fonction cognitive d'inhibition et la performance d'endurance (Angius et al., 2019 ; Cona et al., 2015 ; Martin et al., 2016 ; Pageaux et al., 2014) et révèlent d'autre part, son implication dans la résistance à la douleur (Oosterman et al., 2010). Cona et al., (2015) ont notamment mis en évidence le caractère prédictif de la capacité d'inhibition sur la performance d'endurance. Cette fonction favoriserait la motivation à poursuivre l'exercice en inhibant les signaux périphériques de fatigue signalant l'envie de s'arrêter (Angius et al., 2019 ; Radel et al., 2017b). Le

fonctionnement efficace de ces processus inhibiteurs réduirait ainsi la perception des coûts de l'effort et influencerait positivement le processus décisionnel coûts/bénéfices sous tendant la poursuite de l'exercice. À la lumière de ces éléments, il semble donc pertinent d'explorer les mécanismes neurocognitifs susceptibles d'impacter le maintien de l'effort et d'élargir les connaissances actuelles dans ce domaine de recherche.

L'objectif principal de ce travail de thèse était donc d'interroger la place des dimensions neurocognitives dans le maintien de l'effort physique au travers du rôle endossé par le CPF et de la perspective coûts/bénéfices.

Quatre études ont été menées afin de répondre à cet objectif. L'étude 1 avait pour objectif d'investiguer le rôle de l'inhibition cognitive sur la performance d'endurance. Des études précédentes avaient indiqué une relation entre l'inhibition cognitive et le maintien de l'effort physique (Cona et al., 2015 ; Martin et al., 2016 ; Pageaux et al., 2014). L'activité du CPF observée au cours de l'exercice fatigant pourrait refléter un contrôle inhibiteur des coûts de l'effort (i.e., des signaux aversifs de fatigue) (Ekkekakis, 2009 ; Perrey et al., 2016 ; Radel et al., 2017b). Nous avons émis l'hypothèse qu'une facilitation de l'activité du CPF via une stimulation atDCS-HD entraînerait une meilleure performance d'inhibition cognitive et, par conséquent, une meilleure performance d'endurance comparativement à une condition de stimulation SHAM. Nous nous attendions donc à observer un effet de médiation de la stimulation atDCS-HD sur le temps d'endurance par la fonction exécutive d'inhibition. Cet effet pourrait spécifier, de façon expérimentale, le rôle du CPF dans le maintien de l'effort au travers de sa fonction cognitive d'inhibition.

L'étude 2 a quant à elle cherché à tester l'effet de la distraction cognitive sur le maintien d'un effort physique récompensé. Plus précisément, elle avait pour objectif de

déterminer si les effets de récompenses monétaires (plus ou moins fortes et visibles) sur la durée de l'effort pouvaient être modulé par la distraction cognitive. Le contrôle cognitif attentionnel semble nécessaire pour que l'individu puisse orienter son attention vers les informations motivantes (e.g., les bénéfices monétaires) afin de faciliter leur intégration consciente et concurrencer la perception des coûts (Dreisbach & Haider, 2009 ; Hyland-Monks et al., 2018). Le CPF aurait la capacité d'intégrer ces informations motivantes conscientes afin d'influencer positivement le maintien de l'effort (McMorris et al., 2019 ; Robertson & Marino 2016). Nous avons donc prédit que l'absence de distraction cognitive faciliterait l'intégration d'informations récompensantes conscientes et exacerberait leurs effets sur la durée de l'effort, comparativement à une condition de distraction cognitive. Ces différences entre les conditions d'attention ne devraient pas s'observer en présence de récompenses subliminales. En l'absence de distraction cognitive, l'activité du CPF au cours de l'effort devrait être plus importante en présence de récompenses conscientes fortes qu'en présence de récompenses conscientes faibles ou de récompenses subliminales. Ces effets confirmeraient l'implication du contrôle attentionnel et du CPF dans l'intégration et le traitement des bénéfices conscients conditionnant le maintien de l'effort. L'activité EEG du CPF était enregistrée pour soutenir ces hypothèses.

Dans la lignée des résultats de l'étude 2, suggérant qu'une manipulation de l'attention pouvait réduire l'intégration des coûts de l'effort et moduler l'activité du CPF pour impacter favorablement le maintien de l'effort, l'étude 3 a cherché à approfondir les effets de différents types de focus attentionnels sur la performance d'endurance récompensée et sur l'activité du CPF. L'effort investi pourrait dépendre d'une analyse consciente des coûts et des bénéfices perçus (Meyniel et al., 2013) au niveau orbitofrontal (Robertson & Marino, 2016). Aussi, ces signaux rivalisent pour accéder à la conscience et l'orientation du focus attentionnel semble pouvoir moduler leur perception consciente pour impacter la performance d'endurance (Lohse

et al., 2011 ; Bigliassi, 2015). Nous avons donc émis l'hypothèse qu'un focus dirigé vers les bénéfices augmenterait la performance d'endurance comparativement à un focus dirigé vers les coûts ou une distraction cognitive. A l'inverse, un focus orienté vers les coûts diminuerait la durée de l'effort par rapport aux autres conditions. L'activité du CPF orbitofrontal au cours de l'effort physique était enregistrée par NIRS afin d'investiguer son activité dans les différentes conditions d'attention.

Enfin l'étude 4 a cherché à comparer l'effet d'un focus attentionnel dirigé vers les coûts de l'effort (i.e., la douleur musculaire) avec celui d'une distraction cognitive sur la performance d'endurance musculaire. Contrairement à notre hypothèse, l'étude 3 n'a révélé aucune détérioration de performance lorsque l'attention des participants était dirigée vers les coûts de l'effort, comparativement à une condition de distraction. Lors de l'étude 4, nous avons donc cherché à explorer plus en détail l'effet de ces focus attentionnels sur la performance d'endurance musculaire. Certains résultats expérimentaux suggèrent qu'un focus attentionnel dirigé vers les sensations afférentes pourrait s'avérer pertinent pour la performance d'endurance chez des individus physiquement entraînés et peu adapté pour des individus moins expérimentés (Brewer & Buman, 2006 ; Morgan & Pollock, 1977). Nous avons donc pris le contrepied de l'hypothèse formulée lors de l'étude 3 en supposant qu'une focalisation active sur les coûts de l'effort (i.e., des douleurs musculaires) pourrait être plus profitable à la performance d'endurance que la distraction cognitive chez des individus physiquement actifs. Cette étude a été réalisée sur 572 participants.



CHAPITRE 2 :
MÉTHODES D'INVESTIGATION
DES MÉCANISMES CÉRÉBRAUX
IMPLIQUÉS DANS LE MAINTIEN
DE L'EFFORT

1. EXPLORATION DES MÉCANISMES CÉRÉBRAUX PAR STIMULATION CÉRÉBRALE NON INVASIVE

1.1. TECHNIQUES EXISTANTES ET FONCTIONNEMENT DE LA STIMULATION TRANSCRANIENNE À COURANT DIRECT CONTINU (tDCS)

La stimulation cérébrale non invasive a largement été utilisée dans la recherche en neurosciences pour induire des changements contrôlés dans l'activité d'une région ou d'un réseau cérébral cible afin d'étudier son rôle dans des processus moteurs, cognitifs ou perceptifs spécifiques (Angius, Pascual-Leone, & Santarnecchi, 2018b). Les deux techniques les plus couramment utilisées sont la stimulation transcrânienne électrique (tES) et la stimulation transcrânienne magnétique (TMS).

La stimulation transcrânienne à courant direct continu (tDCS) représente la tES la plus utilisée et consiste à appliquer un courant électrique de faible intensité (habituellement entre 1 et 2mA) à travers deux ou plusieurs électrodes à la surface du scalp. Le champ électrique module la polarité membranaire des neurones ciblés, modifiant ainsi le seuil de génération du potentiel d'action (Nitsche & Paulus, 2000 ; Stagg & Nitsche, 2011). Il est généralement considéré qu'une stimulation anodique (atDCS) produit un effet excitateur (facilitateur), à l'inverse de la stimulation cathodique (ctDCS) dont l'effet apparaît inhibiteur (George & Aston-Jones, 2010 ; Nitsche et al., 2008), même si cet effet de polarité n'est toutefois pas toujours observé au sein de la littérature (Jacobson, Koslowsky, & Lavidor, 2012). Cette technique de neuromodulation permettrait ainsi d'établir des inférences causales entre la stimulation d'une région et la modification du comportement observé (Filmer, Dux, & Mattingley, 2014). Dans les montages traditionnellement utilisés en tDCS, l'électrode chargée

de la stimulation est placée sur la région d'intérêt tandis que l'autre est positionnée en sus-orbitaire controlatérale ou sur une zone extra céphalique (e.g., au niveau de l'épaule controlatérale) afin de compléter le circuit. La répartition spatiale du courant induite par ce type de montage n'est pas focalisée et se propage largement à d'autres régions cérébrales (Im et al., 2012), nuisant ainsi à l'établissement d'une relation de cause à effet (Hogeveen et al., 2016). Plus récemment, des montages tDCS haute définition (tDCS-HD) utilisant un réseau d'électrodes (Caparelli-Daquer et al., 2012) ont été préférés aux montages classiques à deux électrodes spongieuses afin de fournir une neuromodulation unidirectionnelle focalisée sur la zone corticale d'intérêt et permettant de contrôler davantage les effets de contamination (Datta et al., 2009 ; Minhas et al., 2010 ; Villamar et al., 2013). Une seule électrode anodique est placée sur la région cérébrale cible et quatre électrodes de retour sont disposées autour de l'anode, chacune recevant 25% du courant de retour (figure 11).

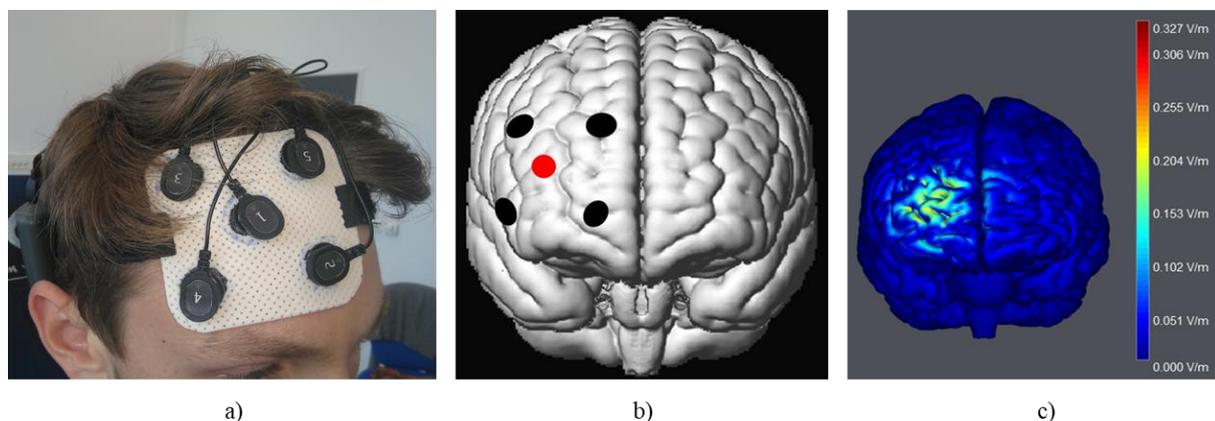


Figure 11 : Illustration du montage tDCS-HD utilisé lors de l'étude 1 de notre programme de recherche

La photographie (a) indique le placement des électrodes de surfaces lors d'une session expérimentale : une seule électrode anodique est placée sur la région cérébrale cible et quatre électrodes de retour sont disposées autour de l'anode, chacune recevant 25% du courant de retour. L'image b) illustre la projection corticale des électrodes tDCS basée sur les coordonnées spatiales MNI (Montreal Neurological Institut) après une procédure de numérisation. L'illustration c) représente la distribution du champ électrique à la surface de la matière grise (en V/m) induite par la stimulation anodique.

Il est aussi important de noter qu'une forte variabilité inter et intra-individuelle en réponse à la tDCS a été soulignée à plusieurs reprises (Chew, Ho, & Loo, 2015 ; Guerra, López-Alonso, Cheeran, & Suppa, 2017 ; López-Alonso, Fernández-del-Olmo, Costantini, Gonzalez-Henriquez, & Cheeran, 2015 ; Wiethoff, Hamada, & Rothwell, 2014). Des auteurs ont suggéré l'importance de facteurs tels que le sexe, l'âge, l'état de santé, l'état physiologique, l'humeur, le métabolisme, le niveau de satiété, le niveau hormonal, la morphologie du cerveau ou encore les traits de personnalité individuels sur la réponse des individus à la tDCS (Bikson, & Rahman, 2013 ; Boggio, Rocha, da Silva, & Fregni, 2008 ; Datta, Truong, Minhas, Parra, & Bikson, 2012 ; Krause & Kadosh, 2014 ; Li, Uehara, & Hanakawa, 2015 ; Santarnecchi et al., 2015 ; Sarkar, Dowker, & Kadosh, 2014).

La TMS constitue une autre technique de neurostimulation qui ne sera pas utilisée dans ces travaux de recherche. Elle permet de générer quasi instantanément (environ 250 micro secondes) un courant électrique au niveau du cortex cérébral via une bobine placée sur la zone ciblée. Le champ magnétique pénètre le scalp et provoque une dépolarisation des tissus neuronaux (Hallett, 2007). Comparativement à la tDCS, la TMS est capable de générer directement des potentiels d'actions au niveau de la région ciblée. L'application d'une stimulation au niveau du cortex moteur primaire génère ainsi un potentiel évoqué musculaire (MEP) enregistré par électromyographie.

1.2. EFFETS DE LA tDCS SUR LA PERFORMANCE D'ENDURANCE

Une littérature relativement récente a commencé à investiguer les effets de la tDCS sur l'amélioration des performances physiques (pour une revue, voir Angius et al., 2018b). Cette technique offre en effet l'opportunité de tester l'implication de différentes régions cérébrales dans le maintien de l'effort.

Un nombre d'études relativement important s'est attaché à utiliser la tDCS afin de moduler l'activité du cortex moteur au cours de contractions sous maximales comme sur des exercices impliquant l'ensemble du corps (pour une revue, voir Angius, Hopker & Mauger, 2017). Cogiமானian et al. (2007) ont réalisé la première étude portant sur l'effet de la tDCS sur les performances physiques. Dans un premier temps, les participants étaient répartis en deux groupes différents (expérimental et contrôle). Les deux groupes effectuaient deux tests d'endurance isométriques des fléchisseurs du coude à 35% de MVC, séparés de 60 minutes de récupération. Avant le deuxième test d'endurance, le groupe expérimental recevait soit une stimulation atDCS soit une stimulation ctDCS au niveau du cortex moteur (pendant 10 minutes à 1.5mA) alors que le groupe contrôle ne recevait aucune stimulation. Les temps d'endurance à la suite de l'atDCS étaient supérieurs (15%), comparativement à la stimulation ctDCS et au groupe contrôle. En réalisant une expérience supplémentaire (indépendante de l'expérience décrite ci-dessus), ces auteurs ont pu indiquer que l'atDCS était en mesure de moduler l'excitabilité corticospinale en observant une augmentation de l'amplitude de la MEP enregistrée après la stimulation. Si dans la lignée de ces résultats, plusieurs études ont aussi indiqué une amélioration des performances d'endurance sous stimulation anodique lors de contractions musculaires isolées (Angius, Pageaux, Hopker, Marcora, & Mauger, 2016 ; Oki et al., 2016 ; Williams, Hoffman, & Clark, 2013) ou d'exercices de type « corps entier » (Angius et al., 2018a ; Lattari et al., 2018 ; Vitor-Costa et al., 2015), d'autres ne sont pas parvenues aux mêmes conclusions en n'observant aucune modulation de performance sous atDCS (Angius, Hopker, Marcora, & Mauger, 2015 ; Flood, Waddington, Keegan, Thompson, & Cathcart, 2017 ; Kan, Dundas, & Nosaka, 2013 ; Muthalib, Kan, Nosaka, & Perrey, 2013 ; Radel et al., 2017b ; Sasada, Endoh, Ishii, & Komiyama, 2017). Les résultats s'avèrent dans l'ensemble très contrastés (Angius et al., 2017) et ne permettent pas d'indiquer fermement que l'activité du cortex moteur facilite la tolérance à l'exercice. Ces observations pourraient aussi

être affectées par la neuromodulation d'autres régions cérébrales au regard de l'utilisation quasi exclusive de montages traditionnels (Angius et al., 2018b). L'étude d'Abdelmoula et al. (2016), qui suggère que l'amélioration du temps d'endurance observée sous atDCS du cortex moteur s'explique par une modification d'excitabilité d'autres zones corticales permet d'illustrer ces propos et attise une certaine curiosité quant à leur implication.

Même si le cortex moteur reste la région la plus investiguée concernant les effets de la tDCS sur les performances d'endurance (figure 12), quelques études ont toutefois cherché à tester les effets d'une stimulation du cortex temporal (Barwood et al., 2016 ; Okano et al., 2015) ou du CPF au cours d'un effort fatigant (Angius et al., 2019 ; Lattari et al., 2016, 2018 ; Radel et al., 2017b) révélant parfois un effet positif sur la performance (Angius et al., 2019 ; Barwood et al., 2016 ; Lattari et al., 2016, 2018 ; Okano et al., 2015). Angius et al. (2019) ont notamment pu observer que la stimulation atDCS du CPF permettait d'améliorer les performances d'endurance mais aussi les performances exécutives (tâche cognitive d'inhibition) réalisées juste avant la tâche motrice. Ces auteurs ont ainsi proposé que le maintien de l'effort soit favorisé par l'implication de mécanismes neurocognitifs implémentés au sein du CPF. Nous mettrons en évidence dans la prochaine partie que la technique tDCS peut améliorer le contrôle cognitif susceptible d'être impliqué dans le maintien de l'effort.

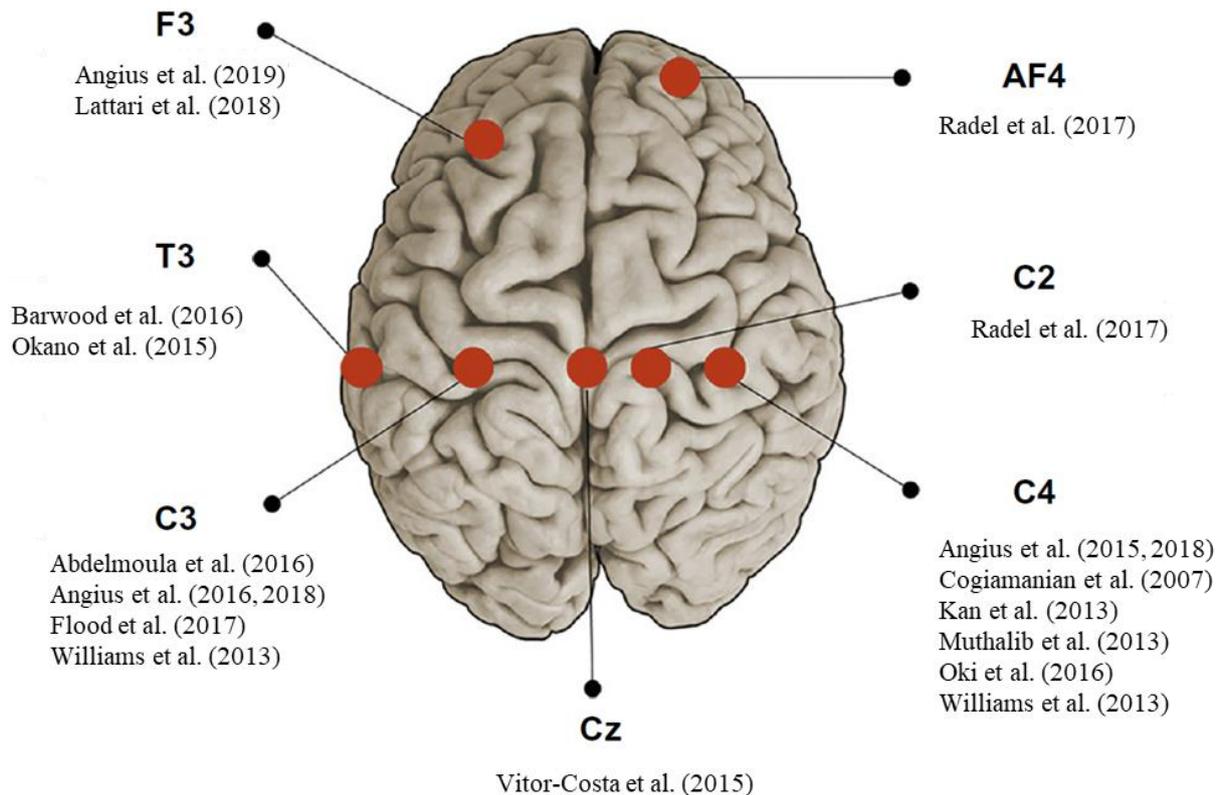


Figure 12 : Illustration des différentes régions cérébrales ciblées par les études investiguant l'effet de la tDCS sur les performances d'endurance

Cette figure, adaptée d'Angius et al. (2018b) présente les différentes régions ciblées par la littérature s'intéressant à l'amélioration des performances d'endurance via tDCS. On peut ainsi constater que l'intérêt accordé au cortex préfrontal reste limité en dépit d'une implication de plus en plus évidente des facteurs cognitifs et psychologiques dans le maintien de l'effort physique.

La localisation des électrodes a été réalisée en accord avec le système international EEG 10-20.

Cette figure inclut seulement les études utilisant des exercices conduits jusqu'à épuisement ou de type « contre la montre ».

1.3. EFFETS DE LA tDCS SUR LE CONTRÔLE COGNITIF ET LA FONCTION COGNITIVE D'INHIBITION

Au-delà de son application dans le domaine moteur, la tDCS est aussi utilisée pour améliorer les capacités cognitives des individus (Santarnecchi et al., 2015). Il a été démontré qu'elle pouvait moduler le fonctionnement cognitif dans une multitude d'études (pour des revues, voir Kuo & Nitsche, 2012 ; Tremblay et al., 2014). Plusieurs auteurs ont cherché à utiliser cette technique afin de déterminer si des modulations de l'activité préfrontale

pouvaient influencer les performances exécutives. La tDCS a donc été utilisée afin de moduler le contrôle cognitif au cours de tâches impliquant la flexibilité cognitive (Filmer, Mattingley, & Dux, 2013 ; Hsu, Zanto, Anguera, Lin, & Gazzaley, 2015 ; Leite, Carvalho, Fregni, Boggio, & Gonçalves, 2013 ; Leite, Carvalho, Fregni, & Gonçalves, 2011 ; Strobach, Antonenko, Schindler, Flöel, & Schubert, 2016 ; Strobach, Soutschek, Antonenko, Flöel, & Schubert, 2015 ; Tayeb & Lavidor, 2016), la mémoire de travail (Andrews, Hoy, Enticott, Daskalakis, & Fitzgerald, 2011 ; Fregni et al., 2005 ; Gill, Shah-Basak, & Hamilton, 2015 ; Hoy et al., 2013 ; Jeon & Han, 2012 ; Wu et al., 2014) ou encore la fonction d'inhibition (Ditye, Jacobson, Walsh, & Lavidor, 2012 ; Hogeveen et al., 2016 ; Hsu et al., 2011 ; Kwon et al., 2013 ; Kwon & Kwon, 2013 ; Loftus, Yalcin, Baughman, Vanman, & Hagger, 2015 ; Zmigrod, Zmigrod, & Hommel, 2016). Au regard de ces études, la stimulation tDCS du CPF semble pouvoir impacter le fonctionnement exécutif (pour une revue, voir Strobach & Antonenko, 2017). Les effets positifs les plus consistants ont été rapportés par stimulation anodique (Kuo & Nitsche, 2012). La région dorsolatérale du CPF est généralement ciblée pour améliorer le fonctionnement exécutif à l'aide de cette technique (Dedoncker, Brunoni, Baeken, & Vanderhasselt, 2016 ; Tremblay et al., 2014).

Il a été montré que l'utilisation de la tDCS sur le CPF améliorerait les performances des individus lors de tâches cognitives d'inhibition (Angius et al., 2019 ; Gbadeyan, McMahon, Steinhauser, & Meinzer, 2016 ; Hogeveen et al., 2016 ; Hsu et al., 2011 ; Jeon & Han, 2012 ; Loftus et al., 2015). Comparativement à une condition contrôle, une stimulation anodique du CPF conduisait à une amélioration des performances d'inhibition au travers d'une réduction du temps de réponse nécessaire pour inhiber une réponse motrice (Hogeveen et al., 2016), d'une diminution de l'effet d'interférence Stroop (Angius et al., 2019 ; Jeon & Han, 2012 ; Loftus et al., 2015) ou d'un meilleur contrôle adaptatif lors d'une tâche Flanker (Gbadeyan et al., 2016a). Le fonctionnement de processus cognitifs inhibiteurs, essentiels à l'autorégulation

du comportement (Hofmann et al., 2012) et à la tolérance de l'exercice physique (Ekkekakis, 2009 ; Hyland-Monks et al., 2018) pourrait ainsi être facilité à l'aide de cette technique.

À la lumière de ces éléments, l'utilisation de la stimulation atDCS-HD semble être un moyen intéressant pour investiguer l'implication du CPF et des processus neurocognitifs qu'il sous-tend dans le maintien de l'effort. Toutefois, à l'instar du domaine physique, les résultats concernant les effets de la tDCS sur le fonctionnement cognitif apparaissent hétérogènes (Horvath, Forte, & Carter, 2015 ; Jacobson et al., 2012 ; Strobach & Antonenko, 2017). De plus, une forte variabilité inter et intra individuelle en réponse à la tDCS a aussi été suggérée dans ce domaine (Summers, Kang, & Cauraugh, 2016). Enfin, alors que certains auteurs confirment le potentiel de la tDCS-HD à moduler spécifiquement le fonctionnement cognitif d'une région ciblée (Gbadeyan et al., 2016a), peu d'études ont pourtant utilisé cette technique (Hogeveen et al., 2016). Les relations entre l'activité cérébrale et l'effort physique peuvent aussi être explorées à l'aide de techniques de neuroimagerie, que nous aborderons dans la partie suivante.

2. ÉTUDE DE L'ACTIVITÉ CÉRÉBRALE PAR NEUROIMAGERIE LORS DE L'EFFORT PHYSIQUE

2.1. INTÉRÊTS ET MÉTHODES D'IMAGERIE CÉRÉBRALE

Les techniques de neuroimagerie sont des outils essentiels pour l'analyse et la compréhension des relations existant entre l'activité cérébrale et le comportement humain. Leur intérêt scientifique a notamment été mis en lumière au travers du développement des programmes de recherche en neurosciences au cours de la « décennie du cerveau ». Les années 1990 ont été désignées ainsi par le congrès américain, suscitant des initiatives scientifiques qui ont considérablement profité aux neurosciences (Jones & Mendell, 1999).

En 1884, le scientifique Angelo Mosso, investiguait déjà le rôle du centre nerveux supérieur dans le comportement humain en positionnant ses sujets sur une table horizontale en équilibre, afin d'étudier les variations du flux sanguin survenant lors de tâches intellectuelles ou émotionnelles (figure 13). Ses recherches lui ont ensuite permis de suggérer l'influence des fonctions cérébrales sur l'effort musculaire (Mosso, 1891). Depuis l'invention de cette première technique de neuroimagerie (Mosso, 1884), les progrès technologiques ont facilité l'investigation des relations entre l'activité cérébrale et l'exercice physique au moyen de méthodes neuroscientifiques de pointe telles que l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), la spectroscopie fonctionnelle proche infrarouge (fNIRS), l'électroencéphalographie (EEG) la magnétoencéphalographie (MEG) ou la tomographie par émission de positons (TEP) (Boecker, Hillman, Scheef, & Strüder, 2012).

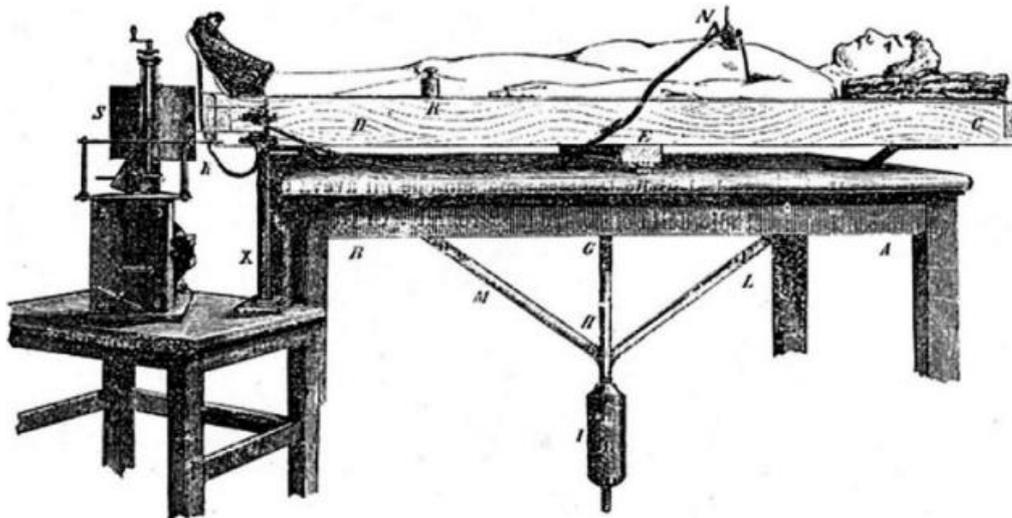


Figure 13 : La table d'Angelo Mosso permettant d'étudier l'activité cérébrale (1884)

Ce schéma tiré et traduit des travaux de Sandrone et collaborateurs (2014) décrit la balance utilisée par Mosso pour mesurer l'activité cérébrale pendant le repos et les états cognitifs. *A et B : table en bois avec trois ouvertures sur son dessus ; C et D : lit basculant ; E : pivot avec point d'appui en acier ; G et H : tige de fer de 1 m de long portant le contrepoids ; I : contrepoids en fonte avec réglage à vis ; M et L : deux barres de renforcement en fer ; N : pneumographe pneumatique ; R : poids d'équilibrage ; S : kymographe ; X : support vertical pour transducteurs graphiques* (dessin original d'Angelo Mosso, modifié et adapté de Mosso, 1884, Atti della Reale Accademia dei Lincei).

Les approches les plus directes d'étude de l'activité neuronale sont réalisées à l'aide de l'EEG et de la MEG, qui détectent les signaux électriques et magnétiques induits par l'activation des neurones au travers des synapses. Les mesures indirectes comprennent l'IRMf, la TEP et la NIRS qui enregistrent l'activité hémodynamique résultant de l'augmentation de la consommation d'oxygène des cellules neuronales.

Pour Perrey (2008), la TEP est sûrement la technique la plus intéressante. Elle nécessite l'injection d'un isotope radioactif dans le sang. Cette méthode mesure ensuite la quantité de sang détectée au niveau cérébral lorsque l'isotope est actif. Lorsque le flux sanguin augmente dans différentes régions cérébrales, les éléments radioactifs introduits au préalable par voie sanguine permettent de révéler ces variations d'activité. Les mesures sont réalisées via un programme informatique capable de fournir une image en trois dimensions. L'IRMf, basée sur l'IRM structurelle initialement destinée à l'évaluation des composantes structurelles

permet de visualiser les zones cérébrales actives grâce au signal BOLD (le signal dépendant du niveau d'oxygène sanguin) lié à l'aimantation de l'hémoglobine. Cette technique offre une résolution spatiale supérieure à l'ensemble des autres techniques d'imagerie évoquées précédemment. L'IRMf et la TEP s'avèrent néanmoins très coûteuses. Ces techniques n'étant pas utilisées dans le cadre de cette thèse, elles ne seront pas décrites davantage.

En raison d'un coût moins important, de leur portabilité, de leur facilité de manipulation et de la vitesse d'acquisition des données, l'EEG et la NIRS apparaissent comme les méthodes non invasives les plus adaptées et les plus communément utilisées pour étudier l'activité cérébrale au cours de l'exercice physique (Perrey & Besson, 2018). L'activité électrophysiologique et la réponse hémodynamique enregistrées respectivement par EEG et NIRS peuvent fournir des informations cruciales dans l'interprétation du fonctionnement cérébral associé à l'exercice physique (Perrey & Besson, 2018). Alors que la compréhension générale des interactions entre l'activité cérébrale et l'effort physique reste largement à clarifier (Perrey & Besson, 2018), ces techniques ont notamment permis d'envisager l'implication du CPF dans le maintien de l'exercice physique (Robertson & Marino, 2015 ; Rooks et al., 2010). Elles seront abordées dans les parties suivantes.

2.2. L'ÉLECTROENCÉPHALOGRAPHIE (EEG)

2.2.1. PRINCIPES THÉORIQUES GÉNÉRAUX

L'exploration EEG permet d'enregistrer l'activité électrique du cortex cérébral au niveau du cuir chevelu. Elle constitue l'une des rares méthodes de neuroimagerie disposant d'une excellente résolution temporelle permettant de mesurer des changements rapides des signaux électriques cérébraux. Les mesures EEG impliquent la fixation de plusieurs électrodes conductrices de surfaces positionnées au niveau d'emplacements normalisés sur le scalp (Jurcak, Tsuzuki, & Dan, 2007). L'activité électrique recueillie à la surface du cuir chevelu

via l'EEG représenterait des courants extra cellulaires reflétant la somme de potentiels dendritiques et postsynaptiques excitateurs et inhibiteurs (Cohen, 2017). Différents rythmes cérébraux ont pu être associés à ces activités électriques en fonction de leur caractéristique fréquentielle. Les rythmes delta (0-4 Hz), thêta (4-8 Hz), alpha (8-12 Hz), bêta (13-30) et gamma (30-90 Hz) ont ainsi été distingués (Herrmann, Strüber, Helfrich, & Engel, 2016). Ils seraient sous-tendus par les fluctuations d'excitabilité des populations de neurones sous-jacentes (Cohen, 2017). Ces oscillations ont pu être associés à divers processus cognitifs et moteurs en fonction de leur localisation corticale.

2.2.2. ANALYSE DES RYTHMES EEG DANS LES DOMAINES COGNITIFS ET MOTEURS

La réduction de la puissance bêta est généralement interprétée comme un corrélat électrophysiologique des activations corticales impliquées dans le comportement moteur et la production du mouvement volontaire (Herrmann et al., 2016 ; Pfurtscheller & Lopes Da Silva, 1999). Une réduction de la puissance dans la bande de fréquence bêta est classiquement observée pendant l'initiation et l'exécution du mouvement au niveau des régions sensorimotrices associées au membre sollicité (Perrey & Besson, 2018). L'activité corticale peut aussi être interprétée au regard de l'analyse du rythme alpha. Celui-ci a largement été étudié dans les activités sportives et dans de nombreux domaines différents en raison de sa relation établie avec les processus cognitifs (Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007 ; Perrey & Besson, 2018). Les oscillations alpha ont notamment été associées à des processus attentionnels et inhibiteurs, notamment dans les régions frontales (Berger & Davelaar, 2018 ; Klimesch et al., 2007). Des études indiquent qu'une augmentation de l'activité alpha peut refléter un contrôle cognitif inhibiteur dans la réalisation de tâches cognitives (Klimesch, Doppelmayr, Schwaiger, Auinger, & Winkler, 1999 ; Van Diepen, Foxe, & Mazaheri, 2019)

ou motrices (Hummel, Andres, Altenmüller, Dichgans, & Gerloff, 2002 ; Hummel et al., 2004 ; Klimesch et al., 2007). À l'inverse, une activité alpha de faible puissance reflèterait un niveau d'activation corticale associé à une demande attentionnelle et cognitive plus importante pour effectuer la tâche (un traitement plus actif de l'information) (Klimesch, 1999 ; Klimesch et al., 2007 ; Ray & Cole, 1985). Au-delà de l'analyse de la puissance alpha, l'activité corticale associée à des demandes cognitives élevées peut aussi être révélée à partir de l'analyse des rythmes thêta et gamma. En effet, une augmentation de la puissance dans la bande de fréquence thêta reflèterait l'activation corticale impliquée dans des processus cognitifs supérieurs tels que l'inhibition cognitive ou la mémoire de travail (Cavanagh & Frank, 2014 ; Huster, Enriquez-Geppert, Lavallee, Falkenstein, & Herrmann, 2013 ; Jacobs, Hwang, Curran, & Kahana, 2006 ; Klimesch et al., 1999 ; Sauseng, Griesmayr, Freunberger, & Klimesch, 2010). Enfin, des études EEG ont aussi indiqué que l'activité du signal gamma était impliquée lors de tâches mobilisant les fonctions cognitives (Kaiser & Lutzenberger, 2005). Une augmentation de l'activité gamma (>30Hz) a notamment été observée au niveau du cortex frontal lors de tâches nécessitant l'engagement du contrôle cognitif (Kaiser & Lutzenberger, 2005).

L'utilisation de l'EEG est largement répandue pour explorer le fonctionnement cérébral et notamment l'activité des régions motrices et préfrontales lors de tâches d'endurance physique (Bailey, Hall, Folger, & Miller, 2008 ; Brümmer, Schneider, Abel, Vogt, & Strüder, 2011 ; Brümmer, Schneider, Strüder, & Askew, 2011 ; Enders et al., 2016 ; Hottenrott, Taubert, & Gronwald, 2013 ; Krause, Ullsperger, Beyer, & Gille, 1983 ; Moraes et al., 2011 ; Nielsen, Hyldig, Bidstrup, González-Alonso, & Christoffersen, 2001 ; Robertson & Marino, 2015). L'analyse des rythmes EEG a notamment permis d'étudier les relations entre le niveau d'intensité d'exercice et l'activité corticale (Bailey et al., 2008 ; Brümmer et al., 2011 ; Hottenrott, Taubert, & Gronwald, 2013 ; Robertson & Marino, 2015). Elle a ainsi

conduit à suggérer l'implication du CPF et du contrôle cognitif dans le maintien de l'effort fatigant (Robertson & Marino, 2015). Les changements de puissance dans les bandes de fréquences semblent donc se poser comme un bon moyen d'investiguer la dynamique cérébrale et l'implication des processus cognitifs associées au maintien de l'exercice.

La puissance du signal EEG peut être analysée dans le domaine fréquentiel ou temps-fréquence (Cohen, 2014). Dans le cadre de cette thèse, l'analyse fréquentielle basée sur une transformée de Fourier a été réalisée. Le signal EEG peut aussi être analysé dans le domaine temporel, au travers de l'étude des potentiels évoqués que nous aborderons dans la prochaine section.

2.2.3. LES POTENTIELS ÉVOQUÉS

L'EEG permet également d'investiguer l'activité corticale évoquée par des événements spécifiques sensoriels, moteurs et cognitifs (Luck, 2005). Dans ce cas, on parle de l'enregistrement de potentiels évoqués. Le potentiel évoqué par un événement extérieur tel qu'un stimulus sensoriel est désigné en anglais par « Event Related Potential » (ERP). Celui-ci s'obtient en moyennant le signal de plusieurs segments de même durée et dont le début est synchronisé sur l'apparition du stimulus. Cela permet d'augmenter fortement le rapport signal sur bruit (Sörnmo & Laguna, 2005). Pendant le protocole, le participant doit donc être soumis un nombre de fois important au même stimulus (i.e., il effectue plusieurs fois la même tâche) afin d'annuler le bruit de fond associé à un essai simple. Une fois le moyennage réalisé, le signal obtenu présente différents pics, ou composantes, dont l'amplitude et la latence sont caractéristiques du stimulus présenté au sujet et de son état cognitif au cours de la tâche réalisée (figure 14). Un potentiel évoqué est ainsi défini par sa polarité (positive ou négative), sa latence par rapport à l'apparition de l'événement, et sa localisation sur le scalp. On distingue les composantes dites « précoces » (e.g., P1, N1, N2, P2) apparaissant dans les 200

millisecondes suivant la stimulation des composantes dites tardives (e.g., P300, N400) ayant lieu après celle-ci. Plus un pic se produit tardivement dans l'onde de réponse électrophysiologique, plus il est probable qu'elle reflète des processus cognitifs supérieurs (endogènes) et non les propriétés physiques du stimulus. La P3 est par exemple un phénomène endogène typique car elle dépend de facteurs internes plutôt qu'externes (Luck, 2005).

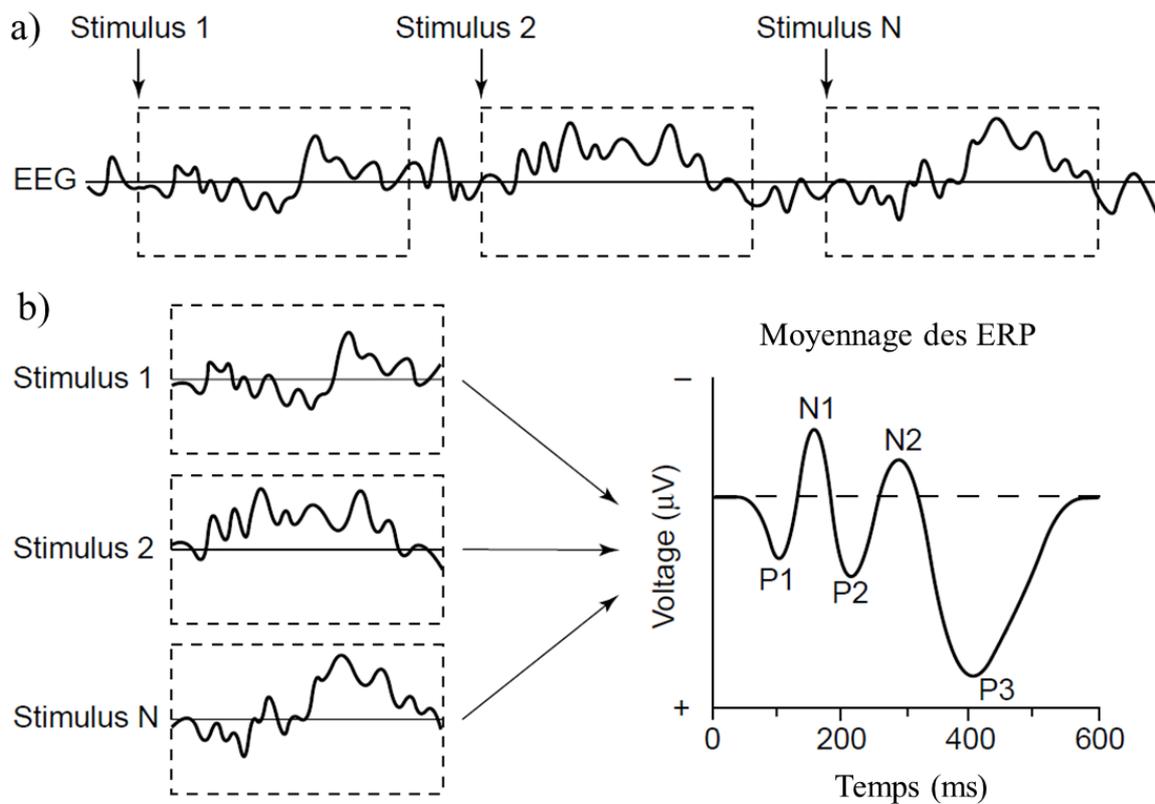


Figure 14 : Extraction de la forme d'onde d'un potentiel évoqué à partir d'un enregistrement EEG

a) Des stimuli visuels sont présentés pendant l'enregistrement EEG, mais la réponse spécifique à chaque stimulus est trop faible pour être analysée. b) Pour isoler le potentiel évoqué de l'EEG en cours, les segments EEG suivant chaque stimulus sont extraits et moyennés pour créer une forme d'onde caractéristique. Cette figure est traduite de Luck et al. (2000).

Les ERP ont notamment été utilisés afin de caractériser la réponse relative au traitement de récompenses visuelles associées à la réalisation de tâches motrices (Doñamayor, Schoenfeld, & Münte, 2012 ; Pornpattananangkul & Nusslock, 2015 ; Schevernels, Krebs, Santens, Woldorff, & Boehler, 2014) ou cognitives (Capa, Bouquet, Dreher, & Dufour, 2013). Les réponses électrophysiologiques diffèrent selon le niveau de récompense associé à un stimulus récompensant. Lorsque le stimulus visuel est présenté avant la réalisation de la tâche (anticipation de la récompense), les phases de traitement et d'évaluation de la récompense se distinguent de celle de préparation de la tâche (composantes tardives suivant la P3) (Pornpattananangkul & Nusslock, 2015 ; Schevernels et al., 2014). Lorsque le stimulus informe l'individu de la possibilité d'obtenir une récompense, une augmentation de l'amplitude de la P3 et de la composante négative tardive (CNV) ainsi qu'une réduction de l'amplitude de la N2 est observée, comparativement à l'apparition d'un stimulus non récompensant (ou moins récompensant) (Doñamayor et al., 2012 ; Pornpattananangkul & Nusslock, 2015 ; Schevernels et al., 2014) (figure 15).

L'augmentation de la P3 dans l'évaluation/l'interprétation de la récompense refléterait le traitement d'informations particulièrement motivantes (Pornpattananangkul & Nusslock, 2015). Des études suggèrent en effet que la P3 serait sensible aux stimuli significativement motivants (Polich & Kok, 1995 ; San Martín, 2012) et pertinents pour la réalisation de la tâche (Polich & Kok, 1995). Une augmentation de la CNV induite par un stimuli récompensant précédant la tâche cible, pourrait refléter une activité plus importante des processus nécessaires à la réalisation de la tâche (Capa et al., 2013 ; Grent-'t-Jong & Woldorff, 2007 ; Schevernels et al., 2014). Cette composante négative tardive (<400ms) augmente notamment dans les essais pour lesquels les participants doivent investir un effort préparatoire (Falkenstein, Hoormann, Hohnsbein, & Kleinsorge, 2003). Cette variation serait associée à une activité exécutive plus importante (Falkenstein et al., 2003). Des études cherchant à

documenter la signification d'une variation de l'amplitude de la N2 dans la phase d'évaluation des stimuli précédant la performance ont suggéré qu'elle pouvait être révélatrice d'un décalage entre le stimuli récompensant attendu et le stimuli réellement proposé (stimuli non récompensant) (Folstein & Van Petten, 2008 ; Pornpattananangkul & Nusslock, 2015). Cette variation pourrait aussi refléter le contrôle cognitif nécessaire à l'évitement d'une punition potentiellement appliquée en cas de performance insuffisante (Pornpattananangkul & Nusslock, 2015 ; Potts, 2011).

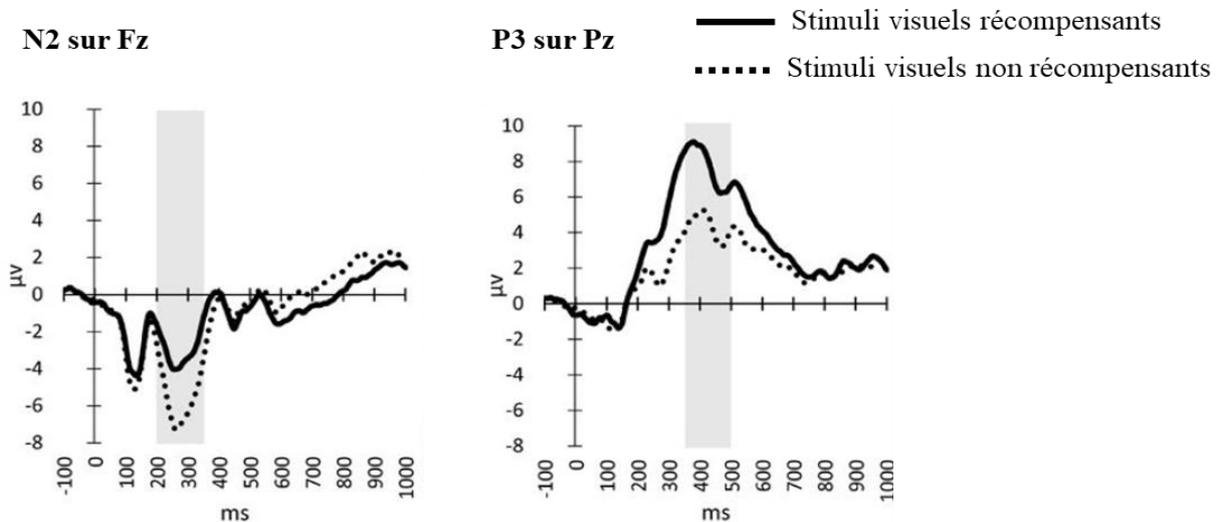


Figure 15 : Potentiels évoqués enregistrés à la suite de présentations de stimuli visuels indiquant la possibilité d'être récompensé selon la performance réalisée lors d'une tâche subséquente.

Cette figure, traduite et adaptée de Pornpattananangkul & Nusslock (2015), présente les caractéristiques de la N2 (à gauche) et de la P3 (à droite) enregistrées en fonction de stimuli visuels indiquant la possibilité d'être récompensé en fonction du niveau de performance réalisé lors d'une tâche d'estimation temporelle subséquente. La fenêtre temporelle utilisée pour mesurer ces composantes sont indiquées en gris. Les résultats indiquent qu'en présence de stimuli récompensants, l'amplitude de la P3 augmente et celle de la N2 diminue.

Les études ERP s'intéressant à l'intégration neuronale des récompenses ont aussi identifié une composante appelée « feedback negativity » (FN) observée lorsque l'individu est dans l'attente d'un résultat. Le FN (dont le pic est observé environ 300ms après la présentation du feedback) est sensible à la nature positive (e.g., récompenses monétaire) ou négative (e.g., perte monétaires, absence de récompenses) de ce résultat (Carlson, Foti, Mujica-Parodi, Harmon-Jones, & Hajcak, 2011 ; Foti, Weinberg, Dien, & Hajcak, 2011). Si son nom est dérivé d'une déviation négative de l'ERP pour des résultats défavorables, des preuves récentes indiquent que le FN reflète une positivité aux résultats favorables (Carlson et al., 2011 ; Foti et al., 2011). Cette déviation positive est observée au niveau frontocentral lorsque les stimuli présentés informent l'individu de l'obtention de gains monétaires. Elle est associée à l'activation du circuit de récompense incluant le cortex orbitofrontal (Carlson et al., 2011). Il a ainsi été proposé comme un marqueur de la sensibilité aux propriétés motivationnelles des stimuli de récompense (Proudfit, 2015).

Les ERP ont aussi été utilisées afin de préciser les réponses électrophysiologiques associées à la perception consciente de stimuli visuels (Del Cul, Baillet, & Dehaene, 2007 ; Koivisto & Revonsuo, 2010). Les résultats indiquent notamment que la réponse neuronale diverge entre les stimuli conscients et subliminaux dans la fenêtre 200-400 ms et que la P3 (relevée au niveau central) représente un indicateur de la perception consciente. Cette activité est révélatrice de l'activation d'un réseau fronto-parieto-temporal impliqué dans le traitement conscient de l'information (Del Cul et al., 2007). Un autre marqueur de conscience visuelle pourrait aussi se traduire par une augmentation de la négativité sur les sites postérieurs 200ms après l'apparition du stimulus (Koivisto & Revonsuo, 2003, 2010).

Alors que la présentation de bénéfices monétaires potentiels (plus ou moins visibles et gratifiants) est utilisée afin de dynamiser l'exercice physique (e.g., Pessiglione et al., 2007) et cognitif (Capa et al., 2013 ; Zedelius, Veling, & Aarts, 2012), les ERP semblent se poser

comme un moyen intéressant d'explorer la mesure dans laquelle leur intégration neuronale influence des marqueurs motivationnels et cognitifs susceptibles de dynamiser le maintien de l'effort.

Au-delà des méthodes envisagées ci-dessus, l'EEG peut aussi être utilisé dans une approche de connectivité fonctionnelle afin d'étudier les interactions entre différentes régions cérébrales (électrodes). Cet outil rend aussi possible l'étude du couplage entre l'activité musculaire et l'activité électrique cérébrale via une analyse de cohérence corticomusculaire notamment dans le domaine moteur (Liu, Sheng, & Liu, 2019) et au cours de tâches d'endurance (Franco-Alvarenga et al., 2019 ; Ushiyama et al., 2011). Enfin, même si il offre une faible résolution spatiale, l'enregistrement EEG peut toutefois être utilisé afin de spécifier la localisation de l'activité neuronale par l'intermédiaire de méthodes de localisation de source (Brümmer et al., 2011 ; Michel & He, 2019). Ces techniques ne seront pas utilisées au cours de nos travaux.

2.3. L'IMAGERIE SPECTROSCOPIQUE PROCHE INFRAROUGE FONCTIONNELLE (fNIRS)

2.3.1. PRINCIPES THÉORIQUES GÉNÉRAUX

L'évaluation des changements physiologiques associés à l'activité cérébrale est aussi envisageable grâce à l'utilisation d'une méthode optique : la spectroscopie proche infrarouge (NIRS). Au-delà de l'activité électrophysiologique, l'activité métabolique des neurones peut être détectée au travers des variations hémodynamiques localisées de l'oxygénation sanguine qui permettent de déduire l'activité neuronale (Perrey, 2008). Plusieurs revues se sont penchées sur les principes de fonctionnement, les avantages et les limites de l'investigation de l'activité cérébrale par la technique NIRS (Ekkekakis, 2009 ; Perrey, 2008 ; Scholkmann et al., 2014).

Jobsis (1977) a été le premier à démontrer que l'utilisation de la technique NIRS permettait d'évaluer en temps réel les concentrations d'hémoglobine oxygénée (O_2Hb) et désoxygénée (HHb) au niveau cérébral. Comme pour la technique EEG, la NIRS nécessite aussi le placement de sources et de détecteurs (optodes) au niveau du cuir chevelu. Le placement minutieux de ces optodes définit la qualité des signaux NIRS (Orihuela-Espina, Leff, James, Darzi, & Yang, 2010). Le signal NIRS dépend des propriétés optiques d' O_2Hb et d' HHb pour mesurer leurs concentrations respectives et déduire le volume sanguin et la régulation de l'oxygénation soutenant l'activité neuronale.

La NIRS utilise le spectre de la lumière dans le proche infrarouge afin d'étudier les propriétés spécifiques des tissus biologiques. Pour cela, cette technique tire parti des propriétés optiques des constituants des tissus tels que l' O_2Hb , l' HHb , l'eau, les lipides, la myoglobine ou encore la cytochrome oxydase qui représentent des absorbeurs de lumière (ou chromophores). En utilisant différentes longueurs d'ondes, la concentration de ces constituants peut être quantifiée. Entre 650nm et 950nm environ, la lumière pénètre facilement la plupart des tissus biologiques car la diffusion et l'absorption des photons sont relativement faibles. Dans ces longueurs d'ondes, les groupes hèmes font partie des principaux composés absorbants. Au regard de ces propriétés, cette gamme a été caractérisée comme une « fenêtre optique » de mesure. Dans cette fourchette, les deux principales formes d'Hb présentent des caractéristiques d'absorption optique distinctes (figure 16). L' HHb présente un pic d'absorption qui se distingue nettement de celui de l' O_2Hb au voisinage de 760nm, alors que celui de l' O_2Hb se distingue de l' HHb pour des longueurs d'onde d'environ 830nm (Wray, Cope, Delpy, Wyatt, & Reynolds, 1988), l'absorption de la lumière par le groupe hème étant altérée par l'oxygène (McCully & Hamaoka, 2000).

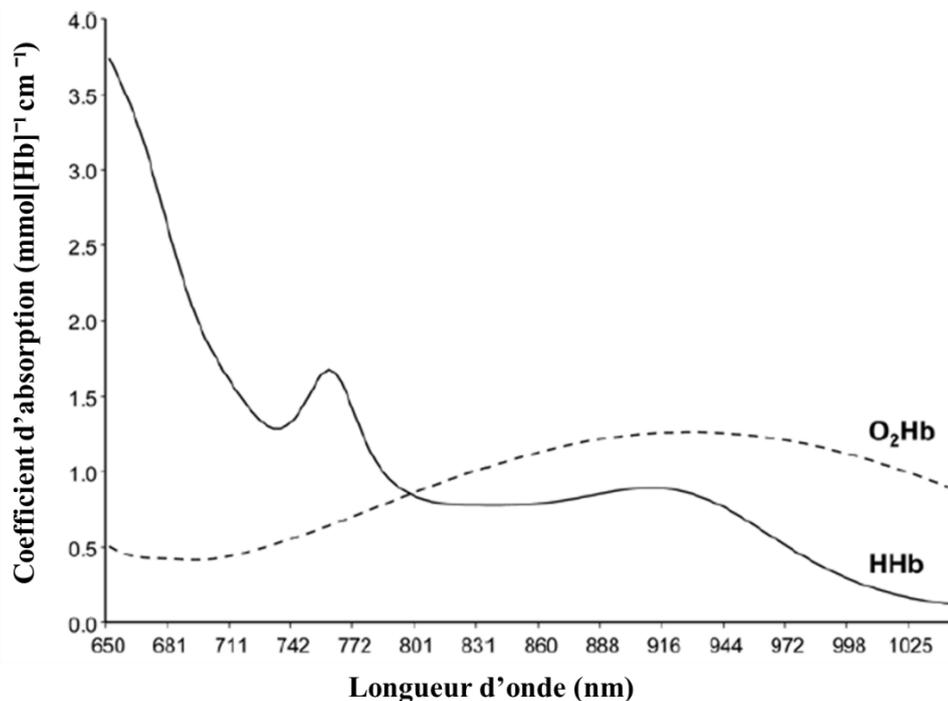


Figure 16 : Spectre d'extinction d'O₂Hb et d'HHb dans la fenêtre d'observation du proche infrarouge

Cette figure, traduite et adaptée de Wray et al. (1988), présente les caractéristiques d'absorption optiques distinctes pour l'O₂Hb et l'HHb. Ces propriétés permettent de mesurer leurs concentrations respectives par l'utilisation de la technique NIRS.

La NIRS peut fonctionner en transmission ou en réflexion. La transmission se réfère à la lumière qui traverse l'échantillon de part et d'autre. Toutefois, ce mode n'est possible que lorsque l'objet examiné est de petit diamètre. L'examen des tissus cérébraux est donc majoritairement utilisé en mode réflexion où la lumière est présumée voyager en suivant un trajet en forme de banane (semi-lunaire) (Gratton, Maier, Fabiani, Mantulin, & Gratton, 1994) entre l'émetteur et le détecteur (généralement séparés d'une distance de 32 à 60mm) (figure 17). La lumière pénètre avec une profondeur correspondante environ à la moitié de la distance séparant la source et le détecteur. Selon la quantité de lumière réfléchie, les variations d'HHb et d'O₂Hb peuvent être quantifiées. Afin d'accroître la couverture des zones d'intérêts, il est possible d'augmenter le nombre de paires source-détecteur à la surface du scalp.

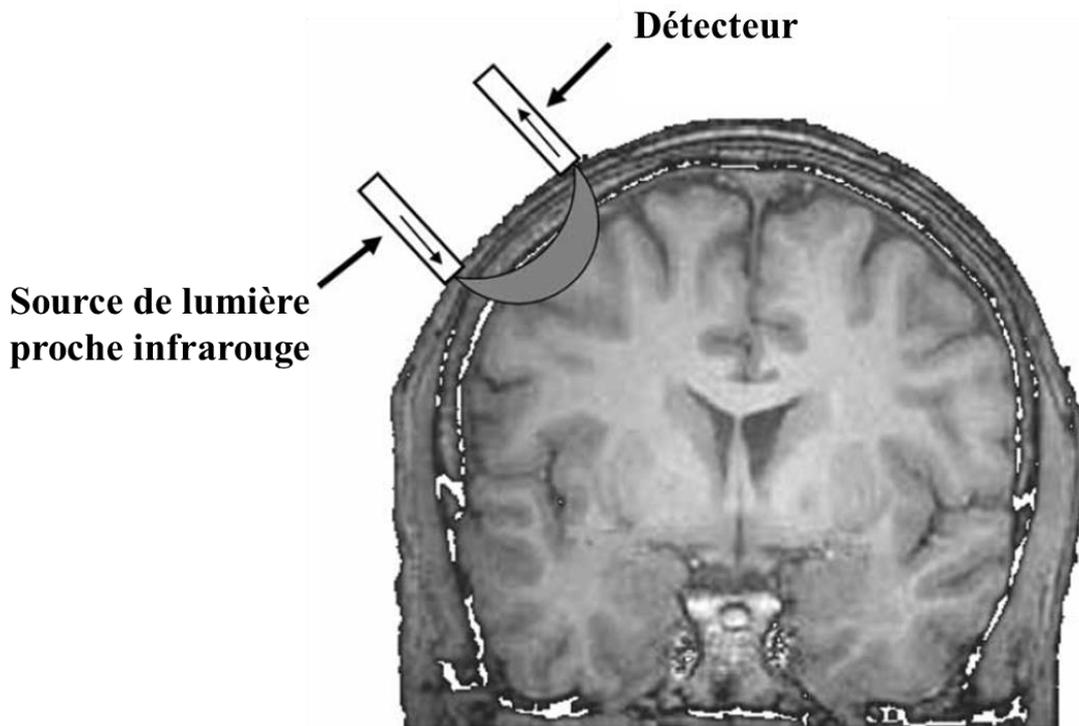


Figure 17 : Illustration de la NIRS en mode réflexion

Cette figure, traduite et adaptée d'Ekkekakis (2009), illustre la propagation de la lumière proche infrarouge à travers la peau, le cuir chevelu et le crâne selon une trajectoire semi lunaire. Cette lumière, qui pénètre le cortex de quelques centimètres est réfléchi de manière diffuse vers le détecteur.

La technique NIRS est basée sur la loi de Beer Lambert modifiée (prenant en compte l'augmentation de la longueur du trajet optique induite par la diffusion au sein des tissus) afin de calculer le spectre d'absorption de la lumière réfléchi par le tissu cortical. La mesure de l'absorption d'HHb et d'O₂Hb révèle leur concentration relative et renseigne sur le volume sanguin et la régulation de l'oxygénation cérébrale sous tendant l'activité neuronale.

Pendant l'activité corticale, un processus neurovasculaire se produit au cours duquel des changements interviennent au niveau du flux sanguin cérébral, du volume sanguin cérébral et du taux métabolique de consommation d'oxygène. Cela se manifeste principalement par une demande accrue d'oxygène à laquelle le système vasculaire local répond en irrigant la zone corticale et les tissus environnant d'O₂Hb. Cette augmentation de la concentration en O₂Hb s'accompagne généralement d'une baisse d'HHb (Perrey, 2008). L'évolution de l'O₂Hb

semble représenter le paramètre le plus valide de l'activation corticale mesurée par NIRS (Perrey, 2008). Comme il existe une relation linéaire entre l'hémodynamique et l'activité neuronale (Gratton, Goodman-Wood, & Fabiani, 2001) et que la NIRS produit des résultats cohérents avec d'autres techniques d'imagerie (IRMf) utilisées simultanément (Strangman, Culver, Thompson, & Boas, 2002), l'utilisation de la NIRS semble en capacité de fournir une mesure fiable de l'activité cérébrale.

La NIRS semble se poser comme une alternative efficace aux techniques IRM ou PET, qui mesurent elles aussi l'activité cérébrale de manière indirecte en surveillant la réponse hémodynamique (e.g., détectable par le signal dépendant du niveau d'oxygène sanguin (BOLD) par IRMf). Contrairement à l'IRMf, qui fournit uniquement une mesure d'O₂Hb, la NIRS présente l'avantage d'offrir une spécificité biochimique en mesurant les concentrations de substances bien distinctes telles que l'O₂Hb et l'HHb. De plus, elle se caractérise par une bonne résolution temporelle ; une résolution spatiale acceptable et fournit un meilleur rapport signal/bruit que l'IRMf ou la TEP (Perrey, 2008). Aussi, les mesures NIRS peuvent être effectuées sans nécessité de restriction en terme de sudation et tolère davantage les artefacts de mouvements de tête que l'IRMf (Huppert, Diamond, Franceschini, & Boas, 2009). A l'origine moins contraignant que l'IRMf et la TEP, l'équipement peut aussi être miniaturisé et portable. Ces éléments en font un outil particulièrement attractif dans l'étude de l'activité cérébrale à l'exercice physique.

Certaines limites apparaissent toutefois. La NIRS manque de résolution spatiale (comparativement à la TEP et à l'IRMf), même si celle-ci reste meilleure que pour l'enregistrement EEG. De plus, cette technique n'offre pas la possibilité d'explorer le cortex en profondeur. Les mesures NIRS se limitent à une activité corticale relativement superficielle d'une profondeur maximum d'environ 3cm en dessous du scalp. Enfin, les mesures optiques collectées par NIRS contiennent des informations fonctionnelles concernant non seulement

l'activité corticale mais aussi les tissus intermédiaires comme le cuir chevelu et le crâne, ce qui nécessite de contrôler ces signaux dits « superficiels ». Ces derniers peuvent en effet masquer les signaux optiques liés à l'activité cérébrale (Takahashi et al., 2011). Pour contrer ce problème, l'inclusion de voies courtes au niveau des régions d'intérêt permet de mesurer et de contrôler le débit sanguin cutané et le bruit extra cortical (Scarpa et al., 2013).

2.3.2. UTILISATION DE LA NIRS DANS LES DOMAINES COGNITIF ET MOTEUR

Plusieurs études NIRS ont montré que les changements de concentration d'O₂Hb au sein du CPF pouvaient être détectés au cours de tâches mentales de calculs, de résolution de problèmes mathématiques ou d'observation d'images (Hock et al., 1995 ; Hoshi & Tamura, 1997 ; Power, Kushki, & Chau, 2012 ; Tanida, Sakatani, Takano, & Tagai, 2004 ; Villringer, Planck, Hock, Schleinkofer, & Dirnagl, 1993). Un nombre important d'études NIRS s'est aussi spécifiquement intéressé à la dynamique d'oxygénation préfrontale en réponse à différentes tâches impliquant le fonctionnement exécutif (e.g., mobilisant l'attention sélective, la flexibilité cognitive ou l'inhibition cognitive) (Fallgatter & Strik, 1997, 1998 ; Herrmann, Ehlis, & Fallgatter, 2003 ; Herrmann, Plichta, Ehlis, & Fallgatter, 2005 ; Schroeter, Zysset, & Von Cramon, 2004) . En investiguant les concentrations en O₂Hb et en HHb, les auteurs ont pu mettre en évidence que l'activité préfrontale variait en fonction de la demande neuropsychologique de la tâche cognitive proposée (Fallgatter & Strik, 1997 ; 1998 ; Herrmann et al., 2003) et augmentait lorsqu'un contrôle cognitif plus important était nécessaire (Herrmann et al., 2005 ; Schroeter et al., 2004).

La NIRS a aussi été utilisée depuis plus de vingt ans dans le domaine moteur afin d'étudier l'activité cérébrale lors de tâches motrices simples (Anwar et al., 2016 ; Gratton, Corballis, Cho, Fabiani, & Hood, 1995 ; Hirth et al., 1996) ou complexes (Lee, Jin, & An,

2019 ; Noah et al., 2015) et dans la réalisation de mouvements volontaires et involontaires (Franceschini, Fantini, Thompson, Culver, & Boas, 2003 ; Gibson et al., 2006 ; Kusaka et al., 2011). En étudiant les changements temporels et quantitatifs d'oxygénation corticale en fonction de différentes vitesses d'exécution lors d'une tâche motrice séquentielle, Obrig et al. (1996) ont constaté que la réponse d'oxygénation augmentait en amplitude pour des performances plus élevées. Les auteurs ont notamment indiqué que la NIRS était capable de détecter des changements (même minimes) dans la réponse hémodynamique corticale induite par des stimulations motrices.

La NIRS a aussi permis d'explorer le phénomène de fatigue, tant au niveau des sites périphériques que centraux (Bhambhani et al., 2007 ; Keramidas et al., 2011 ; Rupp & Perrey, 2008). Cet outil s'est avéré précieux dans l'étude de la réponse d'oxygénation corticale en réponse à la réalisation d'exercices physiques fatigants (incrémentaux ou menés à charge constante) impliquant le corps entier (González-Alonso et al., 2004 ; Goodall et al., 2012 ; Ide et al., 1999 ; Rooks et al., 2010 ; Rupp & Perrey, 2008 ; Shibuya et al., 2004) ou un groupe musculaire isolé (Bhambhani et al., 2014 ; Pereira et al., 2009). Pour faire face à la poursuite de l'exercice, il a été indiqué qu'une augmentation de l'oxygénation préfrontale était nécessaire. Cette activité hémodynamique est parfois suivie d'une diminution du niveau d'oxygénation avant l'arrêt d'un exercice conduit jusqu'à épuisement (Rooks et al., 2010). L'utilisation de la technique NIRS a ainsi permis de suggérer que le CPF et le contrôle cognitif qu'il implémente puissent jouer un rôle important dans le maintien et l'arrêt de l'exercice, comme abordé en section 2.3.1. du cadre théorique.

Dès lors, puisque l'O₂Hb enregistrée par NIRS semble se poser comme un indice neurovasculaire de l'activité corticale, l'analyse de ce signal pourrait s'avérer précieuse afin d'explorer l'implication des processus neurocognitifs implémentés au niveau du CPF et susceptibles d'impacter le maintien de l'effort.



CHAPITRE 3 : CONTRIBUTIONS PERSONNELLES

ÉTUDE 1

Testing the role of cognitive inhibition in physical endurance using high-definition transcranial direct current stimulation over the prefrontal cortex

Cette étude a fait l'objet d'une publication scientifique :

Denis, G., Zory, R., & Radel, R. (2019). Testing the role of cognitive inhibition in physical endurance using high-definition transcranial direct current stimulation over the prefrontal cortex. *Human Movement Science*.

1.1.Présentation de l'étude

Plusieurs études ont utilisé la tDCS afin de tester l'implication du cortex moteur dans le maintien de l'effort d'endurance, au travers d'une modulation de l'excitabilité neuronale de cette région (pour une revue, voir Angius et al., 2017). L'hétérogénéité des résultats obtenus ne permet pas de conforter l'hypothèse selon laquelle l'activité du cortex moteur serait impliquée dans le maintien de l'effort et la tolérance à la fatigue physique. Des études suggèrent aussi une contribution limitée de cette région au cours d'effort fatigant, au profit d'autres structures cérébrales telles que le CPF (Liu et al., 2003 ; 2007 ; Rupp et al., 2013). L'activité préfrontale relevée au cours d'un effort physique soutenu (Rooks et al., 2010) indique en effet que cette structure jouerait un rôle prépondérant dans la tolérance des niveaux élevés de fatigue et dans le maintien de l'exercice (Ekkekakis, 2009 ; Robertson & Marino, 2016). Si cette hypothèse reste à tester, au même titre que la nature de son implication, plusieurs auteurs envisagent que le CPF puisse exercer un contrôle inhibiteur sur les signaux aversifs de fatigue pour favoriser la poursuite de l'exercice (Angius et al., 2019 ; Ekkekakis, 2009 ; Perrey et al., 2016 ; Radel et al., 2017b). De plus, alors que le CPF implémente les fonctions exécutives et s'avère engagé dans des mécanismes d'autorégulation du comportement (Alvarez & Emory, 2006 ; Diamond, 2013), des études expérimentales indiquent une relation entre la fonction cognitive d'inhibition et la performance d'endurance (Angius et al., 2019 ; Cona et al., 2015 ; Martin et al., 2016 ; Pageaux et al., 2014). Compte tenu de ces informations, le CPF pourrait jouer un rôle dans le maintien de l'effort au travers d'un contrôle inhibiteur des coûts de l'effort signalant l'envie d'arrêter (Radel et al., 2017b). Alors que la décision de poursuivre l'exercice semble régie par l'interprétation des coûts estimés de l'effort (Meyniel et al., 2013), ce contrôle inhibiteur pourrait ainsi favoriser la motivation à poursuivre l'exercice.

L'objectif de cette première étude était d'investiguer le rôle de l'inhibition cognitive sur la performance d'endurance. Pour cela, une double tâche cognitivo-motrice a été utilisée au cours de laquelle les participants devaient maintenir une contraction isométrique jusqu'à épuisement tout en réalisant le plus précisément possible une tâche cognitive d'inhibition. Nous avons émis l'hypothèse qu'une facilitation de l'activité du CPF via une stimulation atDCS-HD du CPF dorsolatéral entraînerait une meilleure performance d'inhibition cognitive et par conséquent, une meilleure performance d'endurance par rapport à une condition SHAM. Nous nous attendions donc à observer un effet de médiation de la stimulation atDCS-HD sur le temps d'endurance par la fonction exécutive d'inhibition.

1.2 L'étude

Human Movement Science 67 (2019) 102507



Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Human Movement Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/humov



Testing the role of cognitive inhibition in physical endurance using high-definition transcranial direct current stimulation over the prefrontal cortex



Gauthier Denis^{*,1}, Raphael Zory, Rémi Radel

Université Côte d'Azur, LAMHESS, Nice, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Physical endurance
Anodal transcranial direct current stimulation
Dorsolateral prefrontal cortex
Executive function
Cognitive inhibition

ABSTRACT

The aim of this study was to clarify the role of the prefrontal cortex (PFC) in physical effort regulation. We hypothesized that the PFC would be progressively involved in physical endurance through the engagement of cognitive inhibition, which would be necessary to maintain effort by inhibiting fatigue-related cues. This hypothesis was examined using a double-blind, sham-controlled, within-subjects study ($N = 20$) using high-definition (HD) transcranial direct current stimulation (tDCS) over the right dorsolateral prefrontal cortex (dlPFC). Participants had to maintain a knee extensor contraction at 30% of their maximal force while simultaneously performing an Eriksen flanker task to evaluate their inhibition performance during the task. Anodal stimulation of the dlPFC influenced response to the cognitive task during exercise, as seen by slower response times and better accuracy. However, it did not lead to any measurable improvement in cognitive inhibition and did not influence endurance time. There was no correlation between cognitive inhibition and the maintenance of physical effort. This result does not indicate a relationship between cognitive inhibition and endurance performance. The contribution of the PFC in physical endurance could be explained through its involvement on decisional processes.

1. Introduction

An increasing number of studies have tried to understand the brain's involvement in the regulation of physical effort (Ekkekakis, 2009; Tanaka & Watanabe, 2012; Robertson & Marino, 2016; McMorris, Barwood, & Corbett, 2018). The development of neuromodulation techniques for therapeutic (Roche, Geiger, & Bussel, 2015) purposes or sports training (Reardon, 2016) also testifies that the facilitation of the brain activity is an important social issue. In this context, specifying the regions and brain mechanisms involved in the tolerance of painful physical sensations becomes necessary. While fatigue of the musculoskeletal and cardiorespiratory systems certainly strongly influences the cessation of effort (Enoka & Duchateau, 2008), this relationship is indirect; effort termination is probably better reflected by the neural interpretation of signals of fatigue from the peripheral system (McMorris et al., 2018). Accordingly, it has been shown that manipulating cognitive factors alone can result in different endurance times for a similar physical load (e.g., Ducrocq, Hureau, Meste, & Blain, 2017; Radel, Brisswalter, & Perrey, 2017; see also McCormick, Meijen, & Marcora, 2015 for a review). However, the neurocognitive mechanisms underlying the maintenance of physical effort remain largely unknown.

* Corresponding author at: Laboratoire Motricité Humaine Education Sport Santé, 261 Boulevard du Mercantour, 06205 Nice Cédex 3, France.
E-mail address: denis.gauthier06@gmail.com (G. Denis).

¹ ORCID: 0000-0002-8598-8163.

<https://doi.org/10.1016/j.humov.2019.102507>

Received 9 April 2019; Received in revised form 21 June 2019; Accepted 26 July 2019

Available online 05 August 2019

0167-9457/ © 2019 Elsevier B.V. All rights reserved.

The primary motor cortex (PMC) has a well-known role in motor control and may therefore represent a candidate area for the maintenance of physical effort. A causal role of the PMC on endurance has been directly tested using transcranial direct current stimulation (tDCS), which can modulate the neuronal excitability of this region (see [Nitsche et al., 2008](#) for a review). The heterogeneity of the results reported by studies investigating the effect of tDCS stimulation over the PMC on endurance performance does not support the conclusion that an increase in PMC excitability results in a higher capacity to endure physical effort (see [Angius, Hopker, & Mauger, 2017](#) for a review). Neuroimaging studies have highlighted the contribution of other cortical regions in the maintenance of physical effort. For example, a functional magnetic resonance imaging (fMRI) study indicated that, in addition to sensorimotor areas, frontal areas (the prefrontal cortex [PFC] and the anterior cingulate gyrus) were also engaged during a sustained contraction task ([Liu et al., 2003](#)). Near infrared spectroscopy (NIRS) studies have also consistently reported an increase of PFC activity during sustained exercise (see [Rooks, Thom, McCully, & Dishman, 2010](#) for a meta-analysis). Because NIRS studies have also frequently observed during the physical effort a decline of PFC activity just before the cessation of exercise ([Bhambhani, Malik, & Moorkerjee, 2007](#); [Rupp & Perrey, 2008](#); [Tempest, Eston, & Parfitt, 2014](#)), it has been suggested that the PFC plays an important role in the maintenance of physical effort ([Ekkekakis, 2009](#); [Robertson & Marino, 2016](#)). Traditionally, the PFC has been associated with cognitive rather than motor functions; thus, it has been suggested that PFC activity reflects the mobilization of inhibitory control mechanisms and, more precisely, cognitive inhibition ([Ekkekakis, 2009](#); [Perrey, Radel, & Brisswalter, 2016](#)).

Cognitive inhibition is an executive function that relies heavily on prefrontal structures such as the inferior frontal cortex and dorsolateral PFC (dlPFC) ([Aron, 2007](#)). Cognitive inhibition is characterized by the blocking of automatically triggered processes when they prove to be unsuitable ([Burle, Van den Wildenberg, & Ridderinkhof, 2005](#)). More specifically, it allows individuals to suppress the impulses that compete with their voluntary goals. In the context of physical endurance, this might be seen as the conflict between an individual's conscious goal to maintain effort/perform well and the peripheral signals of fatigue that lead to an impulse to stop. According to the hypothesis formulated by [Ekkekakis \(2009\)](#), as exercise intensity increases, cognitive mechanisms in the PFC may become active by exerting an inhibitory control over aversive stimuli to regulate the negative affective response. The maintenance of effort would therefore require the inhibition of painful physical sensations, a consequence of muscular activity during intense physical exercise ([Cook, O'Connor, Eubanks, Smith, & Lee, 1997](#)). This hypothesis is in line with several recent findings and theoretical propositions. For example, in a study that evaluated the cognitive determinants of pain sensitivity ([Oosterman, Dijkerman, Kessels, & Scherder, 2010](#)), only inhibition performance was associated with pain resistance. Specifically, better cognitive inhibition in a cognitive task was related to an increased immersion time and decreased pain sensitivity. [Radel, Brisswalter et al., 2017](#) proposed that the maintenance of ongoing physical exercise mainly relies on inhibition and a recent study ([Cona et al., 2015](#)) indicated that inhibition could distinguish the best ultra-marathon runners from the others, with a better cognitive inhibition performance for the best runners.

While previous work has therefore indicated there to be a relationship between cognitive inhibitory control and the maintenance of physical effort ([Cona et al., 2015](#); [Ekkekakis, 2009](#); [Perrey et al., 2016](#)), this has not yet been demonstrated experimentally. Thus, the objective of this study was to investigate the role of cognitive inhibition in physical endurance. To manipulate cognitive functions, tDCS was used to increase spontaneous cortical activity ([Kuo & Nitsche, 2012](#)). Although the results observed in literature report heterogeneous effects of single-session tDCS on cognitive and executive functioning ([Horvath, Forte, & Carter, 2015](#); [Strobach & Antonenko, 2017](#)), this stimulation technique have indeed been shown to modulate cognitive processes in a multitude of studies (see [Kuo & Nitsche, 2012](#) for a review). More specifically, tDCS over the PFC leads to modulations of executive functioning, including inhibition performance and makes it possible to make assumptions about the cognitive mechanisms underlying these modulations ([Strobach & Antonenko, 2017](#)). It was found that, compared to a sham condition, an anodal stimulation centered over the dlPFC led to an improvement in inhibition performance, as indexed by a decreased Stroop interference effect ([Jeon & Han, 2012](#); [Loftus, Yalcin, Baughman, Vanman, & Hagger, 2015](#)) and a quicker post-conflict adjustment in the flanker task ([Gbadeyan, McMahon, Steinhauer, & Meinzer, 2016](#)). In our study, high-definition tDCS (HD-tDCS) was used to attain a focal stimulation ([Datta et al., 2009](#); [Datta, Elwassif, Battaglia, & Bikson, 2008](#)) of the PFC and to avoid unwanted modulation of other regions. Anodal stimulation was centered around the right dlPFC, which is an area that has been linked to cognitive inhibition ([Cipolotti et al., 2016](#)). We hypothesized that active tDCS stimulation over the right dlPFC would result in better cognitive inhibition performance, and in turn, lead to better endurance performance compared to a sham tDCS condition. The Eriksen flanker task was implemented during the physical task to measure inhibition performance ([Eriksen & Eriksen, 1974](#)). We therefore expected to observe a mediation effect of HD-tDCS on endurance times by the executive function of inhibition. This mediation would experimentally specify the role of CPF in the maintenance of physical effort through an inhibitory control over painful physical sensations.

2. Material and methods

2.1. Participants

In line with previous studies that have reported a moderate-to-large size effect of anodal tDCS on inhibition ([Gbadeyan et al., 2016](#); [Jeon & Han, 2012](#); [Loftus et al., 2015](#)), we estimated, thanks to a power analysis, that at least 19 participants would be required to find a significant effect ($\alpha = 0.05$) of this magnitude ($d = 0.60$) with an 80% chance level. Accordingly, 20 right-handed healthy adults participated in the study (7 female, 13 male, 20.55 ± 1.73 years old). Participants were students of a French university who participated in exchange for course credits. Participants signed a consent form to participate in the study but remained unaware of the specific research hypotheses. To respect safety recommendations for the use of tDCS ([Woods et al., 2016](#)), exclusion criteria were the presence of metal in the head, a pacemaker, or brain injury. The study was conducted in accordance with ethical

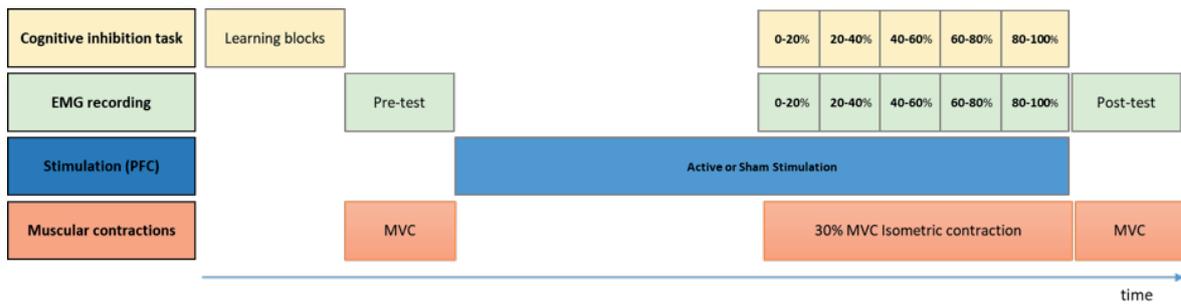


Fig. 1. Illustration of the protocol of an experimental session. Notes: EMG: Electromyography; MVC: Maximal Voluntary Contraction; PFC: Prefrontal Cortex.

standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki. Approval of the study was obtained from the ethics committee of the University.

2.2. Procedure

Participants were invited to the laboratory on two separate occasions that were held at the same time of day. To eliminate the effects of residual fatigue, the two sessions were separated by a minimum of four days. Participants were instructed to abstain from any vigorous exercise for 24 h before the session, and to sleep at least 7 h the night before. Apart from the type of stimulation (anodal tDCS over the right dlPFC or sham stimulation), all sessions were identical (Fig. 1). For each session, participants were first equipped with electromyography (EMG) electrodes on the *vastus lateralis* (VL) and tDCS electrodes on the scalp. The participants were then seated in a dynamometric chair with the right leg (right ankle) fixed on a padded support that allowed the knee to form an angle of 90 degrees. Learning of the cognitive task was then implemented, whereby participants had to complete four 2-min blocks of the Eriksen flanker task. Additional blocks were carried out if the learning criteria were not achieved, including a between-block performance variability under 5%, an average reaction time (RT) that was less than 550 ms, and a response accuracy above 85%. In the second experimental session, participants completed the same number of task blocks to control for the potential effects of cognitive fatigue.

The motor task required participants to exert an upward-directed force with their right leg using the quadriceps (Angius, Pageaux, Hopker, Marcora, & Mauger, 2016) and each test session consisted of an MVC pre and post endurance motor task. The expected movement was brought to the knowledge of the participant during the warm-up before the MVC pre. Without additional weight on the pulley system, participants had to maintain the load above the ground for 5 s during 10 repetitions. To determine the maximal voluntary contraction (MVC) force, participants were first instructed to exert a maximal force for 3 s. Each MVC measure included two trials separated by a 60 s rest period. For each session, the largest peak value was retained as the MVC force and used to calculate the target force in the endurance task. Immediately after the MVC measurement, the tDCS stimulation conditions began in a double-blinded fashion. The first 10 min of stimulation was applied to increase the chances of modulating PFC activity during the upcoming task. Stimulation was maintained during the endurance task. The aim of this stimulation design was to facilitate cognitive inhibition, which would in turn lead to better endurance performance in the active stimulation condition (Hogeveen et al., 2016). By pulling a wire strapped to their ankle, participants had to exert the force required to hold a weight above the ground through a pulley system. After accounting for all friction forces, the necessary force to lift the weight corresponded to 30% of their MVC. The task was terminated when the participant was no longer able to maintain the weight above the ground. When the weight was close to the ground, participants were warned by a contact between their calves and an elastic band. In parallel with this sustained contraction task, participants had to perform the Eriksen flanker task. The cognitive task continued for as long as the participant was able to maintain the contraction. Immediately after stopping the task, the MVC force was assessed again in the same way as in the first measurement. Participants were then asked to evaluate their rating of perceived exertion (RPE) using a visual analogue scale (VAS). The use of a VAS avoids memorization of responses from one session to the next (Grant et al., 1999).

2.2.1. Force recording

The signal from the force transducer was sampled at 100 Hz using an MP100 acquisition unit and the AcqKnowledge software (BIOPAC, Goleta, CA, USA). The dynamometric chair measured knee extension force using a torque transducer (SM 2000N, Interface, Scottsdale, USA). The pre-post task MVC difference was calculated to measure the extent of fatigue.

2.2.2. EMG recording

EMG activity was recorded using 8-mm Ag/AgCl surface electrodes placed over the VL. EMG was recorded continuously during the whole experimental session using a BIOPAC MP100 system and AcqKnowledge software. The signal was filtered (3.5–350 Hz), pre-amplified ($\times 1000$), and sampled at 2 kHz. For the MVC, the root mean square (RMS) of EMG activity was calculated over a 500-ms period around the highest MVC value (i.e., 250 ms before and 250 ms after the peak MVC). During the endurance task, RMS was calculated over five-time periods (corresponding to 0–20, 20–40, 40–60, 60–80, and 80–100% of the total duration).

2.2.3. Cognitive task

Cognitive inhibition was measured using a version of the Eriksen flanker task (Eriksen & Eriksen, 1974). Each trial began with the presentation of a fixation cross at the center of the screen. After 200 ms, the stimulus was presented and participants had to respond according to the direction indicated by the central arrow. Delivery of the response turned off the stimulus. When participants failed to respond within 1500 ms, the trial was terminated and the next trial began immediately. The task comprised two types of trials occurring with the same probability, as follows: congruent (CO) trials (all arrows were uni-directional) and incongruent (IN) trials (50% of central arrows were contra-directional). In this version, each group of arrows were randomly displayed at the top or at the bottom of the screen (Schmit et al., 2015) to prevent participants to focus their gaze on one point of the screen in order to avoid the flankers. Performance was calculated for five time periods (corresponding to 0–20, 20–40, 40–60, 60–80, and 80–100% of the total duration). RT and accuracy (% correct) of each type of stimuli were recorded. In addition, a number of other inhibition indexes were considered. The flanker effect, which represents the time required to resolve the interference, was obtained by subtracting RT in IN trials from RT in CO trials. We also looked at this flanker effect in the 20% of the longest trials, as these trials reflect more inhibition as this cognitive function is a slow and controlled process that takes time to build up (Ridderinkhof, Van Den Wildenberg, Wijnen, & Burle, 2004). Because an effect of tDCS on conflict adaptation has been observed in previous work (Gbadeyan et al., 2016), we also analyzed modulation of the flanker effect as a function of the type of preceding trial.

2.2.4. tDCS manipulation

Direct current stimulation was delivered using a StarStim wireless neurostimulator (Neuroelectrics, Barcelona, Spain). A 4×1 HD-tDCS montage was used to provide focal stimulation (Villamar et al., 2013). The central anode electrode was located as close as possible to the coordinates corresponding to the center of mass of the right dlPFC (MNI: $x = 40$, $y = 14$, $z = 28$) during the cognitive inhibition tasks (Nee, Wager, & Jonides, 2007). The real localization was obtained using 3D digitization (Patriot, Polhemus, Colchester, VT, USA). The four cathode electrodes were located at a distance of 3.5 cm around the anode electrode to ensure that the current would reach the cortical layer while maintaining a focal stimulation. Fig. 2 illustrates the simulation of the electric field distribution for this montage using the StimWeaver option of NIC software (version 2.0, Neuroelectrics, Barcelona, Spain). The set of electrodes was held in place using a thermoplastic curved plate connected to elastic bands that were attached around the head. Following recommendations to optimize comfort and safety, Ag/AgCl sintered ring electrodes were used (Minhas et al., 2010) with a conductive gel. Impedance of each electrode was kept under 5 kOhm. If the impedance exceeded this limit during testing, the experimental session was cancelled and participants were asked to reschedule the session for another time. Current intensity was set at 2 mA in all HD-tDCS sessions. Depending on the experimental sessions, participants received either an anodal stimulation over the right dlPFC or a sham session (over the right dlPFC). The double-blind mode of the NIC software was used to ensure that neither the experimenter nor the participants knew if the session included real or sham stimulation. Each session file was prepared in advance by an independent person and the name of the file launched by the experimenter did not contain any identifying information about the condition. The order of the sessions was randomized and counterbalanced across participants. In each session, the stimulation began 10 min before the task and was maintained during the entire task (Fig. 1). For the sham condition, the electrical current was only applied during the first and last 30 s of stimulation to induce the same cutaneous sensation as real stimulation.

2.2.5. Data analysis

All results were screened for extreme values using the outlier labelling rule, which consisted of multiplying the difference between the first and the third quartile by a factor of 2.2 to obtain a higher (by adding the product to the third quartile) and lower (by subtracting the product of the first quartile) boundaries to the data (Hoaglin & Iglewicz, 1987). In case of detection, these values were

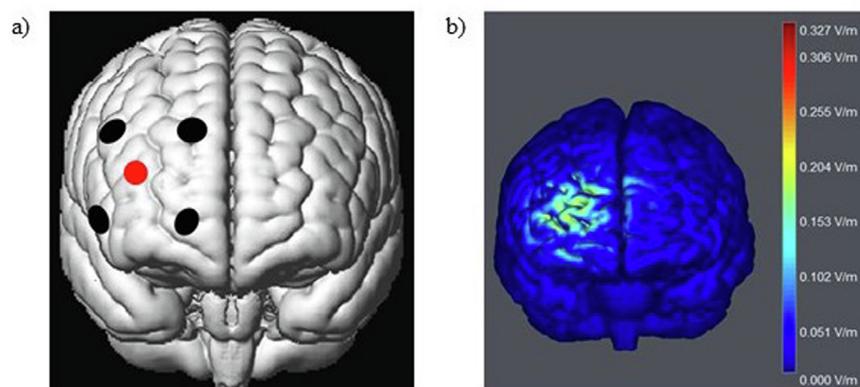


Fig. 2. Cortical projection of the tDCS electrodes (one anode in red and four surrounding electrodes for the current return in black). a) representation of the montage for active or sham stimulation of the prefrontal cortex; b) representation of the simulation of the electric field distribution on the gray matter surface (in V/m) elicited by the anodal stimulation of the prefrontal cortex. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

removed. The distribution of all variables was visually inspected and checked using the Shapiro-Wilk and Kolmogorov-Smirnov tests. Linear mixed models (LMM) were used to analyze normally distributed data, and generalized linear mixed models (GLMM) were used for non-normal data. If no known distributions could be fitted to the data for the GLMM, LMM were used after normalizing the data using the Box-Cox method (Box & Cox, 1964; Osborne, 2010). LMM or GLMM were used for statistical testing because they can attain a higher level of statistical power than traditional repeated measures analysis of variance (Ma, Mazumdar, & Memtsoudis, 2013) and are also recommended to prevent type 1 errors (Boisgontier & Cheval, 2016). A random intercepts effect structured by participants was included to control for the non-independence of the data and inter-subject variability. In line with recent recommendations (Barr, Levy, Scheepers, & Tily, 2013), models with and without inclusion of a random slopes effect of the tDCS condition were compared using the Akaike information criterion, and the model with the smallest Akaike information criterion was retained.

The LMM for the analysis of endurance time included the order of the experimental sessions (to control for order effects) and tDCS condition (active vs. sham stimulation) as fixed factors. In addition to these factors, a fixed factor representing the measurement time was included in the LMM for the analysis of EMG and cognitive performance results. A factor representing the type of the preceding trial (CO vs. IN) was included in the model on conflict adaptation. For each dependent variable, Cohen's *ds* were calculated to represent the effect size of the condition effect using the difference of the exact means and standard deviations between the HD-tDCS and sham sessions.

To identify a possible mediation effect of tDCS on endurance time via cognitive inhibition, we first explored the correlation between indexes of inhibition (the Flanker effect) and endurance time. The mediation hypothesis was then statistically tested using the PROCESS toolbox (Hayes, 2012). Condition (right dlPFC HD-tDCS or sham stimulation) was used as the independent variable, the Flanker effect as the mediator, and session order as a covariate for the prediction of the dependent variable (endurance time).

3. Results

3.1. Endurance time

The LMM for endurance time (without random slopes of the condition) revealed no significant main effect of stimulation condition [$F(1,18) = 1.175, p = .293$], whereby there was no significant difference between the sham (226.967 ± 101.275 s) and active (251.826 ± 98.330 s) stimulation conditions (Table 1; Fig. 3), and a small effect size ($d = 0.25$).

3.2. Rating of perceived exertion

The LMM for RPE (without random slopes of the condition) revealed no significant main effect of stimulation [$F(1,18) = 0.006, p = 0.941, d < 0.1$], whereby there was no significant difference between the sham (7.405 ± 1.014) and active (7.410 ± 1.084) stimulation conditions.

3.3. Force recording

The LMM for MVC force (without random slopes of the condition) revealed a significant main effect of the time of measurement [$F(1,56) = 46,940, p < 0.001$], whereby there was a decrease in MVC force from the pre-test (49.962 ± 9.546 K/g) to the post-test (45.923 ± 10.05 K/g). There was no significant main effect of stimulation condition on MVC force [$F(1,56) = 0.168, p = .684, d < 0.1$] and no interaction [$F(1,56) = 0.072, p = .789$].

3.4. Electromyography

3.4.1. During MVC

The EMG-RMS data of the VL were normalized using a Box-Cox transformation. The LMM (without random slopes of the condition) revealed no significant effect of the time of measurement from the pre-test to the post-test [$F(1,56) = 2.963, p = .091$] or of the stimulation condition [$F(1,56) = 0.695, p = 0.408, d < 0.1$], and no interaction [$F(1,56) = 0.122, p = .728$].

3.4.2. During sustained contraction task

The EMG-RMS data of the VL were normalized using a Box-Cox transformation. The LMM for EMG-RMS (with random slopes of the condition) revealed a significant effect of the time of measurement [$F(1,157.025) = 94.393, p < 0.001$], whereby VL activity increased over time in both conditions. However, there was no significant main effect of stimulation condition [$F(1,24.825) = 3.547, p = .071, d < 0.1$] and no interaction [$F(1,157.025) = 2.073, p = .152$].

3.5. Cognitive task

3.5.1. Response time

Over the total duration of the task (239.396 ± 99.326 s), RTs were calculated for correct responses only (6894 correct responses analyzed), excluding the first trial (start of the task), the last trial (end of the task), and quick responses (RTs less than 100 ms), which were considered as anticipations. The GLMM on RT data was modelled with a gamma function (Lo & Andrews, 2015). The GLMM (without random slopes of the condition) revealed a main effect of the type of trial on RTs, whereby subjects had slower RTs in IN

Table 1
 Values of endurance time, MVC pre and post endurance task and force required for the endurance task for each trial of the study. Notes: MVC: Maximal Voluntary Contraction; 30% MVC: force required for the endurance task; PFC: Prefrontal cortex; HD-IDCS: High-definition transcranial direct current stimulation; Session: Order of the session; SD: Standard deviation.

Subject	PFC HD-IDCS									
	Session	Endurance time (s)	30%MVC (k/g)	MVC PRE (k/g)	MVC POST (k/g)	Session	Endurance time (s)	30%MVC (k/g)	MVC PRE (k/g)	MVC POST (k/g)
1	2	225,4	22,8	76,3	71,6	1	288,5	20,6	68,9	64,7
2	2	195,1	16,9	56,4	60	1	177	16,7	55,8	53,9
3	2	291,7	17,4	58,2	57,3	1	302	18,5	61,9	60,1
4	1	209,1	13,3	44,5	41,5	2	227	13,3	44,6	37,6
5	1	215,9	14,1	47,2	37,1	2	532,8	13,9	46,5	34,2
6	1	215	11,8	39,5	38,8	2	242,4	12	40	38,3
7	2	155,6	11,7	39,1	37,0	1	217	12	40,1	40,8
8	2	134	13,3	44,3	40,1	1	139,5	14,7	49	43,5
9	1	181,3	17,6	58,8	52,1	2	184,3	18	60,3	59,5
10	2	298,1	13,9	46,3	35,0	1	337,7	13,4	44,9	34,9
11	1	144,7	16,4	54,7	51,5	2	134,1	16,3	54,5	52
12	2	327	17,8	59,6	51,1	1	248,3	19,4	64,8	57,6
13	1	189,2	12,5	41,7	38,2	2	176,4	12	40,2	37,6
14	1	75,6	15,3	51,2	48,7	2	79,68	15,9	53,2	50,2
15	1	543,1	11,6	38,8	35,1	2	372,3	11,9	39,6	31,
16	1	171,9	12,8	42,9	42,3	2	287,1	12,7	42,6	40,9
17	1	266,5	15,8	52,9	49,8	2	306	15,9	53,1	46,9
18	2	317,8	15,8	52,9	49	2	274,8	16,7	55,6	49,7
19	2	267,6	16,6	55,4	51	1	268,2	15,7	52,5	52,4
20	1	114,5	10,2	34,2	29,7	2	241,3	10,2	34,17	31,9
Mean ± SD		226,9 ± 101,2	14,9 ± 2,9	49,7 ± 9,8	45,8 ± 10,1		251,8 ± 98,3	15 ± 2,8	50,1 ± 9,4	45,9 ± 10,1

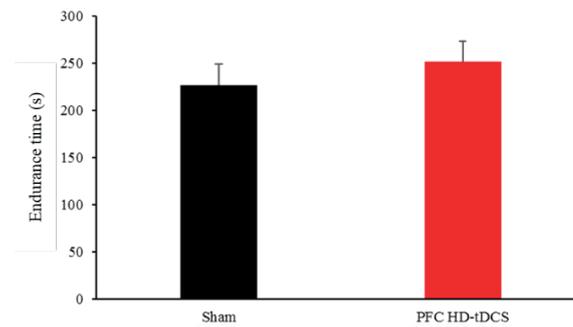


Fig. 3. Endurance time as a function of the tDCS condition (sham or HD-tDCS, centered over the PFC). *Notes:* Error bars represent the standard errors of the mean. PFC: Prefrontal cortex; HD-tDCS: High-definition transcranial direct current stimulation.

trials than in CON trials (482.10 ms vs. 553.86 ms). However, this factor also interacted with the time of measurement (treated as a continuous variable) [$F(1, 6885) = 10.913, p = .001$]. While RT decreased over time for compatible trials [$F(4, 3950) = 1.882, p = .111$], it increased for incompatible trials [$F(4, 2931) = 3.948, p = .003$]. A main effect of stimulation condition on RTs was found [$F(1, 6885) = 5.991, p = .014, d < 0.1$], whereby participants responded faster in the sham condition than in the dlPFC stimulation condition (508.83 ms vs. 511.27 ms). Interestingly, the stimulation condition also interacted with the time of measurement [$F(1, 6885) = 5.509, p = .019$; Fig. 4]; RT increased over time in the sham condition [$F(4, 3322) = 2.958, p = .019$], but remained stable in the dlPFC stimulation condition [$F(4, 3558) = 1.001, p = .406$].

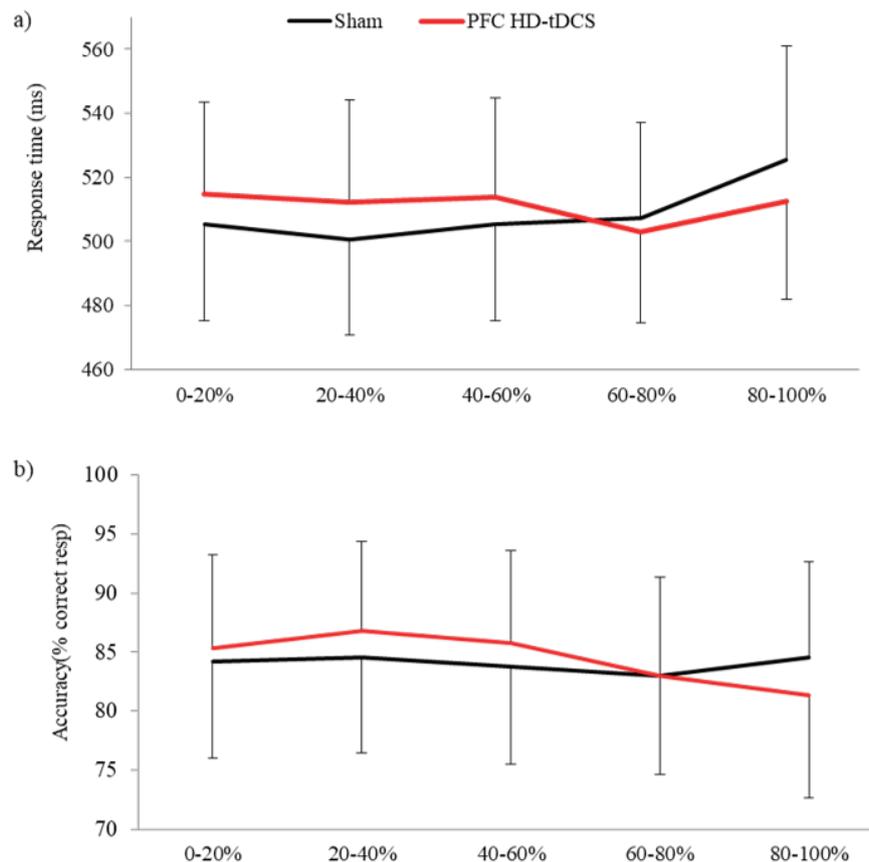


Fig. 4. Response time (a) and accuracy (b) as a function of the tDCS condition (sham or HD-tDCS, centered over the PFC). *Notes:* Error bars represent the standard errors of the mean. PFC: Prefrontal cortex; HD-tDCS: High-definition transcranial direct current stimulation.

3.5.2. Accuracy

The analysis of accuracy included all trials except the first trial, the last trial, and trials with a RT less than 100 ms (8184 trials analyzed). The GLMM on accuracy was modelled with a logistic function to account for binary data. The GLMM (without random slopes of the condition) showed a main effect of the type of trial [$F(1, 8175) = 71.490, p = .000$], whereby there was a lower accuracy for incompatible trials than for compatible trials (71.9% vs. 96.4% accuracy, respectively). There was an interaction effect between the type of trial and the time of measurement [$F(1,8175) = 10.968, p = .001$]. While accuracy increased over time in compatible trials [$F(4,4091) = 0.539, p = .707$], it deteriorated over time for incompatible trials [$F(4,4071) = 3.554, p = .007$]. There was a significant main effect of stimulation condition on accuracy [$F(1,8175) = 4.039, p = .044, d = 0.28$], whereby participants responded more accurately in the dlPFC stimulation condition than in the sham condition (84.4% vs. 84.0%). There was also an interaction between the stimulation condition and the time of measurement [$F(1,8175) = 4.039, p < .05$; Fig. 3]. While accuracy remained stable during the task in the sham condition [$F(4,3955) = 0.307, p = .873$], it deteriorated over time in the dlPFC stimulation condition [$F(4,4215) = 4.479, p = .001$].

3.5.3. Measures of inhibition

For the Flanker effect, the LMM for delta (without random slopes of the condition) revealed no significant main effect of stimulation condition ($d = 0.12$) and no interaction between stimulation condition and the time of measurement ($ps > 0.05$). For the Flanker effect at long RTs, the LMM (without random slopes of the condition) revealed no significant main effect of condition ($d < 0.1$) and no interaction between the condition and the time of measurement ($ps > 0.05$). Concerning conflict adaptation, the GLMM (without random slopes of the condition) revealed a significant effect of the preceding trial type on RT [$F(1,6812) = 8.547, p = .003$], whereby RTs were longer after an incompatible trial than after a compatible trial (510.55 vs. 519.96 ms). There was a significant interaction between the type of trial and the preceding trial accuracy [$F(1,6812) = 18.265, p = .000$]; RTs increased for incompatible trials when the preceding trials were correct [$F(4,5742) = 383.701, p = .000$] or incorrect [$F(1,1066) = 56.504, p = .000$].

3.5.4. Relationship between endurance time and cognitive inhibition

The results indicated that endurance time was not associated with the Flanker effect ($r = 0.007, p = .967$) or with the Flanker effect at long RTs ($r = -0.034, p = .833$; Fig. 5). The mediation model was not supported because the preliminary assumptions were not met; the independent variable had no effect on the mediator and on the dependent variables, and the mediator also had no effect on the dependent variable.

4. Discussion

This study examined the role of cognitive inhibition on the maintenance of physical effort. Our hypothesis was that facilitation of PFC activity would improve the capacity for cognitive inhibition and, in turn, delay the cessation of effort. Our results indicated that if the physical task successfully generated physical fatigue (increased the EMG signal throughout the task and decreased maximal force after the task), the electrical stimulation of the right dlPFC did not lead to any increase in endurance time. Furthermore, stimulation of the right dlPFC did not affect cognitive inhibition performance. Finally, we found no correlation between the maintenance of physical effort and cognitive inhibition. These observations are discussed separately below.

4.1. The impact of tDCS on endurance time

Contrary to our hypothesis, the use of anodal stimulation over the PFC did not lead to longer endurance times. However, it should be noted that similar null results have been reported by previous studies that attempted to influence physical endurance by modulating cortical excitability using tDCS (Kan, Dundas, & Nosaka, 2013; Muthalib, Kan, Nosaka, & Perrey, 2013; Williams, Hoffman, & Clark, 2013; Radel, Tempest, Denis, Besson, & Zory, 2017). Despite these results, recent reviews have indicated that the net effect resulting from all these previous studies was nonetheless positive, and of a moderate amplitude (Angius et al., 2016; Radel, Tempest et al., 2017). That said, the reliability of many previous studies is questionable due to a lack of double-blinding of experimental conditions, and a small sample sizes. We used double-blinding and an HD stimulation technique to provide better methodological control than conventional stimulation (Caparelli-Daquer et al., 2012). Most previous studies that have examined the effect of tDCS on physical endurance were also limited by the use of non-focal stimulation. Despite the diversity of configurations proposed in their placement (extracerebral; cephalic: uni-hemispheric or bi-hemispheric) (Angius et al., 2017), the use of conventional tDCS protocols (two sponge electrodes) does not provide focal stimulation. For example, a recent study observed a significant improvement in endurance time with tDCS over the motor cortex, but concluded that this improvement was not due to changes in motor cortex excitability (Abdelmoula, Baudry, & Duchateau, 2016). The authors hypothesized that the use of non-focal tDCS may have influenced the activity of other cortical areas, which could have been responsible for the longer endurance time. These results lead us to believe that other regions benefit from the tDCS more than the motor cortex thus highlighting the importance to use a focal stimulation to ensure a precise determination of the neural structure responsible for the effect.

Following the proposition by Robertson and Marino (2016) about the implication of the PFC in the maintenance of physical effort, our focal stimulation was centered over the right dlPFC. Only one previous study has tested the effect of an anodal HD-tDCS stimulation centered on the right PFC, and similar non-significant results were reported (Radel, Tempest et al., 2017). If an effect exists, it is possible that it would be of a small amplitude and could therefore not be observed in these studies as doing so would require a

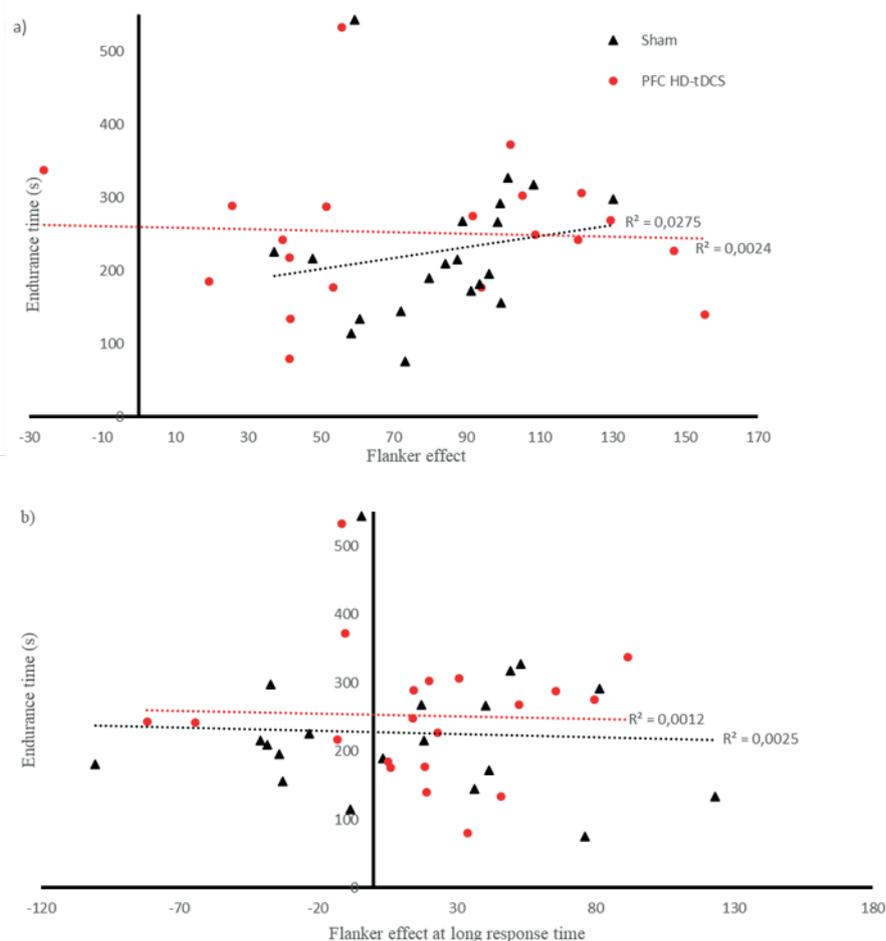


Fig. 5. Correlation between cognitive inhibition and physical endurance. a) the correlation between endurance time and the flanker effect; b) the correlation between endurance time and the flanker effect for longer response times. *Notes:* PFC: Prefrontal cortex; HD-tDCS: High-definition transcranial direct current stimulation.

very high level of power. It should also be noted that there is now a growing consensus for the presence of variability in the individual responses to non-invasive brain stimulation (Guerra, López-Alonso, Cheeran, & Suppa, 2017), and to HD-tDCS specifically (Wiethoff, Hamada, & Rothwell, 2014). However, even if we accept the interpretation that an increase in excitability of the right dlPFC does not modulate physical endurance, this does not entirely rule out the potential contribution of the PFC during endurance tasks. Other regions of the PFC that were not targeted by our HD-tDCS manipulation (e.g., the medial frontal cortex, inferior frontal cortex, and the left lateral PFC) might still contribute to the maintenance of the physical effort. For example, because endurance performance also reportedly depends on decision making (Robertson & Marino, 2016; McMorris et al., 2018), the medial PFC might play an important role through its involvement in the evaluation of costs (pain, fatigue, effort) and benefits (objectives, goals, rewards) of a given task (Domenech & Koechlin, 2015; Kringelbach, 2005). With this in mind, it would be interesting to determine if modulation of orbitofrontal cortex activity would modify endurance performance through the alteration of decisional processes. Neuroimaging techniques such as fMRI, EEG or NIRS could be used to measure neurophysiological responses elicited by the modulation of cortical activity. This methodological precaution advised by Wörsching et al. (2016) could serve as a manipulation check for the efficiency of the anodal or cathodal stimulation and establish a causal link between the orbitofrontal PFC and endurance performance.

4.2. Impact of tDCS on cognitive inhibition

We found an effect of the HD-tDCS manipulation on general cognitive behavior during the Eriksen flanker task. The focal tDCS manipulation over the right PFC therefore successfully modulated cognitive activity. Specifically, participants respond slower and more accurately in anodal stimulation condition. The speed/accuracy trade-off also evolved differently throughout the task depending on the stimulation conditions as indexed by slower RTs and a stable accuracy over time in the sham condition, while the anodal stimulation led to a decline in accuracy but no RT slowdown over time (Fig. 4). This result corresponds to results from recent

systematic reviews and meta-analysis, which also showed that tDCS leads to modulations of executive functioning (Strobach & Antonenko, 2017) and more particularly that anodal tDCS over the dlPFC influences RTs and accuracy on cognitive tasks (Dedoncker, Brunoni, Baeken, & Vanderhasselt, 2016; Hill, Fitzgerald, & Hoy, 2016).

However, besides these strategic effects on the task response, we found no clear changes on cognitive inhibition which reinforces the idea that the effects of tDCS on executive functions are unclear (Steinberg, Pixa, & Fregni, 2019; Horvath et al., 2015). We derived different metrics to reflect cognitive inhibition (i.e., the Flanker effect to represent the time taken to solve the interference; the Flanker effect at longer RTs, for which inhibition is usually more visible; and conflict adaptation to represent adjustment after incompatible trials) but failed to observe any effects of stimulation condition on any of these measures. This finding contrasts with previous reports that tDCS stimulation of the lateral PFC improved conflict adaptation during a flanker task (Gbadeyan et al., 2016) and reduced the time needed to solve interference (Jeon & Han, 2012; Loftus et al., 2015). It is difficult to explain the origins of these different results. The inter- and intra-individual variability in response to tDCS stimulation could be a candidate, as high variability has been observed not only in the motor domain but also in cognitive responses (Summers, Kang, & Cauraugh, 2016).

4.3. Relationship between cognitive inhibition and physical endurance

An important objective of the present study was to test the role of cognitive inhibition on physical endurance. For this reason, we also looked at the correlation between the different inhibition indexes and endurance time but found no significant correlations. The effect size suggests that this absence of correlation is not likely to be due to a lack of statistical power. These results are not in line with some previous studies that reported an influence of a cognitive inhibition task on a subsequent running time trial performance (Pageaux, Lepers, Dietz, & Marcora, 2014) or observed a significant correlation between inhibition capacity and endurance performance (Cona et al., 2015). Similarly, a previous study highlighted that cognitive inhibition was associated with pain resistance (Oosterman et al., 2010). Since physical effort may cause painful sensations, these results suggest a role for cognitive inhibition performance in endurance performance. Besides cognitive inhibition, other studies have shown that attention might play an important role in endurance performance (Masters & Ogles, 1998; Brick, Campbell, Metcalfe, Mair, & Macintyre, 2016; Brick, MacIntyre, & Campbell, 2016). Because inhibitory processes are required to adopt an effective attentional strategy (Hasher, Lustig, & Zacks, 2007), these results provide indirect support for the role of inhibition in endurance performance.

There are several potential reasons for the differences between previous findings and our own, which failed to find a significant correlation between cognitive inhibition and endurance. First, inhibition is not always treated as a unitary concept, and some models distinguish cognitive inhibition from response inhibition and behavioral inhibition (Howard, Johnson, & Pascual-Leone, 2014). According to this view, cognitive inhibition concerns the suppression of a mental process, whereas response inhibition rather reflects the suppression of an automatically activated response or a behavioral impulse. The positive correlation between inhibition and endurance found by Cona et al. (2015) was inferred from a Go/No-Go task that reflects behavioral rather than cognitive inhibition, which could explain the difference with these results; future research could investigate response inhibition more precisely to examine its role in physical endurance. Second, it is possible that the use of a cognitive task in our study reduced the importance of inhibition. Even if the duration of the endurance task was designed in such a way so as not to cause cognitive fatigue that could influence muscular endurance time, people in a physical endurance context do not usually have another task to focus on and their attention is therefore more focused on the exercise, even more so if the task induces pain (Van Damme, Crombez, Van Nieuwenborgh-De Wever, & Goubert, 2008). While asking participants to perform the flanker task during exercise was an excellent way to obtain an online index of their inhibition capacity, it could have also distracted participants from pain and fatigue, thus reducing the need to inhibit these signals. Future work could use an inhibition index that interferes less with attentional focus, such as monitoring brain potentials that are directly associated with inhibition (Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007).

5. Conclusion

To conclude, we found no effect of stimulation of the dlPFC on endurance or cognitive inhibition, despite the use of a well-controlled tDCS protocol. This lack of an effect prevented us from testing the role of cognitive inhibition in physical endurance. However, the absence of a correlation between cognitive inhibition and physical endurance suggests that this function has a limited contribution in the maintenance of physical effort. That said, it is possible that other forms of inhibition or other PFC functions play an important role in the maintenance of physical effort. We therefore encourage future research to continue this line of investigation using a neurocognitive focus, which could have an important impact in our understanding of physical fatigue.

Funding

GD received grants from the Région Provence-Alpes-Côte d'Azur and the company Innov Training (Endurance Performance Laboratory). The study was also funded by a grant from the French National Research Agency awarded to RR (ANR-13-JSH2-0007).

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

References

- Abdelmoula, A., Baudry, S., & Duchateau, J. (2016). Anodal transcranial direct current stimulation enhances time to task failure of a submaximal contraction of elbow flexors without changing corticospinal excitability. *Neuroscience*, 322, 94–103. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.02.025>.
- Angius, L., Hopker, J., & Mauger, A. R. (2017). The ergogenic effects of transcranial direct current stimulation on exercise performance. *Frontiers in Physiology*, 8, 90. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00090>.
- Angius, L., Pageaux, B., Hopker, J., Marcora, S. M., & Mauger, A. R. (2016). Transcranial direct current stimulation improves isometric time to exhaustion of the knee extensors. *Neuroscience*, 339, 363–375. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.10.028>.
- Aron, A. R. (2007). The neural basis of inhibition in cognitive control. *The Neuroscientist*, 13(3), 214–228. <https://doi.org/10.1177/1073858407299288>.
- Barr, D. J., Levy, R., Scheepers, C., & Tily, H. J. (2013). Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: Keep it maximal. *Journal of Memory and Language*, 68(3), <https://doi.org/10.1016/j.jml.2012.11.001>.
- Bhambhani, Y., Malik, R., & Moorkerjee, S. (2007). Cerebral oxygenation declines at exercise intensities above the respiratory compensation threshold. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 156, 196–202.
- Boisgontier, M. P., & Cheval, B. (2016). The anova to mixed model transition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.05.034>.
- Box, G., & Cox, D. (1964). An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, 26, 211–234. Retrieved from <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/summary?doi=10.1.1.321.3819>.
- Brick, N. E., Campbell, M. J., Metcalfe, R. S., Mair, J. L., & Macintyre, T. E. (2016). Altering pace control and pace regulation: Attentional focus effects during running. *Medicine*, 48(5), 879–886. <https://doi.org/10.1249/mss.0000000000000843>.
- Brick, N. E., Macintyre, T. E., & Campbell, M. J. (2016). Thinking and action: A cognitive perspective on self-regulation during endurance performance. *Frontiers in Physiology*, 7, 159. <https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00159>.
- Burle, B., Van den Wildenberg, W., & Ridderinkhof, K. R. (2005). Dynamics of facilitation and interference in cue-priming and Simon tasks. *European Journal of Cognitive Psychology*, 17(5), 619–641. <https://doi.org/10.1080/09541440540000121>.
- Caparelli-Daquer, E. M., Zimmermann, T. J., Mooshagian, E., Parra, L. C., Rice, J. K., Datta, A., & Wassermann, E. M. (2012). A pilot study on effects of 4x1 high-definition tDCS on motor cortex excitability. *2012 Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society* (pp. 735–738). IEEE. <https://doi.org/10.1109/EMBC.2012.6346036>.
- Cipolotti, L., Spanò, B., Healy, C., Tudor-Sfetea, C., Chan, E., White, M., & Bozzali, M. (2016). Inhibition processes are dissociable and lateralized in human prefrontal cortex. *Neuropsychologia*, 93(Pt A), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.09.018>.
- Cona, G., Cavazzana, A., Paoli, A., Marcolin, G., Grainer, A., & Bisiacchi, P. S. (2015). It's a matter of mind! cognitive functioning predicts the athletic performance in ultra-marathon runners. *PLoS One*, 10(7), e0132943. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132943>.
- Cook, D. B., O'Connor, P. J., Eubanks, S. A., Smith, J. C., & Lee, M. (1997). Naturally occurring muscle pain during exercise: Assessment and experimental evidence. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 29(8), 999–1012. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9268956>.
- Datta, A., Bansal, V., Diaz, J., Patel, J., Reato, D., & Bikson, M. (2009). Gyri-precise head model of transcranial DC stimulation: Improved spatial focality using a ring electrode versus conventional rectangular pad. *Brain Stimulation*, 2(3), 201–207. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2009.03.005>.
- Datta, A., Elwassif, M., Battaglia, F., & Bikson, M. (2008). Transcranial current stimulation focality using disc and ring electrode configurations: FEM analysis. *Journal of Neural Engineering*, 5(2), 163–174. <https://doi.org/10.1088/1741-2560/5/2/007>.
- Dedoncker, J., Brunoni, A. R., Baeken, C., & Vanderhasselt, M.-A. (2016). A systematic review and meta-analysis of the effects of transcranial direct current stimulation (tDCS) over the dorsolateral prefrontal cortex in healthy and neuropsychiatric samples: Influence of stimulation parameters. *Brain Stimulation*, 9(4), 501–517. <https://doi.org/10.1016/J.BRS.2016.04.006>.
- Domenech, P., & Koehlin, E. (2015). Executive control and decision-making in the prefrontal cortex. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 1, 101–106. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2014.10.007>.
- Ducrocq, G. P., Hureau, T. J., Meste, O., & Blain, G. M. (2017). Increased fatigue response to augmented deceptive feedback during cycling time trial. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 49(8), 1541–1551. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000001272>.
- Ekkekakis, P. (2009). Illuminating the black box: Investigating prefrontal cortical hemodynamics during exercise with near-infrared spectroscopy. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, 31, 505–553. <https://doi.org/10.1123/jsep.31.4.505>.
- Enoka, R. M., & Duchateau, J. (2008). Muscle fatigue: What, why and how it influences muscle function. *The Journal of Physiology*, 586(1), 11–23. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2007.139477>.
- Eriksen, B., & Eriksen, C. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception & Psychophysics*, 16(1), 143–149. <https://doi.org/10.3758/bf03203267>.
- Gbadayan, O., McMahon, K., Steinhilber, M., & Meinzer, M. (2016). Stimulation of dorsolateral prefrontal cortex enhances adaptive cognitive control: A high-definition transcranial direct current stimulation study. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 36(50), 12530–12536. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2450-16.2016>.
- Grant, S., Aitchison, T., Henderson, E., Christie, J., Zare, S., McMurray, J., & Dargie, H. (1999). A comparison of the reproducibility and the sensitivity to change of visual analogue scales, Borg scales, and Likert scales in normal subjects during submaximal exercise. *Chest*, 116(5), 1208–1217. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10559077>.
- Guerra, A., López-Alonso, V., Cheeran, B., & Suppa, A. (2017). Variability in non-invasive brain stimulation studies: Reasons and results. *Neuroscience Letters*. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2017.12.058>.
- Hasher, L., Lustig, C., & Zacks, R. T. (2007). Inhibitory mechanisms and the control of attention. In A. Conway, C. Jarrold, M. Kane, & J. Towse (Eds.), *Variation in Working Memory* (pp. 227–249). New York: Oxford University Press.
- Hayes, A. F. (2012). PROCESS: A Versatile Computational Tool for Observed Variable Mediation, Moderation, and Conditional Process Modeling. Retrieved from <http://www.afhayes.com/>.
- Hill, A. T., Fitzgerald, P. B., & Hoy, K. E. (2016). Effects of anodal transcranial direct current stimulation on working memory: A systematic review and meta-analysis of findings from healthy and neuropsychiatric populations. *Brain Stimulation*, 9(2), 197–208. <https://doi.org/10.1016/J.BRS.2015.10.006>.
- Hoaglin, D. C., & Iglewicz, B. (1987). Fine-tuning some resistant rules for outlier labeling. *Journal of the American Statistical Association*, 82(400), 1147–1149. <https://doi.org/10.1080/01621459.1987.10478551>.
- Hogeveen, J., Grafman, J., Aboesera, M., David, A., Bikson, M., & Hauner, K. (2016). Effects of high-definition and conventional tDCS on response inhibition. *Brain Stimulation*, 9(5), 720–729. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2016.04.015>.
- Horvath, J. C., Forte, J. D., & Carter, O. (2015). Quantitative review finds no evidence of cognitive effects in healthy populations from single-session transcranial direct current stimulation (tDCS). *Brain Stimulation*, 8(3), 535–550. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2015.01.400>.
- Howard, S. J., Johnson, J., & Pascual-Leone, J. (2014). Clarifying inhibitory control: Diversity and development of attentional inhibition. *Cognitive Development*, 31, 1–21. <https://doi.org/10.1016/J.COGEDEV.2014.03.001>.
- Jeon, S. Y., & Han, S. J. (2012). Improvement of the working memory and naming by transcranial direct current stimulation. *Annals of Rehabilitation Medicine*, 36(5), 585–595. <https://doi.org/10.5535/arm.2012.36.5.585>.
- Kan, B., Dundas, J. E., & Nosaka, K. (2013). Effect of transcranial direct current stimulation on elbow flexor maximal voluntary isometric strength and endurance. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, 38(7), 734–739. <https://doi.org/10.1139/apnm-2012-0412>.
- Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition–timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, 53(1), 63–88. <https://doi.org/10.1016/J.BRAINRESREV.2006.06.003>.
- Kringelbach, M. L. (2005). The human orbitofrontal cortex: Linking reward to hedonic experience. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(9), 691–702. <https://doi.org/10.1038/nrn1747>.
- Kuo, M.-F., & Nitsche, M. A. (2012). Effects of transcranial electrical stimulation on cognition. *EEG and Clinical Neuroscience*, 43(3), 192–199. <https://doi.org/10.1177/>

- 1550059412444975.
- Liu, J. Z., Shan, Z. Y., Zhang, L. D., Sahgal, V., Brown, R. W., & Yue, G. H. (2003). Human brain activation during sustained and intermittent submaximal fatigue muscle contractions: An fMRI study. *Journal of Neurophysiology*, *90*(1), 300–312. <https://doi.org/10.1152/jn.00821.2002>.
- Lo, S., & Andrews, S. (2015). To transform or not to transform: Using generalized linear mixed models to analyse reaction time data. *Frontiers in Psychology*, *6*, 1171. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01171>.
- Loftus, A. M., Yalcin, O., Baughman, F. D., Vanman, E. J., & Hagger, M. S. (2015). The impact of transcranial direct current stimulation on inhibitory control in young adults. *Brain and Behavior*, *5*(5), e00332. <https://doi.org/10.1002/brb3.332>.
- Ma, Y., Mazumdar, M., & Memtsoudis, S. G. (2013). Beyond repeated-measures analysis of variance: Advanced statistical methods for the analysis of longitudinal data in anesthesia research. *Regional Anesthesia and Pain Medicine*, *37*(1), 99–105. <https://doi.org/10.1097/AAP.0b013e31823ebc74>.
- Masters, K. S., & Ogles, B. M. (1998). Associative and dissociative cognitive strategies in exercise and running: 20 years later, what do we know? *The Sport Psychologist*, *12*(3), 253–270. <https://doi.org/10.1123/tsp.12.3.253>.
- McCormick, A., Meijen, C., & Marcora, S. (2015). Psychological determinants of whole-body endurance performance. *Sports Medicine*, *45*(7), 997–1015. <https://doi.org/10.1007/s40279-015-0319-6>.
- McMorris, T., Barwood, M., & Corbett, J. (2018). Central fatigue theory and endurance exercise: Toward an interoceptive model. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.03.024>.
- Minhas, P., Bansal, V., Patel, J., Ho, J. S., Diaz, J., Datta, A., & Bikson, M. (2010). Electrodes for high-definition transcutaneous DC stimulation for applications in drug delivery and electrotherapy, including tDCS. *Journal of Neuroscience Methods*, *190*(2), 188–197. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2010.05.007>.
- Muthalib, M., Kan, B., Nosaka, K., & Perrey, S. (2013). Effects of transcranial direct current stimulation of the motor cortex on prefrontal cortex activation during a neuromuscular fatigue task: An fNIRS study. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, *789*, 73–79. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7411-1_11.
- Nee, D. E., Wager, T. D., & Jonides, J. (2007). Interference resolution: Insights from a meta-analysis of neuroimaging tasks. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *7*(1), 1–17. <https://doi.org/10.3758/CABN.7.1.1>.
- Nitsche, M. A., Cohen, L. G., Wassermann, E. M., Priori, A., Lang, N., Antal, A., ... Pascual-Leone, A. (2008). Transcranial direct current stimulation: State of the art 2008. *Brain Stimulation*, *1*(3), 206–223. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2008.06.004>.
- Oosterman, J. M., Dijkerman, H. C., Kessels, R. P. C., & Scherder, E. J. A. (2010). A unique association between cognitive inhibition and pain sensitivity in healthy participants. *European Journal of Pain*, *14*(10), 1046–1050. <https://doi.org/10.1016/j.ejpain.2010.04.004>.
- Osborne, J. W. (2010). Improving your data transformations: Applying the box-cox transformation. *Practical Assessment, Research & Evaluation*, *15*(12), Retrieved from <http://eric.ed.gov/?id=EJ933691>.
- Pageaux, B., Lepers, R., Dietz, K. C., & Marcora, S. M. (2014). Response inhibition impairs subsequent self-paced endurance performance. *European Journal of Applied Physiology*, *114*(5), 1095–1105. <https://doi.org/10.1007/s00421-014-2838-5>.
- Perrey, S., Radel, R., & Brisswalter, J. (2016). Exercise termination is a cognitively controlled decision. *Journal of Applied Physiology*, *120*(4), 468–469. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00967.2015>.
- Radel, R., Brisswalter, J., & Perrey, S. (2017). Saving mental effort to maintain physical effort: A shift of activity within the prefrontal cortex in anticipation of prolonged exercise. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *17*(2), 305–314. <https://doi.org/10.3758/s13415-016-0480-x>.
- Radel, R., Tempest, G., Denis, G., Besson, P., & Zory, R. (2017). Extending the limits of force endurance: Stimulation of the motor or the frontal cortex? *Cortex*, *97*, 96–108. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.09.026>.
- Reardon, S. (2016). 'Brain doping' may improve athletes' performance. *Nature*, *531*(7594), 283–284. <https://doi.org/10.1038/nature.2016.19534>.
- Ridderinkhof, K. R., Van Den Wildenberg, W. P. M., Wijnen, J., & Burle, B. (2004). Response inhibition in conflict tasks is revealed in delta plots. In M. I. Posner (Ed.). *Cognitive Neuroscience of Attention* (pp. 369–377). New York, NY, US: Guilford Press. <https://doi.org/10.1002/acp.1225>.
- Robertson, C. V., & Marino, F. E. (2016). A role for the prefrontal cortex in exercise tolerance and termination. *Journal of Applied Physiology*, *120*(4), 464–466. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00363.2015>.
- Roche, N., Geiger, M., & Bussell, B. (2015). Mechanisms underlying transcranial direct current stimulation in rehabilitation. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, *58*(4), 214–219. <https://doi.org/10.1016/j.rehab.2015.04.009>.
- Rooks, C. R., Thom, N. J., McCully, K. K., & Dishman, R. K. (2010). Effects of incremental exercise on cerebral oxygenation measured by near-infrared spectroscopy: A systematic review. *Progress in Neurobiology*, *92*(2), 134–150. <https://doi.org/10.1016/J.PNEUROBIO.2010.06.002>.
- Rupp, T., & Perrey, S. (2008). Prefrontal cortex oxygenation and neuromuscular responses to exhaustive exercise. *European Journal of Applied Physiology*, *102*, 153–163. <https://doi.org/10.1007/s00421-007-0595-4>.
- Schmit, C., Davranche, K., Easthope, C. S., Colson, S. S., Brisswalter, J., & Radel, R. (2015). Pushing to the limits: The dynamics of cognitive control during exhausting exercise. *Neuropsychologia*, *68*, 71–81. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.01.006>.
- Steinberg, F., Pixa, N. H., & Fregni, F. (2019). A review of acute aerobic exercise and transcranial direct current stimulation effects on cognitive functions and their potential synergies. *Frontiers in Human Neuroscience*, *12*, 534. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00534>.
- Strobach, T., & Antonenko, D. (2017). tDCS-induced effects on executive functioning and their cognitive mechanisms: A review. *Journal of Cognitive Enhancement*, *1*(1), 49–64. <https://doi.org/10.1007/s41465-016-0004-1>.
- Summers, J. J., Kang, N., & Cauraugh, J. H. (2016). Does transcranial direct current stimulation enhance cognitive and motor functions in the ageing brain? A systematic review and meta-analysis. *Ageing Research Reviews*, *25*, 42–54. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2015.11.004>.
- Tanaka, M., & Watanabe, Y. (2012). Supraspinal regulation of physical fatigue. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *36*(1), 727–734. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.10.004>.
- Tempest, G. D., Eston, R. G., & Parfitt, G. (2014). Prefrontal cortex haemodynamics and affective responses during exercise: A multi-channel near infrared spectroscopy study. *PLoS One*, *9*(5), e95924. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095924>.
- Van Damme, S., Crombez, G., Van Nieuwenborgh-De Wever, K., & Goubert, L. (2008). Is distraction less effective when pain is threatening? An experimental investigation with the cold pressor task. *European Journal of Pain (London, England)*, *12*(1), 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.ejpain.2007.03.001>.
- Villamar, M. F., Volz, M. S., Bikson, M., Datta, A., Dasilva, A. F., & Fregni, F. (2013). Technique and considerations in the use of 4x1 ring high-definition transcranial direct current stimulation (HD-tDCS). *Journal of Visualized Experiments: JoVE*, *77*, e50309. <https://doi.org/10.3791/50309>.
- Wiethoff, S., Hamada, M., & Rothwell, J. C. (2014). Variability in response to transcranial direct current stimulation of the motor cortex. *Brain Stimulation*, *7*(3), 468–475. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2014.02.003>.
- Williams, P. S., Hoffman, R. L., & Clark, B. C. (2013). Preliminary evidence that anodal transcranial direct current stimulation enhances time to task failure of a sustained submaximal contraction. *PLoS One*, *8*(12), e81418. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081418>.
- Woods, A. J., Antal, A., Bikson, M., Boggio, P. S., Brunoni, A. R., Celnik, P., ... Nitsche, M. A. (2016). A technical guide to tDCS, and related non-invasive brain stimulation tools. *Clinical Neurophysiology*, *127*(2), 1031–1048. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2015.11.012>.
- Wörsching, J., Padberg, F., Ertl-Wagner, B., Kumpf, U., Kirsch, B., & Keeser, D. (2016). Imaging transcranial direct current stimulation (tDCS) of the prefrontal cortex—correlation or causality in stimulation-mediated effects? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *69*, 333–356. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.08.001>.

1.3.Synthèse

L'objectif de cette étude était d'investiguer le rôle de l'inhibition cognitive sur la performance d'endurance. Des études ont indiqué une relation entre la capacité cognitive d'inhibition et la performance d'endurance (Angius et al., 2019 ; Cona et al., 2015 ; Martin et al., 2016 ; Pageaux et al., 2014). De plus, des propositions théoriques suggèrent que le CPF puisse exercer un contrôle cognitif inhibiteur sur les signaux périphériques de fatigue (Ekkekakis, 2009 ; Perrey et al., 2016). Nous avons donc émis l'hypothèse qu'une facilitation de l'activité du CPF via une stimulation atDCS-HD induirait une meilleure performance d'inhibition cognitive, conduisant ainsi à une performance d'endurance supérieure (comparativement à une condition SHAM). Un effet de médiation de la stimulation atDCS-HD sur le temps d'endurance, par la fonction d'inhibition, était ainsi attendu. Ces observations auraient permis de spécifier le rôle endossé par le CPF dans le maintien de l'exercice au travers de sa fonction d'inhibition.

Les résultats obtenus ne permettent pas de confirmer les hypothèses formulées. En effet, la stimulation électrique du CPF dorsolatéral n'a pas amélioré le temps d'endurance ni les performances d'inhibition cognitive des participants, comparativement à la condition SHAM. Aucune médiation du maintien de l'effort par la fonction d'inhibition n'a pu donc être observée.

Si cette étude ne permet pas d'indiquer que l'inhibition cognitive contribue au maintien de l'effort physique en limitant, par exemple, la perception des stimuli associés aux coûts de l'effort, cela n'exclut pas la possibilité que d'autres processus neurocognitifs puissent influencer la décision coûts/bénéfices sous tendant la poursuite de l'exercice. D'autres régions préfrontales, non ciblées lors de cette étude, pourraient jouer un rôle important dans l'intégration d'informations influençant le niveau d'effort investi. Dans un contexte motivant, le CPF orbitofrontal aurait en effet la capacité d'intégrer des informations motivantes susceptibles de moduler l'interprétation du feedback afférent et d'influencer positivement le

maintien de l'effort. Le contrôle cognitif attentionnel s'avérerait alors déterminant pour que l'individu puisse orienter son attention vers les signaux motivationnels les plus pertinents (e.g., les bénéfices attendus) et concurrencer l'intégration consciente des coûts de l'effort (Hyland-Monks et al., 2018 ; Robertson & Marino 2016). Une nouvelle étude a ainsi été menée afin d'explorer l'implication du contrôle attentionnel et du CPF dans l'intégration et le traitement des bénéfices.

ÉTUDE 2

How the brain translates monetary rewards into physical effort: an EEG exploration of the cost/benefit perspective.

Cet article a été soumis dans la revue *Human Movement Science*.

Denis, G., Deshayes, M., Schmit, C., Bredin, J., Radel, R., & Zory, R. How the brain translates monetary rewards into physical effort: an EEG exploration of the costs/benefits perspective.
Soumis

2.1.Présentation de l'étude

Des propositions théoriques soulignent la capacité du CPF à intégrer des informations psychologiques (e.g., récompenses monétaires associés à l'effort) afin de moduler l'interprétation du feedback afférent et d'impacter favorablement la décision coûts/bénéfices sous tendant la poursuite de l'exercice (Robertson & Marino, 2016). Alors que cette hypothèse reste à explorer, au même titre que les mécanismes cognitifs associés, ces informations psychologiques pourraient être intégrées au niveau orbitofrontal pour être comparées aux coûts perçus de l'effort. Pour ces auteurs, la capacité à maintenir l'exercice serait facilitée en focalisant son attention vers les signaux motivationnels (Robertson & Marino, 2016). L'intégration des bénéfices attendus de l'effort, susceptibles d'influencer la tolérance à l'exercice, pourrait ainsi être dépendante du contrôle attentionnel et impliquer le CPF. Dans un contexte motivant, des études ont notamment suggéré que le centre nerveux supérieur « redistribuait » le focus attentionnel vers les stimuli considérés comme étant les plus pertinents pour le maintien de l'exercice (Bigliassi et al., 2015) au détriment des signaux internes d'effort afin de performer (Ducrocq et al. 2017 ; Williams 2015a). L'implication croissante du contrôle cognitif attentionnel s'avèrerait alors nécessaire pour orienter l'attention vers les informations motivantes et concurrencer l'intégration consciente des signaux afférents (Bigliassi, 2015 Hyland-Monks et al., 2018).

L'étude 2 avait ainsi pour objectif de déterminer si les effets des récompenses monétaires (plus ou moins fortes et visibles) observés sur la durée de l'effort fourni (observés en l'absence de la double tâche) pouvaient être modulés par la présence d'une tâche cognitive supplémentaire nécessitant l'implication du contrôle cognitif attentionnel. Cette étude nous permettait aussi d'explorer l'activité du CPF en fonction de différentes conditions de récompenses attendues au cours de l'effort. Les participants ont réalisé 48 contractions isométriques des fléchisseurs du coude (conduite à 60% de leur MVC) proportionnellement

récompensées à la durée de l'effort lors de deux sessions expérimentales. Durant ces contractions, différentes conditions expérimentales étaient induites. Au début de l'effort, les participants étaient informés de la nature des bénéfices mis en jeu. La valeur (5 centimes vs 10 centimes à gagner toutes les 5 secondes de contraction) et la visibilité (supraliminale ou subliminale) de ces récompenses variaient (de manière randomisée) d'une contraction à l'autre. La moitié de ces contractions étaient conduites en condition de double tâche (distraction cognitive combinée à la tâche motrice récompensée) ou en condition contrôle (simple réalisation de la tâche motrice récompensée). L'activité EEG du CPF était enregistrée au cours de l'effort. Nous avons émis l'hypothèse que l'absence de distraction cognitive favoriserait l'intégration et le traitement de récompenses conscientes et maximiserait leurs effets sur la durée de l'effort, comparativement à une condition de distraction cognitive. La condition contrôle laissait en effet la possibilité au contrôle attentionnel et au système de régulation néocortical de fonctionner normalement. À l'inverse, les effets des récompenses subliminales sur la durée de l'effort ne devraient pas être modulés par la manipulation de l'attention. Lors de la condition contrôle, nous nous attendions aussi à ce que l'activité du CPF, notamment au niveau orbitofrontal, soit plus importante en présence de récompenses conscientes fortes qu'en présence de récompenses conscientes faibles ou de récompenses subliminales. Ces effets pourraient ainsi mettre en évidence l'implication du contrôle cognitif attentionnel et du CPF dans l'intégration et le traitement des bénéfices conscients favorisant le maintien de l'effort.

2.2. L'étude

How the brain translates monetary rewards into physical effort : an EEG exploration of the
cost/benefit perspective

Gauthier Denis¹, Maxime Deshayes¹, Cyril Schmit, Johnathan Bredin¹, Rémi Radel¹ &
Raphael Zory¹

Declarations of interest : none

Correspondence should be sent to Gauthier Denis (ORCID: 0000-0002-8598-8163)

Email : denis.gauthier06@gmail.com

Tel. : +33 (0)4 89 15 39 26.

¹Université Côte d'Azur, LAMHESS, Nice, France

Laboratoire Motricité Humaine Expertise Sport Santé, 261 Boulevard du Mercantour, 06205

Nice Cédex 3

Introduction

Although physical fatigue is now considered as a multifactorial phenomenon (Micklewright, St Clair Gibson, Gladwell, & Al Salman, 2017) at the interface of “peripheral” and “central” mechanisms, the literature has long ignored the importance of the brain in the regulation of exercise performance (McMorris, Barwood, & Corbett, 2018). During the last decade, the study of psychological determinants has been essential in understanding the maintenance of physical exercise (Marcora, Staiano, & Manning, 2009). Indeed, it has been shown that manipulating cognitive factors can modulate physical endurance time (Brick, MacIntyre, & Campbell, 2014; McCormick, Meijen, & Marcora, 2015). However, the contribution of psychological factors to physical endurance as well as the associated neurocognitive mechanisms still remain poorly understood (Cona et al., 2015; Denis, Zory, & Radel, 2019).

Neuroimaging studies have highlighted the contribution of the prefrontal cortex (PFC) in physical endurance. While, the PFC is well-known for its role in executive functioning, near infrared spectroscopy (NIRS) studies have also reported an increase in PFC activity during sustained exercise (Rooks, Thom, McCully, & Dishman, 2010) and a decline before exercise cessation (Bhambhani, Malik, & Mookerjee, 2007; Rupp & Perrey, 2008; Tempest, Eston, & Parfitt, 2014). Moreover, a functional magnetic resonance imaging (fMRI) study indicated that frontal areas were strongly involved during a sustained contraction task (Liu et al., 2003). Several recent theoretical propositions have tried to clarify the role of the PFC. The PFC may have a role in integrating physiological signals (body afferent information), and motivational information of the task (values and rewards of the task) to exert a top down regulation on motor output through frontal decision-making centers (Robertson & Marino, 2016; Domenech & Koechlin, 2015). It is strongly presumed that this process occurs at the level of the orbitofrontal (OFC) and/or lateral prefrontal cortex (LPFC) (McMorris, Barwood,

& Corbett, 2018; Robertson & Marino, 2016). More specifically, the anterior and inferior part of the PFC, would integrate the benefits associated with the task (values and perceived rewards) to interpret the costs of the effort more favourably and energize the maintenance of effort (McMorris et al., 2018 Robertson & Marino, 2016; Wallis, 2007). The lateral parts of the PFC (ventrolateral PFC and dorsolateral PFC) would be more involved in the regulation of motor action emanating from this interpretation. However, these processes remain to be clarified.

In several studies, monetary rewards have been used to manipulate the expected benefits during a physical task (Hulleman, De koning, Hettinga & Foster, Meyniel, Sergent, Rigoux, Daunizeau, & Pessiglione, 2013 ; Meyniel et al., 2013 ; Meyniel et al., 2016). Participants adapted the degree of effort they expended according to the magnitude of the expected reward (Pessiglione et al., 2007) and this process has been proposed as an operant concept of motivation (Robbins & Everitt, 1996). Specifically, to determine the effort to invest in a task, individuals are expected to weight the value of the reward against context (Zedelius et al., 2014) and complexity of the task (Bijleveld, Custers, & Aarts, 2012). It has also been shown that both conscious and unconscious monetary rewards could improve cognitive (Veling & Aarts, 2010; Capa, Bouquet, Dreher, & Dufour, 2013) and motor performance (Pessiglione et al., 2007). In the context of physical exercise, Meyniel et al. (2013) found that during an incentive maintenance force task, participants spent more time squeezing for higher rewards. Similarly, Pessiglione et al. (2007) showed that force level increased with higher incentives during a force production task. In this study, the visibility of the reward stimulus maximized both the positive effects of high rewards and the negative effects of low rewards on force production. In line with the theoretical propositions of Robertson & Marino (2016) these authors have proposed that conscious rewards may integrate a cost-benefit calculation within the PFC (at OFC level) to influence motor behavior (Meyniel et al., 2013; Pessiglione, 2007).

This speculative mechanism that might adjust the effort produced according to expected benefits requires further investigation (Meyniel et al., 2013) and could be influenced by the attention of individuals (Robertson & Marino, 2016).

In a motivational context (presence of a virtual avatar or other competitors), studies have indicated that individuals tend to focus on motivational stimuli, rather than internal effort signals, to perform on endurance tasks (Ducrocq, Hureau, Meste, & Blain, 2017; Williams et al., 2015a). Several authors have indicated that the exerciser reallocates his attentional focus to the stimulus considered more relevant for the performance (Bigliassi, 2015; Razon, Basevitch, Land, Thompson, & Tenenbaum, 2009). By directing their attention to motivational information, individuals could thus favour the integration and processing of benefits over costs, thus facilitating the maintenance of effort. This ability to direct attention would require an increasing involvement of attentional cognitive control (executive attention) as the effort continues (Hyland-Monks et al., 2018). Many studies have also suggested that the perceived costs of the physical exercise could be reduced using specific attentional strategies. Recently, Blanchfield et al. (2014) showed that when individuals' attention is directed to motivational information (motivational self-talk), Rated Perceived Exertion (RPE) decreases and endurance performance is improved. It has also been known for a long time that distracting an individual from physical task can reduce perception of effort-related information such as effort perceptions (Rejeski, 1985) using for example supplementary calculations or word tasks requiring top-down attention or executive control (see Brick et al., 2014 for a review). Some authors have indeed proposed that, via top-down mechanisms, these cognitive “*dissociative*” strategies can direct attention either toward or away from certain cues (Brick et al., 2014), ultimately affecting time to failure even in a highly fatiguing task (Lohse & Sherwood, 2011). The use of a mental task requiring top-down control and the involvement of the PFC (Corbetta, Patel, & Shulman, 2002; Esterman, Rosenberg, & Noonan, 2014;

Johnson & Zatorre, 2006; Marek & Dosenbach, 2018; Pardo, Fox, & Raichle, 1991) could therefore distract the individual from information relevant to effort, in particular the expected benefits. The processing of information associated with this executive functioning could interfere with the integration of motivational information in prefrontal structures during physical exercise. However, the effect of these manipulations on effort maintenance has not been investigated in a rewarding context in which the distraction generated could reduce the processing of expected benefits during a conscious cost-benefit calculation.

While the effort allocated by an individual seems to depend on the evaluation of the benefits of the task (Meyniel, Sergent, Rigoux, Daunizeau, & Pessiglione, 2013; Rigoux & Guigon, 2012) few studies have investigated the effect of expected benefits on the maintenance of a physical exercise and the underlying mechanisms still need to be clarified. It is presumed that the value of the benefits are integrated within the PFC (Pessiglione et al., 2007; Sescousse, Caldú, Segura, & Dreher, 2013; Wallis, 2007) and interpreted in combination with an emotional context to provide a relevant response to motor output (McMorris et al., 2018; Robertson & Marino, 2016). It is also possible that the perception of this information could be modulated by the engagement of attentional control in the PFC. To clarify the neurocognitive mechanisms mobilized in converting expected benefits into behavioral action during effort maintenance, it seems interesting to determine if the effect of rewards on the duration of effort can be modulated using a cognitive distraction task requiring top-down attention and involvement of the PFC. This would make it possible to specify the role played by the attentional control and the PFC in the integration and interpretation of the expected benefits conditioning the maintenance of physical effort.

Thus, the main objective of this study was to investigate the effect of top-down distraction on the duration of rewarded physical exercise. The study also allowed us to specify the effects of monetary benefits on the decision to maintain physical effort and to identify the

role played by the PFC in adjusting the duration of the effort according to the interpretation of the expected benefits. In the present study, we used money as a reward to manipulate motivational information: a manipulation that has been consistently shown to activate reward circuits in the human brain (Pessiglione et al., 2007; Sescousse et al., 2013) and a supplementary vowel/consonant discrimination task (Duverne & Koechlin, 2017; Kimberg, Aguirre, & D'Esposito, 2000) to manipulate top-down attention and PFC activity. We hypothesized that the supplementary cognitive task requiring top-down attention, would reduce the importance given to conscious benefits in the cost-benefits calculation, thus minimizing the effect of the reward value on the duration of effort. The information processing induced by the supplementary executive control distraction within the PFC, could disrupt the interpretation of how rewarding the effort is, by distracting the individual from the expected benefits. We expected to observe that it is the intrinsically pleasant or unpleasant quality granted by the individual to the stimulus of the reward which determines effort continuation. When the reward is visible and can be consciously integrated to the cost-benefits calculation, the effect of the reward value on the duration of the effort would be maximized. Without cognitive distraction, PFC regions involved in the integration of rewards should be more active for high conscious rewards than for low conscious rewards or unconscious rewards, underlining its involvement in converting conscious benefits into effort maintenance. The use of the distraction cognitive task would induce a modification of PFC activity enabling us to consider its role in the integration of reward information and in the maintenance of physical exercise. EEG activity were therefore recorded during physical exercise to test these hypotheses.

Method

Participants

In line with previous studies that have reported a moderate effect size of cognitive manipulation on the duration of effort, we estimated, thanks to a power analysis, that at least 27 participants were necessary to find a significant effect ($\alpha=.05$) of this magnitude ($d=.60$) with a 80% chance level. Accordingly, 30 right-handed French healthy adults participated in the study (7 females, 23 males, 22.1 ± 1.8 years old). Written informed consent was obtained from all participants before their involvement in the study, which was approved by the local ethics committee and conducted in accordance with the Declaration of Helsinki. All subjects were kept ignorant of the hypotheses of the study until its completion.

Procedure

Participants were invited to the laboratory on two separate occasions scheduled at the same time of day. To eliminate the effects of residual fatigue, a minimum of four days separated each testing session. Participants were instructed to abstain from any vigorous exercise for 24 hours before the session, and to sleep at least seven hours the night before. During each session, the participants were first equipped with a flexible head cap serving as a support to hold EEG electrodes. Placement of the head cap was centered around Cz; the midpoint between the nasion andinion points and left to right preauricular points, to provide consistency between participants and sessions. Participants were seated in a custom chair with the left elbow secured on a padded support with an angle of 90 degrees.

Motor task

The participant's forearm was then connected to a force transducer (TSD121C; Biopac, Goleta, CA, USA) via a wristband. The motor task required the participant to exert an upward-directed force with their forearm activating the elbow flexor muscles. To determine the maximal voluntary contraction (MVC) force, participants were instructed to exert a

maximal force for 3s. Each MVC measure included two trials separated by a 60s rest period and was used to calculate the target force (60%) for the submaximal sustained contractions task (SCT).

An incentive endurance force task, using money as a reward was then proposed. All instructions were provided on a computer screen in front of the participant. The experimenter stayed until the end of the session to ensure the participants correctly understood them. The test session included 48 contractions separated by one minute of rest (figure 1). The participants had to exert a force necessary to hold a weight above the ground. The necessary force to lift the weight corresponded to 60% of their MVC. During each trial, participants were first instructed to start the contraction in response to a green screen (before the reward stimulus) and to keep their gaze on the center of the screen during the exercise (figure 2). The monetary reward associated with the current contraction was then displayed on the screen. Participants had to maintain the contraction to win as much money as possible. The session was automatically terminated when the participant decided to stop the 48th contraction.

Rewarding procedure

Two thousand milliseconds after the instruction relative to begin the contraction, the reward granted to the contraction was presented on the center of the screen using visual coins (figure 2). Their payoff was proportional to their effort duration. Two factors were manipulated on visual stimuli: the level of incentive, which was indicated by the coin image (5 cents or 10 cents won for every five seconds of contraction), and the visibility (supraliminal or subliminal). For each contraction, a single visual stimulus (coin image) informed the subject about the reward at stake. The visibility of the coins depended on their display duration, which could be 133 ms (supraliminal) or set between the individual's objective and subjective thresholds (subliminal).

These thresholds were determined just after the equipment phase. To achieve this, the subject had to try to distinguish the nature of a coin presented in the center of the screen (a coin of bronze color of 5 euro cents vs a coin of golden color of 10 euro cents). The duration of presentation of the coin could vary randomly between the values 26 ms, 40ms, 53ms, 66ms, 93ms or 106 ms. The coin appeared between a pre-mask and a post-mask. Following each stimulus (a total of 70 presentations during the task), subjects performed two consecutive tasks. First, the subject performed a forced-choice task to indicate the nature of the piece presented (5 cents vs 10 cents). Then, the subject evaluated the subjective visibility of the target on a visual analogue scale. The scale was represented by a horizontal bar at the center of the screen, labeled “not seen” at left and “maximal visibility” at right, which participants were instructed to use in order to rate the visibility of the coin (Del Cul, Baillet, & Dehaene, 2007; Sergent, Baillet, & Dehaene, 2005). The analysis of the answers (subjective and objective perception), made it possible to determine the subjective and objective perception thresholds to adjust the duration of subliminal stimuli. The individual subliminal duration was synchronized with the screen refresh rate to be set at the value furthest from the subjective threshold (where subject reported not seeing the coin) and closest to the objective threshold because stimuli presented above the objective threshold and below the subjective threshold are the most analogous to the concept of subliminal presentation (Still & Still, 2018).

Distraction procedure

During the rewarded physical contraction, the subjects' attention was manipulated (cognitive supplementary distraction or no distraction). In both sessions, the 48 contractions were divided into 6 series of 8 contractions (alternatively one “control” block and one “distraction” block). One second after the disappearance of the reward (“post mask”), a tone would sound every two seconds until the contraction ends. These sounds corresponded to a synthesized speech sample announcing letters of the alphabet in random order (5 consonant

and 5 vowel). During “distraction blocks”, participants had to perform the supplementary vowel/consonant discrimination cognitive task by indicating with a mouse placed in their right hand if the sound corresponds to a vowel (left click) or a consonant (right click). During “control blocks” participants performed only the incentive motor task.

Each contraction within a series of 8 contractions (distraction or control) could be rewarded according to 4 different reward conditions (4 possible visual stimulus: high conscious rewards, low conscious rewards, high subliminal rewards, low subliminal rewards). Within a series of 8 contractions, each reward condition was thus assigned to two contractions. The nature of the rewards granted to each contraction (visibility and value) was randomized within each series of 8 contractions. The attention condition (distraction or control) assigned to the first series (of 8 contractions) was randomly assigned to the participants during the first experimental sessions.

Excepting the order of the “attention” condition that were counterbalance to provide better methodological control between the two session, both sessions were strictly identical for the same participant (figure 1). Following the realization of the two sessions, 12 trials per conditions and participant were carried out. The tasks were programmed and presented using the E-Prime 2.0 software (Psychology Software Tools, Pittsburgh, PA).

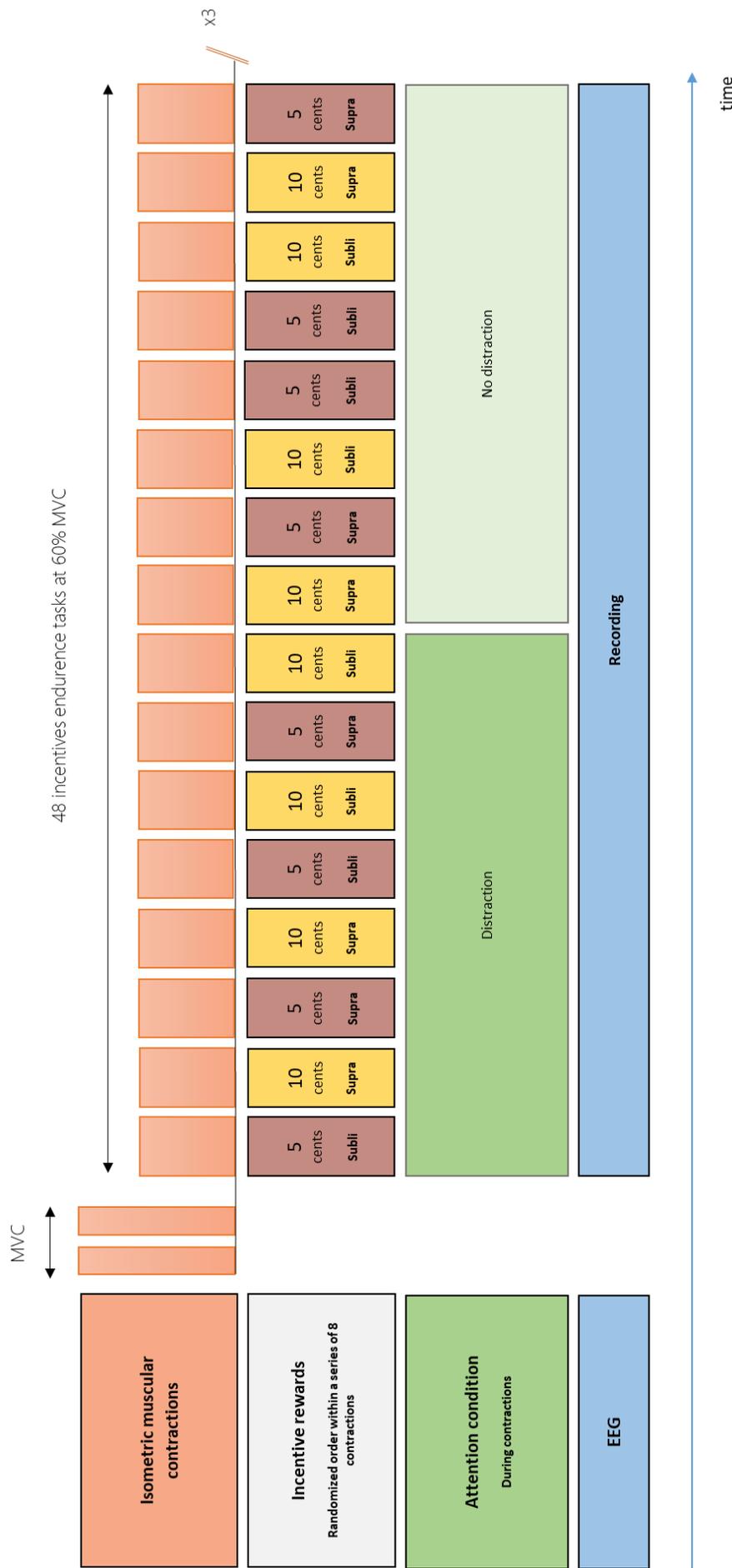


Figure 1. Example of the protocol of an experimental session

Notes: *EEG: Electroencephalography; MVC: Maximal Voluntary Contraction; Subli: Subliminal Contraction; Supra: Supraliminal reward*



Figure 2. The incentive maintenance force task. Successive screens displayed in one trial (one of the 46 contractions) are shown from left to right, with durations in ms. Coin images, either 5 cents or 10 cents, indicate the monetary value attributed every 5 seconds of contractions.

Materials and measures

Force recording

The signal from the force transducer was sampled at 100 Hz using an MP100 acquisition unit and AcqKnowledge software (Biopac, Goleta, CA, USA). Force recording was used to determine the weight corresponding to 60% of their MVC. The largest peak value was taken as the MVC force

EEG recordings and analysis

EEG data were recorded at 2000Hz using the ANT Neuro eego sports system (ANT Neuro, Welbergweg, Netherlands) from 64Ag-AgCl active electrodes mounted in an elastic cap and positioned according to the International 10-20 EEG system. The cap was adjusted to individual head size and each electrode was filled with Sigma Electro-Gel (Parker Laboratories, Fairfield, NJ). Electrode impedance was maintained below 10 k Ω . Electrooculograms (EOGs) were recorded 1cm above the right eye for the offline detection of ocular artifacts. Off line trials contaminated by blinks or other artefacts were corrected using Brainstorm software (version 3.4). Data were resampled at 500Hz, bandpass filter from 0.1 to 40Hz to remove signal drifts and line noise and re-referenced to a common average reference (Ciria et al., 2019). Data analysis was performed with Matlab scripts and Brainstorm software (version 3.4) (Tadel et al. 2011).

For frequency analysis, each trial (from the presentation of the reward to the cessation of effort) were segmented into 1 second epochs centered in the middle of the contraction and visually inspected for artifact. The spectral decomposition of each epoch was computed using a fast Fourier transformation (FFT). Power spectral densities were calculated for the following frequency bands : Théta (θ) (4-8 Hz), Alpha (α) (8–13 Hz), Beta (β) (13–30 Hz), and Gamma (30–40 Hz). The obtained power values were averaged by subject and experimental condition. The EEG epoch used for spectral analysis did not overlap with presentation of the reward

display. Participants maintained the contraction at least two seconds after the reward was displayed (on each trial in both sessions).

Prior to statistical analysis, and to investigate the activity of the PFC during rewarded physical exercise, EEG channels were divided into regions of interest based on Brodmann's areas (Brodmann & Garey, 2006). Frontopolar (FP1 & FP2), lateral-frontal (F7 & F8) and mid-frontal (F3 & F4) electrode sites were respectively associated with the orbitofrontal (OFC), ventro-lateral (VLPFC) and dorsolateral regions (DLPFC) of the PFC. These sites were targeted to investigate these regions in previous studies (Dinn et al., 2016; Ouellet et al., 2015; Lubar & Lubar, 1999; Sanefuji et al., 2011; Yang, Gao, Shi, Ye, & Chen, 2017), including EEG studies on physical exercise (Haghighi et al., 2017; Roberson & Marino, 2015). These correspondences were also highlighted in a cranio-cerebral correlation study (Okamoto et al., 2004) and by EEG methodological guidance on the correspondence between regions of interest and 10-20 system locations (Demos, 2005). Motor activity was also recorded and analysed at central sites (CZ; C3; and C4) (Roberson & Marino, 2015).

The events related potential (ERP) analysis allowed to control whether the reward procedure used induced differences in motivation (at the N2 or P3 level; Pornpattananangkul & Nusslock, 2015) or perception (in the P3 window; Del Cul, Baillet, & Dehaene, 2007) depending on the nature of the stimulus (manipulation of visibility and magnitude of rewards). Each reward stimulus (high conscious rewards, low conscious rewards, high subliminal rewards, low subliminal rewards) was presented 24 times to each participant throughout the study.

The presentation of the coin stimuli was used to segment the data. The EEG was segmented for each trial, beginning 200ms before the rewarding stimulus and continuing for 800ms following the presentation of the reward. The activity in the 200ms window before stimulus served as the baseline. ERP data were visually inspected to identify, and discard epochs

contaminated with artifacts (exceeding $\pm 100\text{mv}$ relative to baseline) prior to the signal averaging by subject and experimental condition. The trials with artifacts (e.g., blinks or gross movements) were automatically excluded from the averaging.

Based on previous researches (Capa, Bouquet, Dreher, & Dufour, 2013; Del Cul, Baillet, & Dehaene, 2007; Zhan et al., 2017) visual observation of the grand-average composite waveforms revealed the P1 (85-105), N1 (85-105), N170 (150 – 210), VPP (150-210), N2 (210-300) and P3 (300-400) (figure 4). For each component, we determined its maximal (for positive waveforms) or minimal (for negative waveforms) amplitude within the mentioned time window over the midline electrodes (Capa et al., 2013).

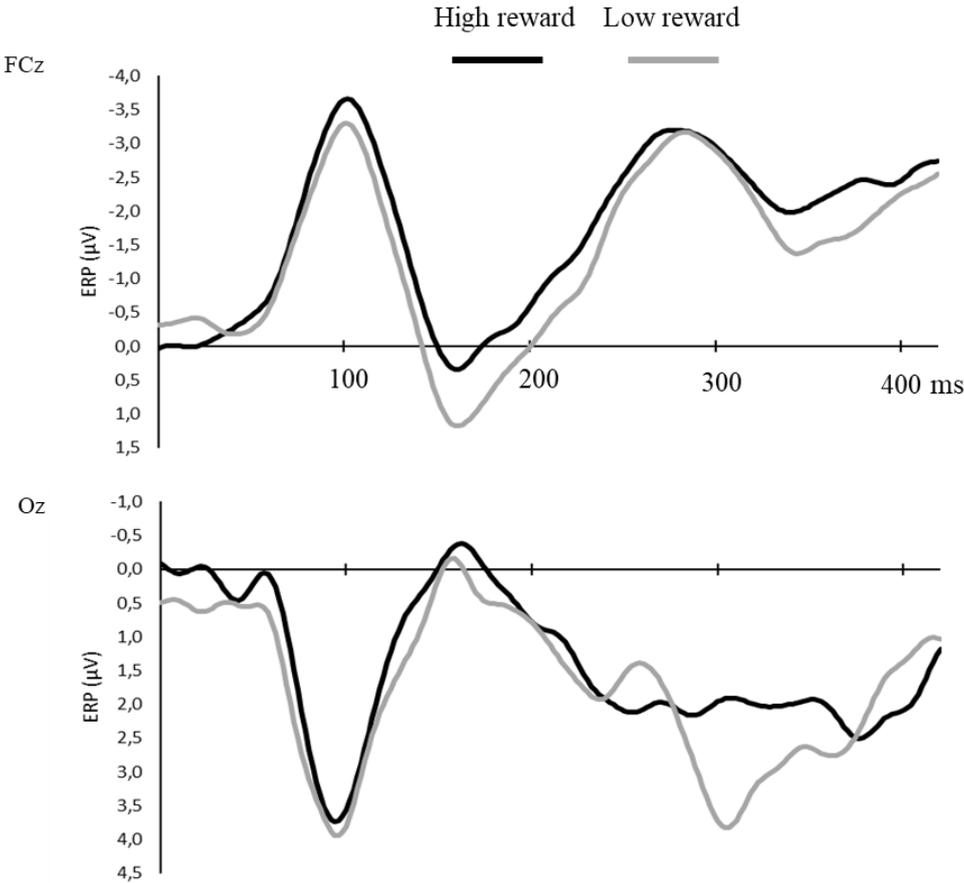


Figure 4. The sequence of events related potential (ERP) to visual rewarded stimuli over fronto-central and occipital sites, averaged separately for high and low reward.

Statistical analysis

All variables were screened for extreme values using the outlier labelling rule (Hoaglin & Iglewicz, 1987). In case of detection, extreme values were removed. The distribution of all variables was visually inspected and checked using the Shapiro-Wilk and Kolmogorov-Smirnov tests. Linear mixed models (LMM) were used in case of normal data and generalized linear mixed models (GLMM) were used in case of non-normal data. If no known distributions could be fitted to the data for the GLMM, LMM were used after normalizing the data using the Box-Cox transformation (Box & Cox, 1964; Osborne, 2010). LMM or GLMM were used for statistical testing as this approach brings a higher level of statistical power compared to traditional repeated measures analysis of variance (Ma, Mazumdar, & Memtsoudis, 2013) and is also recommended to prevent type-1 error (Boisgontier & Cheval, 2016). A random intercepts effect structured by participants was included to control for the non-independence of the data and for inter-subject variability. In line with recent recommendations (Barr, Levy, Scheepers, & Tily, 2013), models with and without inclusion of a random slope were compared using the Akaike information criterion (AIC; the model with the smallest AIC was retained).

The GLMM for the analysis of endurance time included the order of the experimental sessions, and the order of contractions within a single session (to control for order effects within the data), the reward condition (subliminal vs conscious and low vs high), and attention conditions (control vs distraction) as fixed factors. Descriptive data for the present study variables are presented in Table 1 and 2.

Subject	Conditions							
	Distraction condition				Control condition			
	Supraliminal rewards		Subliminal rewards		Supraliminal rewards		Subliminal rewards	
	High rewards	Low rewards	High rewards	Low rewards	High rewards	Low rewards	High rewards	Low rewards
	Time (s)							
1	17.7	9.8	18.3	10.2	15.3	7.0	16.7	7.5
2	22.2	5.0	13.5	10.9	20.8	4.5	10.8	10.7
3	23.7	8.8	22.6	9.9	22.7	7.1	21.0	7.5
4	12.5	7.8	10.6	9.3	12.2	7.0	11.2	9.1
5	16.3	13.5	15.5	11.3	15.6	10.1	12.5	11.9
6	15.4	6.7	14.2	10.9	15.7	7.2	14.2	8.0
7	11.9	9.4	12.2	8.9	11.8	8.5	11.1	9.0
8	14.1	7.0	13.2	9.4	14.4	6.6	12.2	7.9
9	17.6	8.2	13.8	7.9	14.7	6.6	11.3	7.0
10	12.6	9.3	11.2	9.0	12.0	8.2	9.4	8.1
11	20.0	13.3	19.8	14.2	20.5	12.3	20.0	12.6
12	25.5	10.0	20.0	10.6	22.9	8.1	19.3	12.9
13	16.3	8.8	15.9	11.5	14.9	9.1	14.5	8.8
14	21.8	10.4	18.5	12.0	19.7	9.6	18.5	11.3
15	20.3	8.3	18.7	10.8	19.6	9.2	18.5	11.2
16	21.0	7.0	16.9	9.0	19.5	5.9	14.4	8.8
17	17.9	6.7	14.7	6.5	19.5	5.6	14.1	5.0
18	19.6	7.7	15.9	7.6	21.5	6.6	16.6	6.4
19	15.8	5.3	14.0	8.4	15.8	5.7	13.5	6.9
20	15.5	7.7	14.3	9.3	13.1	5.3	12.2	8.1
21	16.7	10.1	16.5	11.3	16.2	10.5	17.0	11.7
22	15.1	5.4	13.3	7.4	14.1	5.4	11.3	6.8
23	17.9	8.7	16.9	13.3	16.2	9.2	16.5	11.9
24	18.3	16.3	21.2	15.9	20.6	12.7	18.0	14.2
25	16.7	6.6	16.1	9.6	16.3	5.7	15.9	5.9
26	13.2	6.3	12.5	7.4	14.9	6.1	14.2	6.8
27	12.9	7.9	12	7.1	12.2	6.4	12.1	7.2
28	15.9	7.3	14	9.0	15.4	8.1	12.6	8.1
29	24.1	17.1	22.3	17.8	22.1	16.3	22.0	15.4
30	11.9	5.8	9.8	6.7	11.5	5.2	9.2	6.3
Mean ±SD	17.3±3.7	8.7±3.0	15.6±3.4	10.1±2.6	16.7±3.5	7.9±2.6	14.7±3.5	9.1±2.7

Table 1. Values of the duration of effort

Notes: Time: Duration of effort; SD: Standard deviation

Conditions

Recording sites	Frequency	Distraction condition								Control condition			
		Supraiminal rewards		Subliminal rewards		Supraiminal rewards		Subliminal rewards		High rewards		Low rewards	
		High rewards	Low rewards	High rewards	Low rewards	High rewards	Low rewards	High rewards	Low rewards	High rewards	Low rewards	High rewards	Low rewards
		Log power mean±SE (10* log ₁₀ (μV ²))											
Lateral-frontal (F7/F8)	Theta (4-8 Hz)	4.56±0.93	6.24±0.93	4.56±0.94	5.38±0.95	5.71±1.06	6.39±0.91	7.60±1.04	4.72±0.94				
	Alpha (8-13 Hz)	0.73±0.68	0.65±0.68	0.77±0.68	0.66±0.69	1.30±0.76	0.98±0.66	1.31±0.76	0.85±0.66				
	Beta (13-30 Hz)	-2.32±0.75	-2.45±0.76	-2.33±0.76	-2.42±0.76	-1.77±0.81	-2.13±0.70	-1.75±0.81	-2.21±0.71				
	Gamma (30-40 Hz)	-8.41±0.88	-8.47±0.89	-8.36±0.88	-8.45±0.89	-8.02±0.88	-8.22±0.83	-8.05±0.87	-8.23±0.84				
Mid-frontal (F3/F4)	Theta (4-8 Hz)	2.81±98	2.71±0.99	2.77±0.98	2.59±1.03	2.93±0.98	2.88±0.97	3.16±0.96	2.75±0.98				
	Alpha (8-13 Hz)	-1.85±0.73	-1.92±0.74	-1.85±0.74	-1.82±0.71	-1.60±0.75	-1.63±0.75	-1.60±0.75	-1.75±0.73				
	Beta (13-30 Hz)	-5.37±0.74	-5.44±0.75	-5.38±0.75	-5.44±0.76	-5.10±0.74	-5.12±0.74	-5.03±0.76	-5.18±0.75				
	Gamma (30-40 Hz)	-13.12±0.85	-13.15±0.85	-13.11±0.85	-13.17±0.87	-12.69±0.85	-12.70±0.85	-12.61±0.88	-12.81±0.86				
Frontopolar (FP1/FP2)	Theta (4-8 Hz)	7.61±96	7.67±0.95	7.75±0.95	7.54±0.99	7.95±0.91	7.94±0.91	8.25±0.90	7.77±0.94				
	Alpha (8-13 Hz)	1.24±0.67	1.20±0.67	1.30±0.66	1.23±0.67	1.56±0.67	1.44±0.64	1.57±0.67	1.36±0.65				
	Beta (13-30 Hz)	-3.02±0.73	-2.99±0.72	-2.99±0.72	-3.07±0.75	-2.79±0.72	-2.90±0.70	-2.71±0.74	-2.95±0.71				
	Gamma (30-40 Hz)	-10.09±0.86	-10.08±0.85	-10.04±0.86	-10.03±0.84	-9.90±.85	-9.95±0.84	-9.80±0.88	-10.01±0.84				
Central (C3/C4/CZ)	Theta (4-8 Hz)	-2.72±0.74	-2.82±0.75	-2.80±0.75	-2.82±0.75	-2.62±0.78	-2.61±0.78	-2.67±0.77	-2.79±0.75				
	Alpha (8-13 Hz)	-5.52±0.70	-5.67±0.72	-5.60±0.72	-5.71±0.74	-5.47±0.71	-5.43±0.71	-5.47±0.71	-5.49±0.71				
	Beta (13-30 Hz)	-13.65±0.81	-13.81±0.84	-13.66±0.81	-13.83±0.85	-13.42±0.81	-13.41±0.81	-13.45±0.80	-13.52±0.80				
	Gamma (30-40 Hz)	0.14±0.99	0.09±0.99	0.18±0.99	0.05±1.00	0.28±0.99	0.20±0.99	0.31±0.99	0.14±0.99				

Table 2. Descriptive data of EEG frequency bands for each condition of the study

Results

Endurance time

The GLMM for endurance time revealed a significant main effect of the attention condition [$F(1,2821) = 39.107, p < 0.001, d = 1.20$]. Participants maintained their effort for a longer period in distraction condition ($12.95 \pm 3.18s$) than without distraction ($12.09 \pm 3.06s$).

A main effect of the nature of the reward was found [$F(1,2821) = 1734.993, p < 0.001, d = 2.63$]. Participants provided a greater effort for the higher ($16.09 \pm 3.53 s$) than for the lower reward ($8.84 \pm 2.71 s$), in both subliminal [$F(1,2821) = 274,823, p < 0.001$] and supraliminal [$F(1,2821) = 420,412, p < 0.001$] conditions. (figure 3).

There was also an interaction between the nature of the reward and the visibility of the reward [$F(1,2821) = 92.495, p < 0.001$] indicating that the effort invested by the participants was less affected by the value of the reward in the subliminal condition than in the conscious condition.

For high reward, endurance time is significantly higher in conscious condition ($17.03 \pm 3.63 s$) than in the subliminal condition ($15.15 \pm 3.43 s$) [$F(1,2821) = 45.359, p < 0.001, d = 0.83$]. For low reward, endurance time was significantly lower in the conscious condition ($8.29 \pm 2.78 s$) than in the subliminal condition ($9.60 \pm 2.63 s$) [$F(1,2821) = 41.784, p < 0.001, d = 0.81$]. (figure 3).

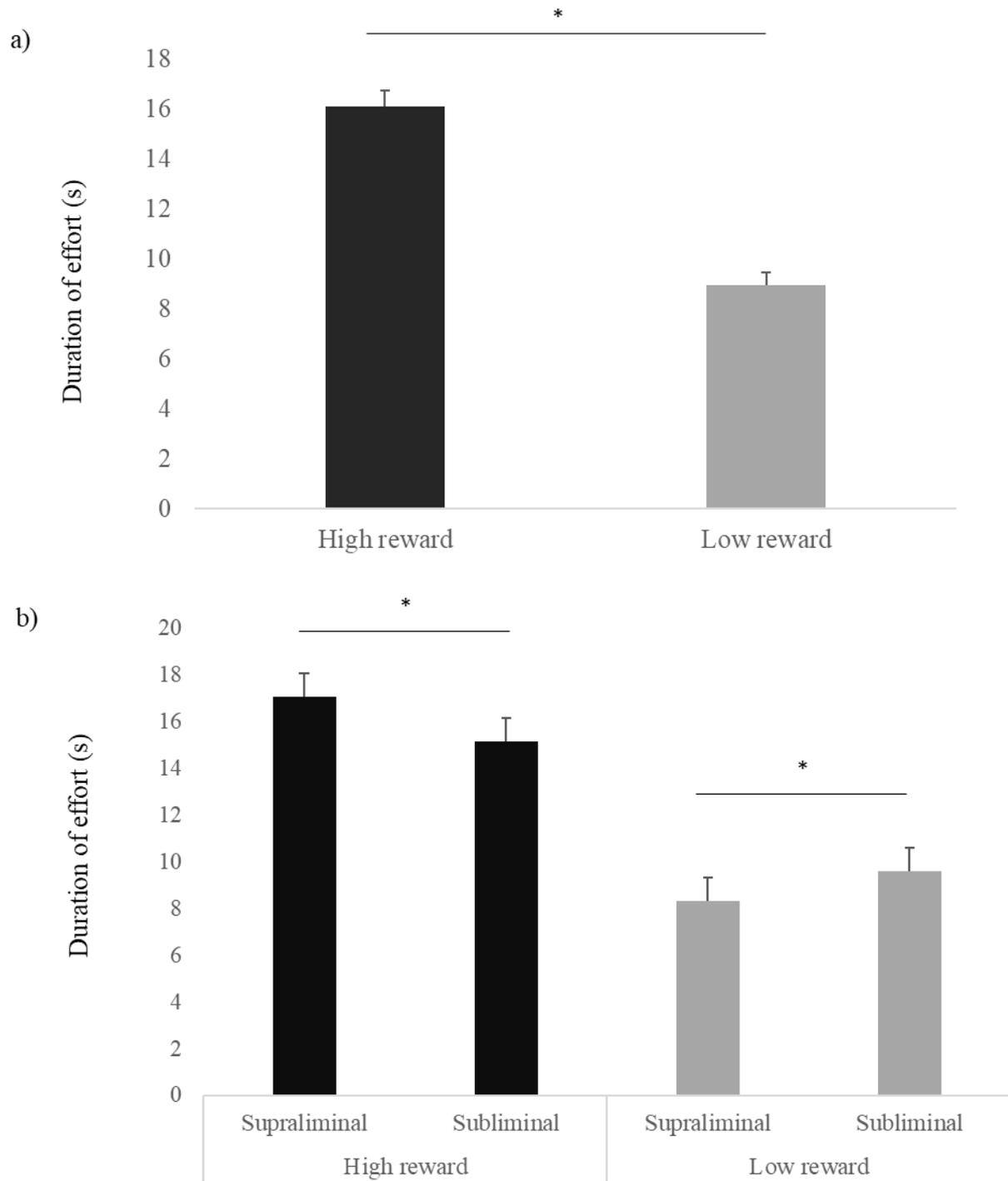


Figure 3. Duration of effort as a function of the reward condition. a) Independently of the duration of presentation of the reward; b) According to the duration of presentation of the reward.

*Notes: Error bars represent the standard errors of the mean. * Indicates a difference between conditions ($p < 0.05$).*

EEG

Spectral power analysis

The analysis of the EEG frequency spectrum in the frequency bands revealed no significant main effect of attention condition, reward value or reward visibility on frontopolar, mid-frontal or central sites ($p > .114$ each). No interaction was found.

There was a significant main effect of attention condition for alpha [$F(1,221) = 10.751, p = 0.001, d = 0.18$] and theta [$F(1,220) = 8.997, p = 0.003, d = 0.33$] power on lateral-frontal site (VLPFC). No interaction was found.

ERP

Six preliminary (G)LMM showed that electrode position had significant effects for the P1 [$F(6,778) = 55.312, p < 0.001$], N1 [$F(6,778) = 34.047, p < 0.001$] N170 [$F(6,778) = 9.906, p < 0.001$], N2 [$F(6,778) = 8.025, p < 0.001$], and P3 [$F(6,778) = 15.341, p < 0.001$] components, indicating that the most negative or positive activity were at Oz (P1, N170, and P3) and FCz (N1, N2). As no interaction was found between the electrode and other factors (duration of reward presentation and reward value), follow up (G)LMM were performed for Oz and FCz.

No significant effect was found for the P1, N1, N170 or N2 components ($p > .142$ each). Reward value had a main effect on P3 with a more positive P3 at Oz for 5 cents than for 10 cents [$F(1,101) = 6.917, p = 0.010, d = 0.36$]. The G(LMM) included the duration of reward presentation and the reward values as fixed factors.

Discussion

To clarify the neurocognitive mechanisms mobilized in converting expected benefits into effort maintenance, this study investigated the effect of cognitive distraction and monetary benefits on the decision to maintain a rewarded physical effort. We also wanted to

specify the role played by the PFC in adjusting the duration of effort according to the interpretation of the expected benefits. We hypothesized that a supplementary cognitive task, requiring top-down attention would reduce the effect of conscious rewards on effort duration by disrupting their integration within the PFC. Our results indicated that while high rewards (whatever their duration of presentation) increased the duration of effort, the supplementary cognitive task did not modulate the effect of conscious rewards on the maintenance of physical exercise. Finally, we found that when the participants performed the supplementary cognitive distraction task, they maintained the effort longer. Although our results do not support the role played by the attentional control and the PFC in the integration of benefits, they nevertheless lead us to consider their implication in the interpretation of costs during physical exercise. Mechanisms of effort regulation within the VLPFC could be modulated by the cognitive distraction condition. These observations are discussed below.

The impact of rewards on the duration of effort

Many studies have explored how reward processing affects human behavior in different task contexts (e.g., Zedelius et al., 2014), however, the effect of monetary rewards on a physical force maintenance task or endurance task is not obvious and deserved to be further investigated. The value of expected rewards influenced the maintenance of physical effort in the present study. Indeed, as observed by Pessiglione et al. (2007) during a force production task, subjects deployed more effort for higher amounts. The study by Meyniel et al. (2013) also indicated that monetary rewards influence the duration of effort, while the results of two other studies revealed no effect on endurance performance (Hulleman, De koning, Hettinga & Foster, 2007; Skorski, Thompson, Keegan, Meyer, & Abbiss, 2017). In addition, our study reveals that the perception of the reward modulates the motivational effects over the duration of the effort. The positive (for high reward) or the negative effect (for low reward) of the reward value on the duration of effort was maximized when the stimulus was

consciously accessible. This effect has been observed on cognitive (Capa et al., 2013) and motor (Pessiglione et al., 2007) performance. According to proposals by Marcora (2010) and Pageaux (2014), these results suggest that the motivation can be influenced by the external environment and can impact the effort invested. These results are in agreement with the economic decision-making perspective which suggests that the amount of effort deployed depends on expected benefits (Boksem & Tops, 2008; Rangel, Camerer & Montague, 2008; Walton, Kennerley, Bannerman, Phillips, & Rushworth, 2006).

While it is not surprising to observe that the conscious perception of rewarding stimuli reinforces their motivational effects, our study nevertheless indicates that the participants also decide to maintain physical exercise longer for higher amounts in subliminal condition. To our knowledge, our study is the first to highlight the effect of subliminal monetary rewards on motivation during an incentive maintenance force task. Our results are in line with the work of Radel et al. (2009) and Pessiglione et al. (2007) which has shown that subliminal cues, informing the individual about the difficulty of the task or the value of the reward, could affect the objective effort exerted. Taken together, these elements suggest the existence of an implicit regulatory system for physical effort. This idea is reinforced by the fact that the motor command sent to regulate an initiated action could come from the brainstem motor centers that are under control of the basal ganglia (Grillner & Robertson, 2015). Recent propositions on the function of the basal ganglia in motor control suggests that they have an important role in the control of vigor (Dudman & Krakauer, 2016; Turner & Desmurget, 2010), a concept close to objective effort as it reflects the speed and intensity of the movement as a function of internal arousal and is well correlated with basal ganglia activity (Turner, Desmurget, Grethe, Crutcher, & Grafton, 2003). Sub-cortical structures would thus be primarily involved in variations in the level of effort invested during a physical task. The precautions adopted regarding the durations of subliminal presentations fixed below the individual subjective

thresholds bring a methodological robustness to these interpretations. The lack of statistical differences observed in the ERP components between the conscious and subliminal conditions echoes the results of Capa et al. (2007) and is consistent with the absence of early differences in brain activity correlated with subjective reports observed by De cul et al. (2007).

The impact of cognitive distraction on the maintenance of a rewarded physical exercise

To highlight the role of attentional control in the interpretation of the conscious expected benefits during the effort and also underline the involvement of the PFC in this mechanism, we tested the effect of a supplementary vowel / consonant discrimination task on the maintenance of a rewarded physical exercise. Contrary to our hypothesis, no interaction between the attention condition, the value of the reward and the duration of presentation of the reward was found on the duration of effort. As the additional distraction task is supposed to modulate the conscious processing of information, these results do not support the idea that manipulating attention can modulate the interpretation of conscious motivation information and impact the duration of effort. No element from the EEG spectral data allows us to highlight the role played by the PFC in the integration of conscious reward information. However, our results indicate that individuals decide to exert greater physical effort when they perform the additional cognitive task (both for highly and poorly rewarded trials). Studies using active distractive attentional strategies (see Brick et al., 2014 for a review) during physical exercise (including the use of additional mental tasks) have observed reduced effort perceptions (Fillingim & Fine, 1986; Harte & Eifert, 1995; Hatfield et al., 1992; Johnson & Siegel, 1987; Padgett & Hill, 1989; Stanley, Pargman, & Tenenbaum, 2007) and a significant performance gain (Blanchfield et al., 2014; Morgan, Horstman, Cymerman, & Stokes, 1983). Even though the literature on attentional focus in endurance is still mired by a lack of consensus, it is generally considered that this effect is due to the fact that the subject's attention is diverted from signals relevant to effort (Delignières & Brisswalter, 1994). We can therefore suggest

that during muscle contraction, the cognitive distraction acts on an element other than the perception of rewards to positively impact the motivation of the individual. The distraction may have modulated the unpleasant sensations of effort. Considering these elements, we believe that the cognitive manipulation used in our study, could have mainly distracted individuals from unpleasant feelings of effort allowing them to better tolerate physical exercise and to invest more effort. Analysis of PFC activity during exercise could support this interpretation by providing a neuro-cognitive explanation of the differences observed in the duration of effort between the conditions of attention.

Our results indicate an *alpha* and *theta* power increase in the control condition at the lateral-frontal site (associated with VLPFC activity). Previous studies have shown that an increase in *alpha* activity reflects inhibitory top-down control in cognitive (Klimesch, Doppelmayr, Schwaiger, Auinger, & Winkler, 1999; Van Diepen, Foxe, & Mazaheri, 2019) and motor tasks (Hummel, Andres, Altenmüller, Dichgans, & Gerloff, 2002; Hummel et al., 2004; Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007) and have highlighted the importance of the frontal lobe in this inhibitory activity (Knight & Grabowecky, 1995). In a similar way, while an increase in *theta* frequency is generally associated with frontal executive functioning and could have been observed in the dual task context (requiring greater cognitive control), previous observations also highlight that this activity can reflect cognitive control involved in inhibitory processes (Cavanagh & Frank, 2014; Huster, Enriquez-Geppert, Lavalée, Falkenstein, & Herrmann, 2013). Moreover, *alpha* activity within the PFC could correspond to the active involvement of internal regulation processes (Von Stein & Sarnthein, 2000). More precisely, VLPFC *alpha* activity has been associated with physical exercise regulation (Robertson & Marino, 2015). Furthermore, studies have shown that this structure plays an important role in exercise maintenance (Robertson & Marino, 2015) and motor inhibition processes (Levy & Wagner, 2011; Ridderinkhof, Van Den Wildenberg, Segalowitz, & Carter,

2004). Even if the specific mechanisms have yet to be elucidated, theoretical propositions emphasize that the VLPFC initiates the motor action of stopping or modifying the effort via projections to the pre-supplementary motor area (SMA), SMA and premotor area (McMorris, Barwood, & Corbett, 2018). Moreover, the PFC could exert an inhibitory control of the amygdala activity to allow the individual to tolerate the feelings of fatigue and maintain the exercise (Davidson, 2002). It appears that VLPFC activity is strongly associated with amygdala attenuation (Foland et al., 2008; Townsend et al., 2013). *Alpha* activity observed in control condition could also correspond to a lower attentional demand required to perform the task involving only the motor action. Studies have indeed highlighted that a decrease in alpha power could reflect cortical activations involved in general task demands and attentional processes (Klimesch et al., 2007; Ray & Cole, 1985).

In light of these elements, the *alpha* and *theta* power increase in the control condition within the PFC could reflect the implementation of inhibition processes involved in exercise regulation. A reduced perception of effort costs may have limited the expression of these inhibitory processes in distraction condition. Some authors have indicated that the manipulation of attention can modulate pain tolerance (McCaul & Malott, 1984) and symptom perception (Morgan & Pollock, 1977; Fillingim & Fine, 1986). Moreover, the implementation of inhibitory processes within the VLPFC seems particularly sensitive to the perception of feelings of physical exercise. Studies indeed emphasize the involvement of the VLPFC in the affective responses to exercise (Ekkekakis & Acevedo, 2006) and its ability to integrate physiological afferent signals received from the anterior and inferior part of the PFC and provide the most relevant task response in combination with the motivational context (McMorris et al., 2018; Robertson & Marino, 2015; Robertson & Marino, 2016). According to the hypothesis formulated by Ekkekakis (2009), when exercise intensity increases, cognitive mechanisms in the PFC may become active by exerting an inhibitory control over

aversive stimuli to regulate the negative affective response and allow effort maintenance. Moreover, the amygdala activity, which seems dependent on that of the PFC (Ochsner & Gross, 2007), is directly involved in the processing of interoceptive information, such as unpleasant sensations from muscle afferents. With the increase of aversive stimuli, a consequence of muscular activity during intense physical exercise (Cook, O'Connor, Eubanks, Smith, & Lee, 1997), the amygdala would tend to disengage the pursuit of effort. The inhibitory control of the VLPFC over the amygdala may become necessary when exacerbated feelings of fatigue are experienced (DeLuca, Genova, Capili, & Wylie, 2009). The inhibitory mechanisms considered from EEG activity and endurance responses could therefore be induced by an intensification of painful physical sensations. Increased general cognitive and attentional demand induced by additional cognitive distraction may have led to a lower integration of the painful sensations.

In light of these elements and theoretical propositions emphasizing the role of the VLPFC in the processing of sensory afferents signals, the additional cognitive load may have disrupted the interpretation of afferent signals, facilitating the tolerance of costs associated with the exercise and improve the duration of effort. Without distraction, the individual would perceive more afferent painful signals. The predominance of these signals could contribute to an earlier implementation of inhibitory mechanisms involved in the regulation of motor response and in the tolerance of unpleasant sensations allowing the maintenance of effort. Accordingly, we believe that this result increases the evidence supporting the role of attentional processes and prefrontal mechanisms in the maintenance of physical effort (Brick et al., 2014 ; Perrey, Radel, & Brisswalter, 2016). Specifically, we believe that the PFC plays a key role in the regulation of effort costs.

Nevertheless, some limitations of our study should be noted. The value of the high rewards may be insufficient to constitute a source of motivation able to counterbalance the

increase of costs during longer effort. Even though the difference between the values of the rewards induced a longer effort for high rewards, elements concerning our ERP results could corroborate this interpretation. Surprisingly, we observed a larger P3 amplitude for low rewards whereas the P3 amplitude usually increases with the magnitude of the reward (Sato et al., 2005). Because P3 is sensitive to stimuli of motivational significance (Polich & Kok, 1995) and is generally enhanced for emotional compared to neutral images (Keil et al., 2002; Mini, Palomba, Angrilli, & Bravi, 1996) this result could suggest that high rewards were less significant than low rewards for participants. The motivational and elaborative processes affecting effort maintenance could therefore be further guided by the significance of the low rewards in our study. During a highly and consciously rewarded trial, the effort is prolonged, and the intensity of afferents increases accordingly. However, it is conceivable that the motivating (high) information was not significant enough for participants to consider it relevant and to actively direct their attention towards benefits during the control condition. It would seem that the value of our high rewards did not allow us to effectively investigate the effect of attention conditions on the integration of conscious motivational information during exercise. Studies examining the effects of rewards on motor tasks used more substantial differences between the values of high and low rewards. Meyniel et al. (2013) and Pessiglione et al. (2007) have indeed proposed values respectively five times and one hundred times greater for high rewards.

Conclusion

To conclude, we found that participants decide to maintain physical exercise longer for higher amounts, even when the reward is presented subliminally. In addition, the positive or negative effect of the reward is maximized in supraliminal condition. Thus, the intrinsically

pleasant or unpleasant quality granted by the individual to the rewarding stimulus can have effects on the decision to maintain physical exercise.

Moreover, the distraction effect associated with the use of a cognitive distraction task led individuals to exert greater effort. Contrary to what we expected, the motivating effects of the benefits were not minimized in dual task condition. The distraction induced by the additional task seems to have limited the implementation of inhibitory mechanisms in the PFC. These mechanisms may be sensitive to the intensity of perceived aversive stimuli, which leads us to conjecture that the use of a supplementary cognitive distraction reduces the intensity of exercise costs. This supports the hypothesis that an intervention that facilitates the conscious integration of costs during the effort will affect the decision to maintain physical exercise (Meyniel et al., 2014). Finally, the intervention of the PFC could be crucial in the functioning of exercise regulation. This activity could depend on the interpretation of sensory information relating to the effort and conditioned by the orientation of attention. Their role in the maintenance of physical exercise deserves to be extensively investigated in future research.

References

- Barr, D. J., Levy, R., Scheepers, C., & Tily, H. J. (2013). Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: Keep it maximal. *Journal of Memory and Language*, 68(3). <https://doi.org/10.1016/j.jml.2012.11.001>
- Bhambhani, Y., Malik, R., & Mookerjee, S. (2007). Cerebral oxygenation declines at exercise intensities above the respiratory compensation threshold. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 156(2), 196–202. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2006.08.009>
- Bigliassi, M. (2015). Corollary discharges and fatigue-related symptoms: the role of attentional focus. *Frontiers in Psychology*, 6, 1002. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01002>
- Bijleveld, E., Custers, R., & Aarts, H. (2012). Adaptive reward pursuit: How effort requirements affect unconscious reward responses and conscious reward decisions. *Journal of Experimental Psychology: General*, 141(4), 728–742. <https://doi.org/10.1037/a0027615>
- Blanchfield, A. W., Hardy, J., De Morree, H. M., Staiano, W., & Marcora, S. M. (2014). Talking yourself out of exhaustion: The effects of self-talk on endurance performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 46(5), 998–1007. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000184>
- Boisgontier, M. P., & Cheval, B. (2016). The anova to mixed model transition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 68, 1004-1005. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.05.034>
- Boksem, M. A. S., & Tops, M. (2008, November). Mental fatigue: Costs and benefits. *Brain Research Reviews*, 59(1), 125-39 <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2008.07.001>

- Box, G., & Cox, D. (1964). An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B*, 26, 211–234. <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/summary?doi=10.1.1.321.3819>
- Brick, N., MacIntyre, T., & Campbell, M. (2014). Attentional focus in endurance activity: new paradigms and future directions. *International Review of Sport and Exercise Psychology*, 7(1), 106–134. <https://doi.org/10.1080/1750984X.2014.885554>
- Brodmann, K., & Garey, L. J. (2006). Brodmann's Localisation in the Cerebral Cortex: The Principles of Comparative Localisation in the Cerebral Cortex Based on Cytoarchitectonics. *Springer US*. <https://doi.org/10.1007/b138298>
- Capa, R. L., Bouquet, C. A., Dreher, J. C., & Dufour, A. (2013). Long-lasting effects of performance-contingent unconscious and conscious reward incentives during cued task-switching. *Cortex*, 49(7), 1943–1954. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2012.05.018>
- Cavanagh, J. F., & Frank, M. J. (2014). Frontal theta as a mechanism for cognitive control. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(8), 414–421. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.04.012>
- Ciria, L. F., Luque-Casado, A., Sanabria, D., Holgado, D., Ivanov, P. C., & Perakakis, P. (2019). Oscillatory brain activity during acute exercise: Tonic and transient neural response to an oddball task. *Psychophysiology*. <https://doi.org/10.1111/psyp.13326>
- Codispoti, M., Ferrari, V., & Bradley, M. M. (2007). Repetition and event-related potentials: Distinguishing early and late processes in affective picture perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(4), 577–586. <https://doi.org/10.1162/jocn.2007.19.4.577>
- Cona, G., Cavazzana, A., Paoli, A., Marcolin, G., Grainer, A., & Bisiacchi, P. S. (2015). It's a Matter of Mind! Cognitive Functioning Predicts the Athletic Performance in Ultra-Marathon Runners. *PLoS One*, 10(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132943>
- Cook, D. B., O'Connor, P. J., Eubanks, S. A., Smith, J. C., & Lee, M. (1997). Naturally occurring muscle pain during exercise: assessment and experimental evidence. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 29(8), 999–1012. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9268956>
- Corbetta, M., Patel, G., & Shulman, G. L. (2008). The Reorienting System of the Human Brain: From Environment to Theory of Mind. *Neuron*, 58(3), 306–24. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.04.017>
- Davidson, R. J. (2002). Anxiety and affective style: role of prefrontal cortex and amygdala. *Biological Psychiatry*, 51(1), 68–80. [https://doi.org/10.1016/S0006-3223\(01\)01328-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3223(01)01328-2)
- Del Cul, A., Baillet, S., & Dehaene, S. (2007). Brain dynamics underlying the nonlinear threshold for access to consciousness. *PLoS Biology*, 5(10), 2408–2423. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050260>
- Delignières, D., & Brisswalter, J. (1994). Influence of an added perceptual motor task on perceived exertion: a test of the dissociation effect. *Perceptual and Motor Skills*, 78(3 Pt 1), 855–858. <https://doi.org/10.2466/pms.1994.78.3.855>
- DeLuca, J., Genova, H. M., Capili, E. J., & Wylie, G. R. (2009). Functional Neuroimaging of Fatigue. *Physical Medicine and Rehabilitation Clinics of North America*, 20(2), 325–337. <https://doi.org/10.1016/j.pmr.2008.12.007>
- Demos, J. (2005). Getting Started with Neurofeedback.
- Dinn, W. M., Aycicegi-Dinn, A., Göral, F., Karamursel, S., Yildirim, E. A., Hacıoglu-Yildirim, M., Fregni, F. (2016). Treatment-resistant obsessive-compulsive disorder: Insights from an open trial of transcranial direct current stimulation (tDCS) to design a RCT. *Neurology Psychiatry and Brain Research*, 22(3–4), 146–154. <https://doi.org/10.1016/j.npbr.2016.08.003>
- Dolcos, F., & Cabeza, R. (2002). Event-related potentials of emotional memory: Encoding pleasant, unpleasant, and neutral pictures. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, 2(3), 252–263. <https://doi.org/10.3758/CABN.2.3.252>
- Domenech, P., & Koechlin, E. (2015). Executive control and decision-making in the prefrontal cortex. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 1, 101–106. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2014.10.007>
- Ducrocq, G. P., Hureau, T. J., Meste, O., & Blain, G. M. (2017). Increased Fatigue Response to Augmented Deceptive Feedback during Cycling Time Trial. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 49(8), 1541–1551. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000001272>
- Dudman, J. T., & Krakauer, J. W. (2016). The basal ganglia: From motor commands to the control of vigor. *Current Opinion in Neurobiology*. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2016.02.005>

- Duverne, S., & Koechlin, E. (2017). Rewards and Cognitive Control in the Human Prefrontal Cortex. *Cerebral Cortex*, 27(10), 5024–5039. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhx210>
- Ekkekakis P, Acevedo EO (2006) Affective responses to acute exercise: toward a psychobiological dose-response model. In: Ekkekakis P, Acevedo EO (eds) *Psychobiology of physical activity*. Human Kinetics, Champaign, Illinois, 91–109. [https://doi.org/10.1016/S1728-869X\(09\)60021-6](https://doi.org/10.1016/S1728-869X(09)60021-6)
- Ekkekakis, P. (2009). Illuminating the black box: Investigating prefrontal cortical hemodynamics during exercise with near-infrared spectroscopy. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, 31, 505–553. <https://doi.org/10.1123/jsep.31.4.505>
- Esterman, M., Rosenberg, M. D., & Noonan, S. K. (2014). Intrinsic fluctuations in sustained attention and distractor processing. *Journal of Neuroscience*, 34(5), 1724–1730. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2658-13.2014>
- Filligim, R B, & Fine, M. A. (1986). The effects of internal versus external information processing on symptom perception in an exercise setting. *Health Psychology: Official Journal of the Division of Health Psychology, American Psychological Association*, 5(2), 115–123. <https://doi.org/10.1037//0278-6133.5.2.115>
- Foland, L. C., Altshuler, L. L., Bookheimer, S. Y., Eisenberger, N., Townsend, J., & Thompson, P. M. (2008). Evidence for deficient modulation of amygdala response by prefrontal cortex in bipolar mania. *Psychiatry Research Neuroimaging*, 162(1), 27–37. <https://doi.org/10.1016/j.psychresns.2007.04.007>
- Grillner, S., & Robertson, B. (2015, August 1). The basal ganglia downstream control of brainstem motor centres—an evolutionarily conserved strategy. *Current Opinion in Neurobiology*. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2015.01.019>
- Haghighi, M., Ludyga, S., Rahimi, B., Jahangard, L., Ahmadpanah, M., Torabian, S., Brand, S. (2017). In patients suffering from major depressive disorders, quantitative EEG showed favorable changes in left and right prefrontal cortex. *Psychiatry Research*, 251, 137–141. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2017.02.012>
- Harete, J. L., & Eifert, G. H. (1995). The effects of running, environment, and attentional focus on athletes' catecholamine and cortisol levels and mood. *Psychophysiology*, 32(1), 49–54. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1995.tb03405.x>
- Hatfield, B. D., Spalding, T. W., Mahon, A. D., Slater, B. A., Brody, E. B., & Vaccaro, P. (1992). The effect of psychological strategies upon cardiorespiratory and muscular activity during treadmill running. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 24(2), 218–225. <https://doi.org/10.1249/00005768-199202000-00010>
- Hoaglin, D. C., & Iglewicz, B. (1987). Fine-Tuning Some Resistant Rules for Outlier Labeling. *Journal of the American Statistical Association*, 82(400), 1147–1149. <https://doi.org/10.1080/01621459.1987.10478551>
- Hulleman, M., De koning, J. J., Hettinga, F. J., & Foster, C. (2007). The Effect of Extrinsic Motivation on Cycle Time Trial Performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 39(4), 709–715. <https://doi.org/10.1249/mss.0b013e31802eff36>
- Hummel, F., Andres, F., Altenmüller, E., Dichgans, J., & Gerloff, C. (2002). Inhibitory control of acquired motor programmes in the human brain. *Brain*, 125(2), 404–420. <https://doi.org/10.1093/brain/awf030>
- Hummel, F., Saur, R., Lasogga, S., Plewnia, C., Erb, M., Wildgruber, D., Gerloff, C. (2004). To act or not to act. Neural correlates of executive control of learned motor behavior. *NeuroImage*, 23(4), 1391–1401. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.07.070>
- Huster, R. J., Enriquez-Geppert, S., Lavalley, C. F., Falkenstein, M., & Herrmann, C. S. (2013, March). Electroencephalography of response inhibition tasks: Functional networks and cognitive contributions. *International Journal of Psychophysiology*. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2012.08.001>
- Hyland-Monks, R., Cronin, L., McNaughton, L., & Marchant, D. (2018). The role of executive function in the self-regulation of endurance performance: A critical review. *Progress in Brain Research* (Vol. 240, pp. 353–370). <https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2018.09.011>
- Johnson, J. A., & Zatorre, R. J. (2006). Neural substrates for dividing and focusing attention between simultaneous auditory and visual events. *NeuroImage*, 31(4), 1673–1681. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.026>

- Johnson, J. H., & Siegel, D. S. (1986). Active vs passive attentional manipulation and multidimensional perceptions of exercise intensity. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *18*, 71. <https://doi.org/10.1249/00005768-198604001-00352>
- Keil, A., Bradley, M. M., Hauk, O., Rockstroh, B., Elbert, T., & Lang, P. J. (2002). Large-scale neural correlates of affective picture processing. *Psychophysiology*, *39*(5), 641–649. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.3950641>
- Kimberg, D. Y., Aguirre, G. K., & D’Esposito, M. (2000). Modulation of task-related neural activity in task-switching: an fMRI study. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *10*(1–2), 189–196. [https://doi.org/10.1016/s0926-6410\(00\)00016-1](https://doi.org/10.1016/s0926-6410(00)00016-1)
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Schwaiger, J., Auinger, P., & Winkler, T. (1999). “Paradoxical” alpha synchronization in a memory task. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *7*(4), 493–501. [https://doi.org/10.1016/s0926-6410\(98\)00056-1](https://doi.org/10.1016/s0926-6410(98)00056-1)
- Klimesch, Wolfgang, Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition–timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, *53*(1), 63–88. <https://doi.org/10.1016/J.BRAINRESREV.2006.06.003>
- Levy, B. J., & Wagner, A. D. (2011). Cognitive control and right ventrolateral prefrontal cortex: Reflexive reorienting, motor inhibition, and action updating. *Annals of the New York Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.05958.x>
- Liu, J. Z., Shan, Z. Y., Zhang, L. D., Sahgal, V., Brown, R. W., & Yue, G. H. (2003). Human brain activation during sustained and intermittent submaximal fatigue muscle contractions: an FMRI study. *Journal of Neurophysiology*, *90*(1), 300–312. <https://doi.org/10.1152/jn.00821.2002>
- Lohse, K. R., & Sherwood, D. E. (2011). Defining the focus of attention: Effects of attention on perceived exertion and fatigue. *Frontiers in Psychology*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00332>
- Lubar, J. F., & Lubar, J. O. (1999). Neurofeedback Assessment and Treatment for Attention Deficit/Hyperactivity Disorders. *Introduction to Quantitative EEG and Neurofeedback*, 103–143. <https://doi.org/10.1016/B978-012243790-8/50006-7>
- Ma, Y., Mazumdar, M., & Memtsoudis, S. G. (2013). Beyond repeated-measures analysis of variance: advanced statistical methods for the analysis of longitudinal data in anesthesia research. *Regional Anesthesia and Pain Medicine*, *37*(1), 99–105. <https://doi.org/10.1097/AAP.0b013e31823ebc74>
- Marcora, Samuele M., Staiano, W., & Manning, V. (2009). Mental fatigue impairs physical performance in humans. *Journal of Applied Physiology*, *106*(3), 857–864. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.91324.2008>
- Marcora, Samuele M., & Staiano, W. (2010). The limit to exercise tolerance in humans: mind over muscle? *European Journal of Applied Physiology*, *109*(4), 763–770. <https://doi.org/10.1007/s00421-010-1418-6>
- Marek, S., & Dosenbach, N. U. F. (2018). The frontoparietal network: Function, electrophysiology, and importance of individual precision mapping. *Dialogues in Clinical Neuroscience*. *20*(2), 133–140
- McCaul, K. D., & Malott, J. M. (1984). Distraction and coping with pain. *Psychological Bulletin*, *95*(3), 516–533. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.95.3.516>
- McCormick, A., Meijen, C., & Marcora, S. (2015). Psychological Determinants of Whole-Body Endurance Performance. *Sports Medicine*, *45*(7), 997–1015. <https://doi.org/10.1007/s40279-015-0319-6>
- McMorris, T., Barwood, M., & Corbett, J. (2018). Central fatigue theory and endurance exercise: Toward an interoceptive model. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.03.024>
- Meyniel, Florent, Goodwin, G. M., William Deakin, J. F., Klinge, C., Macfadyen, C., Milligan, H., Gaillard, R. (2016). A specific role for serotonin in overcoming effort cost. *ELife*, *5*. <https://doi.org/10.7554/eLife.17282>
- Meyniel, Florent, Safra, L., Pessiglione, M., Gandevia, S. C., Ma, L., Chablat, D., Friston, K. J. (2014). How the Brain Decides When to Work and When to Rest: Dissociation of Implicit-Reactive from Explicit-Predictive Computational Processes. *PLoS Computational Biology*, *10*(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003584>
- Meyniel, Florent, Sergent, C., Rigoux, L., Daunizeau, J., & Pessiglione, M. (2013).

- Neurocomputational account of how the human brain decides when to have a break. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(7), 2641–2646. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211925110>
- Micklewright, D., St Clair Gibson, A., Gladwell, V., & Al Salman, A. (2017). Development and Validity of the Rating-of-Fatigue Scale. *Sports Medicine*, 47(11), 2375–2393. <https://doi.org/10.1007/s40279-017-0711-5>
- Mini, A., Palomba, D., Angrilli, A., & Bravi, S. (1996). Emotional information processing and visual evoked brain potentials. *Perceptual and Motor Skills*, 85(1), 143–152. <https://doi.org/10.2466/pms.1996.83.1.143>
- Morgan, W P, & Pollock, M. L. (1977). Psychological characterization of the elite distance runner. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 301, 382–403. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1977.tb38215.x>
- Morgan, William P, Horstman, D. H., Cymerman, A., & Stokes, J. (1983). Facilitation of Physical Performance by Means of a Cognitive Strategy. *Cognitive Therapy and Research*, 7(3), 251–264. <https://doi.org/10.1007/BF01205139>
- Ochsner, K. N., & Gross, J. J. (2007). The Neural Architecture of Emotion Regulation. *Handbook of emotion regulation* (pp. 87–109). New York: Guilford.
- Okamoto, M., Dan, H., Sakamoto, K., Takeo, K., Shimizu, K., Kohno, S., Dan, I. (2004). Three-dimensional probabilistic anatomical cranio-cerebral correlation via the international 10-20 system oriented for transcranial functional brain mapping. *NeuroImage*, 21(1), 99–111. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.08.026>
- Olofsson, J. K., & Polich, J. (2007). Affective visual event-related potentials: Arousal, repetition, and time-on-task. *Biological Psychology*, 75(1), 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2006.12.006>
- Osborne, J. W. (2010). Improving Your Data Transformations: Applying the Box-Cox Transformation. *Practical Assessment, Research & Evaluation*, 15(12). Retrieved from <http://eric.ed.gov/?id=EJ933691>
- Ouellet, J., Mcgirr, A., Van den Eynde, F., Jollant, F., Lepage, M., and Berlim, M. T. (2015). Enhancing decision-making and cognitive impulse control with transcranial direct current stimulation (tdcs) applied over the orbitofrontal cortex (ofc): a randomized and sham-controlled exploratory study. *J. Psychiatr.* 69, 27–34. <http://doi:10.1016/j.jpsychires.2015.07.018>
- Padgett, V. R., & Hill, A. K. (1989). Maximizing Athletic Performance in Endurance Events: A Comparison of Cognitive Strategies. *Journal of Applied Social Psychology*, 19(4), 331–340. <https://doi.org/10.1111/j.1559-1816.1989.tb00058.x>
- Pageaux, B., Lepers, R., Dietz, K. C., & Marcora, S. M. (2014). Response inhibition impairs subsequent self-paced endurance performance. *European Journal of Applied Physiology*, 114(5), 1095–1105. <https://doi.org/10.1007/s00421-014-2838-5>
- Pardo, J. V., Fox, P. T., & Raichle, M. E. (1991). Localization of a human system for sustained attention by positron emission tomography. *Nature*, 349(6304), 61–64. <https://doi.org/10.1038/349061a0>
- Perrey, S., Radel, R., & Brisswalter, J. (2016). Exercise termination is a cognitively controlled decision. *Journal of Applied Physiology*. <http://dx.doi.org/10.1152/jappphysiol.00967.2015>
- Pessiglione, M., Schmidt, L., Draganski, B., Kalisch, R., Lau, H., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2007). How the brain translates money into force: a neuroimaging study of subliminal motivation. *Science*, 316(5826), 904–906. <https://doi.org/10.1126/science.1140459>
- Polich, J. (2007). Updating P300: An integrative theory of P3a and P3b. *Clinical Neurophysiology*, 118(10): 2128–2148. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.04.019>
- Polich, J., & Kok, A. (1995). Cognitive and biological determinants of P300: an integrative review. *Biological Psychology*, 41(2), 103–146. [https://doi.org/10.1016/0301-0511\(95\)05130-9](https://doi.org/10.1016/0301-0511(95)05130-9)
- Pornpattananangkul, N., & Nusslock, R. (2015). Motivated to win: Relationship between anticipatory and outcome reward-related neural activity. *Brain and Cognition*, 100, 21–40. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2015.09.002>
- Radel, R., Sarrazin, P., & Pelletier, L. (2009). Evidence of subliminally primed motivational orientations: the effects of unconscious motivational processes on the performance of a new motor task. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, 31(5), 657–674.

- <https://doi.org/10.1123/jsep.31.5.657>
- Rangel, A., Camerer, C., & Montague, P. R. (2008). A framework for studying the neurobiology of value-based decision making. *Nature Reviews Neuroscience*. <https://doi.org/10.1038/nrn2357>
- Ray, W. J., & Cole, H. W. (1985). EEG alpha activity reflects attentional demands, and beta activity reflects emotional and cognitive processes. *Science*, 228(4700), 750–752. <https://doi.org/10.1126/science.3992243>
- Razon, S., Basevitch, I., Land, W., Thompson, B., & Tenenbaum, G. (2009). Perception of exertion and attention allocation as a function of visual and auditory conditions. *Psychology of Sport and Exercise*, 10(6), 636–643. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2009.03.007>
- Rejeski, W. J. (1985). Perceived exertion – An active or passive process? *Journal of Sport Psychology*, 7, 371–378. <https://doi.org/10.1123/jsp.7.4.371>
- Ridderinkhof, K. R., Van Den Wildenberg, W. P. M., Segalowitz, S. J., & Carter, C. S. (2004). Neurocognitive mechanisms of cognitive control: The role of prefrontal cortex in action selection, response inhibition, performance monitoring, and reward-based learning. *Brain and Cognition*, 56, 129–140. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2004.09.016>
- 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>
- Robbins, T. W., & Everitt, B. J. (1996). Neurobehavioural mechanisms of reward and motivation. *Current Opinion in Neurobiology*, 6(2), 228–236. [https://doi.org/10.1016/s0959-4388\(96\)80077-8](https://doi.org/10.1016/s0959-4388(96)80077-8)
- Robertson, C. V., & Marino, F. E. (2015). Prefrontal and motor cortex EEG responses and their relationship to ventilatory thresholds during exhaustive incremental exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 115(9), 1939–1948. <https://doi.org/10.1007/s00421-015-3177-x>
- Robertson, C. V., & Marino, F. E. (2016). A role for the prefrontal cortex in exercise tolerance and termination. *Journal of Applied Physiology*, 120(4), 464–466. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00363.2015>
- Rooks, C. R., Thom, N. J., McCully, K. K., & Dishman, R. K. (2010). Effects of incremental exercise on cerebral oxygenation measured by near-infrared spectroscopy: A systematic review. *Progress in Neurobiology*, 92(2), 134–150. <https://doi.org/10.1016/J.PNEUROBIO.2010.06.002>
- Rupp, T., & Perrey, S. (2008). Prefrontal cortex oxygenation and neuromuscular responses to exhaustive exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 102, 153–163. <https://doi.org/10.1007/s00421-007-0568-7>
- Sato, A., Yasuda, A., Ohira, H., Miyawaki, K., Nishikawa, M., Kumano, H., & Kuboki, T. (2005). Effects of value and reward magnitude on feedback negativity and P300. *NeuroReport*, 16(4), 407–411. <https://doi.org/10.1097/00001756-200503150-00020>
- Sanefuji, M., Takada, Y., Kimura, N., Torisu, H., Kira, R., Ishizaki, Y., & Hara, T. (2011). Strategy in short-term memory for pictures in childhood: A near-infrared spectroscopy study. *Neuroimage* <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.09.090>
- Sergent, C., Baillet, S., & Dehaene, S. (2005). Timing of the brain events underlying access to consciousness during the attentional blink. *Nature Neuroscience*, 8(10), 1391–1400. <https://doi.org/10.1038/nn1549>
- Sescousse, G., Caldú, X., Segura, B., & Dreher, J.-C. (2013). Processing of primary and secondary rewards: A quantitative meta-analysis and review of human functional neuroimaging studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 37(4), 681–696. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.02.002>
- Skorski, S., Thompson, K. G., Keegan, R. J., Meyer, T., & Abbiss, C. R. (2017). A Monetary Reward Alters Pacing but Not Performance in Competitive Cyclists. *Frontiers in Physiology*, 8, 741. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00741>
- Stanley, C. T., Pargman, D., & Tenenbaum, G. (2007). The effect of attentional coping strategies on perceived exertion in a cycling task. *Journal of Applied Sport Psychology*, 19(3), 352–363. <https://doi.org/10.1080/10413200701345403>
- Still, M. L., & Still, J. D. (2018). Subliminal Techniques: Considerations and Recommendations for Analyzing Feasibility. *International Journal of Human–Computer Interaction*, 34(5), 457–466. <https://doi.org/10.1080/10447318.2017.1358973>

- Tadel, F., Baillet, S., Mosher, J. C., Pantazis, D., & Leahy, R. M. (2011). Brainstorm: a user-friendly application for MEG/EEG analysis. *Computational Intelligence and Neuroscience*, 2011, 879716. <https://doi.org/10.1155/2011/879716>
- Tempest, G. D., Eston, R. G., & Parfitt, G. (2014). Prefrontal Cortex Haemodynamics and Affective Responses during Exercise: A Multi-Channel Near Infrared Spectroscopy Study. *PLoS One*, 9(5), e95924. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095924>
- Townsend, J. D., Torrisi, S. J., Lieberman, M. D., Sugar, C. A., Bookheimer, S. Y., & Altshuler, L. L. (2013). Frontal-Amygdala connectivity alterations during emotion downregulation in bipolar I disorder. *Biological Psychiatry*, 73(2), 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2012.06.030>
- Turner, R. S., Desmurget, M., Grethe, J., Crutcher, M. D., & Grafton, S. T. (2003). Motor Subcircuits Mediating the Control of Movement Extent and Speed. *Journal of Neurophysiology*, 90(6), 3958–3966. <https://doi.org/10.1152/jn.00323.2003>
- Turner, Robert 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>
- Van Diepen, R. M., Foxe, J. J., & Mazaheri, A. (2019). The functional role of alpha-band activity in attentional processing: the current zeitgeist and future outlook. *Current Opinion in Psychology*. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2019.03.015>
- Veling, H., & Aarts, H. (2010). Cueing task goals and earning money: Relatively high monetary rewards reduce failures to act on goals in a Stroop task. *Motivation and Emotion*, 34(2), 184–190. <https://doi.org/10.1007/s11031-010-9160-2>
- Von Stein, A., & Sarnthein, J. (2000). Different frequencies for different scales of cortical integration: From local gamma to long range alpha/theta synchronization. In *International Journal of Psychophysiology*, 38, 301–313. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(00\)00172-0](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(00)00172-0)
- Wallis, J. D. (2007). Orbitofrontal Cortex and Its Contribution to Decision-Making. *Annual Review of Neuroscience*, 30(1), 31–56. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.30.051606.094334>
- 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*, 19(8), 1302–1314. <https://doi.org/10.1016/j.neunet.2006.03.005>
- Williams, E. L., Jones, H. S., Andy Sparks, S., Marchant, D. C., Midgley, A. W., & Mc Naughton, L. R. (2015). Competitor presence reduces internal attentional focus and improves 16.1km cycling time trial performance. *Journal of Science and Medicine in Sport*, 18(4), 486–491. <https://doi.org/10.1016/j.jsams.2014.07.003>
- Yang, X., Gao, M., Shi, J., Ye, H., & Chen, S. (2017). Modulating the activity of the DLPFC and OFC has distinct effects on risk and ambiguity decision-making: A tDCS study. *Frontiers in Psychology*, 8, 1417. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.01417>
- Zedelius, C. M., Veling, H., Custers, R., Bijleveld, E., Chiew, K. S., & Aarts, H. (2014). A new perspective on human reward research: How consciously and unconsciously perceived reward information influences performance. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, 14(2), 493–508. <https://doi.org/10.3758/s13415-013-0241-z>
- Zhan, Y., Xiao, X., Chen, J., Li, J., Fan, W., & Zhong, Y. (2017). Consciously over Unconsciously Perceived Rewards Facilitate Self-face Processing: An ERP Study. *Scientific Reports*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08378-z>

2.3. Synthèse

L'étude 2 cherchait à mettre en évidence l'implication de l'attention et du CPF dans l'intégration et le traitement des bénéfices conscients favorisant le maintien de l'effort. Nous nous sommes donc intéressés aux effets de récompenses monétaires plus ou moins avantageuses et visibles sur la durée de l'effort fourni. Ces effets ont été investigués dans deux conditions différentes : en présence d'une distraction cognitive supplémentaire nécessitant l'implication du contrôle attentionnel et lors d'une condition contrôle correspondant à la stricte réalisation de la tâche motrice. Cette étude visait également à comparer l'activité du CPF dans les différentes conditions de récompenses et d'attention. Nous avons émis l'hypothèse que l'absence de distraction cognitive favoriserait l'intégration et le traitement de récompenses conscientes et accentuerait ainsi leurs effets sur la durée de l'effort. En l'absence de distraction cognitive, nous nous attendions aussi à ce que l'activité du CPF soit plus importante en présence de récompenses conscientes fortes qu'en présence de récompenses conscientes faibles ou de récompenses subliminales.

Alors que les résultats ont indiqué que les participants maintenaient l'effort plus longtemps en présence de récompenses avantageuses (particulièrement pour des récompenses conscientes), ces effets n'ont pas été modulés en fonction de la réalisation (ou non) de la tâche cognitive supplémentaire. De plus, l'activité du CPF n'a pas été affectée par la nature des récompenses proposées au cours de l'effort. Ces éléments ne permettent pas d'envisager l'implication du contrôle attentionnel et du CPF dans l'intégration des bénéfices au cours de l'exercice. Toutefois, en condition de distraction cognitive, nos données indiquent que les participants ont maintenu la contraction isométrique plus longtemps et ont révélé une diminution de la puissance alpha et thêta au niveau du CPF ventrolatéral. Ces résultats pourraient s'expliquer par une réduction des coûts perçus de l'effort, facilitant la tolérance et le maintien de l'exercice. L'effet de distraction ou de dissociation induit par l'utilisation de

tâches cognitives supplémentaires pourrait en effet réduire les sensations de fatigue, la perception de l'effort (Brick et al., 2014 ; Fillingim & Fine 1986) et améliorer les performances d'endurance (Cruz-Montecinos et al., 2018 ; Rejeski & Kenney, 1987). Par ailleurs, la diminution de la puissance alpha et thêta pourrait refléter une implication moins importante des processus inhibiteurs préfrontaux susceptibles d'être impliqués dans la régulation des signaux aversifs de fatigue (Ekkekakis, 2009).

Si cette deuxième étude a indiqué que l'arrêt de l'effort était retardé par la présence de bénéfices (conscients et inconscients), elle n'a pas permis de mettre en évidence l'implication de processus neurocognitifs dans leur traitement conscient favorisant le maintien de l'effort. Elle a cependant suggéré qu'une manipulation attentionnelle modulerait l'intégration des coûts de l'effort pour repousser l'arrêt de l'exercice et impacter l'activité de mécanismes de régulation au sein du CPF. Certaines études indiquent qu'orienter volontairement son attention vers certains stimuli (e.g., informations motivantes ou signaux physiologiques) faciliterait leur intégration consciente pour dynamiser ou compromettre la performance (Lohse et al., 2011 ; Bigliassi, 2015). Afin de préciser les mécanismes sous tendant le maintien de l'effort au travers d'une évaluation consciente coûts/bénéfices, il apparaissait opportun d'explorer comment un focus attentionnel activement dirigé vers ces informations pouvait impacter le maintien de l'effort et l'activité de structures préfrontales potentiellement impliquées dans leur traitement. Une troisième étude a été réalisée dans ce sens.

ÉTUDE 3

The effect of an attentional focus directed toward benefits during a rewarded exercise: a NIRS exploration of the cost/benefit perspective.

Cet article a été soumis dans la revue *Neuropsychologia*.

Denis, G., Radel, R., & Zory, R. The effect of an attentional focus directed toward benefits during a rewarded exercise: a NIRS exploration of the cost/benefit perspective. *Soumis*.

3.1. Présentation de l'étude

Au regard de l'étude 2, distraire l'individu des coûts de l'effort influencerait positivement la décision de poursuivre l'exercice et modulerait l'activité de processus inhibiteurs au sein du CPF. De plus, l'effort apparaissait dynamisé par la présence de récompenses avantageuses et plus particulièrement pour des récompenses conscientes. Le maintien de l'exercice pourrait donc bien être influencé par l'intensité avec laquelle les coûts et les bénéfices sont consciemment intégrés. Pour autant, alors que la distraction attentionnelle semble moduler l'intégration des coûts de l'effort pour influencer le maintien de l'exercice et des mécanismes de régulation sensibles à l'intensité des signaux aversifs d'effort, les conditions d'attention utilisées (distraction vs. contrôle) n'ont pas modulé les effets des récompenses monétaires. La manière dont l'attention pourrait influencer l'intégration des bénéfices pour impacter l'arrêt de l'exercice restait donc à préciser.

Au-delà de l'utilisation d'une tâche cognitive supplémentaire, susceptible de diriger l'attention en dehors de certains stimuli, une orientation active de l'attention vers certaines informations pourrait favoriser leur perception puisque les signaux auxquels l'individu est confronté (e.g., motivation consciente ; signaux physiologiques) rivalisent pour accéder à la conscience (Lohse et al., 2011 ; Bigliassi, 2015). L'effort investi dépendrait d'une évaluation consciente des coûts et des bénéfices, implémentée au niveau orbitofrontal (Meyniel et al., 2013 ; Robertson & Marino, 2016). Faciliter l'intégration consciente de ces informations via l'orientation active du focus attentionnel pourrait ainsi impacter la décision de poursuivre l'exercice et l'activité des régions associées à leur interprétation.

Pour continuer d'explorer le rôle de l'attention et du CPF dans la perspective coûts/bénéfices, nous avons testé les effets de différents types de focus attentionnels, plus ou moins dirigés vers les coûts ou les bénéfices, sur la performance d'endurance et l'activité de régions préfrontales. Pour cela, les participants ont réalisé des contractions isométriques des

fléchisseurs du coude jusqu'à épuisement (conduites à 60% MVC), proportionnellement récompensées à la durée de l'effort. Lors des trois sessions expérimentales menées, différentes conditions attentionnelles étaient induites durant les contractions. L'activité NIRS du CPF était enregistrée pendant l'intégralité du protocole. Nous avons suggéré qu'un focus activement dirigé vers les bénéfices augmenterait la performance par rapport à une focalisation sur les coûts ou sur une distraction cognitive. À l'inverse, un focus orienté vers les coûts diminuerait la durée de l'effort comparativement à la condition de distraction cognitive. Nous avons aussi envisagé que l'activité des régions associées au fonctionnement orbitofrontal serait augmentée lors d'une focalisation sur les coûts ou les bénéfices associés à la réalisation de la tâche d'endurance.

3.2. L'étude

The effect of an attentional focus directed toward benefits during a rewarded exercise : a
NIRS exploration of the cost/benefit perspective

Gauthier Denis¹, Rémi Radel¹ & Raphael Zory¹.

Declarations of interest : none

Correspondence should be sent to Gauthier Denis (ORCID: 0000-0002-8598-8163)

Email : denis.gauthier06@gmail.com

Tel. : +33 (0)4 89 15 39 26.

¹Université Côte d'Azur, LAMHESS, Nice, France

Laboratoire Motricité Humaine Expertise Sport Santé, 261 Boulevard du Mercantour, 06205

Nice Cédex 3

Introduction

While the involvement of the brain in endurance exercise regulation is not a particularly new concept, relatively recent work still highlights the need to "move beyond a brainless exercise physiology" (Noakes, 2011). The study of physical exercise has historically focused more on the performance of the motor system, and less on the cognitive aspects of fatigue (McMorris, Barwood, & Corbett, 2018). Today, there is growing evidence that exercise termination reflects the neural interpretation of signals of fatigue from the peripheral system (Robertson & Marino, 2016; McMorris, Barwood, & Corbett, 2018). However, the associated psychological mechanisms remain unknown.

Studies have shown that manipulating cognitive factors can influence endurance performance (Brick, MacIntyre, & Campbell, 2014; McCormick, Meijen, & Marcora, 2015), in particular through the use of attentional strategies (Brick et al., 2014). The direction of attention has been described as a cognitive strategy able to modulate pain tolerance (McCaul & Malott, 1984), symptom perception (Morgan & Pollock, 1977; Fillingim & Fine, 1986) and endurance performance (Morgan, Horstman, Cymerman, & Stokes, 1983). It is generally considered that this effect is due to the fact that the subject's attention is diverted from signals relevant to effort (Delignières & Brisswalter, 1994). Originally, the attentional focus strategy of association was characterized as the focus on physiological sensations experienced during exercise while dissociation was characterized as a cognitive process of actively "blocking out" sensations of discomfort related to physical effort (Lind, Welch, & Ekkekakis, 2009). A review indicates that associative strategies directed towards bodily sensations increase effort perceptions and reduce movement economy; conversely, dissociative or distractive strategies using for example calculations or word tasks reduce effort perceptions most of the time and induce a positive mood change (Brick et al., 2014). If attentional focus seems to modulate the perception of information associated with physical effort to influence motor behavior,

motivational information is proving to be a key factor in the maintenance of physical effort (Marcora & Staiano, 2010). Actively directing people's attention towards this information could be particularly effective in improving endurance performance. Studies investigating the economic decision-making perspective in the context of physical exercise, suggest that the effort allocated by an individual would depend on the evaluation of the benefits (motivational or reward information) and costs (difficulty of the effort, painful sensations induced by physiological signals) of the task (Meyniel et al., 2014). Indeed, the manipulation of reward information and the difficulty of the task could modulate the amount of physical effort invested (Meyniel et al., 2014; Pessiglione et al., 2007; Rigoux & Guigon, 2012). Allowing the individual to consciously access reward information associated with physical exercise maximizes the effects of monetary rewards on the effort deployed (Pessiglione et al., 2007). The perception of motivational information during the effort could therefore play an essential role in the maintenance of the exercise. A recent study indeed indicated that the use of an attentional focus directed towards motivational information (motivational self-talk) increases endurance performance (Blanchfield, Hardy, De Morree, Staiano, & Marcora, 2014). The investigation of attentional focus in physical endurance has rarely been proposed in a rewarding context, whereas rewards are a central dimension of biological life to constitute and shape the organism's cognition and behavior within its environment (de Greck et al., 2008). To our knowledge, the effect of an attentional focus actively directed towards the expected benefits (reward information) associated with endurance performance has never been explored while using these attentional strategies can direct attention either towards or away from certain cues and affect time to failure, even in a highly fatiguing task (Lohse & Sherwood, 2011).

While, the prefrontal cortex (PFC) is usually known for its executive function, several recent theoretical proposals highlight its role in the evaluation and interpretation of the costs and benefits of effort to exert a top down regulation on motor output through frontal decision-

making centers (McMorris, Barwood, & Corbett, 2018; Robertson & Marino, 2016). It is strongly presumed that reward and physiological information could be interpreted in the anterior and inferior regions of the PFC and more particularly in the orbitofrontal cortex (OFC) to continuously make decisions about motor output (McMorris et al., 2018; Robertson & Marino, 2016). Manipulating the perception of this information could thus modulate this interpretation and affect the decision to maintain physical exercise.

Thus, the objective of this study was to test and compare the effects of three conditions of attention on a rewarded muscular endurance performance. We aimed to show that for an identical motor task, directing the subject's attention towards the costs or benefits of physical exercise can modulate muscular endurance. We hypothesized that a focus directed towards the expected benefits would increase performance compared to a focus oriented towards costs or a simple cognitive distraction. Likewise, a focus directed towards costs would decrease performance compared to a focus oriented towards benefits or a simple cognitive distraction. The activity of the prefrontal regions associated with the functioning of the OFC, which would be involved in adjusting the duration of the effort according to the perception of the costs and benefits, would increase when participants further integrate this information. The presence of the condition of cognitive distraction allowed us to control for the risk of imputing an effect of the focus directed towards the expected benefits on endurance time to a simple distraction from the unpleasant sensations of effort.

We used Near-infrared spectroscopy (NIRS) to explore the role of the OFC in the maintenance of physical exercise and in the interpretation of the associated costs and benefits. NIRS have been shown to be an effective tool for monitoring local changes in cerebral oxygenation, reflect functional neuronal activation (Ferrari, Mottola, & Quaresima, 2004) and have been used to highlight the involvement of the PFC during sustained exercise (see Rooks, Thom, McCully, & Dishman, 2010 for a review). We used money as a reward to induce

expected benefits during the physical effort (Hulleman, De koning, Hettinga & Foster, 2007; Meyniel et al., 2014): a manipulation that has been consistently shown to activate reward circuits in the human brain (Pessiglione et al., 2007; Sescousse et al., 2013)

Method

Participants

In line with previous studies investigating the effect of attentional focus on performance during fatiguing tasks (e.g., Lohse & Sherwood, 2011), a moderate to large effect was expected ($f = 0.35$). Using G*Power 3.1, a power analysis revealed that 24 participants were necessary to find a significant effect ($\alpha = .05$) of this magnitude with an 90% chance level. Accordingly, 27 right-handed healthy adults participated in the study (5 females, 22 males, 21.16 ± 2.4 years old). Written informed consent was obtained from all participants before their involvement in the study, which was approved by the local ethics committee and conducted in accordance with the Declaration of Helsinki. All subjects were kept ignorant of the hypotheses of the study until its completion.

Procedure

Participants were invited to the laboratory on three separate occasions held at the same time of day. In order to eliminate the effects of residual fatigue, a minimum of four rest days separated each testing session. Participants were instructed to abstain from any vigorous exercise for 24 hours pre-session, and to sleep at least seven hours the night before. During each session, the participants were first equipped with the EMG electrodes and a flexible head cap serving as a support to hold NIRS optodes. Placement of the head cap was centered around Cz; the mid-point between the nasion and inion points and left to right preauricular points, to provide consistency between participants and sessions. Participants were seated in a custom chair with the left elbow secured on a padded support with an angle of 90 degrees in order to

perform six muscle contractions until exhaustion under three different conditions of attention (figure 1).

Motor task

The participant's forearm was connected to a force transducer (TSD121C; Biopac, Goleta, CA, USA) via a wristband. The motor task required the participant to exert an upward-directed force with their forearm activating the elbow flexor muscles. To determine the maximal voluntary contraction (MVC) force, participants were instructed to exert a maximal force for 3s. Each MVC measure included two trials separated by a 60s rest period and was used to calculate the target force (60%) for the submaximal sustained contraction tasks (SCT). The subjects then had to perform 6 SCT until exhaustion. During SCT, the subject was instructed to maintain the force as long as possible. One session included 6 SCT separated by a five-minute rest period (figure 1). During each contraction (and regardless of the attention condition), the subjects were rewarded in proportion to the effort duration (10 cents won every five seconds of contraction). The participants had to exert a force necessary to hold a weight (60 % of their MVC) above the ground. The task was terminated when the participants was no longer able to maintain the weight above the ground. During each trial, participants were instructed to start the contraction using a green screen. The session was automatically terminated after the 6th contraction. All instructions were provided on a computer screen in front of the participant. The tasks were programmed and presented using the E-Prime 2.0 software (Psychology Software Tools, Pittsburgh, PA).

Attentional procedure

Three attention conditions were tested on muscular endurance performance. During muscular contractions, the attention could be directed towards the accumulated monetary gains (benefits), the perception of muscle pain (costs) or a cognitive distraction. 15 seconds before the start of the contraction, participants were informed of the type of focus to be used

during the physical exercise (the instructions were provided on a computer screen). During each sustained contraction of the left elbow flexor, participants placed their right index finger on a slide potentiometer. The movements produced on the potentiometer were instantly transcribed on a screen positioned in front of the participant.

During a session, each attention condition was tested during two muscular contractions. For each session, and for each subject, the order of the attention conditions was randomly assigned to the SCT. Across all sessions, we made sure that each condition was associated once with the first and the last contraction for the same subject.

In the condition where the subject's attention was directed towards the benefits during the endurance task (benefits condition), a gain scale (0 means "0€" and 10 means "2,5€") was displayed on the screen. Using the potentiometer, participants had to estimate (on this scale), their accumulated monetary gains at each moment of the muscular contraction.

In the costs condition, the subject's attention was directed towards the **costs** associated with the endurance task. According to Halperin and Emanuel (2019), when asked to rate PE (perceived effort) on a specific muscle group, it may be more suitable to collect perception of discomfort or pain from specific body parts rather than PE. Indeed, the meaning of its attribution (PE) to a specific body part is ambiguous and it is sometimes not easy for participants to grasp the notion of PE, in particular on a specific body part. In condition costs it was fundamental that the participants focus precisely on the same dimension associated with the effort. Subjects were therefore asked to quantify the magnitude of muscle pain using an 11-point numerical pain rating scale (Childs, Piva, & Fritz, 2005; Farrar, Young, LaMoreaux, Werth, & Poole, 2001; Hawker, Mian, Kendzerska, & French, 2011) ranging from 0 to 10 (0 means "no pain " and 10 means "unbearable pain") with 0 being no pain and 10 the strongest pain they could imagine. The scale was presented on the screen and participants rated the pain

produced by muscle contraction (Pollak et al., 2014) at each moment of the effort using the potentiometer.

In the distraction condition, the subject's attention was directed towards a cognitive distraction. As soon as the contraction started, two signals (one black and one red signal) were projected on the screen in front of the participants. The red signal, which could not be controlled by the participants, fluctuated over time on an 11-point numerical graph displayed on the screen (ranging from 0 to 10). The participants controlled the black signal using the potentiometer and had to match the red signal.

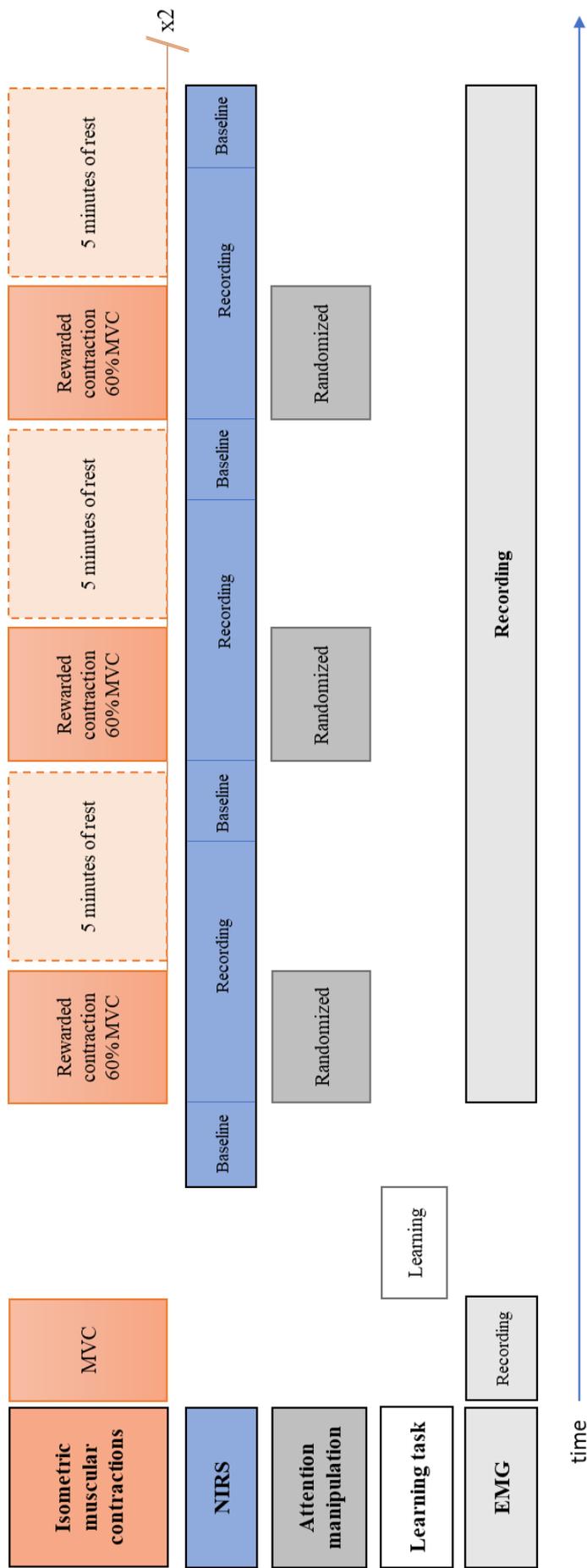


Figure 1. Illustration of the protocol of an experimental session

Notes: *EMG: Electromyography; MVC: Maximal Voluntary Contraction.*

Materials and measures

The signal from the force transducer was sampled at 1000 Hz using an MP100 acquisition unit and AcqKnowledge software (Biopac, Goleta, CA, USA). Force recording was used to determine the weight corresponding to 60% of their MVC. The largest peak value was taken as the MVC force.

Electromyography recording

Electromyography (EMG) activity was recorded from the skin surface using 8 mm Ag/AgCl Electrodes placed over the left biceps brachii. EMG was recorded continuously from the start to the end of the SCTs using a BIOPAC MP100 system and the AcqKnowledge software. The signal was sampled at 2kHz, pre-amplified ($\times 1000$) and filtered (3.5 Hz to 350 Hz). For the MVC, the root mean square (RMS) of EMG activity was calculated over a 500 ms period around the highest MVC value (250 ms before and 250 ms after the peak MVC). During the endurance task, the RMS was calculated over five-time periods (corresponding to 0–20, 20–40, 40–60, 60–80, and 80–100% of the total duration).

NIRS recording

Cerebral hemodynamics were collected throughout the experimental sessions using a continuous-wave multichannel system (Oxymon Mk II, Artinis Medical Systems, Zetten, the Netherlands) using two wavelengths in the near-infrared range (764 and 858 nm). The mounting contained 5 sources and 5 detectors arranged in a way to make 10 long separation (LS) channels (~32 mm distance from the source to the detector which ensures a reasonable sensitivity to gray matter (Strangman, Zhang, & Li, 2014)) and 2 short separation (SS) channels (10 mm distance from each source) (Figure 2). The SS channels were included at AFz and FPz level to provide reference channels in order to clear the signal of LS channels from skin blood flow and extra-cortical noise (Gagnon et al., 2011). The mounting covered regions of Brodmann's areas (BA) 10 and 11 associated with the functioning of the

orbitofrontal cortex (Kringelbach, 2005) according to the international 10/20 system used in electroencephalography and previous NIRS studies investigating activity in this region (Katayama et al., 2014; Kida & Shinohara, 2013). In line with Katayama et al. (2014), NIRS channels 1-10 include the bilateral orbitofrontal cortex.

The data were sampled at 50 Hz and were exported to the Homer2 Matlab toolbox (Huppert et al. 2009) for signal processing. First, the raw signal was converted into optical density. Noisy channels, those with signal-to-noise ratio lower than 2, were then excluded. Motion artifacts were identified when a change above 10 standard deviations occurred in the signal in a period of 0.5s. Trials that included motion artifacts were excluded from the analysis. The modified Beer-Lambert law was applied to convert the corrected optical density data into oxyhemoglobin (O₂Hb) concentration changes. The regression method developed by Gagnon et al. (2011) was used to estimate the cerebral O₂Hb for each channel after extraction of the signal from the corresponding (short separation) reference channel. Finally, the data were normalized (0 μ M) using the 2-min baseline before the start of each contraction. To analyze the changes in O₂Hb concentrations due to the attention condition and to the contraction, the O₂Hb values were averaged over five periods during the contraction: 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, and 80-100% duration.

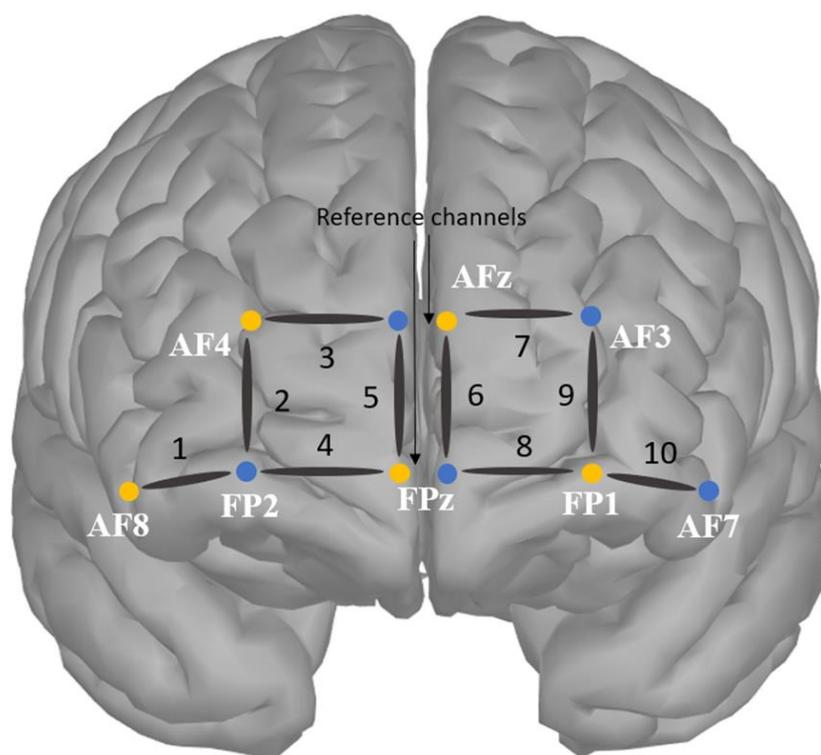


Figure 2. NIRS setup.

Notes: The NIRS mounting with the combination of sources (yellow) and detectors (blue) forming the 10 long distance channels (red) and the 2 reference channels.

Statistical analysis

All variables were screened for extreme values using the outlier labelling rule (Hoaglin & Iglewicz, 1987). In case of detection, extreme values were removed. The distribution of all variables was visually inspected and checked using the Shapiro-Wilk and Kolmogorov-Smirnov tests. Linear mixed models (LMM) were used where the data were normally distributed and generalized linear mixed models (GLMM) were used in the case of non-normal data. If no known distributions could be fitted to the data for the GLMM, LMM were used after normalizing the data using the Box-Cox transformation (Box & Cox, 1964 ; Osborne, 2010). LMM or GLMM were used for statistical testing as this approach brings a higher level of statistical power compared to traditional repeated measures analysis of variance (Ma, Mazumdar, & Memtsoudis, 2013) and is also recommended to prevent type-1 errors

(Boisgontier & Cheval, 2016). A random intercepts effect structured by participants was included to control for the non-independence of the data and for inter-subject variability. In line with recent recommendations (Barr, Levy, Scheepers, & Tily, 2013), models with and without inclusion of a random slope were compared using the Akaike information criterion (AIC; the model with the smallest AIC was retained). The GLMM for the analysis of endurance time included the order of the experimental sessions, and the order of contractions within a single session (to control for order effects within the data), and attention conditions as fixed factors. In addition to these factors, a fixed factor representing the time of measurement was included in the LMMs for the analysis of EMG and NIRS. A fixed factor for the recording site (type of channel) was also included for the analysis of NIRS. All significant main and interaction effects ($p < .05$) were followed up with Sidak adjusted pairwise comparisons and simple main effects tests using SPSS (version 23, IBM statistics, Armonk, NY, USA).

Results

The participants won on average 5.09 ± 1.12 € per session and 15.27 ± 3.044 € for the whole experiment. In the cost condition, the magnitude of pain sensations was $4.62/10 \pm 1.72$ on the whole contraction and $8.32/10 \pm 1.77$ at the end of the contraction.

Endurance time

The GLMM for endurance time revealed a significant main effect of focus condition [$F(2, 458) = 5.184, p = 0.006$]. Participants endure longer in the benefits condition (42.18 ± 8.6 s) than in the costs (39.72 ± 7.67 s) [$F(2, 458) = 5.040, p = 0.002, d = 0.57$] and distraction (40.16 ± 8.9 s) [$F(2, 458) = 5.040, p = 0.0029, d = 0.36$] conditions (figure 3).

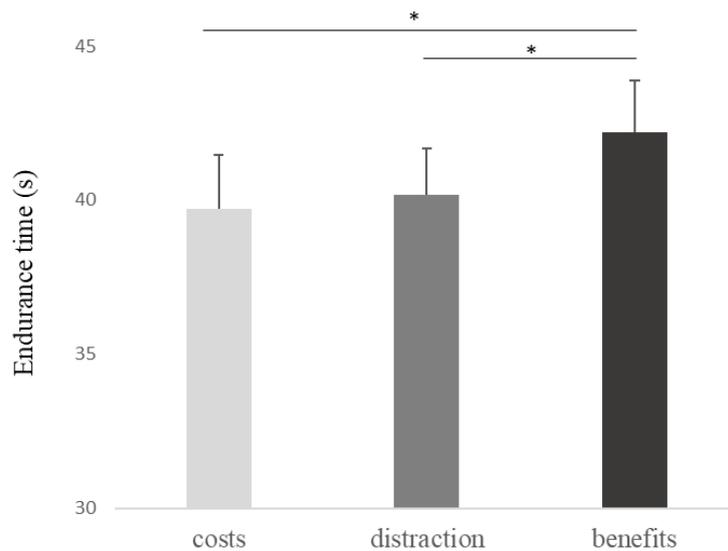


Figure 3. Endurance time as a function of the attention condition.

*Notes: Error bars represent the standard errors of the mean; * Indicates a difference between conditions ($p < 0.05$).*

Electromyography

The GLMM for RMS of the biceps activity revealed a significant main effect of the time of measurement [$F(4, 2251) = 65.127, p < .001$] and indicated that biceps activity increased over time between periods 1 ($74.84 \pm 18.32\%$) and 5 ($95.12 \pm 21.51\%$) ($p < .001$) and from one period to another until period 4 ($p < .004$). A significant main effect of condition [$F(2, 2251) = 4.622, p = 0.01$] indicated that biceps activity was more important in the benefits condition ($90.16 \pm 29.46\%$) than in the distraction condition ($86.59 \pm 29.38\%$). No significant interaction was found ($p > .05$).

Near infrared spectroscopy

The GLMM for the analysis of O_2Hb revealed a significant main effect of the focus condition [$F(2, 22931) = 16.781, p < .001$] and indicated higher O_2Hb concentrations in the benefits condition ($2.43 \pm 1.56 \mu M$) [$F(2, 22931) = 16.781, p < .001, d = 0.34$] and in the costs condition ($2.39 \pm 1.15 \mu M$) [$F(2, 22931) = 16.781, p < .001, d = 0.31$] than in the distraction condition ($2.43 \pm 1.56 \mu M$). A significant main effect of time indicated that O_2Hb increased over time between each analysis period [$F(4, 22931) = 680.523, p < .001$]. A significant

interaction between time and condition [$F(8, 22931)=2.957, p=.003$] indicated that oxyhemoglobin concentrations differed between conditions during periods 3, 4 and 5 (figure 4). During period 3, O₂Hb concentrations were higher in the benefits condition ($2.39 \pm 2.88 \mu\text{M}$) than in the distraction condition ($2.13 \pm 2.70 \mu\text{M}$) [$F(2, 22931)=5.104, p=.006, d = 0.56$]. During period 4, O₂Hb concentrations were higher in the benefits ($2.90 \pm 3.27 \mu\text{M}$) condition than in the distraction condition ($2.54 \pm 3.01 \mu\text{M}$) [$F(2, 22931)=11.055, p<.001, d = 0.65$] and higher in the costs condition ($2.81 \pm 2.96 \mu\text{M}$) than in the distraction condition ($2.54 \pm 3.01 \mu\text{M}$) [$F(2, 22931)=11.055, p=.003, d=0.31$]. During period 5, O₂Hb concentrations were higher in the benefits ($3.22 \pm 3.4 \mu\text{M}$) condition than in the distraction condition ($2.54 \pm 3.01 \mu\text{M}$) [$F(2, 22931)=12.094, p<.001, d = 0.35$] and higher in the costs condition ($3.27 \pm 3.29 \mu\text{M}$) than in the distraction condition ($2.9 \pm 3.1 \mu\text{M}$) [$F(2, 22931)=12.094, p<.001, d = 0.44$].

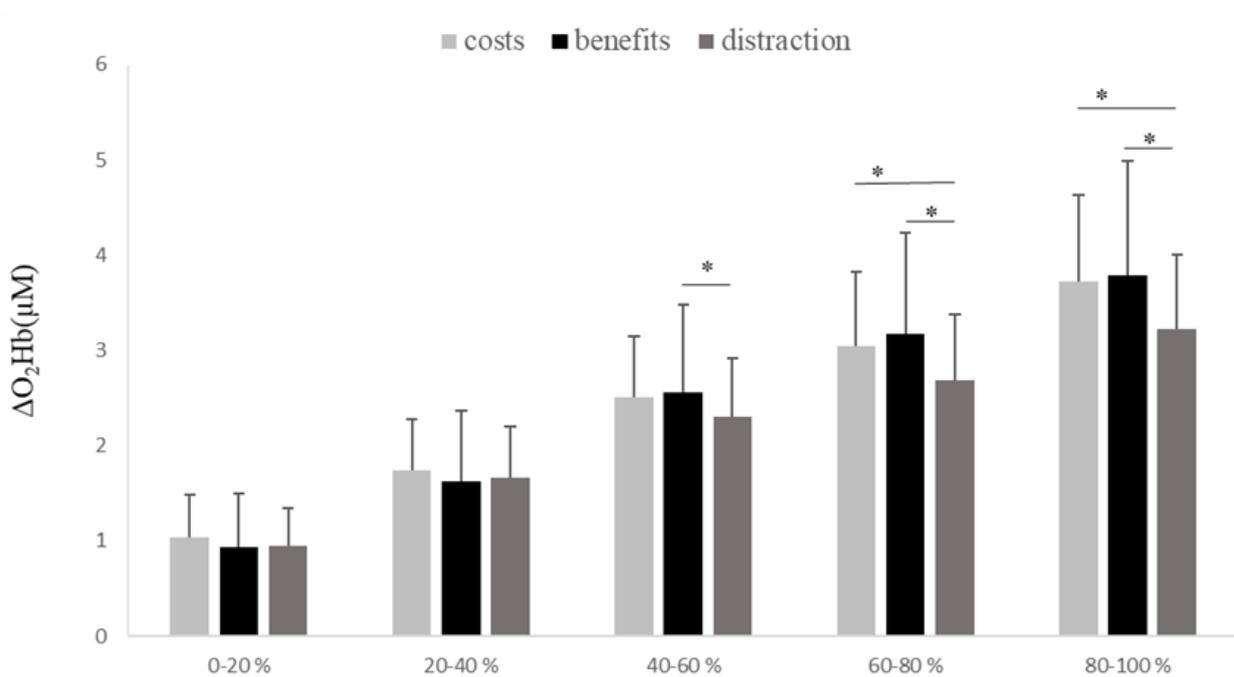


Figure 4. Evolution of oxyhemoglobin concentration changes during the sustained contraction task as a function of the attention condition and averaged across subjects and channels.

Notes: Error bars represent the standard errors of the mean; * Indicates a difference between conditions ($p<0.05$).

A significant interaction between condition and channel [$F(2, 22931)=3.702, p<.001$] indicated that oxyhemoglobin concentrations differ between conditions in channels 1; 5; 6 and 10. O₂Hb concentrations are higher in the benefits condition than in the distraction condition in channel 1 [$F(2, 22931)=3.875, p=0.018$], 5 [$F(2, 22931)=16.267, p<.001$], 6 [$F(2, 22931)=3.875, p=0.020$] and 10 [$F(2, 22931)=5.251, p=0.029$]. O₂Hb concentrations are higher in the costs condition than in the distraction condition in channel 5 [$F(2, 22931)=16.267, p<.001$] and 10 [$F(2, 22931)=5.251, p=0.007$] (figure 5).

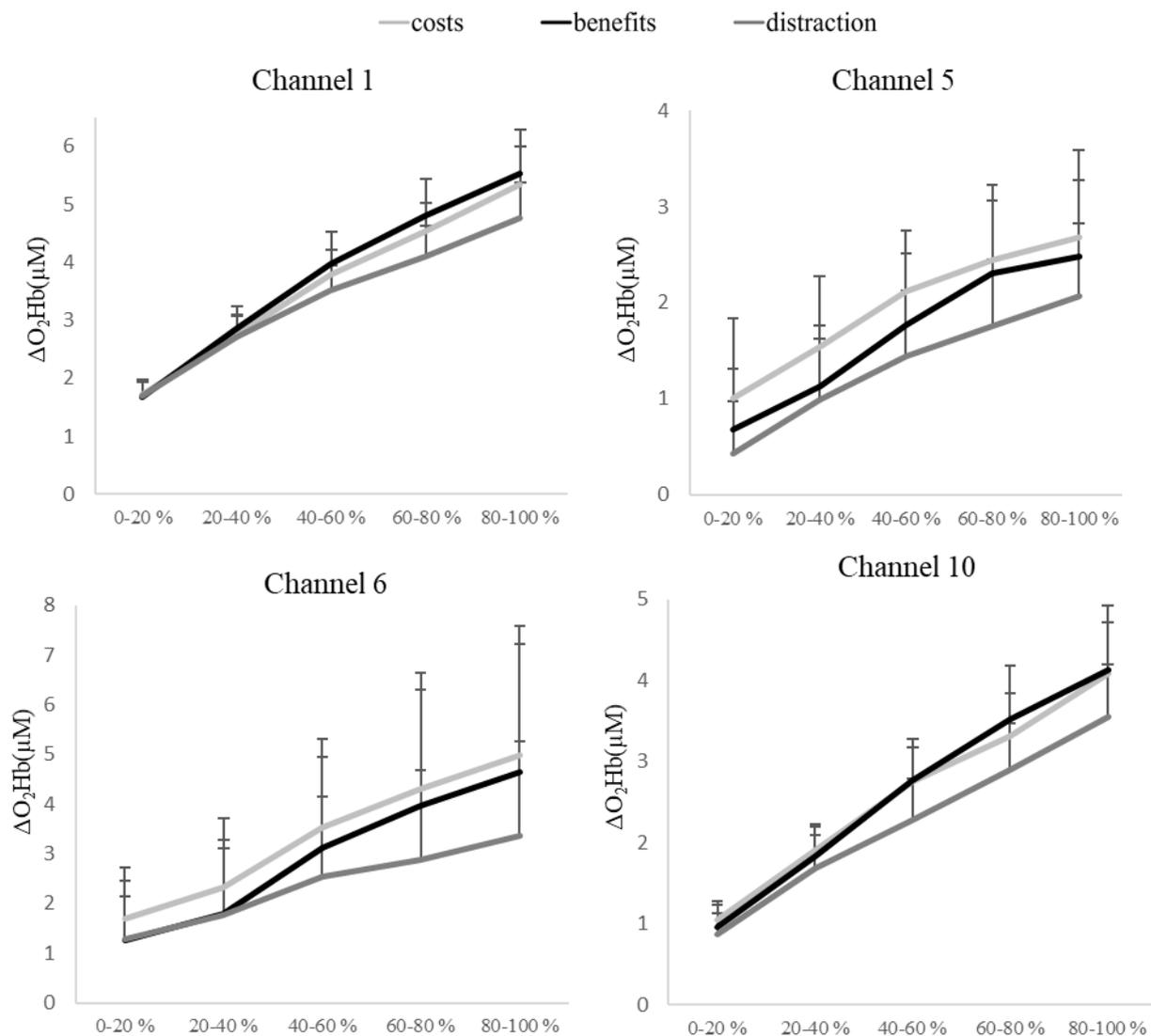


Figure 5. Averaged waveforms across subjects of oxyhemoglobin concentrations changes during the sustained contraction task in channels 1; 5; 6 and 10 as a function of the attention condition.

Notes: Error bars represent the standard errors of the mean. * Indicates a difference between conditions ($p < 0.05$).

Discussion

The objective of the study was to test the effect of attentional focus directed towards expected benefits, muscle pain or a cognitive distraction on endurance performance during a rewarded muscular contraction. This experimental manipulation sought to clarify the neurocognitive mechanisms mobilized in converting reward and pain information associated with physical exercise into effort maintenance. We hypothesized that a focus directed towards the expected benefits would increase endurance performance compared to a focus oriented towards costs or a cognitive distraction, and a focus directed towards costs would decrease the duration of effort compared to the other conditions. We also hypothesized that the the prefrontal regions associated with the functioning of the OFC could play a role in adjusting the duration of effort according to the interpretation of motivational or pain information involved in effort maintenance. While our results indicate that a focus directed towards benefits improves endurance performance compared to a focus directed towards costs or distraction, they do not show that a focus directed towards costs deteriorates performance compared to a focus directed towards distraction. In addition, OFC activity increases linearly during exercise and is more important in the benefits and costs conditions than in the distraction condition, especially during the last periods of effort, suggesting its involvement in the integration of reward and physiological information during exercise.

The impact of attentional focus over the duration of a rewarded muscular contraction

While attentional focus in endurance activity has been the subject of much study since 1977 (Morgan & Pollock, 1977) and seems able to modulate endurance performance as well as perception of information related to the physical effort, it does not seem to have been investigated in a rewarding context. We showed that a focus directed towards the expected benefits of the effort improved participants' endurance compared to a focus directed towards muscle pain or cognitive distraction. Our results also indicate that when participants are

focused on their monetary rewards, biceps activity is higher than when they are distracted from the physical task. These results echo studies that highlight the modulation of endurance performance (Lohse & Sherwood, 2011; Morgan, Horstman, Cymerman, & Stokes, 1983; Neumann & Brown, 2013) and EMG activity (Marchant, Greig, & Scott, 2008; Neumann & Brown, 2013; Neumann & Heng, 2011) through the manipulation of attentional strategies. More specifically, the results are consistent with those of studies indicating that directing the attention towards motivating information using a virtual avatar (Barwood, Corbett, Wagstaff, McVeigh, & Thelwell, 2015, Williams et al., 2015a ; 2015b Ducrocq, Hureau, Meste, & Blain, 2017) or motivational self-talk (Blanchfield, Hardy, De Morree, Staiano, & Marcora, 2014) increases endurance performance. Our results are also in agreement with the economic decision-making perspective suggesting that the amount of effort deployed is closely related to the expected benefits (Boksem & Tops, 2008; Rangel, Camerer & Montague, 2008; Walton, Kennerley, Bannerman, Phillips, & Rushworth, 2006). These results could be explained by a better perception of rewarding stimuli in the benefits condition, that would facilitate their integration in a conscious cost-benefit calculation to positively impact the decision to maintain physical effort (Pessiglione et al., 2007). This interpretation is supported by the fact that the difference observed in endurance performance between the benefits and costs conditions does not seem to be attributable to a distraction effect of the sensations of discomfort related to physical effort. While, previous studies have shown that the completion of a cognitive task led to a decrease in effort perception during physical exercise (see Brick et al., 2014 for a review), differences in endurance time are also observed between the benefits and distraction conditions in favor of the benefits condition.

The interpretation formulated to explain the differences observed in endurance time is based on the ability of attentional focus to improve the conscious integration of the information to which it is directed. Confronting these elements with our NIRS data could

consolidate this interpretation and shed light on the absence of differences between the distraction and costs conditions in endurance time.

Relationship between attentional focus, prefrontal activity and the maintenance of physical effort

NIRS results indicate that the brain activity of the prefrontal regions associated with the functioning of the OFC increases as the effort continues. These findings corroborate the observations of NIRS studies showing that oxygenated hemoglobin in the PFC (a reliable indicator of brain activity) typically increases during sustained exercise (Bhambhani, Malik, & Mookerjee, 2007; Mottola, Crisostomi, Ferrari, & Quaresima, 2006; Rupp & Perrey, 2008; Tempest, Eston, & Parfitt, 2014). Cortical activity is also increased when participants are focused on their reward or their unpleasant sensations (compared with the distraction condition) during the exercise and especially on the second part of the muscular contraction, when the intensity of rewarding and painful stimuli increases. These effects do not appear at the start of the exercise, which indicates that variations in cerebral activity do not correspond to possible differences associated with the rate of cognitive processing imposed by the different attention procedures (if this had been the case, differences would have been observed during the first two periods of the task). These results are consistent with those of studies indicating that orbitofrontal activity is sensitive to the perception of reward information such as physiological or emotional sensations. A study using positron emission tomography scans indeed showed that OFC activity was associated with subjective sensation of fatigue (costs) during a mental task (Tajima et al., 2010). An fMRI study also found that OFC was activated by monetary rewards (benefits) and punishments (costs) and indicated a correlation between the magnitude of the brain activation and the magnitude of the rewards and punishments received during a cognitive learning task (O'Doherty, Kringelbach, Rolls, Hornak, & Andrews, 2001). Moreover, NIRS studies have demonstrated that OFC activation is associated

with affective perception (Kida & Shinohara, 2013; Schecklmann et al., 2011). Some authors have proposed that prefrontal regions such as the OFC processes both emotional and motivational information to make continuous decisions about motor output (Robertson & Marino, 2016). In line with this hypothesis, our NIRS results suggest that OFC's activity is sensitive to the intensity of the rewarding and painful stimuli during exercise maintenance. They further increase the evidence for the role played by prefrontal structures in exercise tolerance and regulation (McMorris et al., 2018; Robertson & Marino, 2016).

These results also suggest the ability of attentional strategies to increase the processing of motivational and physiological information. In light of these elements and in accordance with the initial interpretation made on endurance times, directing the subject's attention towards the expected benefits (vs. costs and distraction) may have facilitated the perception of reward information and its integration in a conscious cost-benefit processing to increase performance (Meyniel et al., 2014; Pessiglione et al., 2007).

However, in view of this explanation, a focus oriented towards costs should have facilitated the perception of pain information and allow greater processing of this information within OFC to generate an earlier cessation of effort than in the distraction condition. This lack of performance degradation in the costs condition may be explained, however, without calling into question the ability of attentional focus to modulate the perception of effort-related information. The literature generally indicates that a focus on physiological sensations increases the perceived effort (Johnson & Siegel, 1992; Stanley, Pargman, & Tenenbaum, 2007) and the potentially associated feelings of discomfort and fatigue (Robertson & Noble, 1997) while active distraction decreases this perception (Fillingim & Fine, 1986; Johnson & Siegel, 1987; Hatfield et al., 1992; Padgett & Hill, 1989; Stanley et al., 2007). However, there seems to be no consensus on whether using one of these two strategies improves endurance performance (see Brick et al., 2014 for a review). A study showed that participants reported

more uncomfortable symptoms in an associative condition than in a distraction condition (word task) without these differences being reflected in endurance performance (Fillingim & Fine, 1986). In line with our results, which show no difference between the costs and distraction conditions on endurance performance, an increase in the perception of uncomfortable sensations can be generated by the use of an associative focus (costs condition), without necessarily leading to an early cessation of effort. If the associated endurance performance remains equivocal in the literature, it could also depend on the physical level of the participants (see Brewer & Buman, 2006 for a review). A review indeed suggested that for experienced athletes, the use of associative strategies appears to be more effective for endurance performance than dissociative strategies and vice versa for inexperienced performers (Brewer & Buman, 2006). It is likely that the heterogeneity of the results of the literature stems from the high inter-individual variability in the motor response to attentional focus. These inter-individual differences could also explain the lack of differences between the costs and distraction conditions in our study. With regard to these elements, it appears plausible that a focus oriented towards costs (vs distraction) could have exacerbated the perception of pain information and facilitated its integration without having any effect on motor behavior. Finally, we believe that attentional processes could contribute to the integration of motivational and afferent information into a prefrontal processing involved in their interpretation and in the decision to maintain physical effort. However, only an increased perception of motivational information within this process could thus lead to an improvement in endurance performance.

Nevertheless, some limitations of our study should be noted. Although our experimental design included methodological precautions, notably the use of short separation channels in the NIRS data collection to provide better methodological control (Scarpa et al., 2013), we should have further controlled the inter-individual differences that may influence

the effect of attentional focus on endurance performance. Since experienced athletes prefer to focus on their sensory feedback to improve their performance, and less experienced individuals would prefer to disassociate themselves from it (McDonald & Kirkby, 1995; Schomer, 1986), we could have homogenized the target population according to their level of expertise in the field of physical endurance. We could also have statistically controlled for that factor. These precautions might have allowed us to provide additional answers to our initial hypotheses, by observing, for example, a deterioration of performance in less experienced athletes in the costs condition compared with the distraction condition. Furthermore, though we have focused on clarifying the neurocognitive mechanisms mobilized in converting perceived benefits into behavioral action, our NIRS data do not allow us to establish a causal link between the OFC and the regulation of physical endurance. Finally, the mere presence of the distraction condition does not allow us to draw conclusions about the effectiveness of the attentional strategies used relative to the endurance performance that would be achieved without attention manipulation. However, the presence of a condition corresponding to the simple performance of the endurance task would not have prevented the implementation of individual attentional strategies. This condition would not have made it possible to control the attention of the participants and modulate the perception of information to pursue our goal of clarifying the mechanisms involved in converting motivational and pain information into effort maintenance. The motor load would also have been different under this condition (vs. costs and benefits conditions) in the absence of the use of the potentiometer. However, adding this fourth condition would have made it possible to specify the effectiveness of the other three cognitive strategies on a reference physical performance.

Conclusion

To conclude, we found that participants perform better on a rewarding muscular endurance task when they are focused on the accumulated monetary benefits than when they are focused on their muscle pain or distracted from the physical task. In addition, our data indicated that focus directed towards benefits and costs increases the activity of prefrontal regions associated with the functioning of the OFC in the later part of physical effort. These elements tend, on the one hand, to validate Robertson and Marino's (2016) hypothesis that the OFC may be involved in the integration and processing of motivational and emotional information during physical exercise. On the other hand, they suggest that the perception of reward information and afferent pain signals is increased by a focus directed towards monetary benefits or muscular pain, respectively, to feed this prefrontal process. That is, increasing the perception of reward information during the effort could be effective in initiating the implementation of prefrontal mechanisms that will make it possible to delay the cessation of the effort. Finally, this study increases the evidence supporting that the intervention of prefrontal structures proves to be important in the regulation of physical effort, as does the use of attentional strategies affecting the perception of motivating stimuli. The likely existence of a speculative mechanism implemented within the PFC that might adjust the duration of effort to expected benefits requires further investigation.

References

- Barr, D. J., Levy, R., Scheepers, C., & Tily, H. J. (2013). Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: Keep it maximal. *Journal of Memory and Language*, 68(3). <https://doi.org/10.1016/j.jml.2012.11.001>
- Barwood, M. J., Corbett, J., Wagstaff, C. R. D., McVeigh, D., & Thelwell, R. C. (2015). Improvement of 10-km time-trial cycling with motivational self-talk compared with neutral self-talk. *International Journal of Sports Physiology and Performance*, 10(2), 166–171. <https://doi.org/10.1123/ijsp.2014-0059>
- Bhambhani, Yagesh, Malik, R., & Mookerjee, S. (2007). Cerebral oxygenation declines at exercise intensities above the respiratory compensation threshold. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 156(2), 196–202. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2006.08.009>
- Blanchfield, A. W., Hardy, J., De Morree, H. M., Staiano, W., & Marcora, S. M. (2014). Talking

- yourself out of exhaustion: The effects of self-talk on endurance performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 46(5), 998–1007. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000184>
- Boisgontier, M. P., & Cheval, B. (2016). The anova to mixed model transition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.05.034>
- Boksem, M. A. S., & Tops, M. (2008). Mental fatigue: Costs and benefits. *Brain Research Reviews*. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2008.07.001>
- Box, G., & Cox, D. (1964). An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B*, 26, 211–234. Retrieved from <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/summary?doi=10.1.1.321.3819>
- Brewer, B. W., & Buman, M. P. (2006). Attentional focus and endurance performance: review and theoretical integration. *Kinesiol Slov*. 2006;12(2):82–97
- Brick, N., MacIntyre, T., & Campbell, M. (2014). Attentional focus in endurance activity: new paradigms and future directions. *International Review of Sport and Exercise Psychology*, 7(1), 106–134. <https://doi.org/10.1080/1750984X.2014.885554>
- Childs, J. D., Piva, S. R., & Fritz, J. M. (2005). Responsiveness of the numeric pain rating scale in patients with low back pain. *Spine*, 30(11), 1331–1334. <https://doi.org/10.1097/01.brs.0000164099.92112.29>
- De Greck, M., Rotte, M., Paus, R., Moritz, D., Thiemann, R., Proesch, U., Northoff, G. (2008). Is our self based on reward? Self-relatedness recruits neural activity in the reward system. *NeuroImage*, 39(4), 2066–2075. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.11.006>
- Delignières, D., & Brisswalter, J. (1994). Influence of an added perceptual motor task on perceived exertion: a test of the dissociation effect. *Perceptual and Motor Skills*, 78(3 Pt 1), 855–858. <https://doi.org/10.2466/pms.1994.78.3.855>
- Ducrocq, G. P., Hureau, T. J., Meste, O., & Blain, G. M. (2017). Increased Fatigue Response to Augmented Deceptive Feedback during Cycling Time Trial. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 49(8), 1541–1551. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000001272>
- Farrar, J. T., Young, J. P., LaMoreaux, L., Werth, J. L., & Poole, R. M. (2001). Clinical importance of changes in chronic pain intensity measured on an 11-point numerical pain rating scale. *Pain*, 94(2), 149–158. [https://doi.org/10.1016/S0304-3959\(01\)00349-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3959(01)00349-9)
- Ferrari, M., Mottola, L., & Quaresima, V. (2004). Principles, techniques, and limitations of near infrared spectroscopy. *Canadian Journal of Applied Physiology*, 29, 463–487. <https://doi.org/10.1139/h04-031>
- Fillingham, R. B., & Fine, M. A. (1986). The effects of internal versus external information processing on symptom perception in an exercise setting. *Health Psychology: Official Journal of the Division of Health Psychology*, 5(2), 115–123. <https://doi.org/10.1037//0278-6133.5.2.115>
- Gagnon, L., Perdue, K., Greve, D. N., Goldenholz, D., Kaskhedikar, G., & Boas, D. A. (2011). Improved recovery of the hemodynamic response in diffuse optical imaging using short optode separations and state-space modeling. *NeuroImage*, 56(3), 1362–1371. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.03.001>
- Hatfield, B. D., Spalding, T. W., Mahon, A. D., Slater, B. A., Brody, E. B., & Vaccaro, P. (1992). The effect of psychological strategies upon cardiorespiratory and muscular activity during treadmill running. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 24(2), 218–225. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1549011>
- Hawker, G. A., Mian, S., Kendzerska, T., & French, M. (2011). Measures of adult pain: Visual Analog Scale for Pain (VAS Pain), Numeric Rating Scale for Pain (NRS Pain), McGill Pain Questionnaire (MPQ), Short-Form McGill Pain Questionnaire (SF-MPQ), Chronic Pain Grade Scale (CPGS), Short Form-36 Bodily Pain Scale. *Arthritis Care & Research*, 63(11), 240–252. <https://doi.org/10.1002/acr.20543>
- Hoaglin, D. C., & Iglewicz, B. (1987). Fine-Tuning Some Resistant Rules for Outlier Labeling. *Journal of the American Statistical Association*, 82(400), 1147–1149. <https://doi.org/10.1080/01621459.1987.10478551>
- Hulleman, M., De koning, J. J., Hettinga, F. J., & Foster, C. (2007). The Effect of Extrinsic Motivation on Cycle Time Trial Performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 39(4), 709–715. <https://doi.org/10.1249/mss.0b013e31802eff36>

- Huppert, T. J., Diamond, S. G., Franceschini, M. A., & Boas, D. A. (2009). HomER: a review of time-series analysis methods for near-infrared spectroscopy of the brain. *Applied Optics*, *48*(10), D280-98. <https://doi.org/10.1364/AO.48.00D280>
- Katayama, H., Kohmura, K., Tanaka, S., Imaeda, M., Kawano, N., Noda, Y., Ozaki, N. (2014). Social insecurity in relation to orbitofrontal activity in patients with eating disorders: a near-infrared spectroscopy study. *BMC Psychiatry*, *14*(1), 173. <https://doi.org/10.1186/1471-244X-14-173>
- Kida, T., & Shinohara, K. (2013). Gentle touch activates the anterior prefrontal cortex: An NIRS study. *Neuroscience Research*, *76*(1–2), 76–82. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2013.03.006>
- Kringelbach, M. L. (2005). The human orbitofrontal cortex: linking reward to hedonic experience. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*(9), 691–702. <https://doi.org/10.1038/nrn1747>
- Lind, E., Welch, A. S., & Ekkekakis, P. (2009). Do “mind over muscle” strategies work?: Examining the effects of attentional association and dissociation on exertional, affective and physiological responses to exercise. *Sports Medicine*, *39*(9), 743-64 <https://doi.org/10.2165/11315120-000000000-00000>
- Lohse, K. R., & Sherwood, D. E. (2011). Defining the focus of attention: Effects of attention on perceived exertion and fatigue. *Frontiers in Psychology*, *2*, 332. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00332>
- Ma, Y., Mazumdar, M., & Memtsoudis, S. G. (2013). Beyond repeated-measures analysis of variance: advanced statistical methods for the analysis of longitudinal data in anesthesia research. *Regional Anesthesia and Pain Medicine*, *37*(1), 99–105. <https://doi.org/10.1097/AAP.0b013e31823ebc74>
- Marchant, D., Greig, M., & Scott, C. (2008). Attentional Focusing Strategies Influence Muscle Activity During Isokinetic Biceps Curls. *The Online Journal of Sport Psychology*, *10*(2). <https://doi.org/10.1519/JSC.0b013e3181b8d1e5>
- Marcora, S. M., & Staiano, W. (2010). The limit to exercise tolerance in humans: mind over muscle? *European Journal of Applied Physiology*, *109*(4), 763–770. <https://doi.org/10.1007/s00421-010-1418-6>
- McCaul, K. D., & Malott, J. M. (1984). Distraction and coping with pain. *Psychological Bulletin*, *95*(3), 516–533. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.95.3.516>
- McCormick, A., Meijen, C., & Marcora, S. (2015). Psychological Determinants of Whole-Body Endurance Performance. *Sports Medicine*, *45*(7), 997–1015. <https://doi.org/10.1007/s40279-015-0319-6>
- McDonald, D., & Kirkby, R. J. (1995). Use of dissociation strategies when running becomes difficult: Levels of ability and gender differences. *European Journal of High Ability*, *6*(1), 73–81. <https://doi.org/10.1080/0937445950060108>
- McMorris, T., Barwood, M., & Corbett, J. (2018). Central fatigue theory and endurance exercise: Toward an interoceptive model. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *93*, 93-107. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.03.024>
- Meyniel, F., Safra, L., Pessiglione, M., Gandevia, S. C., Ma, L., Chablat, D., ... Friston, K. J. (2014). How the Brain Decides When to Work and When to Rest: Dissociation of Implicit-Reactive from Explicit-Predictive Computational Processes. *PLoS Computational Biology*, *10*(4), e1003584. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003584>
- Morgan, W P, & Pollock, M. L. (1977). Psychological characterization of the elite distance runner. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *301*, 382–403. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1977.tb38215.x>
- Morgan, William P, Horstman, D. H., Cymerman, A., & Stokes, J. (1983). Facilitation of Physical Performance by Means of a Cognitive Strategy. *Cognitive Therapy and Research*, *7*(3), 251–264. <https://doi.org/10.1007/BF01205139>
- Mottola, L., Crisostomi, S., Ferrari, M., & Quaresima, V. (2006). Relationship between handgrip sustained submaximal exercise and prefrontal cortex oxygenation. In *Advances in Experimental Medicine and Biology* (Vol. 578, pp. 305–309). https://doi.org/10.1007/0-387-29540-2_48
- Neumann, D. L., & Brown, J. (2013). The Effect of Attentional Focus Strategy on Physiological and Motor Performance During a Sit-Up Exercise. *Journal of Psychophysiology*, *27*(1), 7–15 <https://doi.org/10.1027/0269-8803/A000081>
- Neumann, D. L., & Heng, S. (2011). The Effect of Associative and Dissociative Attentional Focus Strategies on Muscle Activity and Heart Rate During a Weight Training Exercise. *Journal of*

- Psychophysiology*, 25(1), 1–8. <https://doi.org/10.1027/0269-8803/A000011>
- Noakes, T. D. (2011). Time to move beyond a brainless exercise physiology: the evidence for complex regulation of human exercise performance. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, 36(1), 23–35. <https://doi.org/10.1139/H10-082>
- O’Doherty, J., Kringelbach, M. L., Rolls, E. T., Hornak, J., & Andrews, C. (2001). Abstract reward and punishment representations in the human orbitofrontal cortex. *Nature Neuroscience*, 4(1), 95–102. <https://doi.org/10.1038/82959>
- Okamoto, M., Dan, H., Sakamoto, K., Takeo, K., Shimizu, K., Kohno, S., ... Dan, I. (2004). Three-dimensional probabilistic anatomical cranio-cerebral correlation via the international 10-20 system oriented for transcranial functional brain mapping. *NeuroImage*, 21(1), 99–111. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.08.026>
- Osborne, J. W. (2010). Improving Your Data Transformations: Applying the Box-Cox Transformation. *Practical Assessment, Research & Evaluation*, 15(12). Retrieved from <http://eric.ed.gov/?id=EJ933691>
- Pessiglione, M., Schmidt, L., Draganski, B., Kalisch, R., Lau, H., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2007). How the brain translates money into force: a neuroimaging study of subliminal motivation. *Science*, 316(5826), 904–906. <https://doi.org/10.1126/science.1140459>
- Padgett, V. R., & Hill, A. K. (1989). Maximizing Athletic Performance in Endurance Events: A Comparison of Cognitive Strategies. *Journal of Applied Social Psychology*, 19(4), 331–340. <https://doi.org/10.1111/j.1559-1816.1989.tb00058.x>
- Pollak, K. A., Swenson, J. D., Vanhaisma, T. A., Hughen, R. W., Jo, D., Light, K. C., & Light, A. R. (2014). Exogenously applied muscle metabolites synergistically evoke sensations of muscle fatigue and pain in human subjects. *Experimental Physiology*, 99(2), 368–380. <https://doi.org/10.1113/expphysiol.2013.075812>
- Rangel, A., Camerer, C., & Montague, P. R. (2008, July). A framework for studying the neurobiology of value-based decision making. *Nature Reviews Neuroscience*. <https://doi.org/10.1038/nrn2357>
- 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>
- Robertson, C. V., & Marino, F. E. (2016). A role for the prefrontal cortex in exercise tolerance and termination. *Journal of Applied Physiology*, 120(4), 464–466. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00363.2015>
- Robertson, R. J., & Noble, B. J. (1997). Perception of physical exertion: methods, mediators, and applications. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 25, 407–452. <https://doi.org/10.1249/00003677-199700250-00017>
- Rooks, C. R., Thom, N. J., McCully, K. K., & Dishman, R. K. (2010). Effects of incremental exercise on cerebral oxygenation measured by near-infrared spectroscopy: A systematic review. *Progress in Neurobiology*, 92, 134–150.
- Rupp, T., & Perrey, S. (2008). Prefrontal cortex oxygenation and neuromuscular responses to exhaustive exercise. *European Journal of Applied Physiology*, 102, 153–163. <https://doi.org/10.1007/s00421-007-0568-7>
- Sato, H., Fuchino, Y., Kiguchi, M., Katura, T., Maki, A., Yoro, T., & Koizumi, H. (2005). Intersubject variability of near-infrared spectroscopy signals during sensorimotor cortex activation. *Journal of Biomedical Optics*, 10(4), 44001. <https://doi.org/10.1117/1.1960907>
- Scarpa, F., Brigadoi, S., Cutini, S., Scatturin, P., Zorzi, M., Dell’acqua, R., & Sparacino, G. (2013). A reference-channel based methodology to improve estimation of event-related hemodynamic response from fNIRS measurements. *NeuroImage*, 72, 106–119. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.01.021>
- Schecklmann, M., Schaldecker, M., Aucktor, S., Brast, J., Kirchgäßner, K., Mühlberger, A., ... Romanos, M. (2011). Effects of methylphenidate on olfaction and frontal and temporal brain oxygenation in children with ADHD. *Journal of Psychiatric Research*, 45(11), 1463–1470. <https://doi.org/10.1016/j.jpsychires.2011.05.011>
- Schomer, H. (1986). Mental strategies and the perception of effort of marathon runners. *International Journal of Sport Psychology*, 17(1), 41–59. Retrieved from <http://www.ijsonline.com/>
- Sescousse, G., Caldú, X., Segura, B., & Dreher, J.-C. (2013). Processing of primary and secondary

- rewards: A quantitative meta-analysis and review of human functional neuroimaging studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 37(4), 681–696. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.02.002>
- Stanley, C. T., Pargman, D., & Tenenbaum, G. (2007). The effect of attentional coping strategies on perceived exertion in a cycling task. *Journal of Applied Sport Psychology*, 19(3), 352–363. <https://doi.org/10.1080/10413200701345403>
- Strangman, G. E., Zhang, Q., & Li, Z. (2014). Scalp and skull influence on near infrared photon propagation in the Colin27 brain template. *NeuroImage*, 85 Pt 1, 136–149. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.04.090>
- Tajima, S., Yamamoto, S., Tanaka, M., Kataoka, Y., Iwase, M., Yoshikawa, E., ... Watanabe, Y. (2010). Medial orbitofrontal cortex is associated with fatigue sensation. *Neurology Research International*, 2010, 671421. <https://doi.org/10.1155/2010/671421>
- Tempest, G. D., Davranche, K., Brisswalter, J., Perrey, S., & Radel, R. (2017). The differential effects of prolonged exercise upon executive function and cerebral oxygenation. *Brain and Cognition*, 113, 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2017.02.001>
- Tempest, G. D., Eston, R. G., & Parfitt, G. (2014). Prefrontal Cortex Haemodynamics and Affective Responses during Exercise: A Multi-Channel Near Infrared Spectroscopy Study. *PLoS One*, 9(5), e95924. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095924>
- 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*, 19(8), 1302–1314. <https://doi.org/10.1016/j.neunet.2006.03.005>
- Williams, E. L., Jones, H. S., Andy Sparks, S., Marchant, D. C., Midgley, A. W., & Mc Naughton, L. R. (2015). Competitor presence reduces internal attentional focus and improves 16.1km cycling time trial performance. *Journal of Science and Medicine in Sport*, 18(4), 486–491. <https://doi.org/10.1016/j.jsams.2014.07.003>

3.3. Synthèse

Afin d'explorer les mécanismes permettant aux coûts et aux bénéfices associés à l'effort physique d'influencer le maintien de l'exercice, l'objectif de l'étude 3 était de tester et de comparer les effets de trois conditions d'attention sur la performance d'endurance récompensée et l'activité du CPF orbitofrontal : un focus attentionnel dirigé vers les récompenses mise en jeu ; un focus attentionnel orienté vers la douleur musculaire et une tâche cognitive de distraction. Nous avons émis l'hypothèse qu'un focus dirigé vers les récompenses, faciliterait l'intégration des bénéfices attendus et augmenterait la performance par rapport à un focus dirigé vers les coûts ou vers une distraction cognitive. À l'inverse, un focus orienté vers les coûts diminuerait la durée de l'effort comparativement à la condition de distraction. L'activité du cortex orbitofrontal, censée intégrer et évaluer les coûts et les bénéfices de l'effort pour guider la décision relative à la poursuite de l'effort, devait être plus importante lorsque les participants étaient focalisés sur ces informations.

Les résultats ont montré que les performances étaient améliorées lorsque l'attention des participants était orientée vers les bénéfices attendus, comparativement aux deux autres conditions. De plus, l'activité des régions associées au fonctionnement orbitofrontal a augmenté linéairement au cours de l'effort et s'est avérée plus importante dans les conditions « bénéfices » et « coûts », particulièrement pendant les dernières périodes d'effort. Ces éléments s'accordent avec la proposition de Robertson et Marino (2016) qui indique que prêter davantage d'attention aux signaux motivationnels favoriserait la décision de poursuivre l'exercice fatigant et que les régions orbitofrontales seraient impliquées dans le traitement des coûts et des bénéfices. De manière plus surprenante, aucune différence n'a été observée sur les performances entre un focus orienté vers les coûts de l'effort et la condition de distraction cognitive. Si l'on considère que ces manipulations attentionnelles ont modulé l'intégration consciente des coûts de l'effort, ces résultats ne valident pas l'idée selon laquelle une

augmentation des coûts perçus, induite par un focus orienté vers le niveau de douleur musculaire, conduirait à un arrêt plus précoce du maintien de l'effort. L'effet de ces focus attentionnels sur la performance d'endurance méritait donc d'être davantage précisé.

La supériorité d'une stratégie dissociative ou associative sur l'effort d'endurance n'apparaît pas particulièrement évidente au sein de la littérature (Brick et al., 2014 ; Lind et al., 2009). Certains auteurs ont notamment émis l'hypothèse que les stratégies associatives s'avéreraient plus efficaces que les stratégies dissociatives, notamment chez des individus entraînés en endurance aérobie. Ces derniers seraient capables d'évaluer précisément les signaux d'effort, réduisant ainsi la composante émotionnelle des stimuli douloureux (Brewer & Buman, 2006 ; Brick et al., 2014). L'étude 4 a exploré cette hypothèse.

ÉTUDE 4

Dissociative or associative cognitions : a focus on muscle pain can be more effective for endurance performance.

Cet article a été soumis dans la revue *International Journal of Sport and Exercise Psychology*.

Denis, G., Deshayes, M., Radet, R., & Zory, R. Dissociative or associative cognitions: a focus on muscle pain can be more effective for endurance performance. *Soumis*

4.1.Présentation de l'étude

Au travers de l'étude 3, il a pu être observé que l'orientation de l'attention vers les coûts de l'effort (i.e., le niveau de douleur musculaire) n'entraînait pas de détérioration de la performance d'endurance, comparativement à une tâche de distraction cognitive. Se focaliser sur les signaux physiologiques d'effort semble pourtant pouvoir exacerber la perception des sensations de fatigue, l'effort perçu et l'état affectif négatif, comparativement à une tâche de distraction (Brick et al., 2014). Ces résultats ne coïncident pas avec l'idée selon laquelle faciliter l'intégration consciente de signaux désagréables de fatigue conduise à un arrêt plus précoce du maintien de l'effort sous-tendu par une décision coûts/bénéfices. Nous avons donc cherché à comprendre pourquoi aucune différence n'avait été observée entre ces conditions.

Bien que l'utilisation d'un focus associatif ne semble pas jouir d'une réputation favorable (Schücker, Knopf, Strauss, & Hagemann, 2014), la littérature révèle pourtant une hétérogénéité importante concernant l'effet des stratégies associatives et dissociatives sur la performance d'endurance. Certains auteurs suggèrent que les stratégies associatives pourraient s'avérer plus efficaces que les stratégies dissociatives chez des individus physiquement entraînés et vice versa chez les individus moins expérimentés (Brewer & Buman, 2006 ; Brick et al., 2014). Les individus n'appréhenderaient pas le feedback sensoriel douloureux de la même manière selon leur niveau physique (Tesarz, et al., 2012). Les personnes entraînées dans le domaine de l'endurance aérobie seraient capables d'évaluer précisément les signaux d'effort, réduisant ainsi la composante émotionnelle des stimuli douloureux. Chez des individus moins expérimentés, à l'inverse, cette surveillance pourrait être inadaptée (Brewer & Buman ; Brick et al., 2014). De plus, les individus entraînés auraient tendance à surveiller le feedback sensoriel afin de performer, contrairement à des individus moins expérimentés (McDonald & Kirkby, 1995 ; Schomer, 1986). Cette variabilité inter-individuelle pourrait en partie expliquer les résultats obtenus lors de l'étude 3. Elle pourrait

aussi être à l'origine de l'hétérogénéité associée aux effets des focus attentionnels sur la performance d'endurance retrouvée dans la littérature. Contrairement à ce que nous avons pu envisager dans les études précédentes, une perception exacerbée des coûts de l'effort pourrait parfois s'avérer bénéfique au maintien de l'effort chez certains individus.

L'objectif de l'étude 4 était de comparer l'efficacité d'un focus associatif dirigé vers les sensations musculaires douloureuses avec celle d'un focus dissociatif sur les performances d'endurance musculaire. Comme le niveau physique dans le domaine de l'endurance aérobie semble impacter la manière d'appréhender le feedback sensoriel, l'étude a également cherché à explorer son influence sur l'effet des différentes conditions attentionnelles. 572 participants ont ainsi réalisé 6 tâches d'endurance musculaire conduites jusqu'à épuisement au cours d'une session unique, en dehors du laboratoire. Deux conditions attentionnelles randomisées et contrebalancées étaient induites au cours de ces contractions. Le niveau physique aérobie a pu être testé chez 285 participants en évaluant leur vitesse maximale aérobie à l'aide d'un test de terrain. Deux groupes de niveau physique ont ainsi été créés en se basant sur la médiane. Nous avons envisagé le fait qu'un focus dirigé vers le niveau de douleur musculaire soit profitable à la performance d'endurance musculaire au sein d'une population physiquement active, particulièrement chez les individus les plus performants dans le domaine de l'endurance aérobie.

4.2. L'étude

Dissociative or associative cognitions: a focus on muscle pain can be more effective
for endurance performance

Gauthier Denis¹, Rémi Radel¹, Maxime Deshayes¹ & Raphael Zory¹

Declarations of interest : none

Correspondence should be sent to Gauthier Denis (ORCID: 0000-0002-8598-8163)

Email : denis.gauthier06@gmail.com

Tel. : +33 (0)4 89 15 39 26.

¹Université Côte d'Azur, LAMHESS, Nice, France

Laboratoire Motricité Humaine Expertise Sport Santé, 261 Boulevard du Mercantour, 06205

Nice Cédex 3

Introduction

In line with the latest psychophysiological theories, several authors have underlined the role of cognition in the regulation of physical effort (McMorris, Barwood, & Corbett, 2018; Robertson & Marino, 2016), particularly emphasizing the importance of sensory feedback in the decision to maintain exercise. From this perspective, the subjective perception of the physiological state may be decisive. Cognitive strategies that modulate the perception of this information thus may prove particularly promising in endurance performance.

The deliberate direction of attention has been described as a cognitive strategy for modulating pain tolerance (McCaul & Malott, 1984) and endurance performance (Morgan, Horstman, Cymerman, & Stokes, 1983). The literature on attentional strategies in endurance tasks has traditionally opposed associative and dissociative cognitions. Association can be characterized as monitoring the physiological sensations experienced during exercise, whereas dissociation refers to a focus on distracting stimuli, thus actively “blocking out” the sensations of pain or discomfort during the exercise (Lind, Welch, & Ekkekakis, 2009). More specifically, some authors have suggested that thoughts oriented towards bodily sensations of effort refer to “internal association” or “internal sensory monitoring” (Brick et al., 2014; Stevinson & Biddle, 1998). Studies have shown that the use of dissociation greatly improves the performance of endurance tasks until exhaustion (Cruz-Montecinos et al., 2018; Morgan, Horstman, Cymerman, & Stokes, 1983). Dissociation appears to be more effective than internal associative cognitions in reducing effort perceptions and inducing positive mood states during endurance activity. Conversely, focusing on the physiological cues may increase negative affective states and effort perception (Brick, MacIntyre, & Campbell, 2014). Although the subjective perception of physiological and emotional states seems decisive in maintaining physical effort (McMorris, Barwood, & Corbett, 2018; Robertson & Marino, 2016), dissociation has not often been linked with improved endurance performance.

Moreover, after more than 45 years of laboratory investigations, no consensus has yet been reached on the strategy to be prioritized to facilitate the maintenance of physical effort (Lind et al., 2009; Brick et al., 2014). Clarifying these effects is still a major challenge today.

In addition, these strategies seem to lead to different effects depending on the individual's physical level. For individuals trained in endurance activities, associative strategies might be more effective than dissociative strategies, whereas for those less experienced, distraction may be a more suitable alternative (Brick et al., 2014). It is therefore conceivable that individuals do not apprehend sensory feedback to regulate their physical effort in the same way (Schomer, 1986). Although it has sometimes been hypothesized that monitoring physiological sensations of effort could improve endurance performance (Brewer & Buman, 2006; Morgan & Pollock, 1977; Schücker et al., 2014), this has rarely been demonstrated. Also, studies manipulating the perception of sensory feedback have generally led participants to focus on their heart rate or breathing during physical exercise (Fillingim & Fine, 1986; LaCaille, Masters, & Heath, 2004). The effects of a strategy directed towards painful sensations remain largely unexplored, however, even though this information is an integral part of the sensory feedback associated with effort maintenance (Pollak et al., 2014) that could benefit certain individuals. The perception of painful sensations is generally assumed to be detrimental to maintaining effort, but trained individuals may be able to precisely evaluate these signals to reduce the emotional component induced by the painful stimulus, although further research is needed here (Brewer & Buman, 2006; Brick et al., 2014). Morgan and Pollock (1977) offered an initial categorization opposing the cognitions of elite and non-elite runners, yet the literature reveals that the ability level in endurance activity then tended to be neglected (Brick et al., 2014). It is likely that the heterogeneity of the literature stems from this inter-individual variability, which may influence the way in which sensory feedback is monitored during effort. Although dissociation enjoys some

popularity because of its ability to increase the affective responses to exercise (Lind et al., 2009), a focus directed towards painful sensory feedback may also be relevant for endurance performance. The ability of some individuals to positively monitor this interoceptive information nevertheless remains to be explored.

The main objective of this study was to compare the effectiveness of an associative strategy directed towards painful sensations with a dissociative strategy on muscular endurance performance in a physically active population. We hypothesized that performances could be better in the associative condition. As the level of aerobic endurance appears to be a critical point, the study also investigated its impact on the effect of the strategies.

Method

Participants

A total of 572 students from a sport university (161 women and 411 men) took part in the study. Using G*Power 3.1, a sensitivity power analysis, assuming an α of .05 and power of .90, indicated that our large sample size allows us to detect small effects of $f = .07$. This allowed us to detect smaller effects than those reported by previous studies investigating the effect of attentional focus on performance during fatiguing task and designed with a sample size allowing detection of moderate to large effects (e.g., Lohse & Sherwood, 2011). Participants were enrolled in their first year at the university. Study approval was obtained from the ethics committee of the university and participants provided informed consent.

Procedure

Participants performed six endurance tasks until exhaustion in a single session. Three tasks in two attention conditions were proposed: the wall sit task, the forearm plank task and the side plank task. The order of the exercises was randomized and counterbalanced so that each of them could be carried out in first, second and third position by an equivalent number

of participants. Instructions were given before the start of each exercise and the participants performed the same exercise under both attention conditions. In the wall sit task, they were told to stand with their back flat against the wall and to walk their legs out until their knees and ankles were both at a 90° angle (Lohse & Sherwood, 2011). The participants assumed the forearm and side plank positions with toes and elbows in contact with the ground, such that the humerus formed a perpendicular line to the horizontal plane, directly beneath the shoulders. The forearms were in neutral position and hands were directly in front of the elbows (Strand, Hjelm, Shoepe, & Fajardo, 2014). For the side position, participants began by lying on their side. They were instructed to statically hold the position as long as possible. When they assumed the proper position, the investigator started the stopwatch. The test was terminated when they voluntarily stopped the test or failed to maintain the proper position. The time from the start to the end of the trial was defined as exhaustion time. Between trials, participants rested for a minimum of 4 minutes.

Internal associative instructions. Participants were asked to verbally quantify the magnitude of muscle pain every 5 seconds of contraction using an 11-point scale (0: "no pain" and 10: "unbearable pain"), with 0 being no pain and 10 the strongest pain they could imagine (Hawker, Mian, Kendzerska, & French, 2011). According to Halperin and Emanuel (2019), it is sometimes not easy to grasp the notion of the perceived effort of a muscle group when participants are asked to rate it, and it may be more suitable to focus on the perception of pain. We therefore followed these recommendations.

Dissociative instructions. Participants were asked to perform an additional cognitive task during the contraction. Supplementary mental tasks have indeed been commonly used to impose active dissociation techniques and appear effective to reduce effort perception during endurance activity (Brick et al., 2014). Depending on the physical exercise, they performed a "word-cue" task, a vowel/consonant discrimination task, or a word discrimination task. In the

“word-cue” task, they listened to a text dictated by their partner and had to count the number of times they heard the word "level" and correctly report the number of occurrences at the end of the physical exercise (Fillingim & Fine, 1986). In the vowel/consonant discrimination task, they had to verbally indicate whether the letter stated by their partner was a consonant or a vowel (Duverne & Koechlin, 2017). In the word task, they indicated whether the enunciated words were feminine or masculine (in the French language). The cognitive task associated with the physical exercise was randomized. The order of the attention conditions was counterbalanced so that half the participants performed under the associative condition first and the other half performed under the dissociative condition first for each physical exercise. Each participant was individually observed by one of the members of his group and carefully supervised by a teacher from the university and the study investigator.

Maximum aerobic speed (MAS) test. Of the 572 students, 285 (68 women and 217 men randomly selected) underwent a Vameval test for evaluation as part of their university curriculum (Cazorla & Léger, 1993). They ran around a 200-m track with markers placed every 20 meters. The test began at 8 km/h and the pace increased by 0.5 km/h every minute. Each participant had to maintain the correct speed as indicated by an audio recording, thus ensuring that they were in line with a marker cone when each pacing signal sounded. If they were more than 2 meters behind, they reached the end of the test and their result was recorded. A scale that took into account gender differences made it possible to evaluate students between 0 and 20 according to their performance during the field test. The resulting median was found to be 14/20, corresponding to a MAS of 15.8 km/h for men and 14.8 km/h for women. Two groups were therefore created: one group of participants with high MAS (≥ 14.8 km/h for women and 15.8 km/h for men; N=159) and one group with lower MAS (< 14.8 km/h for women and 15.8 km/h for men N=126). Theoretical VO_2 max was deduced from MAS, and in accordance with the normative classification from the Physical Fitness Specialist Certification

Manual (Heyward, 1998), all participants in the high MAS group were considered to have excellent or superior physical fitness. The average score of the 285 subjects was 12.4/20 (± 6.05) (corresponding to a MAS between 14.5 km/h and 15.8 km/h), indicating an average theoretical VO₂ max >50 ml/kg/min and excellent physical fitness, better than healthy untrained subjects.

Statistics

To evaluate the effect of the attention condition on performance, the variable was screened for extreme values using the outlier labelling rule (Hoaglin & Iglewicz, 1987). The distribution was visually inspected and checked using the Shapiro-Wilk and Kolmogorov-Smirnov tests. Linear mixed models (LMM) were used for normal data and generalized linear mixed models (GLMM) were used for non-normal data. This approach was chosen because it brings a higher level of statistical power than the traditional repeated measures analysis of variance and it is also recommended to prevent type-1 error (Boisgontier & Cheval, 2016). GLMM for the analysis of performance included the order of conditions used for each physical exercise (to control for order effects), the type of physical task and attention conditions as fixed factors. The model included 3231 performance measures. All significant main and interaction effects ($p < .05$) were followed up with Sidak adjusted pairwise comparisons and simple main effects tests using SPSS (IBM SPSS statistics version 23, Armonk, NY, USA). Additional statistical modelling evaluated the effects of the attention conditions on performance in the participants evaluated on the MAS test. In addition to factors relating to endurance times and the order of conditions, a fixed factor representing the aerobic-level group of the participants was included in the (G)LMM. This model included 1264 measures. Except for the factor representing the aerobic level, the statistical procedure was identical to that of the previous analysis.

Results

The GLMM for endurance time revealed a significant main effect of the attention condition [$F(1, 2874) = 53.022, p < 0.01, d = 0.30$]. Participants were more enduring in associative (132.3 ± 74.0 s) than in dissociative (118.3 ± 66.79 s) condition (Figure 1). This improvement was observed on each of the physical task : the wall sit task [$F(1, 2874) = 3.847, p < 0.05$], the forearm plank task [$F(1, 2874) = 38.079, p < 0.01$] and the side plank task [$F(1, 2874) = 20.395, p < 0.01$].

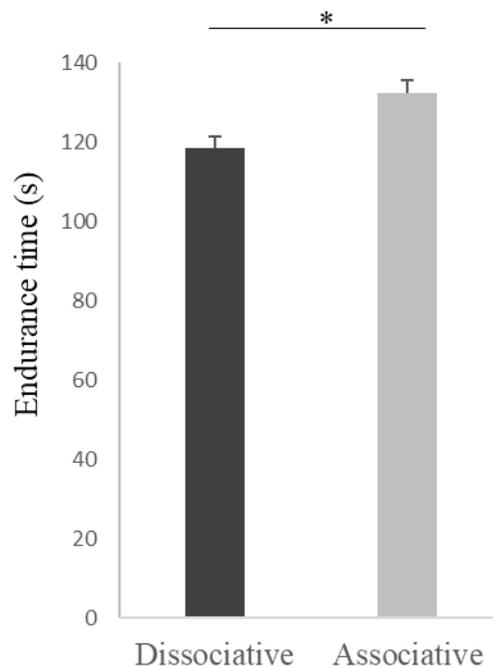


Figure 1. Endurance time as a function of the attention condition.

Notes: Error bars represent the standard errors of the mean. * Indicates a difference between conditions ($p < 0.05$).

Concerning half of the participants who performed the MAS test, the additional analyses revealed that participants provided greater performance in associative (131.2 ± 75.25 s) than in dissociative (114.6 ± 64.8 s) condition [$F(1, 1466) = 26.153, p < 0.01$]. This improvement was also observed on each of the physical exercise [$p < 0.036$ for each]. An interaction between group and condition [$F(1, 1466) = 6.337, p = 0.012$] indicated that

performance was higher in association (133.4 ± 73.18 s) than in dissociation (110.7 ± 56.2 s) condition for the high MAS group [$F(1,1470) = 28.772, p < 0.01, d = .51$] (Figure 2). No difference between the conditions was observed for the low MAS group [$p > 0.05$].

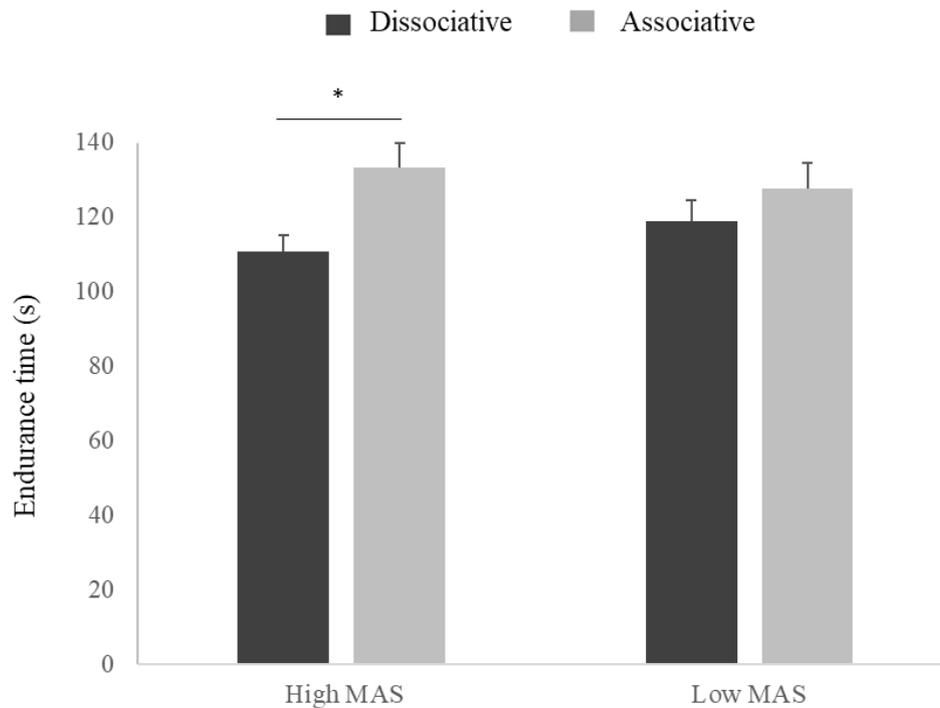


Figure 2. Endurance time as a function of the attention condition according to the maximal aerobic speed groups.

Notes: Error bars represent the standard errors of the mean; MAS: maximal aerobic speed; * Indicates a difference between conditions ($p < 0.05$).

Discussion

The main objective of this study was to compare the effectiveness of an associative strategy directed towards painful sensations with a dissociative strategy on the endurance performance in a physically active population. Results confirm our hypothesis that an associative focus directed towards painful sensations could lead to a better endurance performance than a dissociative focus. We also investigated the impact of the participants' aerobic level on the effect of these strategies. The analyses revealed that association

specifically improved performance in the higher MAS group, which might suggest that the level of aerobic fitness is crucial to the effectiveness of this strategy.

Effects of association and dissociation on the maintenance of physical effort

Dissociation strategies are routinely recommended to divert attention away from uncomfortable bodily sensations during exercise, but the literature provides no evidence of a possible advantage of dissociation over association. The present study showed that the participants performed better in the associative condition. Although it seems difficult to cope with exercise-related pain during endurance activity, as it may in turn increase negative affective states (see Brick et al., 2014 for a review), our results indicate that an exacerbated perception of painful information may be more effective than distraction. To our knowledge, this study is the first to show that focusing exclusively on muscle pain is more effective than a dissociative strategy. These results confirm the ability of cognitive strategies to modulate endurance performance (McCormick, Meijen, & Marcora, 2015) and echo the rare studies showing that a focus on internal sensations leads to better endurance performance than dissociative strategies (Goudas, Theodorakis, & Laparidis, 2007; LaCaille, Masters, & Heath, 2004). The literature has suggested a need to better understand the apprehension of pain during exercise (Brewer & Buman, 2006), and our results should be considered in light of the recent theoretical proposition that monitoring interoceptive feedback might serve the maintenance of effort (McMorris et al., 2018). Indeed, according to the interoceptive model, individuals make top-down predictions of the expected sensory feedback before an exercise begins. This sensory prediction is then compared to the afferent sensory feedback (including painful information) and generates a subjective affective perception of the physiological and emotional state, which influences the motor response. Based on this model, individuals necessarily make interoceptive prediction errors because the sensory experience associated with the exercise situation can not be predicted perfectly. During exercise, a continuous

processing of afferent information is necessary to monitor these errors and generate an emotional response favourable to the maintenance of the effort (McMorris et al., 2018). Monitoring sensory information (including painful sensations) could thus be used positively to maintain the effort in the associative condition. Conversely, although a dissociative strategy seems able to reduce the perception of sensory signals, bottom-up sensations can no longer be ignored when the effort becomes more intense (Ekkekakis, 2003) and the sensory feedback is necessarily compared to the initial interoceptive prediction. At this moment, a strong and even brutal perception of interoceptive prediction errors (in dissociative condition) could lead to a negative emotional state.

The level of aerobic fitness might also facilitate the monitoring of sensory signals. Indeed, some research suggests that the fitness level can determine preferences in the use of association or dissociation and modulate endurance performance (Brewer & Buman, 2006; Silva & Appelbaum, 1989). Trained individuals would thus tend to think associatively, which would then be associated with better performance. As the evaluation of aerobic capacities in almost half our targeted population indicated aerobic physical fitness superior to that of healthy untrained subjects, our participants might have developed an ability to use sensory feedback to maintain a positive emotional state.

Relationship between the aerobic level and the effect of attentional strategies on muscular endurance performance

The additional statistical analyses confirmed that the effects of attentional manipulation depended on the level of aerobic fitness. In line with some studies, our results indicated that for individuals with higher levels, associative strategies were more effective than dissociative strategies (Birrer & Morgan, 2010; Brewer & Buman, 2006). For the other participants, however, the associative strategy was no less effective. We believe that the fitness level might have both influenced the development of a preferential attentional strategy

favourable to monitoring sensory feedback and made it possible to modulate the pain tolerance threshold. Studies have indeed indicated that trained individuals prefer to direct their attention towards bodily information (Morgan & Pollock, 1977; Silva & Appelbaum, 1989), including fatigue and pain sensations, whereas those who are less experienced are more interested in desensitizing themselves to physiological signals during endurance exercise (Morgan & Pollock, 1977). In addition, Baghurst et al. (2004) showed that the preferred attentional style impacted the positive effects of attentional strategies on endurance performance and indicated that participants clearly preferred the strategy most similar to their attentional style. This suggestion that individuals with a high level of physical fitness develop a preference for monitoring sensory feedback while exercising is in line with our results and may explain increase performance in the associative condition for the high MAS group. The interoceptive model indicates that both relevant past experience and the current fitness level influence the predicted interoceptive feedback involved in exercise maintenance (McMorris et al., 2018). In trained individuals who are attempting to improve performance, interoceptive predictions will have to change to move forward. Focusing on afferent information thus becomes essential to address the new interoceptive prediction errors allowing to maintain a favourable emotional state. Individuals seeking to develop their level of aerobic fitness are accustomed to monitoring sensory feedback during strenuous physical exercise in order to both supervise the current interoceptive prediction errors and accumulate the experience needed to improve future predictions. In our study, the trained participants might have shaped an ability to use interoceptive feedback (including painful sensations) and developed a preference for an associative style through the experience of the regular intense physical training needed for physical fitness improvement (Baquet, Van Praagh, & Berthoin, 2003).

The proposed internal associative condition may have facilitated this feedback monitoring, thus explaining our results in favour of association. This interpretation implies

that a possible stronger perception of painful signals was not a performance-limiting factor for these participants. Studies have suggested that regular physical activity reduces the emotional component of pain stimuli and increases the level of pain tolerance (Brewer & Buman, 2006; Tesarz, Schuster, Hartmann, Gerhardt, & Eich, 2012). The most trained participants might therefore have developed by themselves an ability to tolerate higher pain levels thus leading to better performances in the internal associative condition. Other studies have also suggested that the pain caused by physical exercise stimulates the secretion of beta-endorphin, which has both analgesic and euphoric actions. A form of addiction to intense physical exercise and the associated pain could thus exist in physically trained individuals (Stoll, 2019). Such individuals might then tend to seek these sensations more than avoid them, which would also explain the participants' ability to perform in our associative condition.

Although our study was based on a solid sample size and an original ecological approach encouraged by the relevant literature (Brick et al., 2014), some limitations should be noted. First, the manipulation of the associative and dissociative conditions did not allow us to draw any conclusions about the effectiveness of these strategies with regard to an endurance performance achieved without attention manipulation. Nevertheless, under a condition with the simple performance of the endurance tasks, individual attentional strategies would have been implemented. We would not have been able to control the participants' attention or the intensity of the perceived information to carry out our objective of comparing the effects of association and dissociation on the maintenance of physical effort. However, by adding this condition, we would have been able to specify the effectiveness of the two strategies on physical performance.

Also, the conditions were tested outside the laboratory, which may have led to a number of methodological biases. Environmental stimuli may have modulated the participants' attention and disturbed the attentional manipulations. Similarly, the exercises

were performed in the presence of other participants, who may have been sources of information that influenced the direction of attention and the regulation of performance (Brick et al., 2014). However, this information can be found in most physical activity contexts and provides some ecological reality to our study. Last, although our study indicates an advantage to focusing on the perception of afferent painful stimuli to improve exercise maintenance, the effects of attentional strategies seem to be largely dependent on the characteristics of the exercise stimulus (intensity, duration, type) and the participants. It has also been suggested that other psychological factors (e.g., motivational self-talk) might be more critical for endurance performance than associative or dissociative strategies (Brick et al., 2014). Investigating the neurocognitive mechanisms involved in the perception and integration of the information associated with physical exercise could prove valuable in adapting these cognitive strategies for performance or health purposes.

Conclusion

In summary, the present research showed that an associative strategy is more effective than a dissociative strategy for muscular endurance performance. The collection and analysis of additional aerobic data also indicated that the effectiveness of the associative strategy is associated with the individual's aerobic level. Our results suggest that monitoring afferent painful signals is not always « as bad as its reputation » (Schücker et al., 2014) and that individuals can develop abilities to tolerate and apprehend this sensory feedback. More research is needed to understand how, when, in whom, and why an associative strategy can be beneficial for the maintenance of physical exercise.

References

Baghurst, T., Thierry, G., & Holder, T. (2004). Evidence for a Relationship Between Attentional Styles and Effective Cognitive Strategies During Performance. *Athletic Insight Retrieved 6*, 36–51.

- Retrieved from <http://www.athleticinsight.com/>
- Baquet, G., Van Praagh, E., & Berthoin, S. (2003). Endurance Training and Aerobic Fitness in Young People. *Sports Medicine*, 33, 1127–1143 <https://doi.org/10.2165/00007256-200333150-00004>
- Birrer, D., & Morgan, G. (2010). Psychological skills training as a way to enhance an athlete's performance in high-intensity sports. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 2, 78-87 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0838.2010.01188.x>
- Boisgontier, M. P., & Cheval, B. (2016). The anova to mixed model transition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.05.034>
- Brewer, B. W., & Buman, M. P. (2006). Attentional focus and endurance performance: review and theoretical integration. *Kinesiological Slovenica*, 12, 82–97. Retrieved from <http://www.kinsi.si/>
- Brick, N., MacIntyre, T., & Campbell, M. (2014). Attentional focus in endurance activity: new paradigms and future directions. *International Review of Sport and Exercise Psychology*, 7(1), 106–134. <https://doi.org/10.1080/1750984X.2014.885554>
- Cazorla, G., & Léger, L. (1993). Comment évaluer et développer vos capacités aérobies : épreuve de course navette et épreuve VAMEVAL. *Association Recherche et Evaluation en Activité Physique et en Sport*.
- Cruz-Montecinos, C., Calatayud, J., Iturriaga, C., Bustos, C., Mena, B., España-Romero, V., & Carpes, F. P. (2018). Influence of a self-regulated cognitive dual task on time to failure and complexity of submaximal isometric force control. *European Journal of Applied Physiology*, 118(9), 2021–2027. <https://doi.org/10.1007/s00421-018-3936-6>
- Duverne, S., & Koechlin, E. (2017). Rewards and Cognitive Control in the Human Prefrontal Cortex. *Cerebral Cortex*, 27(10), 5024–5039. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhx210>
- Ekkekakis, P. (2003). Pleasure and displeasure from the body: Perspectives from exercise. *Cognition and Emotion*, 17(2), 213-239. <https://doi.org/10.1080/02699930302292>
- Filligim, R. B., & Fine, M. A. (1986). The effects of internal versus external information processing on symptom perception in an exercise setting. *Health Psychology: Official Journal of the Division of Health Psychology, American Psychological Association*, 5(2), 115–123. <https://doi.org/10.1037//0278-6133.5.2.115>
- Goudas, M., Theodorakis, Y., & Laparidis, K. (2007). The Effect of External Versus Internal Types of Feedback and Goal Setting on Endurance Performance. *Athletic insight*, 9(3), 57-66. Retrieved from <http://www.athleticinsight.com/>
- Halperin, I., & Emanuel, A. (2019). Rating of Perceived Effort: Methodological Concerns and Future Directions. *Sports Medicine*. 50, 679–687. <https://doi.org/10.1007/s40279-019-01229-z>
- Hoaglin, D. C., & Iglewicz, B. (1987). Fine-Tuning Some Resistant Rules for Outlier Labeling. *Journal of the American Statistical Association*, 82(400), 1147–1149. <https://doi.org/10.1080/01621459.1987.10478551>
- Heyward, Vivian H., (1998) The Physical Fitness Specialist Certification Manual, The Cooper Institute for Aerobics Research, Dallas TX, revised 1997. *In Advance Fitness Assessment & Exercise Prescription 3rd Edition*. Human kinetics.
- LaCaille, R. A., Masters, K. S., & Heath, E. M. (2004). Effects of cognitive strategy and exercise setting on running performance, perceived exertion, affect, and satisfaction. *Psychology of Sport and Exercise*, 5(4), 461–476. [https://doi.org/10.1016/S1469-0292\(03\)00039-6](https://doi.org/10.1016/S1469-0292(03)00039-6)
- Lind, E., Welch, A. S., & Ekkekakis, P. (2009). Do “mind over muscle” strategies work?: Examining the effects of attentional association and dissociation on exertional, affective and physiological responses to exercise. *Sports Medicine*, 39(9), 743-764. <https://doi.org/10.2165/11315120-000000000-00000>
- Lohse, K. R., & Sherwood, D. E. (2011). Defining the focus of attention: Effects of attention on perceived exertion and fatigue. *Frontiers in Psychology*, 2, 332.

<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00332>

- Marcora, S. M., & Staiano, W. (2010). The limit to exercise tolerance in humans: mind over muscle? *European Journal of Applied Physiology*, *109*(4), 763–770. <https://doi.org/10.1007/s00421-010-1418-6>
- McCaul, K. D., & Malott, J. M. (1984). Distraction and coping with pain. *Psychological Bulletin*, *95*(3), 516–533. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.95.3.516>
- McCormick, A., Meijen, C., & Marcora, S. (2015). Psychological Determinants of Whole-Body Endurance Performance. *Sports Medicine*, *45*(7), 997–1015. <https://doi.org/10.1007/s40279-015-0319-6>
- McMorris, T., Barwood, M., & Corbett, J. (2018). Central fatigue theory and endurance exercise: Toward an interoceptive model. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *93*, 93–107 <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.03.024>
- Morgan, W P, & Pollock, M. L. (1977). Psychological characterization of the elite distance runner. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *301*, 382–403.
- Morgan, William P, Horstman, D. H., Cymerman, A., & Stokes, J. (1983). Facilitation of Physical Performance by Means of a Cognitive Strategy. *Cognitive Therapy and Research*, *7*(3), 251–264. <https://doi.org/10.1007/BF01205139>
- Pollak, K. A., Swenson, J. D., Vanhaisma, T. A., Huguen, R. W., Jo, D., Light, K. C., Light, A. R. (2014). Exogenously applied muscle metabolites synergistically evoke sensations of muscle fatigue and pain in human subjects. *Experimental Physiology*, *99*(2), 368–380. <https://doi.org/10.1113/expphysiol.2013.075812>
- Robertson, C. V., & Marino, F. E. (2016). A role for the prefrontal cortex in exercise tolerance and termination. *Journal of Applied Physiology*, *120*(4), 464–466. <https://doi.org/10.1152/japplphysiol.00363.2015>
- Schomer, H. (1986). Mental strategies and the perception of effort of marathon runners. *International Journal of Sport Psychology*, *17*(1), 41–59.
- Schücker, L., Knopf, C., Strauss, B., & Hagemann, N. (2014). An internal focus of attention is not always as bad as its reputation: how specific aspects of internally focused attention do not hinder running efficiency. *J. Sport Exerc. Psychol.* *36*, 233–243. <https://doi.org/10.1123/jsep.2013-0200>
- Stevinson, C. D., & Biddle, S. J. H. (1998). Cognitive orientations in marathon running and ‘hitting the wall’. *British Journal of Sports Medicine*, *32*, 229–235. <http://dx.doi.org/10.1136/bjism.32.3.229>
- Silva, J. M., & Appelbaum, M. I. (1989). Association-dissociation patterns of United States Olympic Marathon Trial contestants. *Cognitive Therapy and Research*, *13*(2), 185–192. <https://doi.org/10.1007/BF01173272>
- Stoll, O. (2019). Peak performance, the runner’s high, and flow. *APA handbook of sport and exercise psychology, volume 2: Exercise psychology (Vol. 2)*. (pp. 447–465). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/0000124-023>
- Strand, S. L., Hjelm, J., Shoepe, T. C., & Fajardo, M. A. (2014). Norms for an isometric muscle endurance test. *Journal of Human Kinetics*, *40*(1), 93–102. <https://doi.org/10.2478/hukin-2014-0011>
- Tesarz, J., Schuster, A. K., Hartmann, M., Gerhard, A., & Eich, W. (2012). Pain perception in athletes compared to normally active controls: A systematic review with meta-analysis. *Pain*, *153*(6), 1253–1262. <https://doi.org/10.1016/j.pain.2012.03.005>

4.3. Synthèse

L'objectif de l'étude 4 était de comparer l'efficacité d'un focus associatif dirigé vers les sensations musculaires douloureuses avec celle d'un focus dissociatif sur les performances d'endurance musculaire chez une population physiquement active. L'étude a également cherché à étudier l'impact du niveau aérobie des participants sur l'efficacité des différentes conditions attentionnelles mesurée lors des tâches d'endurance musculaire.

Les résultats ont montré que les participants performaient davantage lorsque leur attention était dirigée vers les sensations internes de douleurs. De plus, les analyses complémentaires ont révélé que ce type de focus attentionnel améliorait spécifiquement les performances d'endurance musculaire chez le groupe bénéficiant des meilleures capacités aérobies. Ces éléments confirment et complètent certaines observations relatives à l'étude 3 selon lesquelles une surveillance active du niveau de douleur n'était pas forcément moins efficace qu'une distraction cognitive en contexte motivant. Contrairement aux interprétations formulées à la suite de l'étude 2, il apparaît désormais moins évident que l'utilisation de stratégies attentionnelles cherchant à divertir l'individu des coûts de l'effort conduise nécessairement à retarder l'arrêt de l'effort.

La comparaison entre le feedback sensoriel afférent et le feedback sensoriel prédit pourrait conditionner l'état physiologique et émotionnel consciemment perçu par l'individu et intégrer le processus décisionnel sous tendant le maintien de l'effort (McMorris et al., 2018). Alors que le feedback intéroceptif ne peut pas être prédit parfaitement, la surveillance du retour sensoriel pourrait s'avérer précieuse afin de surveiller/corriger les erreurs de prédictions et maintenir un état émotionnel favorable au maintien de l'effort. Si cette surveillance pourrait être favorisée en condition associative, elle nécessite toutefois une capacité à faire face aux signaux douloureux vers lesquels l'individu focalise son attention. Les individus disposant des meilleures capacités aérobies auraient développé, grâce à un

entraînement physique régulier, une capacité à tolérer des niveaux de douleur plus importants (Tesarz et al., 2012). Cette capacité leur permettrait de se focaliser prioritairement et naturellement sur les informations sensorielles pour performer (Morgan & Pollock, 1977 ; Silva & Appelbaum, 1989). Ces individus profiteraient ainsi de la condition associative pour maintenir un état émotionnel favorable à la poursuite de l'exercice en ayant l'opportunité de surveiller le retour sensoriel douloureux.

CHAPITRE 4 : DISCUSSION GÉNÉRALE

L'objectif de ce travail doctoral était de préciser l'implication des dimensions neurocognitives dans l'intégration et le traitement des coûts et des bénéfices susceptibles de moduler le maintien de l'effort physique, au travers notamment, du rôle endossé par le CPF.

Le CPF, qui constitue le siège du contrôle exécutif, apparaît particulièrement impliqué dans la poursuite de l'exercice physique (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016 ; Rooks et al., 2010). De plus, l'existence d'une composante cognitive dans la capacité à tolérer et maintenir l'effort a été illustrée au sein d'études expérimentales manipulant des facteurs psychologiques au cours de tâches d'endurance (McCormick et al., 2015). Néanmoins, la littérature investiguant les mécanismes centraux impliqués dans la régulation de l'exercice semble s'être davantage focalisée sur les performances du système moteur que sur ces aspects cognitifs (McMorris et al., 2018 ; Taylor & Gandevia, 2008).

Des propositions récentes envisagent toutefois que la poursuite de l'exercice puisse être déterminée par un processus décisionnel cognitivement contrôlé par le CPF (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). Cette décision pourrait être sous-tendue par une évaluation consciente des coûts et des bénéfices (Meyniel et al., 2013 ; 2014) permettant aux signaux afférents de fatigue d'être interprétés en fonction d'informations motivantes. Les bénéfices attendus pourraient ainsi moduler la tolérance des coûts estimés pour influencer le maintien de l'effort. Néanmoins, la manière dont le CPF et les mécanismes cognitifs pourraient être impliqués dans l'intégration et la régulation de ces informations afin de favoriser la poursuite de l'exercice reste à préciser (Perrey et al., 2016). Leur exploration apparaissait donc nécessaire.

Dans la littérature, l'orientation de l'attention vers certains stimuli (e.g., informations motivantes ou signaux internes d'effort) est supposée pouvoir impacter le maintien de l'effort en modulant leur intégration consciente (Bigliassi, 2015 ; Hyland-Monks et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). Il a également été envisagé que la fonction cognitive d'inhibition

permette de limiter l'intensité des coûts de l'effort pour favoriser le maintien de l'exercice (Hyland-Monks et al., 2018 ; Radel et al., 2017b).

Afin d'explorer ces propositions, une première étude a cherché à tester le rôle de l'inhibition cognitive dans la performance d'endurance musculaire (étude 1). Trois études subséquentes se sont intéressées à l'influence de manipulations attentionnelles plus ou moins dirigées vers les coûts et/ou les bénéfices sur cette performance (études 2, 3 et 4). Les performances étaient parfois proportionnellement récompensées à la durée de l'effort (études 2 et 3). L'étude 2 a notamment exploré les effets des bénéfices monétaires sur la poursuite de l'exercice. Dans une première partie de cette discussion nous tenterons de confronter les effets de nos manipulations expérimentales sur la performance d'endurance au regard de la perspective décisionnelle coûts/bénéfices. La deuxième partie discutera de l'implication du CPF dans les mécanismes explicatifs potentiellement associés. Elle questionnera la capacité de nos manipulations psychologiques à moduler l'intégration consciente des coûts et/ou des bénéfices au travers de leurs effets sur l'activité de cette structure. Enfin, nous évoquerons les limites de ce travail et d'éventuelles perspectives de recherche.

1. EFFETS DES MANIPULATIONS PSYCHOLOGIQUES SUR LA PERFORMANCE D'ENDURANCE AU REGARD DE LA PERSPECTIVE COÛTS/BÉNÉFICES

Pour rappel, les travaux de Meyniel et al. (2013 ; 2014), s'inspirant des principes de la théorie économique appliquée à l'effort physique, suggèrent qu'un suivi dynamique des coûts estimés et des bénéfices attendus, associés à l'effort, influence la décision stratégique de poursuivre ou d'arrêter l'exercice fatigant. Cette décision viserait à maximiser les bénéfices par rapport aux coûts. De manière complémentaire, les propositions théoriques récentes de Robertson & Marino (2016) et McMorris et al. (2018), indiquent que d'éventuelles récompenses associées à l'effort physique pourraient être consciemment intégrées afin de moduler l'interprétation des coûts perçus de l'effort et de favoriser le maintien de l'exercice. Au regard de cette perspective coûts/bénéfices, l'utilisation de manipulations cognitives favorisant l'intégration consciente des bénéfices et perturbant celle des coûts pourrait dynamiser le maintien de l'effort. Les deux sections suivantes confronteront cette hypothèse au regard des résultats obtenus dans ces travaux de thèse.

1.1. MANIPULATION DES BÉNÉFICES ATTENDUS

1.1.1. EFFETS DES INCITATIONS MONÉTAIRES

Les résultats de notre étude 2 ont indiqué que les individus décidaient de maintenir l'effort plus longtemps pour des bénéfices monétaires plus avantageux. De plus, cet effet était exacerbé lorsque l'intégration consciente des récompenses était facilitée par le niveau de visibilité. Ces résultats sont dans la lignée d'études indiquant que les participants décident de développer un niveau de force plus important ou de maintenir l'exercice plus longtemps pour

des récompenses supérieures (Meyniel et al., 2013 ; 2014 ; Pessiglione et al., 2007). Ils s'accordent aussi avec l'idée directrice de la théorie économique selon laquelle l'intégration et l'analyse consciente des bénéfices associés à la tâche conduisent à un niveau supérieur d'engagement lorsque les récompenses s'avèrent favorables et « valent le coût » (Boksem & Tops, 2008 ; Meyniel et al., 2013 ; 2014 ; Rangel et al., 2008). Ces éléments permettent ainsi de conforter l'idée qu'un traitement cognitif (conscient) des informations associées aux bénéfices attendus influence la poursuite de l'exercice (Robertson & Marino, 2016). Ces résultats apportent aussi des éléments d'analyses supplémentaires concernant les effets des récompenses monétaires sur la performance d'endurance. Ces derniers demeurent assez méconnus et ne font pas l'objet d'un consensus au sein de la littérature. Le type de tâche utilisé aurait notamment une certaine importance quant aux effets des incitations monétaires sur le maintien de l'effort. Lorsque l'exercice est réalisé sur des tâches type « corps entier » aucun effet n'est observé sur la performance (Hulleman, De koning, Hettinga & Foster, 2007 ; Skorski, Thompson, Keegan, Meyer, & Abbiss, 2017). À l'inverse, les récompenses monétaires semblent impacter l'effort d'endurance lors de tâches isométriques conduites à intensité constante et impliquant des groupes musculaires isolés, comme observé dans les travaux de Meyniel (2014) et dans notre étude 2. Les tâches récompensées de cyclisme utilisées dans les études de type « corps entier » précédemment citées impliquaient une gestion du rythme (pacing), contrairement aux contractions musculaires conduites à intensité constante. Ces divergences pourraient être à l'origine des différences observées puisque les récompenses monétaires semblent interférer avec les processus de régulation nécessaires à l'adoption d'un pacing efficace¹¹ (Skorski et al., 2017).

¹¹ L'étude de Skorski et al., (2017) indique que les récompenses semblent avoir modulé la gestion du rythme en début d'exercice de contre la montre. Les participants assignés à la condition contrôle (absence de récompenses monétaires) ont adopté un schéma de gestion de l'allure parabolique, classiquement utilisé dans les performances d'endurance de ce type. Les participants récompensés ont quant à eux adopté un style plus conservateur en début d'effort, se traduisant par une allure de type « lent-rapide » au cours du temps.

Comme nous venons de l'aborder, l'intégration consciente d'informations motivantes semble déterminante dans la décision de poursuivre l'effort physique. Néanmoins, l'étude 2 a aussi souligné l'effet des récompenses subliminales sur la durée de l'effort. Les individus ont maintenu l'effort plus longtemps pour des récompenses avantageuses, même lorsque celles-ci n'étaient pas consciemment accessibles. Initialement, la visibilité des récompenses avait été manipulée pour mettre en évidence l'implication spécifique du CPF dans l'intégration et le traitement des récompenses conscientes, son activité devant être influencée par la visibilité de ces informations. Alors que nos travaux de recherche se sont majoritairement intéressés à la manière dont les informations pouvaient être consciemment intégrées pour influencer l'arrêt de l'effort, ces résultats indiquent que le maintien de l'exercice dépend aussi de mécanismes inconscients. La manière dont les bénéfices peuvent influencer l'effort physique n'est donc pas à considérer exclusivement au travers d'une évaluation consciente de ces informations. Ces résultats s'accordent avec ceux d'autres études indiquant que des informations motivantes de nature inconsciente, renseignant l'individu sur la difficulté de la tâche ou sur la valeur de la récompense monétaire mise en jeu, affectent la performance motrice (Pessiglione et al., 2007 ; Radel, Sarrazin, & Pelletier, 2009). Cette régulation pourrait être prise en charge par des mécanismes inconscients impliquant des structures sous-corticales. Les ganglions de la base et plus précisément le striatum semblent pouvoir coder la valeur de la récompense (consciente mais aussi inconsciente) associée à l'effort physique (Pessiglione et al., 2007). L'implication de ces structures dans l'action motrice a de plus été bien établie. Plusieurs études soulignent que les ganglions de la base ont la capacité de moduler la réponse du cortex moteur (Groenewegen, 2003 ; McHaffie, Stanford, Stein, Coizet, & Redgrave, 2005 ; Shalit, Zinger, Joshua, & Prut, 2012). Il a aussi été montré que ces derniers pouvaient réguler la commande motrice indépendamment de l'implication du cortex moteur au travers des centres moteurs du tronc cérébral (Grillner & Robertson, 2015 ; Takakusaki, Habaguchi, Ohtinata-

Sugimoto, Saitoh, & Sakamoto, 2003). Le striatum pourrait également déterminer l'initiation et l'arrêt volontaire du mouvement (Graybiel et al., 1994). Les bénéfices inconscients présentés à nos participants dans l'étude 2 auraient donc pu être intégrés au sein d'une voie sous-corticale permettant de réguler la réponse motrice en fonction de leur valeur motivationnelle. Il semble aussi intéressant de noter que l'intégration des coûts de l'effort, explorée dans nos travaux au travers d'un traitement conscient, pourrait être effectuée par ces structures afin d'influencer le maintien de l'effort indépendamment des processus néocorticaux. Le striatum pourrait notamment être impliqué dans l'intégration des coûts associés à l'effort physique (Kurniawan et al., 2010 ; 2013). Il semble de plus que les signaux afférents liés à l'effort soient, dans un premier temps, intégrés par des structures sous-corticales (McMorris et al., 2018). La plupart des signaux sensoriels atteignant le cerveau passent par le thalamus et pour de nombreux systèmes de régulation physiologique de base, l'information est complètement traitée par les noyaux thalamiques et hypothalamiques (Purves et al., 2001). Les éléments issus de la littérature et provenant de certains résultats de notre étude 2 suggèrent ainsi qu'une intégration importante des paramètres influençant l'effort physique, comme les bénéfices ou les coûts, peut s'effectuer de manière automatique et inconsciente. Cette voie de régulation sous-corticale, qui pourrait représenter le système d'intégration sous-conscient envisagé au sein du gouverneur central reste néanmoins à préciser (Noakes et al., 2012).

1.1.2. MANIPULATION DES BÉNÉFICES PAR ORIENTATION DE L'ATTENTION

Notre étude 3 a mis en évidence que les individus décidaient de maintenir l'exercice (récompensé) plus longtemps lorsque leur attention était focalisée sur les bénéfices monétaires en jeu (vs. distraction cognitive ou orientation de l'attention vers les coûts de l'effort). Ces

résultats soutiennent l'hypothèse de Robertson et Marino (2016), selon laquelle prêter davantage d'attention aux bénéfices (e.g., signaux motivationnels) qu'aux coûts (i.e., signaux physiologiques) soit profitable à la poursuite de l'exercice. Comme l'étude 3 a révélé qu'un focus orienté vers l'accumulation des bénéfices mis en jeu surpassait aussi la condition de distraction cognitive, une orientation active de l'attention vers les récompenses pourrait faciliter l'intégration consciente des bénéfices et influencer positivement la décision coûts/bénéfices, indépendamment d'un effet exclusif de dissociation. Ces observations suggèrent l'importance de la dimension attentionnelle dans l'intégration et le traitement des bénéfices associés à l'exercice d'endurance. Ces éléments sont aussi en adéquation avec les résultats de l'étude 2, qui indiquaient qu'en favorisant le traitement conscient des bénéfices attendus (par leur niveau de visibilité), l'effet des récompenses sur l'effort physique était amplifié. Ces éléments trouvent écho au sein de la littérature qui suggère que des processus conscients peuvent générer des signaux positifs pour concurrencer les signaux relatifs aux coûts de l'effort (Robertson & Marino, 2016, McMorris et al., 2018 ; Bigliassi, 2015). Les individus pourraient ainsi davantage résister à l'influence négative des signaux de fatigue par le biais de stratégies attentionnelles favorisant le traitement d'informations associées à la motivation consciente (e.g., discours interne motivant : Barwood et al., 2015 ; Blanchfield et al., 2014).

Toutefois, l'importance de l'attention dans l'intégration et le traitement des bénéfices avait aussi été envisagée au sein de l'étude 2 sans avoir pu être démontrée. Les résultats de cette étude n'ont pas permis d'indiquer que l'intégration et le traitement de récompenses conscientes pouvaient être facilités lors d'une condition contrôle, comparativement à une condition de distraction censée perturber leur intégration au cours de l'effort. L'effet des récompenses supraliminales sur la performance d'endurance n'était en effet pas exacerbé lors de la condition contrôle. Cependant, contrairement à l'étude 3, la condition d'attention qui

devait permettre de faciliter l'intégration des bénéfices afin d'améliorer les performances d'endurance ne correspondait pas à une orientation active de l'attention vers les informations motivantes mais à une condition contrôle conduite en l'absence de manipulation attentionnelle. On peut donc envisager qu'une focalisation active de l'attention vers les bénéfices mis en jeu soit nécessaire afin d'accentuer leurs effets motivants sur le maintien de l'effort. Lors de l'étude 2, il est possible que les participants ne se soient pas focalisés sur ces informations lorsqu'ils en avaient l'occasion (en l'absence de distraction cognitive). La valeur relativement faible accordée aux récompenses avantageuses dans notre étude 2 pourrait notamment en être à l'origine. Cette éventualité sera abordée plus tard au cours de cette discussion. Afin de poursuivre la réflexion menée dans ce paragraphe, il serait intéressant d'investiguer si une focalisation de l'attention sur d'autres types de bénéfices (e.g., motivation intrinsèque) serait plus profitable au maintien de l'exercice. La présence d'une condition correspondant à la stricte réalisation de la tâche d'endurance, effectuée en l'absence de manipulations psychologiques, semble de plus nécessaire afin d'investiguer son efficacité.

Au regard des informations relatées dans les paragraphes précédents, la perspective décisionnelle coûts/bénéfices apparaît pertinente pour expliquer les effets des récompenses monétaires conscientes et de l'attention orientée vers les bénéfices attendus sur les performances d'endurance. Néanmoins, les propositions théoriques basées sur cette perspective ont majoritairement souligné l'engagement d'une voie de régulation consciente de l'effort (Robertson & Marino, 2016), n'insistant pas nécessairement sur l'existence d'un système de régulation automatique impliquant l'influence d'informations subliminales dans la régulation de l'effort (étude 2). Après avoir discuté des interventions psychologiques favorisant la manipulation des bénéfices, la prochaine partie se concentrera plus spécifiquement sur la deuxième composante de la perspective économique : les coûts de l'effort.

1.2. MANIPULATION DES COÛTS DE L'EFFORT

1.2.1. MANIPULATION DES COÛTS DE L'EFFORT PAR LA FONCTION COGNITIVE D'INHIBITION

Au travers de l'étude 1, nous avons cherché à moduler l'intégration des coûts afin d'influencer la décision de maintenir l'effort en manipulant la fonction cognitive d'inhibition. Pour cela nous avons tenté de faciliter le fonctionnement de cette dernière au cours de l'effort d'endurance à l'aide d'une stimulation atDCS-HD de la région dorsolatérale du CPF. La stimulation électrique réelle (vs. SHAM) n'a pas permis d'améliorer les performances motrices ou cognitives des participants lors de la réalisation de la double tâche cognitivo-motrice. Aucune relation entre la fonction cognitive d'inhibition et la performance d'endurance n'a été observée ce qui ne permet pas d'envisager l'implication de cette fonction dans l'inhibition des signaux aversifs d'effort. Ces résultats tranchent avec certains éléments de la littérature qui avaient permis d'envisager l'existence de cette relation. Plusieurs études expérimentales ont indiqué que l'inhibition cognitive pouvait contribuer au maintien de l'effort en révélant notamment le caractère prédictif de cette fonction sur la performance d'endurance (Angius et al., 2019 ; Cona et al., 2015 ; Martin et al., 2016). Alors que cette fonction s'avère spécifiquement associée à la résistance à la douleur (Oosterman et al., 2010), des auteurs ont aussi indiqué qu'elle favoriserait la motivation à poursuivre l'exercice en inhibant les signaux périphériques de fatigue signalant l'envie d'arrêter (Radel et al., 2017b). De plus, des mécanismes implémentés au sein du CPF semblaient exercer un contrôle inhibiteur sur les stimuli aversifs d'effort (Ekkekakis, 2009). Si l'utilisation de la stimulation atDCS-HD apparaissait être une technique intéressante pour moduler l'excitabilité de la région implémentant la fonction d'inhibition, les effets de cette technique sur les performances cognitives s'avèrent toutefois très hétérogènes (Horvath et al., 2015) et soumis à une forte variabilité individuelle (Summers et al., 2016). Ces éléments pourraient en partie expliquer

pourquoi le fonctionnement cognitif n'a pas été amélioré par la stimulation du CPF dorsolatéral afin d'influencer les performances d'endurance. Si l'absence de corrélation observée entre les performances cognitives d'inhibition et les performances d'endurance suggère une contribution limitée de la fonction d'inhibition dans le maintien de l'exercice, une autre forme d'inhibition que celle investiguée dans l'étude 1 pourrait être impliquée. L'inhibition a en effet été associée à plusieurs concepts dans la littérature (Howard, Johnson, & Pascual-Leone, 2014). L'inhibition cognitive serait à distinguer de l'inhibition comportementale ou de l'inhibition de la réponse. De ce point de vue, l'inhibition cognitive concerne la suppression d'un processus mental (suppression d'un traitement cognitif concurrent nécessaire à la résolution de problèmes pertinents) alors que l'inhibition de la réponse reflète la suppression d'une réponse activée automatiquement, d'une impulsion comportementale (suppression d'une réponse dominante afin d'effectuer une réponse différente plus adaptée au contexte) (Hung, Gaillard, Yarmak, & Arsalidou, 2018). La corrélation positive observée par Cona et al., (2015) a été révélée via l'utilisation d'une tâche de type « go/no-go », mobilisant l'inhibition comportementale plutôt que l'inhibition cognitive, investiguée dans l'étude 1 via la tâche Eriksen-Flanker. Ces éléments pourraient expliquer la différence entre ces résultats. Examiner plus en détail les relations entretenues entre l'inhibition de la réponse et les performances d'endurance serait source d'intérêt dans de futures recherches. De plus, alors que la réalisation parallèle de la tâche cognitive au cours de l'effort d'endurance représentait un moyen efficace de mesurer la capacité d'inhibition, elle pouvait également distraire les participants des coûts de l'effort, réduisant ainsi le besoin d'inhiber ces signaux. Cette hypothèse, abordée plus en détails dans la section suivante, pourrait expliquer pourquoi les participants parvenaient à maintenir l'effort plus longtemps en présence d'une distraction cognitive supplémentaire lors de notre étude 2.

1.2.2. MANIPULATION DES COÛTS DE L'EFFORT PAR ORIENTATION DE L'ATTENTION

La manipulation de l'orientation attentionnelle lors de nos travaux a notamment pu mettre en évidence que les participants décidaient de maintenir l'effort physique plus longtemps en condition de distraction cognitive (comparativement à une condition contrôle ; étude 2). L'amélioration des performances d'endurance pourrait s'expliquer par une perturbation de l'intégration consciente des coûts physiologiques d'effort en condition de distraction cognitive. Pour expliquer l'effet des manipulations attentionnelles dans le domaine de l'endurance, plusieurs auteurs se sont tournés vers une perspective de traitement de l'information (Boutcher, 1992 ; Pennebaker & Lightner, 1980 ; Rejeski, 1985). Les deux idées fondamentales de cette perspective sont que (a) l'attention a une capacité limitée et que (b) l'information provenant d'une source limite la capacité de traiter l'information provenant d'une autre source concurrente. La littérature portant sur le focus attentionnel, a ainsi considéré que l'utilisation de stratégies dissociatives, telle que la réalisation d'une tâche cognitive supplémentaire (étude 2), pouvait influencer positivement les performances d'endurance lors de contractions isométriques conduites jusqu'à épuisement en réduisant la fatigue perçue (e.g., Cruz-Montecinos et al., 2018 ; Rejeski & Kenney, 1987). Cette distraction permettrait aux individus de « bloquer » la perception des coûts de l'effort via le traitement d'informations associées à la réalisation de la tâche supplémentaire (sensations de douleur ou d'inconfort) (Lind et al., 2009). Bigliassi (2015) envisage en effet qu'en focalisant son attention sur des signaux indépendants de la tâche physique, le traitement des signaux d'effort (provenant du feedback afférent ou des décharges corollaires) soit atténué afin d'influencer la performance d'endurance. À la lumière de la perspective « informationnelle », il serait ainsi envisageable que la tâche cognitive supplémentaire utilisée lors de l'étude 2 ait limité l'intégration consciente des coûts, réduisant ainsi leur poids dans la balance décisionnelle coûts/bénéfices.

Les résultats de nos données EEG, abordés plus en détail dans la deuxième partie de cette discussion, argumenteraient aussi cette interprétation. En effet, l'activité inhibitrice de certaines régions néocorticales, vraisemblablement impliquées dans la régulation des stimuli aversifs d'effort, semble augmenter en l'absence de distraction cognitive, suggérant ainsi l'intensification de ces signaux. Toutefois, il aurait été judicieux de mesurer la perception des coûts de l'effort à la fin de la tâche réalisée dans l'ensemble des conditions proposées. Cette précaution pourra être intégrée lors de futures études afin de renforcer cette interprétation. Ces observations tendent à indiquer qu'en limitant l'intégration des coûts via la distraction attentionnelle, l'endurance des participants serait améliorée. Les résultats des études 3 et 4, n'apparaissent cependant pas en adéquation avec cette idée, pourtant soutenue par certains éléments de la littérature. En effet, lors des études 3 et 4, la distraction cognitive, qui semblait pourtant en mesure de perturber l'intégration des coûts de l'effort (étude 2), ne s'est pas révélée plus avantageuse qu'une focalisation sur le niveau de douleur musculaire (censée faciliter l'intégration des coûts au sein de la balance décisionnelle coûts/bénéfices).

Au regard de la perspective de traitement de l'information abordée précédemment, orienter activement l'attention des individus vers les sensations désagréables d'effort (i.e., focus associatif interne) devrait augmenter le traitement de ces informations. À l'inverse, une focalisation vers des stimuli indépendants de la tâche d'effort (e.g, distraction cognitive supplémentaire ou dissociation) perturberait leur traitement. Lors des études 3 et 4, la condition de distraction cognitive aurait ainsi dû limiter l'accumulation des coûts de l'effort au sein de la balance décisionnelle coûts/bénéfices et conduire à des performances d'endurance supérieures, comparativement à une condition de focalisation sur les coûts. En accord avec ces éléments, la littérature portant sur le focus attentionnel indique généralement que l'utilisation de stratégies dissociatives s'avère plus efficace pour réduire l'intensité du feedback sensoriel (Stevinson & Biddle, 1998), les sensations désagréables de fatigue (Ceci

& Hassmén, 1991 ; Cox, 1998 ; Fillingim & Fine, 1986 ; Pennebaker & Lightner, 1980), la perception de l'effort (Stanley, Pargman, & Tenenbaum, 2007) et induire un état d'humeur positif (pour une revue, voir Brick et al., 2014). À l'inverse, l'association interne, dirigée vers les signaux physiologiques d'effort, semble augmenter la perception de l'effort (Brick et al., 2014). Concernant plus spécifiquement la gestion des signaux de douleur, la distraction paraît également la stratégie la plus adaptée (McCaul & Malott, 1984). Dans le modèle de traitement parallèle de la douleur (Leventhal & Everhart, 1979), considéré par certains auteurs comme un cadre utile pour étudier le focus attentionnel et les performances d'endurance (Brewer & Buman, 2006), il est proposé que la composante émotionnelle de la douleur soit d'abord encodée de manière préconsciente. De manière similaire à la perspective informationnelle évoquée précédemment (Rejeski, 1985), la perception de la douleur serait en concurrence avec d'autres signaux au sein des canaux attentionnels pour atteindre la conscience (Brick et al., 2014). À partir de ces informations, Brick et al., (2014) envisagent qu'une focalisation sur le niveau de douleur conduise à une augmentation de l'état affectif négatif et de l'effort perçu au cours de l'exercice. À l'inverse, des pensées distractives mobilisent des ressources attentionnelles et entrent en concurrence avec les signaux de douleur pour diminuer leur perception. Dans les paragraphes suivants, nous tenterons d'expliquer pourquoi faciliter l'intégration des coûts (via une focalisation sur le niveau de douleur) n'a pas conduit, comme le suggérait l'étude 2 et le pan de littérature abordé dans ce paragraphe, à une détérioration de la performance d'endurance (vs. distraction cognitive) lors de nos études 3 et 4.

Tout d'abord, la nature des conditions expérimentales manipulées au cours des études 2 et 3 n'était pas similaire. La condition de distraction était comparée à une condition contrôle au sein de l'étude 2 (réalisation exclusive de la tâche motrice), alors que dans l'étude 3, la distraction était comparée à une véritable focalisation sur les coûts, nécessitant la réalisation d'une tâche parallèle. Il est possible que cette tâche, initialement élaborée pour faciliter

l'intégration des coûts, ait pu en réalité, constituer une forme de distraction. Lors de l'étude 3 en effet, le déplacement d'un potentiomètre sur glissière à l'aide du doigt permettait l'estimation constante du niveau de douleur, des bénéfices accumulés ou la réalisation d'une tâche de distraction cognitive. De plus, un feedback visuel associé au déplacement du potentiomètre était présenté au cours de l'exercice sur un écran placé en face du participant. On peut donc considérer que dans chacune des conditions de l'étude 3, et notamment dans la condition de focalisation sur le niveau de douleur, les participants réalisaient l'effort physique en condition de double tâche et en présence de stimuli visuels externes susceptibles de concurrencer l'intégration consciente des signaux douloureux (Bigliassi 2015, Brewer & Buman, 2006). Ces manipulations auraient ainsi pu favoriser un effet dissociatif, contradictoire avec l'effet recherché dans la condition de focalisation sur les coûts de l'effort. Ces éléments pourraient expliquer pourquoi, contrairement à l'étude 2, les performances ne se sont pas révélées inférieures à la condition de distraction cognitive lorsque les participants étaient focalisés sur les coûts. Néanmoins, le poids de cette interprétation reste limité en l'absence d'une réelle condition contrôle (réalisation exclusive de la tâche motrice) qui mériterait d'être intégrée au sein de futurs protocoles.

Une autre explication pourrait concerner les tâches cognitives supplémentaires utilisées au sein de la condition de distraction lors des différentes études. L'efficacité de l'effet dissociatif induit par une tâche de distraction cognitive sur la performance d'endurance pourrait être dépendante du niveau de traitement cognitif imposé par cette dernière (Delignières & Brisswalter, 1994). Si l'exigence cognitive requise par la tâche de distraction supplémentaire est trop importante, le stress informationnel généré conduirait à un effet opposé à l'effet dissociatif. Cette demande spécifique rendrait alors le sujet plus sensible à l'effort physique (Delignières & Brisswalter, 1994). Dans le cas où la tâche cognitive de distraction était trop exigeante au sein de l'étude 3 (et plus exigeante que celle utilisée au sein

de l'étude 2), le stress informationnel associé à la réalisation de la tâche pouvait être supérieur à celui expérimenté au cours de la focalisation sur le niveau de douleur musculaire. En ce sens, même si l'intégration des signaux douloureux aurait pu être favorisée dans la condition de focalisation sur les coûts, la condition de distraction aurait exacerbé l'exigence générale de la tâche et la demande énergétique associée (étude 3). Dans ce cas, la condition de distraction aurait pu conduire à augmenter le coût énergétique requis plutôt que de perturber l'intégration des signaux douloureux. Cette interprétation pourrait expliquer pourquoi, au sein de notre étude 3, la focalisation sur les coûts n'a pas conduit à une détérioration des performances d'endurance, comparativement à la condition de distraction. Un niveau inférieur de traitement cognitif requis par la réalisation de la tâche de distraction au sein de l'étude 2 aurait pu, à l'inverse de l'étude 3, favoriser l'effet dissociatif sur les coûts de l'effort pour améliorer la performance. Ces éléments pourraient expliquer pourquoi la distraction cognitive qui semblait, au regard des résultats de l'étude 2, en mesure d'améliorer les performances d'endurance en perturbant l'intégration des coûts de l'effort, n'a pas été plus avantageuse qu'une focalisation sur les coûts lors de l'étude 3. Ces interprétations sont toutefois à appréhender avec une certaine prudence puisqu'aucune mesure associée à la difficulté perçue des tâches cognitives distrayantes n'a été recueillie. De plus, une étude de Rejeski & Kenney (1987) examinant la façon dont l'endurance pouvait être influencée par la complexité d'une tâche cognitive réalisée parallèlement à la tâche motrice n'a révélé aucune différence de performance entre l'utilisation d'une tâche cognitive simple et celle d'une tâche cognitive complexe. Au-delà de la nature de la tâche cognitive supplémentaire utilisée, d'autres éléments issus de la littérature et provenant des résultats de l'étude 4 nous invitent à considérer que faciliter l'intégration des coûts de l'effort ne soit pas nécessairement moins efficace que la distraction cognitive.

En effet, si la littérature investiguant les effets des stratégies attentionnelles lors des tâches d'endurance confère traditionnellement une meilleure réputation aux stratégies de distraction, les différentes revues portant sur ce sujet soulignent aussi l'inconsistance des résultats observés (Brick et al., 2014 ; Lind et al., 2009). Pris ensemble, les résultats issus de la littérature ne permettent pas d'indiquer avec certitude qu'une focalisation sur les sensations physiologiques d'effort soit moins efficace que des pensées dissociatives ou qu'une condition contrôle (Brick et al., 2014 ; Lind et al., 2009). Ces éléments font écho à l'absence de différence observée entre la condition de distraction et la focalisation sur les coûts lors des études 3 et 4 (chez les individus les moins performants en endurance aérobie). D'autres résultats issus de l'étude 4 révèlent même qu'une focalisation sur les coûts de l'effort peut, dans certains cas, s'avérer plus pertinente que la condition de distraction.

L'étude 4 a en effet révélé que faciliter l'intégration des coûts de l'effort via une focalisation sur le niveau de douleur musculaire était globalement plus efficace que la réalisation d'une tâche de distraction cognitive supplémentaire. La condition de distraction utilisée lors de l'étude 4 (discrimination de mots ou de lettres énoncés) mobilisait des tâches de distraction similaires à celle de l'étude 2 (discrimination de lettres énoncées) qui ne semblaient pas nécessiter un niveau de traitement cognitif supérieur. L'effet observé ne serait donc pas imputable à la nature des tâches de distraction proposées. Aussi, les analyses complémentaires, conduites sur la moitié des participants, suggèrent que cet effet (supériorité de la focalisation sur les coûts) est principalement influencé par les réponses motrices des individus disposant des meilleures capacités d'endurance aérobie. En effet, la supériorité de la focalisation sur les coûts (vs. distraction) était uniquement observée chez le groupe disposant des meilleures performances d'endurance aérobie. Au sein de l'autre groupe, l'efficacité des conditions sur la performance d'endurance musculaire s'avérait similaire. L'effet global observé semble donc imputable aux caractéristiques d'une partie de la

population investiguée. Ces éléments viennent confirmer l'existence d'une variabilité inter-individuelle associée aux effets des stratégies attentionnelles sur la performance d'endurance. Plusieurs études indiquent en effet que le type de focus privilégié par les individus au cours d'une performance d'endurance est lié à leur niveau de pratique (Brewer et al., 1996 ; McDonald & Kirkby, 1995 ; Morgan & Pollok, 1977). Plus précisément, les individus les plus entraînés dans ce domaine préfèrent diriger leur attention vers la surveillance des informations sensorielles (Brewer et al., 1996 ; Morgan & Pollok, 1977) alors que les sujets les moins expérimentés se focalisent davantage sur des stimuli distrayants pendant l'exercice d'endurance (Morgan & Pollok, 1977 ; McDonald & Kirkby, 1995). Une revue de Brewer & Buman (2006), indique aussi que les stratégies associatives apparaissent plus efficaces que les stratégies dissociatives (ou que les conditions contrôle) sur la performance d'endurance d'athlètes expérimentés, ce qui ne semble pas être le cas chez les individus inexpérimentés. Il a notamment été proposé qu'à l'aide de leurs expériences antérieures dans le domaine de l'endurance (les confrontant régulièrement aux sensations douloureuses), les individus expérimentés puissent évaluer plus précisément les signaux afférents d'effort et réduire la composante émotionnelle des stimuli douloureux (Brick et al., 2014). Cela pourrait être particulièrement utile pour des intensités élevées d'exercice, lorsque les sensations d'inconfort deviennent de plus en plus marquées (Brick et al., 2014). Comparativement à des sujets non entraînés en endurance, les personnes entraînées semblent d'ailleurs capables de distinguer plus facilement les signaux relevant de l'effort musculaire, de l'effort respiratoire ou de l'effort global lors d'un exercice de type « corps entier » (Bolgar et al., 2010). Ces éléments suggèrent une capacité plus importante à surveiller et évaluer efficacement le retour sensoriel. Les individus moins expérimentés, ne parvenant pas à appréhender avec précision les signaux afférents, seraient moins aptes à faire face à ces sensations douloureuses inconfortables (Brick et al., 2014). Permettre aux individus les plus performants en endurance aérobie de traiter ces

informations aversives (via une focalisation sur le niveau de douleur) aurait réduit la composante émotionnelle des coûts de l'effort et facilité la poursuite de l'exercice (comparativement à une condition de distraction cognitive). Les individus habitués à se confronter à l'entraînement physique régulier développeraient une capacité à mieux tolérer les sensations de douleur (Tesarz et al., 2012), ce qui favoriserait la surveillance active du feedback sensoriel afférent. Au cours d'un effort fatigant, cette surveillance pourrait leur permettre de faire face efficacement aux erreurs de prédictions intéroceptives (le feedback sensoriel attendu) pour les corriger et générer un état de conscience émotionnel favorable à la poursuite de l'effort (McMorris et al., 2018). Ces éléments suggèrent que l'interprétation émotionnelle des coûts de l'effort soit positivement améliorée chez les sujets les plus entraînés dans le domaine de l'endurance aérobie via une focalisation de l'attention sur ces informations qui faciliterait leur intégration. Dans de futures études, il serait intéressant de déterminer laquelle d'une focalisation sur les coûts ou sur les bénéfices serait la plus profitable au maintien de l'effort chez ces individus.

Lors de l'étude 4, et de manière similaire aux résultats de l'étude 3, la focalisation sur les coûts apparaissait aussi efficace que la distraction cognitive chez les participants disposant de performances aérobies plus faibles. Néanmoins, ces individus disposaient de capacités physiques aérobies supérieures à celle d'individus sains non entraînés (Heyward, 1998). Le score moyen de ce groupe lors du test aérobie était de $7.12/20 \pm 4.03$, correspondant à une VMA > 13.8 km/h et à une VO₂ max théorique > 48.3 ml/kg/min. Si la focalisation sur les coûts s'avère aussi efficace que la distraction chez ces individus, il est important de garder à l'esprit qu'ils ont été recrutés au sein du campus STAPS, Sciences du sport de Nice, et sont habitués à pratiquer une activité physique régulière. À l'avenir, il serait intéressant d'investiguer sur un autre type de population, si une focalisation sur les coûts de l'effort pourrait engendrer une détérioration des performances d'endurance, comparativement à des

conditions de distraction et contrôle. Plusieurs éléments pourraient venir expliquer pourquoi l'effet global observé en faveur de la focalisation sur les coûts (étude 4) ne s'est pas révélé dans l'étude 3.

Puisque l'effet global observé en faveur de la focalisation sur les coûts lors de l'étude 4 était « faible » ($d=0.3$), on peut envisager que la taille de l'échantillon prévue dans l'étude 3 n'était pas assez importante pour détecter un effet de ce type. Dans la lignée d'études précédentes (e.g., Lohse & Sherwood, 2011), 27 personnes avaient été recrutées afin de détecter des effets modérés à larges. Il est possible que le nombre de participants recrutés n'ait pas permis de détecter un effet de petite taille équivalent à celui observé lors de l'étude 4, à l'aide d'un échantillon beaucoup plus important¹². Une autre explication possible pourrait concerner l'hétérogénéité des échantillons. Les analyses complémentaires de l'étude 4 ont révélé que la focalisation sur les coûts ne profitait qu'aux sujets disposant des meilleures conditions aérobies. Si l'échantillon de l'étude 3 était majoritairement constitué de sujets disposant d'un faible niveau d'endurance aérobie, moins enclins à surveiller les signaux douloureux, l'effet global relevé en faveur de l'association lors de l'étude 4 n'aurait peut être pas pu être retrouvé. Cette variabilité inter-individuelle pourrait ainsi expliquer l'absence de différence constatée entre la focalisation sur les coûts et la distraction cognitive au sein de l'étude 3, et être à l'origine des effets contrastés observés entre nos études et plus généralement au sein de la littérature investigant le focus attentionnel (Brick et al., 2014 ; Lind et al., 2009). Dans de futures études, la collecte d'informations démographiques concernant la nature, le volume, la fréquence et le niveau de pratique des participants dans des activités d'endurance permettrait une interprétation plus fiable des résultats obtenus.

Comme les effets des manipulations attentionnelles sur les performances d'endurance semblent aussi dépendre des caractéristiques de la tâche d'exercice (Lind et al., 2009) et que

¹² Une analyse de sensibilité, supposant un α de .05 et une puissance de .90 révèle en effet que la taille de l'échantillon utilisé lors de l'étude 3 (27 participants) permet de détecter des effets modérés ($f = 0.29$).

ces dernières variaient au sein de nos études (groupes musculaires concernés, nombres de contractions réalisées), la confrontation des différents résultats observés reste à appréhender avec prudence.

Au sein de notre étude 4, il est aussi possible que l'environnement d'expérimentation proposé ait impacté nos résultats comportementaux. Comme envisagé lors de l'étude 3, certains stimuli distracteurs auraient pu s'intégrer au sein de la condition de focalisation sur les coûts et être à l'origine des effets observés dans l'étude 4. Les performances d'endurance enregistrées au cours de l'étude 4 ont été mesurées dans un environnement extérieur, au sein duquel de multiples stimuli attractifs pouvaient capter l'attention (involontaire) des participants et les divertir des signaux internes d'effort (Brick et al. 2014). Ces stimuli ont d'ailleurs été considérés comme de la dissociation externe ou de la distraction involontaire par certains auteurs (Brick et al., 2014 ; Stevinson & Biddle, 1998). Plusieurs études ont révélé que dans des environnements extérieurs, les participants pouvaient réaliser de meilleures performances d'endurance qu'en condition intérieure (Ceci & Hassmén, 1991 ; LaCaille, Masters, & Heath, 2004 ; Slapsinskaite et al., 2016). Ceci & Hassmén (1991) ont notamment suggéré l'existence d'un « effet environnement » réduisant l'intensité des stimuli sensoriels d'effort via l'implication des stimuli externes concurrents pour expliquer l'amélioration des performances mesurées sur piste extérieure en comparaison à des conditions de laboratoire¹³. D'autres résultats sont venus appuyer cette interprétation en indiquant qu'un environnement extérieur (vs. intérieur en laboratoire) entraînait une amélioration de l'endurance, permettait aux participants de se focaliser davantage sur des pensées dissociatives (Slapsinskaite et al., 2016) et réduisait la perception de l'effort et les sensations d'épuisement physique (mesurées

¹³ Les tâches d'endurance étaient réalisées à RPE 11 (pendant 6 minutes), 13 (pendant 11 minutes) et 15 (pendant 5 minutes) sur tapis roulant (condition de laboratoire) ou sur une piste extérieure (condition de terrain).

par FEI)¹⁴. Au sein de la condition associative de l'étude 4, les stimuli distracteurs liés à l'environnement extérieur (e.g., présence d'autres individus) étaient susceptibles de distraire les participants des coûts de l'effort. Comme l'estimation du niveau de douleur intervenait toutes les 5 secondes, cette condition aurait pu entraîner une alternance entre des pensées associatives et dissociatives au cours de l'exercice. Certaines études ont indiqué que cette alternance pouvait se révéler particulièrement efficace au cours de l'effort d'endurance chez des sujets entraînés (Silva & Appelbaum, 1989 ; Stevinson & Biddle, 1998). Silva & Appelbaum (1989), ont en effet indiqué (chez des marathoniens de haut niveau), que les individus qui performaient le mieux utilisaient à la fois des stratégies associatives et dissociatives. Stevinson & Biddle (1998) ont aussi constaté que les coureurs qui « frappent le mur »¹⁵, utilisent davantage de pensées dissociatives, alors que l'association était liée à une apparition plus précoce de ce type d'inconfort (la collision avec « le mur »). Pour ces auteurs, il semble qu'un suivi associatif régulier combiné à une attention particulière accordée aux signaux environnementaux soit la meilleure stratégie pour maximiser les performances et minimiser les sensations d'inconfort. La condition de focalisation sur les coûts utilisée lors de l'étude 4 aurait pu favoriser cette dynamique attentionnelle et expliquer pourquoi les participants étaient capables de mieux performer dans cette condition. La présence de stimuli distracteurs en condition de focalisation sur les coûts laissait aussi la possibilité aux sujets les moins expérimentés de se focaliser majoritairement sur ces informations au cours de l'effort. Comme la dissociation apparaît être le style attentionnel privilégié chez ces individus, ces derniers auraient pu tirer profit de ces stimuli afin de détourner leur attention des coûts de

14 L'inventaire des sensations induites par l'exercice ou « Exercised-induced Feeling Inventory » (Gauvin & Rejeski, 1993) a été spécifiquement développé pour évaluer plusieurs états de sensations distincts qui se produisent pendant les périodes d'exercice. L'EFI est un inventaire en 12 points dans lequel les réponses sont faites sur une échelle de 5 points pour indiquer le degré des sensations produites au cours de l'exercice physique. Les réponses sont attribuées à l'une des quatre items suivants : épuisement physique, engagement positif, revitalisation, et tranquillité.

15 Ce terme est utilisé dans le contexte du marathon. Stevinson & Biddle (1998) l'associent à une expérience extrêmement désagréable dont les symptômes associés peuvent être le manque de coordination physique, la déshydratation, la paresthésie (picotements ou engourdissement des orteils ou des doigts), des nausées, des spasmes musculaires, des vertiges, une incapacité à penser clairement et une extrême faiblesse physique. « Le mur » désigne le point où les réserves de glycogène ont été épuisées et où l'énergie doit être convertie à partir de la graisse (généralement autour du 30ème kilomètre).

l'effort. Ces éléments pourraient expliquer pourquoi les performances d'endurance musculaire se sont révélées équivalentes entre les conditions testées (distraction vs. focalisation sur les coûts) chez les individus présumés moins expérimentés/entraînés dans le domaine de l'endurance car disposant de performances aérobies inférieures.

Au sein de nos travaux, l'effort physique et les sensations désagréables susceptibles d'y être associées ont été majoritairement envisagées comme un coût. Cependant, au regard des résultats de l'étude 4 (qui révèlent qu'une focalisation sur les coûts peut s'avérer plus efficace qu'une distraction cognitive) et de certains éléments de la littérature, il semble pourtant envisageable que ces derniers puissent constituer une forme de récompense chez certains individus. La section suivante discutera cette possibilité.

1.2.3. L'EFFORT PHYSIQUE DOIT-IL TOUJOURS ÊTRE CONSIDÉRÉ COMME UN COÛT ?

Dans la prise de décision concernant l'initiation ou le maintien d'une action, l'effort physique a majoritairement été considéré comme un coût. La nature gratifiante associée à son maintien (e.g., récompenses monétaires) serait donc écartée lorsque l'effort physique requis est considéré trop coûteux (Meyniel et al., 2013). La réponse affective négative communément observée à l'exercice découle de l'idée du besoin fondamental d'économie d'énergie (Lee et al., 2016). Cependant, cette vision aurait ses limites. Il existe effectivement des situations dans lesquelles l'effort physique semble réellement souhaité. De nombreuses personnes apparaissent en effet intrinsèquement motivées par la production d'efforts physiques (Vallerand, Deci, & Ryan, 1987 ; Vlachopoulos, Karageorghis, & Terry, 2000), ce qui suggère que l'exercice physique soit considéré comme une récompense interne chez ces individus. Des études utilisant l'IRMf ont aussi indiqué une activation spécifique de structures cérébrales impliquées dans le traitement des récompenses en présence de stimuli liés à l'exercice

physique. En effet, la visualisation d'images associées à l'activité physique vigoureuse a induit une activation accrue de l'insula, du pallidum et du noyau codé, comparativement à la présentation d'images associées à des activités sédentaires ou à des paysages (Jackson, Gao, & Chen, 2014). De manière similaire, une activité supérieure de l'amygdale, du putamen et du lobe limbique a été observée lorsque les individus devaient s'imaginer dans une situation de marche rapide impliquant la production d'efforts physiques, comparativement à une station assise ou allongée (Crémers, Dessoullières, & Garraux, 2012). L'activation du système de récompense par l'effort physique reste toutefois largement à démontrer. Néanmoins, la littérature basée sur l'étude des comportements automatiques semble s'accorder avec l'idée selon laquelle l'activité physique peut s'avérer gratifiante chez les personnes physiquement actives (pour une revue, voir Cheval et al., 2018).

Aussi, alors que les coûts estimés de l'effort s'accumuleraient plus rapidement lorsque la difficulté augmente pour conduire à un désengagement précoce dans la tâche physique (voir figure 6 ; Meyniel et al., 2014), il n'est pas toujours évident que des niveaux de difficulté supérieurs, soient nécessairement envisagés comme un coût. Certains individus souhaitent parfois se confronter à une difficulté plus élevée lorsque l'estime de soi est engagée (Brehm & Self, 1989). Il a de plus été suggéré que les douleurs associées à l'exercice physique puissent stimuler la sécrétion de bêta-endorphine, dont les actions analgésiques et euphorisantes conduiraient les coureurs expérimentés à un état de « flow », aussi appelé « runner's high » (Stoll, 2019). Ces individus pourraient ainsi avoir tendance à rechercher les sensations désagréables d'effort plutôt qu'à les éviter. La bêta-endorphine causerait alors une forme de dépendance à l'exercice physique (Stoll, 2019). Certaines personnes sont en effet décrites comme dépendantes aux efforts d'endurance, souhaitant pratiquer même lorsque l'activité physique entre en conflit avec d'autres domaines de vie (Stenseng, Haugen, Torstveit, & Høigaard, 2015). Ces éléments suggèrent que l'effort physique et les sensations désagréables

associées puissent être perçus comme des éléments gratifiants (i.e., comme un bénéfice) et non comme des coûts. Ces propos semblent aussi trouver leur sens dans certains cas extrêmes et notamment chez les personnes masochistes, pour lesquelles la douleur représente un véritable bénéfice.

Notre interprétation concernant l'amélioration des performances d'endurance chez les participants disposant des meilleures capacités aérobies en condition de focalisation sur les coûts s'est principalement centrée sur leur capacité à évaluer plus précisément les signaux afférents d'effort afin de réduire la composante émotionnelle des stimuli douloureux. Toutefois, les éléments présentés dans cette section permettent aussi d'envisager que cette condition laisse la possibilité d'expérimenter plus facilement les bénéfices subjectifs associés à l'expérience physique et sensorielle vécue.

La première partie de ce chapitre avait pour but de discuter des effets de nos manipulations psychologiques sur la performance d'endurance au regard de la perspective coûts/bénéfices. Il a aussi été proposé que le CPF puisse jouer un rôle déterminant dans le maintien de l'effort via sa capacité à moduler, intégrer et interpréter ces informations (Ekkekakis et al., 2009 ; McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). La prochaine partie discutera de cette implication et tentera de relever les éléments indiquant que nos manipulations ont permis d'influencer d'éventuels mécanismes préfrontaux impliqués dans le maintien de l'effort.

2. IMPLICATION DU CPF DANS LE MAINTIEN DE L'EFFORT ET LE TRAITEMENT DES COÛTS ET DES BÉNÉFICES

2.1. CPF ET PROCESSUS INHIBITEURS : INFLUENCES ET ORIGINES

Un des objectifs de nos travaux s'attachait à explorer le rôle du CPF dans la poursuite de l'exercice. Comme abordé précédemment dans la section 2.3.4. de notre cadre théorique, le CPF pourrait implémenter l'activité de processus inhibiteurs impliqués dans la régulation des coûts de l'effort (Ekkekakis et al., 2009 ; Perrey et al., 2016). Certains résultats de nos études 2 et 3 permettent de discuter cette éventualité.

Les résultats de l'étude 1, abordés un peu plus tôt dans cette discussion, n'ont pas permis de mettre en évidence l'implication du CPF dans le maintien de l'effort au travers de sa fonction d'inhibition. Aucun effet de médiation de la stimulation atDCS-HD du CPF dorsolatéral sur le temps d'endurance par la fonction exécutive d'inhibition n'a été révélé. Néanmoins, les résultats EEG de l'étude 2 ont indiqué une augmentation de la puissance alpha et thêta en l'absence de distraction cognitive (vs. condition contrôle) au niveau des sites fronto-latéraux (F7 & F8). Ces sites ont été précédemment associés au fonctionnement du CPF ventrolatéral (Robertson & Marino, 2015). Certains éléments de la littérature laissent penser que cette activité reflète une augmentation des processus inhibiteurs nécessaires pour lutter contre une intégration accrue des coûts de l'effort. Au cours de tâches cognitives et motrices, une augmentation de l'activité alpha semble en effet associée à une intensification du contrôle inhibiteur (Hummel et al., 2002, 2004 ; Klimesch et al., 1999 ; 2007 ; Van Diepen et al., 2019). De même, une augmentation de la puissance thêta a aussi été associée au contrôle

cognitif impliqué dans des processus inhibiteurs (Cavanagh & Frank, 2014 ; Huster et al., 2013). Plus spécifiquement, le CPF ventrolatéral pourrait jouer un rôle dans des processus d'inhibition motrice (Ridderinkhof, Van Den Wildenberg, Segalowitz, & Carter, 2004) au regard, notamment, de son implication dans la suppression de la réponse inadaptée lors de tâches de type « go/no-go » (Levy & Wagner, 2011). Si la modulation de l'activité de cette région pourrait être associée à l'implémentation de processus inhibiteurs, de nombreux éléments relient aussi cette structure à la régulation de l'exercice physique et des sensations de fatigue. Des études soulignent en effet l'implication du CPF ventrolatéral dans la régulation des réponses affectives liées à l'exercice (Ekkekakis & Acevedo, 2006). L'amygdale, qui représente une structure clef dans l'intégration des signaux afférents de fatigue et la coordination des réponses affectives associées à l'exercice pourrait être sous le contrôle inhibiteur du CPF (Ekkekakis & Acevedo, 2006 ; Ekkekakis, 2009). Ce contrôle limiterait la réponse affective négative induite par les coûts de l'effort afin de mieux tolérer les sensations de fatigue (Deluca et al., 2009). Plusieurs études ont notamment suggéré que l'activité inhibitrice du CPF ventrolatéral était associée à l'atténuation de l'activité amygdalienne (Foland et al., 2008 ; Townsend et al., 2013). Il est ainsi envisageable qu'en l'absence de distraction cognitive (vs. condition de distraction), une perception exacerbée des coûts de l'effort rende nécessaire l'implémentation de ces processus inhibiteurs pour assurer la poursuite de l'exercice (étude 2). Cette activité inhibitrice pourrait aussi refléter le contrôle cognitif nécessaire à la suppression d'une réponse motrice activée automatiquement par l'intensification des coûts de l'effort et inadaptée à la poursuite de la tâche. Cette réponse automatique aurait pu être orientée vers la diminution de la commande motrice face à la présence exacerbée des stimuli aversifs d'effort au cours de la condition contrôle. L'inhibition de cette réponse via l'implication du CPF ventrolatéral aurait ainsi contribué au maintien de l'effort. Ces éléments soutiennent l'interprétation formulée dans la partie 1.2. de la discussion,

qui suggérerait qu'une orientation de l'attention vers la tâche de distraction cognitive aurait limité l'intégration des coûts de l'effort pour influencer positivement les performances d'endurance musculaire (étude 2).

Lors de l'étude 2, l'activité inhibitrice du CPF, présumée nécessaire pour faire face à l'intensification des coûts de l'effort était observée au niveau ventrolatéral. L'étude 1, qui n'est pas parvenue à révéler l'implication de l'inhibition cognitive dans l'effort d'endurance a quant à elle stimulé la région dorsolatérale du CPF. Afin d'explorer plus en détail la relation entretenue entre les processus inhibiteurs préfrontaux et la performance d'endurance, s'intéresser aux régions ventrolatérales pourrait ainsi s'avérer pertinent dans de futures études.

Si les interprétations associées aux résultats EEG de l'étude 2 tendent à corroborer l'hypothèse selon laquelle l'intégration des coûts de l'effort était réduite en condition de distraction cognitive (vs. contrôle), elles doivent toutefois être formulées avec précaution. Une diminution de la puissance alpha, observée dans la condition de double tâche (étude 2), pourrait aussi refléter l'intensification des exigences générale de la tâche (Klimesch et al., 2007 ; Ray & Cole, 1985).

Cette section a permis d'envisager que l'activité inhibitrice du CPF pouvait être impactée par l'orientation de l'attention via la modulation de l'intensité des coûts de l'effort. La prochaine partie s'attardera sur les éléments susceptibles d'indiquer que l'intégration et le traitement conscients des coûts et des bénéfices puissent être sous-tendus par l'implication du CPF au cours de l'effort d'endurance.

2.2. LE TRAITEMENT DES COÛTS ET DES BÉNÉFICES EST-IL PRIS EN CHARGE PAR LE CPF ?

Les propositions théoriques de Robertson & Marino (2016), ou de McMorris et al. (2018), envisagent le CPF comme le lieu privilégié de l'intégration et du traitement des coûts et des bénéfices associés à l'effort physique. Dans la lignée d'études portant sur la prise de décision, ces auteurs désignent plus précisément les régions antérieures et inférieures du CPF (au niveau orbitofrontal) comme le centre d'intégration d'informations psychomotivationnelles et physiologiques permettant d'évaluer l'utilité de l'action entreprise. Ces informations seraient ensuite transmises aux CPF latéral afin de sélectionner la décision la plus pertinente qui conditionnerait la poursuite de l'exercice. Alors que cette hypothèse reste à démontrer, faciliter la perception et le traitement conscient des coûts et/ou des bénéfices pourrait directement impacter l'activité de ces structures afin d'influencer le maintien de l'effort.

Les résultats de l'étude 2 n'ont pas permis de mettre en évidence l'implication du CPF dans l'intégration et le traitement des bénéfices associés à la tâche d'endurance. En effet, lorsque l'effort d'endurance était conduit en condition contrôle (en l'absence de distraction cognitive), l'activité EEG du CPF n'était pas modulée en fonction de la valeur ou de la visibilité des bénéfices monétaires proposés. Favoriser l'accès conscient de bénéfices avantageux n'a pas permis d'impacter l'activité du CPF, susceptible d'être impliqué dans le traitement et l'interprétation de ces informations durant l'effort (Robertson & Marino, 2016). Alors que les participants décidaient de maintenir l'effort plus longtemps lorsque des récompenses avantageuses étaient consciemment présentées, ces résultats ne permettent pas d'envisager l'implication du CPF dans le traitement de ces informations favorisant le maintien de l'exercice. Ces éléments ne s'accordent pas avec les propositions théoriques précédemment

évoquées en ce qui concerne l'implication du CPF dans le traitement des bénéfices lors de l'exercice. Certains résultats NIRS de l'étude 3 pourrait néanmoins suggérer le contraire.

L'oxygénation de la région du CPF investiguée dans l'étude 3 (parties antérieure et inférieure du CPF) était en effet accentuée lorsque les participants se focalisaient sur les récompenses en jeu ou sur leurs sensations de douleur au cours de l'effort (comparativement à une condition de distraction cognitive). L'orientation de l'attention vers les bénéfices et les coûts de l'effort engendrait ainsi une intensification de l'activité de régions susceptibles d'être associées au fonctionnement du CPF orbitofrontal (aires de Brodmann 10 et 11) et impliquées dans le traitement de ces informations (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). Les conditions de focalisation proposées auraient ainsi favorisé l'intégration consciente des informations vers lesquelles l'attention était orientée. Ces variations d'activité ne semblent pas imputables à d'éventuelles différences liées au niveau de traitement cognitif imposé par les diverses manipulations attentionnelles puisque ces effets n'apparaissent pas lors des premières périodes d'exercice (période 1/5 et 2/5). Cette dynamique semble cohérente compte tenu du fait que les signaux désagréables s'intensifient à mesure que l'effort augmente, au même titre que les stimuli gratifiants, qui s'accumulaient proportionnellement à la durée de l'effort dans notre étude. Ces résultats pourraient s'accorder avec l'idée selon laquelle le CPF jouerait un rôle dans le traitement d'informations motivantes et physiologiques au cours de l'exercice via l'implication de ses régions antérieures et inférieures (Mc Morris et al., 2018 ; Robertson & Marino 2018). De plus, une étude utilisant la tomographie par émission de positrons (TEP) a montré que l'activité orbitofrontale (au niveau des aires de Brodmann 10 et 11) était corrélée à une sensation subjective de fatigue (coûts) au cours d'une tâche mentale (Tajima et al., 2010). Une étude IRMf a également révélé que cette structure était activée par des récompenses (bénéfices) et des pertes monétaires (coûts) (O'Doherty, Kringelbach, Rolls, Hornak, & Andrews, 2001). Les auteurs ont indiqué une corrélation entre le niveau d'activité

de cette région et l'ampleur des bénéfices estimés ou des coûts perçus. Plus généralement, l'implication du cortex orbitofrontal dans l'interprétation des coûts et des bénéfices au sein de la littérature portant sur la prise de décision a largement été suggérée (Boksem & Tops, 2008 ; Peters & Büchel, 2010 ; Rushworth et al., 2011 ; 2012 ; Sescousse et al., 2013 ; Wallis, 2007).

À la lumière de ces éléments et des résultats comportementaux de l'étude 3 (amélioration des performances via la focalisation sur les bénéfices), orienter l'attention du sujet vers les bénéfices attendus (vs. coûts et distraction) aurait pu favoriser la perception de ces informations et leur intégration dans l'évaluation consciente coûts/bénéfices sous tendue par l'activité du CPF orbitofrontal pour conduire à l'amélioration des performances d'endurance. Ces interprétations, qui supposent une implication orbitofrontale dans le traitement des coûts et des bénéfices au cours de l'effort sont toutefois à prendre avec précautions au regard de certains aspects méthodologiques de l'étude 3. En accord avec de précédentes études utilisant la NIRS (Katayama et al., 2014 ; Kida & Shinohara, 2013), le placement de nos optodes devait permettre de cibler l'activité du CPF orbitofrontal. Néanmoins, le montage utilisé était peut-être trop étendu pour révéler précisément l'implication de cette région, conduisant ainsi à enregistrer l'activité d'autres structures. Le cortex fronto-polaire médian (dont l'activité est associée à l'aire 10 de Brodmann), aurait notamment pu être ciblé par le montage NIRS employé (Peng et al., 2018). Il est toutefois intéressant de noter que cette région pourrait aussi être impliquée dans le traitement des coûts et des bénéfices. Une étude IRMf récente suggère que cette structure puisse intégrer divers types de coûts et notamment le coût associé à l'effort physique (Burke et al., 2013). Des résultats NIRS ont de plus associé son activité au traitement des stimuli douloureux (coûts) (Peng et al., 2018). Concernant les bénéfices, des observations IRMf au cours de tâches cognitives récompensées ont indiqué que les incitations monétaires (bénéfices) impliquaient

le cortex fronto-polaire indépendamment du niveau de traitement cognitif requis (Pochon et al., 2002). Enfin, une étude tDCS récente a plus largement suggéré son implication dans l'évaluation coûts/bénéfices déterminant la décision de s'engager dans l'effort physique et cognitif récompensé (Soutschek, Kang, Ruff, Hare, & Tobler, 2018). Les résultats indiquaient qu'une stimulation atDCS du cortex fronto-polaire (vs. SHAM et ctDCS) augmentait la quantité d'effort que les participants étaient prêts à fournir pour être récompensés. De plus, alors que l'effet positif de l'ampleur de la récompense sur le choix de s'engager (ou non) dans l'effort diminuait avec l'augmentation des niveaux d'effort requis pour obtenir la récompense, la stimulation atDCS réduisait significativement cet effet. Compte tenu de ces aspects méthodologiques, regrouper et/ou différencier certaines voies NIRS dans nos analyses pour identifier l'effet des conditions attentionnelles sur des sous régions spécifiques (e.g., médiale ; ventrale ; latérale) aurait pu s'avérer plus pertinent que l'exploration (sans hypothèse particulière) de l'effet d'interaction entre le type de voie et la nature de la condition d'attention. Le positionnement initial des voies n'avait toutefois pas été pensé dans ce sens.

Favoriser l'accès conscient des bénéfices permettait de moduler l'activité de sites potentiellement associés au fonctionnement du CPF orbitofrontal (étude 3). On peut s'interroger sur le fait que cette différence d'activité ne se soit pas retrouvée au sein de l'étude 2, en présence de récompenses avantageuses visibles (vs. avantageuses subliminales) susceptibles d'être consciemment intégrées au sein de structures néocorticales en condition contrôle (absence de distraction cognitive). Au regard des éléments présentés dans le paragraphe précédent, ces différences pourraient être envisagées en considérant l'influence de la dimension attentionnelle. Il est possible que dans la condition contrôle de l'étude 2 (stricte réalisation de la tâche motrice), les participants n'aient pas accordé suffisamment d'importance et d'attention à l'information motivante consciemment accessible. Alors que des études suggèrent que les individus peuvent se focaliser sur des informations motivantes lors

de l'effort afin de performer (Ducrocq et al. 2017 ; Williams 2015a ; 2015b), l'attention des participants n'était pas spécifiquement orientée pour favoriser cela dans la condition d'attention contrôle de l'étude 2. La valeur associée aux bénéfices escomptés n'était peut-être pas suffisamment élevée pour que les individus considèrent ces informations comme pertinentes et puissent, au cours de la tâche d'endurance, faciliter leur intégration consciente en leur prêtant spontanément davantage d'attention. Des éléments concernant nos résultats ERP pourraient étayer cette interprétation. De façon surprenante, nous avons observé une amplitude de la P3 plus importante pour les récompenses faibles alors que celle-ci augmente généralement avec l'ampleur de la récompense (Sato et al., 2005). Étant donné que la P3 est sensible aux stimuli possédant une signification motivationnelle (Polich & Kok, 1995) et est généralement plus élevée pour les stimuli à connotation émotionnelle (vs. neutre) (Keil et al., 2002 ; Mini et al., 1996), ces résultats suggèrent que les bénéfices avantageux n'étaient pas considérés comme une information motivante significative pour les participants au moment de leur présentation. Lors de l'étude 3, la condition d'attention facilitant l'intégration des bénéfices permettait quant à elle de se focaliser sur l'augmentation proportionnelle des récompenses au cours de l'effort. Les participants auraient ainsi considéré plus facilement ces informations comme pertinentes au maintien de l'effort, favorisant leur traitement au sein de structures préfrontales. Dans l'étude 2, en l'absence de distraction (condition contrôle), les participants n'auraient pas priorisé cette stratégie au cours de l'effort lorsque les bénéfices avantageux étaient consciemment accessibles. Dans cette condition contrôle (étude 2) ces informations auraient donc été moins bien intégrées au sein de structures préfrontales impliquées dans l'interprétation des bénéfices et dans le contrôle de la motivation associée à la poursuivre l'exercice (comparativement à la condition de focalisation sur les bénéfices utilisée lors de l'étude 3).

Nous pouvons aussi souligner que les techniques de neuroimagerie utilisées lors des études 2 et 3 étaient différentes et comprenaient des divergences au niveau des sites investigués (associés à l'activité orbitofrontale). L'intensification de l'activité préfrontale observée au cours de l'étude 3, lorsque l'intégration des bénéfices était facilitée via la focalisation attentionnelle vers les récompenses, a été révélée par l'enregistrement de plusieurs voies NIRS (entre AF8 et FP2 ; FPz et AFz ; AF7 et FP1) composées de paires d'émetteurs et de récepteurs investiguant l'activité entre deux points d'intérêts. À l'inverse, nos analyses EEG se sont intéressées à l'activité mesurée au niveau de deux électrodes particulières (FP1 et FP2), qui semblaient constituer des emplacements logiques pour enregistrer l'activité orbitofrontale (Haghighi et al., 2017 ; Lubar & Lubar, 1999). Ces éléments pourraient aussi expliquer pourquoi l'activité préfrontale observée dans l'étude 3, lorsque l'accès conscient des bénéfices était favorisé, n'a pas été retrouvée dans l'étude 2. De plus, si l'EEG constitue un outil fiable pour investiguer l'activité corticale et présente une résolution temporelle élevée, elle possède néanmoins une faible résolution spatiale. Cette limite ne semble pas propice à l'exploration de l'activité corticale au niveau de sous-régions préfrontales spécifiques, comme nous avons pu l'envisager au sein de l'étude 2. L'utilisation de l'IRMf permettrait d'investiguer plus spécifiquement l'activité des régions orbitofrontales afin d'associer plus précisément leur implication dans le traitement des coûts et des bénéfices au cours de l'effort physique.

Cette section a permis de discuter les résultats susceptibles 1) de considérer le CPF comme un lieu d'intégration éventuel des coûts et des bénéfices, et 2) d'indiquer que nos manipulations attentionnelles auraient permis de moduler le traitement conscient des coûts et des bénéfices au sein de cette structure. La prochaine section examinera, de manière plus générale, si certains résultats permettent de soutenir l'idée selon laquelle l'activité du CPF est nécessaire à la poursuite de l'exercice d'endurance.

2.3. L'IMPLICATION DU CPF DANS LA POURSUITE DE L'EFFORT PROLONGÉ EST-ELLE SOUTENUE PAR NOS RÉSULTATS ?

Comme abordé dans la partie 2.3.1. du cadre théorique, l'activité du CPF semble impliquée dans le maintien d'un effort d'endurance à la lumière de nombreuses études empiriques utilisant les techniques de neuroimagerie (e.g., Rooks et al., 2010). Pour autant, la stimulation atDCS-HD du CPF n'a pas permis d'améliorer les performances d'endurance lors de notre étude 1. Ces observations ne permettent pas de renforcer l'hypothèse d'une contribution de cette région corticale dans le maintien de l'effort. De plus, ces résultats tranchent avec certaines études tDCS qui étaient parvenues à mettre en évidence qu'une facilitation de l'activité du CPF par stimulation anodique conduisait à améliorer les performances d'endurance (Angius et al., 2019 ; Lattari et al., 2016, 2018). Plusieurs éléments semblent pouvoir expliquer ces divergences. Premièrement, nous ne pouvons pas affirmer que la stimulation était réellement effective. En effet, même si la procédure de stimulation focale utilisée (HD) a montré son efficacité (Caparelli-Daquer et al., 2012), cette étude ne comportait pas d'enregistrement d'activité cérébrale permettant de mesurer les réponses neurophysiologiques induites par la stimulation. Cette précaution méthodologique mériterait d'être insérée dans de futurs protocoles afin de pouvoir discuter l'efficacité de la stimulation tDCS-HD (Wörsching et al., 2016). Comme abordé précédemment dans le domaine cognitif, il existe aussi un consensus croissant sur la présence d'une variabilité associée aux réponses individuelles à la stimulation cérébrale non invasive et à la tDCS en particulier (Wiethoff et al., 2014). Cette variabilité pourrait contribuer à l'hétérogénéité des effets observés dans le domaine de l'endurance physique (Angius et al., 2017). Compte tenu de ces éléments, l'absence d'effet relevé dans l'étude 1 pourrait ainsi s'expliquer par l'innéficacité de la stimulation. Dans le cas où nous acceptons la possibilité que notre stimulation modulait

l'excitabilité corticale, cibler d'autres régions d'intérêt que le CPF dorsolatéral aurait pu conduire à une amélioration des performances. Lors d'une étude antérieure, nous avons aussi testé l'effet d'une stimulation atDCS-HD sur les performances d'endurance en ciblant ce site d'intérêt (vs. SHAM) et rapporté les mêmes résultats non significatifs (Radel et al., 2017b). À l'inverse, l'ensemble des études révélant un effet positif de la stimulation atDCS du CPF sur la performance d'endurance utilisaient des montages classiques à deux électrodes et positionnaient l'anode au niveau du CPF dorsolatéral gauche (F3) et la cathode au niveau du cortex orbitofrontal controlatéral (FP2). Dans ce type de manipulation, il y avait donc de fortes probabilités pour que le courant électrique se propage à d'autres régions que le CPF dorsolatéral, contrairement à notre protocole HD qui permettait de mieux contrôler les effets de contamination (Im et al., 2012). En accord avec les éléments soulevés dans les parties précédentes de cette discussion, la propagation de la stimulation électrique vers d'autres régions latérale, médiane ou inférieure du cortex frontal aurait pu conduire à améliorer les performances mesurées lors de ces études. Ces informations constituent quelques pistes permettant d'interpréter la raison pour laquelle les résultats de l'étude 1 n'ont pas permis de considérer l'implication du CPF dans le maintien de l'effort comme le suggérait la littérature scientifique. À l'opposé de ces résultats, certaines observations issues de notre étude 3 tendent en revanche à suggérer la participation du CPF dans la poursuite de l'exercice fatigant.

Les résultats NIRS de notre étude 3 ont indiqué que la concentration en oxyhémoglobine enregistrée sur la région du CPF investiguée augmentait linéairement au cours de l'effort. Comme l'évolution des concentrations en oxyhémoglobine représente un indicateur fiable de l'activité cérébrale, l'activité préfrontale s'est intensifiée à mesure que l'effort s'est poursuivi. Ces résultats corroborent ceux d'études précédentes indiquant une augmentation du niveau d'oxygénation préfrontale mesuré au cours du temps lors de contractions isométriques sous maximales d'un groupe musculaire isolé ou d'exercices

soutenus impliquant le corps entier (e.g., Bhambhani et al., 2014 ; Mottola et al., 2006 ; Tempest et al., 2017). Le CPF constituant le siège du fonctionnement exécutif, nos observations pourraient participer à soutenir l'idée selon laquelle cette activité refléterait une intensification des processus cognitifs nécessaires au maintien de l'effort épuisant. Toutefois, même si cette dynamique croissante d'activité préfrontale ne semble pas imputable à l'augmentation du débit cutané (ce dernier ayant été contrôlé par l'inclusion de voies courtes dans notre montage ; Scarpa et al., 2013), les doubles tâches proposées au sein de nos conditions auraient pu avoir un effet confondant sur cette mesure. En effet, alors que l'oxygénation du CPF augmentait linéairement au cours du temps pour chacune des conditions testées, aucune d'entre elles ne constituait une condition contrôle conduite en l'absence de manipulations psychologiques. Cette condition permettrait de mesurer l'activité spontanée du CPF au cours de l'effort d'endurance en excluant le traitement cognitif associé à la réalisation de la tâche parallèle (utilisation parallèle du potentiomètre sur glissière permettant l'estimation active des coûts, des bénéfices ou la réalisation d'une tâche cognitive).

3. LIMITES

Un certain nombre de limites sont à soulever au sein des travaux réalisés dans le cadre de cette thèse. Tout d'abord, les protocoles expérimentaux utilisés lors de nos études 3 et 4 ne comportaient pas de conditions conduites en l'absence de manipulations psychologiques. Au regard de notre question de recherche, la condition de distraction cognitive se posait davantage comme une condition contrôle, qui devait nous permettre de maîtriser l'orientation de l'attention des participants afin de perturber l'intégration des coûts et/ou des bénéfices. La présence d'une condition correspondant à la stricte exécution de la tâche d'endurance n'aurait pas permis de contrôler l'attention des participants et de déterminer quelles informations étaient prioritairement traitées. En effet, cette condition aurait permis l'implémentation de stratégies attentionnelles spontanées, qui semblent largement influencées par les caractéristiques individuelles des participants (Brick et al., 2014). Celle-ci nous aurait toutefois permis de tirer davantage d'enseignements concernant l'efficacité des manipulations attentionnelles utilisées vis-à-vis d'une performance d'endurance de référence.

Aussi, les tâches utilisées lors des études 2 et 3, permettant de manipuler l'attention des participants et de moduler leur capacité à maintenir l'effort, semblent difficilement transférables dans la pratique quotidienne de l'activité d'endurance. La condition de distraction utilisée au cours de l'étude 2, qui s'est montrée plus efficace sur les performances d'endurance qu'une condition contrôle (absence de manipulation attentionnelle), impliquait en effet la réalisation d'une double tâche que l'on imagine difficilement applicable en dehors du laboratoire. De manière similaire, la focalisation sur les bénéfices, jugée plus efficace que la condition de distraction lors de l'étude 3, manipulait l'attention des participants à l'aide d'une tâche parallèle complexe. Celle-ci impliquait le déplacement d'un potentiomètre permettant d'estimer en temps réel l'estimation croissante des gains à partir d'un feedback

visuel. Il pourrait être intéressant, dans un objectif de généralisation et d'application des résultats, d'investiguer l'effet de stratégies métacognitives basées sur une régulation personnelle du focus attentionnel plus ou moins orientée vers les coûts estimés ou les bénéfices mis en jeu. Dans cette optique, une phase d'apprentissage puis de familiarisation avec les instructions spécifiques recherchées serait effectuée (Blanchfield et al., 2014). Le niveau d'adhérence associé aux instructions relatives à chaque condition serait ensuite contrôlé par « manipulation checks » après la tâche d'endurance. Dans ce cadre, des mesures auto-rapportées pourraient être proposées afin de mesurer l'étendue/la fréquence d'utilisation des stratégies attentionnelles assignées au sein de différents groupes expérimentaux (Blanchfield et al., 2014).

Sur le plan méthodologique, l'inclusion de mesures complémentaires dans de futurs travaux permettrait une interprétation plus approfondie des résultats obtenus. Nos études 2, 3 et 4 interprétaient les effets de différentes manipulations attentionnelles sur la performance d'endurance en supposant leur capacité à faciliter ou à perturber l'intégration et le traitement conscients des signaux désagréables d'effort ou des récompenses monétaires. Toutefois, peu d'éléments nous permettent d'affirmer avec assurance que l'utilisation des différentes conditions d'attention modulait la perception de ces informations au cours de l'exercice. À l'avenir, il serait utile d'inclure une mesure du niveau de perception de douleur musculaire (des coûts) juste après l'arrêt de la tâche d'endurance dans chacune des conditions attentionnelles. De manière similaire à ce que nous avons envisagé dans le paragraphe précédent, il semble aussi pertinent de réaliser une mesure post-tâche investiguant l'orientation de l'attention des participants lors de chaque condition. En ce sens, les participants estimeraient la durée au cours de laquelle leur attention restait focalisée sur le niveau de douleur musculaire ou les récompenses mises en jeu (e.g., via l'utilisation d'un questionnaire axé sur l'attention incluant des échelles adaptées comprises entre « jamais » et

« tout le temps » : Blanchfield et al., 2014 ; Ducrocq et al., 2017). Cela permettrait de vérifier que les conditions d'attention sont réellement dirigées vers les informations souhaitées afin de favoriser leur traitement conscient.

Il est aussi important de préciser que les tâches d'endurance utilisées au cours de nos travaux concernaient des contractions isométriques réalisées sur des groupes musculaires isolés. Investiguer l'effet de nos conditions expérimentales au cours d'exercices de type « corps entier » semble également pertinent au regard de notre problématique de recherche. La réalisation d'un exercice de type « corps entier » pourrait en effet avoir une influence différente sur l'intensité des coûts perçus de l'effort. La quantité de masse musculaire engagée au cours de l'effort modulerait les réponses physiologiques associées à l'activation des afférences III et IV comme l'augmentation de la pression artérielle ou de la ventilation (Iellamo, Massaro, Raimondi, Peruzzi, & Legramante, 1999 ; Iwamoto & Botterman, 1985 ; Rossman, Garten, Venturelli, Amann, & Richardson, 2014). Puisque les sensations de fatigue et de douleur sont aussi évoquées par l'augmentation du taux de décharge de ces afférences (Enoka & Duchateau, 2016 ; Pollak et al., 2014), il est envisageable qu'un exercice de type « corps entier » entraîne davantage de sensations douloureuses (comparativement à un exercice impliquant un groupe musculaire isolé) lors de tâches d'endurance conduites jusqu'à épuisement. Il serait alors intéressant d'investiguer l'effet des différentes conditions attentionnelles plus ou moins dirigées vers les coûts et les bénéfices de l'effort sur ce type d'exercice, pouvant induire un défi affectif supérieur. De plus, dans un souci d'applicabilité de nos travaux, l'exploration des dimensions neurocognitives susceptibles de moduler le maintien de l'effort lors de tâches mobilisant le corps entier apparaît essentielle. L'ensemble du corps est en effet majoritairement impliqué dans le domaine de la performance sportive d'endurance comme dans la pratique régulière d'activité physique aérobie à des fins de santé. Toujours dans une logique de validité écologique de nos résultats, il aurait été préférable lors

de nos études 2 et 3 de se focaliser sur des exercices impliquant les muscles locomoteurs (e.g., extenseurs de genou) plutôt que les fléchisseurs du coude.

Une autre limite concerne aussi les participants recrutés au cours de nos travaux de recherche. Nos échantillons étaient exclusivement constitués d'étudiants du campus STAPS, Sciences du sport de Nice. Ces individus sont donc habitués à la pratique sportive, et se confrontent régulièrement, par la même occasion, au maintien de l'effort physique et aux sensations de fatigue associées. Or, l'expérience antérieure dans ce domaine, semble en mesure d'influencer la capacité des individus à appréhender différemment les coûts de l'effort et notamment la composante émotionnelle associée aux stimuli douloureux (Brick et al., 2014 ; Tesarz et al., 2012). De plus, le focus attentionnel préférentiel utilisé par les individus au cours d'un exercice d'endurance serait influencé par le niveau de pratique et/ou d'expérience antérieure dans le domaine de l'endurance (Brewer et al., 1996 ; Morgan & Pollok, 1977 ; McDonald & Kirkby, 1995). Les individus les plus expérimentés auraient tendance à surveiller les sensations internes d'effort contrairement aux individus moins expérimentés qui souhaiteraient majoritairement s'en distraire. Plusieurs études ont notamment souligné l'importance des préférences attentionnelles dans la capacité à améliorer les performances d'endurance et tolérer la douleur (Baghurst, Thierry, & Holder, 2004 ; Forys & Dahlquist, 2007). Il serait alors nécessaire dans de futures études, d'examiner si les effets obtenus au cours de nos travaux, et notamment au sein des études 3 et 4, peuvent se retrouver au sein d'une population inexpérimentée dans le domaine sportif ou sédentaire, moins encline à se confronter aux coûts de l'effort. Comme nous avons pu l'aborder dans notre introduction générale, la pratique d'activités physiques chez ces individus revêt un intérêt sanitaire majeur. L'étude de ce public s'avère donc particulièrement porteur dans ce domaine de recherche afin de préciser les stratégies attentionnelles permettant de faciliter leur engagement dans l'effort physique.

4. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Au regard des points soulevés lors des sections précédentes, plusieurs perspectives de recherche pourraient être envisagées. Établir un lien de cause à effet entre le fonctionnement du CPF et le maintien de l'effort physique demeure nécessaire. De plus, l'implication du CPF et de l'attention dans l'intégration et le traitement conscients des bénéfices mérite d'être précisée. Enfin, l'utilisation de l'IRMf permettrait de poursuivre l'exploration des mécanismes neurocognitifs engagés dans le maintien de l'exercice.

4.1. MISE EN ÉVIDENCE D'UNE RELATION CAUSALE ENTRE LE CPF ET LE MAINTIEN DE L'EFFORT

Premièrement, nos travaux n'ont pas permis de mettre en évidence de relation causale entre l'activité du CPF et le maintien de l'exercice puisque la stimulation atDCS-HD n'a pas entraîné d'amélioration sur le temps d'endurance. Ce résultat peut être attribué en partie à la forte variabilité inter-individuelle face aux effets de la tDCS. L'utilisation de cette technique sur des participants ayant été préalablement identifiés comme répondeurs à la stimulation pourrait être pertinent. Un premier travail serait de discriminer les individus répondeurs des non répondeurs à la tDCS en investiguant l'effet de la neuromodulation induite au niveau du CPF (via la stimulation réelle) sur la modulation de l'excitabilité corticale à l'aide des techniques de neuroimagerie telles que l'EEG, l'IRM ou la NIRS (Gbadeyan, Steihauser, McMahon & Meinzer, 2016 ; Wörsching et al., 2016). Cette approche permettrait d'explorer plus efficacement le rôle des régions préfrontales dans le maintien de l'effort physique.

La création de cette population de « répondeurs » tDCS permettrait de tester l'implication des régions ventrolatérales du CPF dans le maintien de l'effort, qui, au regard de nos éléments de discussion abordés en section 2.1., pourraient implémenter l'activité de

processus inhibiteurs susceptibles de limiter les coûts de l'effort et de favoriser la poursuite de l'exercice. Au cours des différentes conditions expérimentales (stimulation réelle anodique vs. SHAM), l'enregistrement par neuroimagerie de la réponse neurophysiologique induite par les conditions de stimulation sur les sites d'intérêts permettrait de renforcer le lien de causalité entre l'activité de la région ciblée et la modulation des performances d'endurance. Une autre perspective intéressante, en lien avec nos hypothèses de recherche (études 2 et 3) concerne l'implication des régions orbitofrontales dans le maintien de l'effort via leur capacité à contrôler la motivation au travers d'une comparaison coûts/bénéfices déterminant la décision de poursuivre l'exercice (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). À notre connaissance, aucun élément n'a jusqu'ici permis d'établir de lien de cause à effet entre l'activité du CPF orbitofrontal et la performance d'endurance. Dans ce but, il serait intéressant de déterminer si la stimulation atDCS focale de cette région permettrait de repousser la décision d'arrêter l'exercice (vs. condition SHAM) au cours d'un effort récompensé de type « corps entier » conduit jusqu'à épuisement.

4.2. CLARIFIER L'IMPLICATION DU CPF ET DE L'ATTENTION DANS L'INTÉGRATION ET LE TRAITEMENT DES BÉNÉFICES FAVORISANT LE MAINTIEN DE L'EFFORT

D'autres études s'avèrent aussi nécessaires afin de mettre en évidence l'implication du CPF et de l'orientation de l'attention dans la régulation de l'effort via leur rôle dans l'intégration et le traitement des informations récompensantes (bénéfices). Pour cela, il serait par exemple intéressant d'explorer si l'inhibition du CPF orbitofrontal (vs. condition SHAM) pourrait moduler les effets des bénéfices monétaires conscients sur le maintien de l'effort lors de contractions isométriques répétées conduites jusqu'à épuisement. Le fonctionnement de cette région semble en effet décisif dans l'intégration d'informations motivantes afin

d'évaluer le caractère récompensant de l'action et de moduler la tolérance des signaux physiologiques d'effort (McMorris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). L'inhibition de cette structure corticale pourrait être réalisée par stimulation cathodale tDCS-HD ou au moyen d'une stimulation magnétique transcrânienne répétitive (rTMS) à basse fréquence (1-Hz) (Feffer et al., 2018 ; Mondino, Haesebaert, Poulet, Saoud, & Brunelin, 2015). De manière similaire à ce qui a été envisagé ci-dessus, seuls les individus « répondeurs » à ces stimulations seraient sélectionnés. Après avoir débuté la contraction en condition de neuromodulation réelle ou fictive selon la session expérimentale, une récompense plus ou moins avantageuse (e.g., 1 centime vs. 10 centimes gagnés toutes les secondes de contraction), indiquant le gain attribué à l'essai en cours serait présentée (de manière supraliminale) sur un écran placé en face du participant. Il serait alors intéressant d'observer si l'inhibition du CPF orbitofrontal permettrait de moduler (minimiser) l'effet des incitations monétaires sur le maintien de l'effort et d'impacter la capacité des individus à réguler consciemment l'effort physique. La tolérance des signaux physiologiques de fatigue serait aussi investiguée en fonction des conditions de neuromodulation via une mesure post-tâche du niveau de douleur perçue.

On peut également concevoir que ces conditions de neuromodulation soit remplacées par des conditions attentionnelles (e.g., distraction vs. focalisation sur les coûts ou contrôle) afin de mettre en évidence l'implication de l'attention dans l'intégration des bénéfices monétaires et la régulation de l'effort. Afin d'explorer l'idée selon laquelle les effets des manipulations seraient associés à une modulation de l'intégration des informations récompensantes, investiguer leur impact sur des marqueurs d'intégration neuronale associés au traitement des stimuli récompensants serait intéressant. Dans ce cadre, l'analyse EEG de potentiels évoqués par la présentation visuelle des récompenses en fonction des différentes conditions attentionnelles semble opportun. Lors de notre étude 2, les conditions attentionnelles n'avaient pas été induites avant la présentation des incitations monétaires.

Comme abordé au sein de la section 2.2.3 du chapitre 2, certains ERP tardifs (>300 ms post stimulus) consécutifs à la présentation de stimuli visuels récompensants (e.g., feedback negativity) refléteraient les propriétés motivationnelles associées à l'intégration neuronale de ces stimuli. Les manipulations destinées à perturber l'intégration des bénéfices pourraient ainsi moduler la réponse électrophysiologique associée au traitement de ces stimuli et être à l'origine des effets comportementaux observés.

4.3. POURSUIVRE L'EXPLORATION DES MÉCANISMES NEUROCOGNITIFS DU MAINTIEN DE L'EFFORT VIA L'UTILISATION DE L'IRMf

Enfin, une autre perspective de recherche pourrait impliquer l'utilisation de l'IRMf du fait de la forte résolution spatiale de cette technique et de sa capacité à explorer l'activité corticale comme sous-corticale. Alors que certains de nos travaux supposaient un effet propre des différentes manipulations attentionnelles sur l'intégration des stimuli douloureux d'effort et les performances d'endurance (étude 2), une exploration plus approfondie des corrélats neuronaux induits par ces manipulations compléterait ce travail. Ainsi, en parallèle des mesures auto-rapportées (perception de la douleur ; orientation de l'attention), l'utilisation de l'IRMf pourrait permettre d'investiguer l'activité de structures cérébrales spécifiques comme l'amygdale, l'insula, le cortex cingulaire antérieur, ou le cortex somatosensoriel primaire, impliquées dans le traitement des signaux douloureux (Brooks & Tracey, 2007 ; Fuchs, Peng, Boyette-Davis, & Uhelski, 2014 ; Hofbauer, Rainville, Duncan, & Bushnell, 2001). Des participants sédentaires réaliseraient par exemple, à l'aide d'une tâche de handgrip, des contractions musculaires à intensité constante conduites jusqu'à épuisement dans différentes conditions attentionnelles : focalisation sur les coûts ; utilisation d'une stratégie de distraction ; stricte réalisation de la tâche motrice (absence de manipulation attentionnelle). L'analyse des

données IRMf permettrait d'évaluer le rôle potentiel des conditions attentionnelles sur le niveau d'activité des régions cérébrales précédemment évoquées, dont l'activité semble associée au traitement des coûts de l'effort. Ces données constitueraient un atout précieux dans l'interprétation des résultats comportementaux.

Dans la lignée des interprétations formulées au sein de notre étude 2, il serait aussi intéressant d'explorer l'activité IRMf des régions latérales du CPF en fonction de différentes conditions attentionnelles. Ces régions semblent impliquées dans un processus inhibiteur nécessaire à la poursuite de l'exercice lorsque le défi affectif lié à l'exercice s'intensifie (Ekkekakis & Acevedo, 2006 ; Ekkekakis et al., 2009). On peut donc faire l'hypothèse d'une augmentation du signal IRMf dans ces régions lors d'une condition de focalisation attentionnelle sur les coûts de l'effort, comparativement à une condition de distraction, de focalisation sur les bénéfices ou à l'absence de manipulation attentionnelle. Une autre hypothèse possible serait qu'une augmentation des sensations de douleur (intensification des coûts de l'effort), induite par occlusion vasculaire lors d'une tâche fatigante (Pollak et al., 2014), conduise à une intensification plus précoce de l'activité de ces régions au cours de l'effort (comparativement à la réalisation de la tâche motrice conduite sans manipulation). Néanmoins, comme le signal IRMf mesuré est directement lié au flux sanguin, une occlusion vasculaire périphérique risquerait d'avoir un effet confondant sur la mesure cérébrale du CPF.

Enfin, l'IRMf offrirait aussi la possibilité d'explorer lors d'un effort prolongé les patterns de connectivité fonctionnelle entre les régions latérales du CPF et des structures cérébrales comme l'insula, le cortex cingulaire antérieur ou l'amygdale dont l'activité apparaît liée au traitement des sensations désagréables de fatigue (Ekkekakis et al., 2009 ; Hilty et al., 2011). Au cours de l'effort prolongé, une augmentation du degré de connectivité fonctionnelle observée entre le CPF et ces structures renforcerait l'idée selon laquelle l'activité de régions préfrontales impliquées dans des processus d'inhibition serait nécessaire afin de lutter contre

l'accumulation des coûts de l'effort et de favoriser le désir de poursuivre l'exercice (Perrey et al., 2016). À l'approche du niveau d'épuisement, une diminution de cette connectivité ou un désengagement des régions préfrontales concernées, conduiraient rapidement à l'arrêt de l'effort. Une réduction du niveau de connectivité pourrait ainsi prédire un arrêt rapide de l'exercice.



CHAPITRE 5 : CONCLUSION

Au cours de ce travail doctoral, nous avons souhaité élargir notre compréhension des déterminants neurocognitifs impliqués dans le maintien de l'effort. Nos travaux se sont principalement intéressés à l'implication de la fonction cognitive d'inhibition et de différents types d'orientation de l'attention au travers notamment du rôle endossé par le cortex préfrontal.

Dans des propositions théoriques récentes concernant la régulation de l'effort physique, l'arrêt de l'exercice serait conditionné par une décision cognitivement contrôlée par le CPF (Mc Morris et al., 2018 ; Robertson & Marino, 2016). Cette décision dépendrait de l'intégration et de l'évaluation dynamique et stratégique des coûts (i.e., sensations de fatigue) et des bénéfices (e.g., récompenses mises en jeu) associés à la tâche d'effort. Les individus décideraient de maintenir l'effort plus longtemps lorsque les coûts perçus de l'effort sont réduits et que les bénéfices estimés sont augmentés (Meyniel et al., 2014). Cette hypothèse restait néanmoins à clarifier, en précisant notamment l'implication des dimensions cognitives et du CPF dans l'intégration et la régulation des coûts et des bénéfices. Une focalisation de l'attention sur les bénéfices, plutôt que sur les coûts, pourrait favoriser la décision de poursuivre l'exercice (Robertson & Marino, 2016). Aussi, une fonction inhibitrice implémentée au sein du CPF permettrait de limiter les sensations désagréables de fatigue (coûts) (Ekkekakis et al., 2009 ; Perrey et al., 2016). Les résultats des études réalisées dans le cadre de cette thèse apportent des éléments d'analyse relativement contradictoires et appellent la mise en place de recherches complémentaires.

Nos travaux n'ont pas indiqué de relation entre la fonction d'inhibition cognitive et la performance d'endurance. Toutefois, l'activité inhibitrice des régions ventrolatérales du CPF est apparue plus importante lorsque les participants n'étaient pas divertis de la tâche d'effort, suggérant une augmentation du contrôle inhibiteur nécessaire pour faire face à l'intégration accrue des coûts de l'effort (étude 2). La manière dont le CPF pourrait être engagé dans le

maintien de l'effort via un processus inhibiteur des sensations désagréables de fatigue reste néanmoins incertaine et mérite d'être précisée dans de futures études.

Les résultats de nos études 2, 3 et 4 supportent l'idée selon laquelle manipuler les coûts et les bénéfices via l'orientation de l'attention influence la performance d'endurance. Ces résultats confirment les observations d'études antérieures soulignant l'implication d'une composante psychologique dans le maintien et la tolérance de l'effort physique (Brick et al., 2014 ; 2016 ; McCormick et al., 2015). Une partie de nos résultats indique en effet que la réalisation supplémentaire d'une tâche de distraction cognitive favorisait la poursuite de l'exercice récompensé, comparativement à une condition conduite en l'absence de distraction. Cette manipulation a réduit l'activité inhibitrice de structures préfrontales impliquées dans la régulation des réponses affectives liées à l'exercice, suggérant une diminution de l'intensité des coûts de l'effort en condition de distraction cognitive. Aussi, une focalisation active de l'attention sur les bénéfices monétaires permettait de repousser la décision d'arrêter l'exercice comparativement à une focalisation sur les coûts ou sur une tâche de distraction cognitive. Les focalisations sur les coûts et les bénéfices ont conduit à une intensification de l'activité des régions antérieures et inférieures du CPF, potentiellement impliquées dans l'interprétation de ces informations. En permettant de moduler les performances d'endurance et l'activité du CPF, l'orientation de l'attention apparaît comme un moyen de réguler l'intégration consciente des coûts et des bénéfices au cours de l'effort. Des recherches plus approfondies s'avèrent toutefois nécessaires afin de confirmer cette interprétation. Explorer les effets de ces manipulations attentionnelles sur des mesures révélant le niveau de perception de ces informations et sur les corrélats neuronaux associés au traitement et à l'intégration de ces signaux pourrait par exemple être réalisé. L'implication du CPF et notamment de sa région orbitofrontale dans la régulation de l'effort reste aussi à démontrer au travers de sa capacité à contrôler la motivation à entreprendre un exercice via une comparaison coûts/bénéfices.

En accord avec la perspective décisionnelle coûts/bénéfices, les résultats évoqués précédemment ont suggéré que favoriser l'intégration consciente des bénéfices (via une focalisation vers ces informations) et perturber celle des coûts (via une distraction cognitive) pouvait repousser la décision d'arrêter l'exercice. Cependant, d'autres résultats obtenus au cours de ces travaux de thèse ont indiqué qu'une focalisation sur les coûts de l'effort pouvait s'avérer aussi efficace et, dans certains cas, plus efficace sur les performances d'endurance qu'une distraction cognitive. Faciliter l'intégration des coûts ne conduirait donc pas nécessairement à un arrêt précoce de l'effort d'endurance musculaire. Ces effets pourraient s'expliquer par la tendance préférentielle de certains individus, expérimentés dans le domaine de l'endurance, à se focaliser sur les signaux internes d'effort. Ces derniers auraient développé une capacité à évaluer précisément les signaux afférents d'effort permettant de mieux appréhender la composante émotionnelle associée aux stimuli douloureux (Brick et al., 2014). Ces éléments nous questionnent aussi sur la mesure dans laquelle l'expérience sensorielle vécue lors de la poursuite d'un effort fatigant, peut être assimilée à une forme de bénéfice chez certaines personnes.

L'effet des stratégies attentionnelles sur la performance d'endurance semble ainsi soumis à une variabilité inter-individuelle influencée par le niveau de pratique dans ce domaine (Brick et al., 2014 ; Lind et al., 2009). Notre introduction générale avait soulevé l'enjeu déterminant de santé publique associé à la pratique de l'exercice physique chez des personnes sédentaires. En ce sens, l'étude de cette population dans ce domaine de recherche pourrait s'avérer particulièrement pertinente pour préciser les stratégies cognitives favorisant leur engagement dans l'effort physique. De manière assez paradoxale peu d'études se sont intéressées aux effets de ces stratégies chez des participants sédentaires (Lind et al., 2009). Alors que les stratégies basées sur la distraction semblent être favorables chez cette population (Martin et al., 1984), les résultats de notre travail doctoral suggèrent qu'une focalisation sur

des informations motivantes (les bénéfiques) serait plus efficace. Investiguer l'efficacité de stratégies attentionnelles orientées vers des informations considérées comme motivantes chez des individus sédentaires apparaît donc judicieux. L'identification des stratégies permettant de mieux tolérer le maintien de l'exercice pourrait ainsi favoriser la pratique régulière d'activités physiques et, à terme, participer à la création d'habitus de santé.



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdelmoula**, A., Baudry, S., & Duchateau, J. (2016). Anodal transcranial direct current stimulation enhances time to task failure of a submaximal contraction of elbow flexors without changing corticospinal excitability. *Neuroscience*, *322*, 94–103.
- Allen**, D. G., Lamb, G. D., & Westerblad, H. (2008). Impaired calcium release during fatigue. *Journal of Applied Physiology*, *104*(1), 296–305.
- Almeida**, T. F., Roizenblatt, S., & Tufik, S. (2004). Afferent pain pathways: A neuroanatomical review. *Brain Research*, *1000*(1–2), 40–56.
- Alvarez**, J. A., & Emory, E. (2006). Executive Function and the Frontal Lobes: A Meta-Analytic Review. *Neuropsychology Review*, *16*(1), 17–42.
- Amann**, M. (2011). Central and peripheral fatigue: Interaction during cycling exercise in humans. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *43*(11), 2039–2045.
- Amann**, M., & Secher N. H. (2010a). Point: Afferent feedback from fatigued locomotor muscles is an important determinant of endurance exercise performance. *Journal of Applied Physiology*, *108*, 452–454.
- Amann**, M., & Secher N. H. (2010b). Last Word on Point:Counterpoint: Afferent feedback from fatigued locomotor muscles is an important determinant of endurance exercise performance. *Journal of Applied Physiology*, *108*, 469–469.
- Amann**, M., Blain, G., M., Proctor, L. T., Sebranek, J. J., Pegelow, D. F., & Dempsey, J. A. (2011). Implications of group III and IV muscle afferents for high-intensity endurance exercise performance in humans. *J Physiol*, *589*(21), 5299–5309.
- Amann**, M., Eldridge, M. W., Lovering, A. T., Stickland, M. K., Pegelow, D. F., & Dempsey, J. A. (2006). Arterial oxygenation influences central motor output and exercise performance via effects on peripheral locomotor muscle fatigue in humans. *Journal of Physiology*, *575*(3), 937–952.
- Amann**, M., Proctor, L. T., Sebranek, J. J., Pegelow, D. F., & Dempsey, J. A. (2009). Opioid-mediated muscle afferents inhibit central motor drive and limit peripheral muscle fatigue development in humans. *The Journal of Physiology*, *587*(1), 271–283.
- Amemori**, K. I., & Graybiel, A. M. (2012). Localized microstimulation of primate pregenual cingulate cortex induces negative decision-making. *Nature Neuroscience*, *15*(5), 776–785.
- Andersen**, B., Westlund, B., & Krarup, C. (2003). Failure of activation of spinal motoneurons after muscle fatigue in healthy subjects studied by transcranial magnetic stimulation. *Journal of Physiology*, *551*(1), 345–356.
- Andreacci**, J. L., Lemura, L. M., Cohen, S. L., Urbansky, E. A., Chelland, S. A., & von Duvillard, S. P. (2002). The effects of frequency of encouragement on performance during maximal exercise testing. *Journal of Sports Sciences*, *20*(4), 345–352.
- Andrews**, S. C., Hoy, K. E., Enticott, P. G., Daskalakis, Z. J., & Fitzgerald, P. B. (2011). Improving working memory: The effect of combining cognitive activity and anodal transcranial direct current stimulation to the left dorsolateral prefrontal cortex. *Brain Stimulation*, *4*(2), 84–89.
- Angius**, L., Hopker, J., & Mauger, A. R. (2017). The Ergogenic Effects of Transcranial Direct Current Stimulation on Exercise Performance. *Frontiers in Physiology*, *8*: 90.
- Angius**, L., Hopker, J. G., Marcora, S. M., & Mauger, A. R. (2015). The effect of transcranial direct current stimulation of the motor cortex on exercise-induced pain. *European Journal of Applied Physiology*, *115*(11), 2311–2319.
- Angius**, L., Mauger, A. R., Hopker, J., Pascual-Leone, A., Santarnecchi, E., & Marcora, S. M. (2018a). Bilateral extracephalic transcranial direct current stimulation improves endurance performance in healthy individuals. *Brain Stimulation*, *11*(1), 108–117.

- Angius, L., Pageaux, B., Hopker, J., Marcora, S. M., & Mauger, A. R.** (2016). Transcranial direct current stimulation improves isometric time to exhaustion of the knee extensors. *Neuroscience, 339*, 363–375.
- Angius, L., Pascual-Leone, A., & Santarnecchi, E.** (2018b). Brain stimulation and physical performance. *Progress in Brain Research, 240*, 317–339.
- Angius, L., Santarnecchi, E., Pascual-Leone, A., & Marcora, S. M.** (2019). Transcranial Direct Current Stimulation over the Left Dorsolateral Prefrontal Cortex Improves Inhibitory Control and Endurance Performance in Healthy Individuals. *Neuroscience, 419*, 34–45.
- Andsell, P., Thomas, K., Howatson, G., Amann, M., & Goodall, S.** (2018). Deception Improves Time Trial Performance in Well-trained Cyclists without Augmented Fatigue. *Medicine and Science in Sports and Exercise, 50*(4), 809–816.
- Anwar, A. R., Muthalib, M., Perrey, S., Galka, A., Granert, O., Wolff, S., ... Muthuraman, M.** (2016). Effective Connectivity of Cortical Sensorimotor Networks During Finger Movement Tasks: A Simultaneous fNIRS, fMRI, EEG Study. *Brain Topography, 29*(5), 645–660.
- Apkarian, A. V., Bushnell, M. C., Treede, R. D., & Zubieta, J. K.** (2005). Human brain mechanisms of pain perception and regulation in health and disease. *European Journal of Pain, 9*(4): 463.
- Aron, A. R.** (2007). The Neural Basis of Inhibition in Cognitive Control. *The Neuroscientist, 13*(3), 214–228.
- Aron, A. R., Robbins, T. W., & Poldrack, R. A.** (2014). Inhibition and the right inferior frontal cortex: One decade on. *Trends in Cognitive Sciences, 18*(4), 177–185.
- Astokorki, A. H. Y., & Mauger, A. R.** (2017). Tolerance of exercise-induced pain at a fixed rating of perceived exertion predicts time trial cycling performance. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports, 27*(3), 309–317.
- Babault, N., Desbrosses, K., Fabre, M.-S., Michaut, A., & Pousson, M.** (2006). Neuromuscular fatigue development during maximal concentric and isometric knee extensions. *Journal of Applied Physiology, 100*(3), 780–785.
- Baghurst, T., Thierry, G., & Holder, T.** (2004). Evidence for a relationship between attentional styles and effective cognitive strategies during performance. *Athletic Insight, 6*(1), 36–51.
- Baiget, E., Iglesias, X., & Rodríguez, F. A.** (2016). Aerobic Fitness and Technical Efficiency at High Intensity Discriminate between Elite and Subelite Tennis Players. *International Journal of Sports Medicine, 37*(11), 848–854.
- Bailey, S. P., Hall, E. E., Folger, S. E., & Miller, P. C.** (2008). Changes in EEG during graded exercise on a recumbent cycle ergometer. *Journal of Sports Science and Medicine, 7*(4), 505–511.
- Bartra, O., McGuire, J. T., & Kable, J. W.** (2013). The valuation system: A coordinate-based meta-analysis of BOLD fMRI experiments examining neural correlates of subjective value. *NeuroImage, 76*, 412–427.
- Barwood, M. J., Butterworth, J., Goodall, S., House, J. R., Laws, R., Nowicky, A., & Corbett, J.** (2016). The Effects of Direct Current Stimulation on Exercise Performance, Pacing and Perception in Temperate and Hot Environments. *Brain Stimulation, 9*(6), 842–849.
- Barwood, M. J., Corbett, J., Wagstaff, C. R. D., McVeigh, D., & Thelwell, R. C.** (2015). Improvement of 10-km time-trial cycling with motivational self-talk compared with neutral self-talk. *International Journal of Sports Physiology and Performance, 10*(2), 166–171.

- Barwood**, M. J., Weston, N. J. V., Thelwell, R., & Page, J. (2009). A motivational music and video intervention improves high-intensity exercise performance. *Journal of Sports Science and Medicine*, 8(3), 435–442.
- Bechara**, A., Damasio, H., Damasio, A. R., & Lee, G. P. (1999). Different contributions of the human amygdala and ventromedial prefrontal cortex to decision-making. *Journal of Neuroscience*, 19(13), 5473–5481.
- Benedetti**, F. (2008). Mechanisms of Placebo and Placebo-Related Effects Across Diseases and Treatments. *Annual Review of Pharmacology and Toxicology*, 48(1), 33–60.
- Berger**, A. M., & Davelaar, E. J. (2018). Frontal Alpha Oscillations and Attentional Control: A Virtual Reality Neurofeedback Study. *Neuroscience*, 378, 189–197.
- Berk**, L. S., Tan, S. A., Anderson, C. L., & Reiss, G. (1981). β -endorphin response to exercise in athletes and non-athletes. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 13(2), 134.
- 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.
- Bhambhani**, Y., Fan, J. L., Place, N., Rodriguez-Falces, J., & Kayser, B. (2014). Electromyographic, cerebral, and muscle hemodynamic responses during intermittent, isometric contractions of the biceps brachii at three submaximal intensities. *Frontiers in Physiology*, 5: 90.
- Bhambhani**, Y., Malik, R., & Mookerjee, S. (2007). Cerebral oxygenation declines at exercise intensities above the respiratory compensation threshold. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 156(2), 196–202.
- Bigland-Ritchie**, B. R., (1981). EMG and fatigue of human voluntary and stimulated contractions. *Ciba Foundation Symposium*, 82, 130–156.
- Bigland-Ritchie**, B. R., Furbush, F., & Woods, J. J. (1986a). Fatigue of intermittent submaximal voluntary contractions: Central and peripheral factors. *Journal of Applied Physiology*, 61(2), 421–429.
- Bigland-Ritchie**, B. R., Dawson, N. J., Johansson, R. S., & Lippold, O. C. (1986b). Reflex origin for the slowing of motoneurone firing rates in fatigue of human voluntary contractions. *The Journal of Physiology*, 379(1), 451–459.
- Bigliassi**, M. (2015). Corollary discharges and fatigue-related symptoms: the role of attentional focus. *Frontiers in Psychology*, 6: 1002.
- Bikson**, M., & Rahman, A. (2013). Origins of specificity during tDCS: anatomical, activity-selective, and input-bias mechanisms. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7: 688.
- Blain**, G. M., Mangum, T. S., Sidhu, S. K., Weavil, J. C., Hureau, T. J., Jessop, J. E., ... Amann, M. (2016). Group III/IV muscle afferents limit the intramuscular metabolic perturbation during whole body exercise in humans. *Journal of Physiology*, 594(18), 5303–5315.
- Blakemore**, R. L., Rieger, S. W., & Vuilleumier, P. (2016). Negative emotions facilitate isometric force through activation of prefrontal cortex and periaqueductal gray. *NeuroImage*, 124, 627–640.
- Blanchfield**, A. W., Hardy, J., De Morree, H. M., Staiano, W., & Marcora, S. M. (2014). Talking yourself out of exhaustion: The effects of self-talk on endurance performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 46(5), 998–1007.
- Boat**, R., & Taylor, I. M. (2017). Prior self-control exertion and perceptions of pain during a physically demanding task. *Psychology of Sport and Exercise*, 33, 1–6.
- Boecker**, H., Hillman, C., Scheef, L., & Strüder, H. (2012). Functional neuroimaging in exercise and sport sciences. Springer, New York.
- Boggio**, P. S., Rocha, R. R., da Silva, M. T., & Fregni, F. (2008). Differential modulatory effects of transcranial direct current stimulation on a facial expression go-no-go task in males and females. *Neuroscience Letters*, 447, 101–105.

- Boksem, M. A. S., & Tops, M. (2008).** Mental fatigue: Costs and benefits. *Brain Research Reviews*, 59(1), 125–139.
- Bolgar, M. R., Baker, C. E., Goss, F. L., Nagle, E., & Robertson, R. J. (2010)** Effect of exercise intensity on differentiated and undifferentiated ratings of perceived exertion during cycle and treadmill exercise in recreationally active and trained women. *Journal of Sports Science & Medicine*, 9(4), 557-63.
- 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.
- Boutcher, S. H. (1992).** Attention and athletic performance: An integrated approach. In T. S. Horn (Ed.), *Advances in sport psychology* (pp. 251–265). Human Kinetics Publishers.
- Bray, S. R., Graham, J. D., Martin Ginis, K. A., & Hicks, A. L. (2012).** Cognitive task performance causes impaired maximum force production in human hand flexor muscles. *Biological Psychology*, 89(1), 195–200.
- Bray, S. R., Martin Ginis, K. A., Hicks, A. L., & Woodgate, J. (2008).** Effects of self-regulatory strength depletion on muscular performance and EMG activation. *Psychophysiology*, 45(2), 337–343.
- Brehm, J. W., & Self, E. A. (1989).** The Intensity of Motivation. *Annual Review of Psychology*, 40(1), 109–131.
- Brewer, B. W., & Buman, M. P. (2006).** Attentional focus and endurance performance: review and theoretical integration. *Kinesiologica Slovenica*, 12, 82–97.
- Brewer, B. W., Van Raalte, J. L., & Linder, D. E. (1996).** Attentional focus and endurance performance. *Applied Research in Coaching and Athletics*, 11, 1–14.
- Brick, N. E., MacIntyre, T. E., & Campbell, M. J. (2016).** Thinking and Action: A Cognitive Perspective on Self-Regulation during Endurance Performance. *Frontiers in Physiology*, 7: 159.
- Brick, N. E., MacIntyre, T., & Campbell, M. (2014).** Attentional focus in endurance activity: new paradigms and future directions. *International Review of Sport and Exercise Psychology*, 7(1), 106–134.
- Brink-Elfegoun, T., Kaijser, L., Gustafsson, T., & Ekblom, B. (2007).** Maximal oxygen uptake is not limited by a central nervous system governor. *Journal of Applied Physiology*, 102(2), 781–786.
- Bromberg-Martin, E. S., Hikosaka, O., & Nakamura, K. (2010).** Coding of task reward value in the dorsal raphe nucleus. *Journal of Neuroscience*, 30(18), 6262–6272.
- Brooke, J. D., Cheng, J., Collins, D. F., McIlroy, W. E., Misiaszek, J. E., & Staines, W. R. (1997).** Sensori-sensory afferent conditioning with leg movement: Gain control in spinal reflex and ascending paths. *Progress in Neurobiology*, 51(4), 393–421.
- Brooks, A. M., & Berns, G. S. (2013).** Aversive stimuli and loss in the mesocorticolimbic dopamine system. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(6), 281–286.
- Brooks, J. C. W., & Tracey, I. (2007).** The insula: A multidimensional integration site for pain. *Pain*, 128, 1-2
- Brownstone, R. M. (2006).** Beginning at the end: Repetitive firing properties in the final common pathway. *Progress in Neurobiology*, 78(3–5), 156–172.
- Brümmer, V., Schneider, S., Abel, T., Vogt, T., & Strüder, H. K. (2011).** Brain cortical activity is influenced by exercise mode and intensity. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 43(10), 1863–1872.
- Burke, C. J., Brünger, C., Kahnt, T., Park, S. Q., & Tobler, P. N. (2013).** Neural integration of risk and effort costs by the frontal pole: Only upon request. *Journal of Neuroscience*, 33(4), 1706–1713.

- Burle, B., Van den Wildenberg, W., & Ridderinkhof, K. R. (2005).** Dynamics of facilitation and interference in cue-priming and Simon tasks. *European Journal of Cognitive Psychology, 17*(5), 619–641.
- Butler, J. E., Taylor, J. L., & Gandevia, S. C. (2003).** Responses of Human Motoneurons to Corticospinal Stimulation during Maximal Voluntary Contractions and Ischemia. *Journal of Neuroscience, 23*(32), 10224–10230.
- Cady, E. B., Jones, D. A., Lynn, J., & Newham, D. J. (1989).** Changes in force and intracellular metabolites during fatigue of human skeletal muscle. *The Journal of Physiology, 418*(1), 311–325.
- Capa, R. L., Bouquet, C. A., Dreher, J. C., & Dufour, A. (2013).** Long-lasting effects of performance-contingent unconscious and conscious reward incentives during cued task-switching. *Cortex, 49*(7), 1943–1954.
- Caparelli-Daquer, E. M., Zimmermann, T. J., Mooshagian, E., Parra, L. C., Rice, J. K., Datta, A., ... Wassermann, E. M. (2012).** A pilot study on effects of 4x1 High-Definition tDCS on motor cortex excitability. *2012 Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society, 2012*, 735–738.
- Caputa, M., Feistkorn, G., & Jessen, C. (1986).** Effects of brain and trunk temperatures on exercise performance in goats. *Pflügers Archiv European Journal of Physiology, 406*(2), 184–189.
- Carlson, J. M., Foti, D., Mujica-Parodi, L. R., Harmon-Jones, E., & Hajcak, G. (2011).** Ventral striatal and medial prefrontal BOLD activation is correlated with reward-related electrocortical activity: A combined ERP and fMRI study. *NeuroImage, 57*(4), 1608–1616.
- Cavanagh, J. F., & Frank, M. J. (2014).** Frontal theta as a mechanism for cognitive control. *Trends in Cognitive Sciences, 18*(8), 414–421.
- Ceci, R., & Hassmén, P. (1991).** Self-monitored exercise at three different RPE intensities in treadmill vs field running. *Medicine and Science in Sports and Exercise, 23*(6), 732–738.
- Cheval, B., Radel, R., Neva, J. L., Boyd, L. A., Swinnen, S. P., Sander, D., & Boisgontier, M. P. (2018, June 1).** Behavioral and Neural Evidence of the Rewarding Value of Exercise Behaviors: A Systematic Review. *Sports Medicine*. Springer International Publishing.
- Chew, T., Ho, K. A., & Loo, C. K. (2015).** Inter- and intra-individual variability in response to transcranial direct current stimulation (tDCS) at varying current intensities. *Brain Stimulation, 8*(6), 1130–1137.
- Chouinard, P. A., & Paus, T. (2006).** The Primary Motor and Premotor Areas of the Human Cerebral Cortex. *The Neuroscientist, 12*(2), 143–152.
- Chudasama, Y., Daniels, T. E., Gorrin, D. P., Rhodes, S. E. V., Rudebeck, P. H., & Murray, E. A. (2013).** The Role of the Anterior Cingulate Cortex in Choices based on Reward Value and Reward Contingency. *Cerebral Cortex, 23*(12), 2884–2898.
- Ciccione, A. B., Deckert, J. A., Schlabs, C. R., Tilden, M. J., Herda, T. J., Gallagher, P. M., & Weir, J. P. (2019).** Transcranial Direct Current Stimulation of the Temporal Lobe Does Not Affect High-Intensity Work Capacity. *Journal of Strength and Conditioning Research, 33*(8), 2074–2086.
- Clark, L., Cools, R., & Robbins, T. W. (2004).** The neuropsychology of ventral prefrontal cortex: Decision-making and reversal learning. *Brain and Cognition, 55*(1), 41–53.
- Cogiamanian, F., Marceglia, S., Ardolino, G., Barbieri, S., & Priori, A. (2007).** Improved isometric force endurance after transcranial direct current stimulation over the human motor cortical areas. *European Journal of Neuroscience, 26*(1), 242–249.
- Cohen, M. X. (2017).** Where Does EEG Come From and What Does It Mean? *Trends in Neurosciences, 40*(4), 208–218.

- Cohen, M. X.** (2014). *Analyzing neural time series data: Theory and practice*. MIT Press.
- Combs, S. A., Van Puymbroeck, M., Altenburger, P. A., Miller, K. K., Dierks, T. A., & Schmid, A. A.** (2013). Is walking faster or walking farther more important to persons with chronic stroke? *Disability and Rehabilitation*, *35*(10), 860–867.
- Cona, G., Cavazzana, A., Paoli, A., Marcolin, G., Grainer, A., & Bisiacchi, P. S.** (2015). It's a Matter of Mind! Cognitive Functioning Predicts the Athletic Performance in Ultra-Marathon Runners. *PLoS One*, *10*(7), e0132943.
- Cook, D. B., O'Connor, P. J., Eubanks, S. A., Smith, J. C., & Lee, M.** (1997). Naturally occurring muscle pain during exercise: assessment and experimental evidence. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *29*(8), 999–1012.
- Corbett, J., Barwood, M. J., Ouzounoglou, A., Thelwell, R., & Dicks, M.** (2012). Influence of competition on performance and pacing during cycling exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *44*(3), 509–515.
- Cox, R. H.** (1998). Sport psychology: concepts and applications. *Sport Psychology: Concepts and Applications*. New York: McGraw Hill.
- Craig, A. D.** (1995). Distribution of brainstem projections from spinal lamina I neurons in the cat and the monkey. *Journal of Comparative Neurology*, *361*(2), 225–248.
- Craig, A. D.** (2002). How do you feel? Interoception: The sense of the physiological condition of the body. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(8), 655–666.
- Craig, A. D.** (2004). How do you feel? : an interoceptive moment with your neurobiological self. Princeton University Press.
- Craig, A. D., Bushnell, M. C., Zhang, E. T., & Blomqvist, A.** (1994). A thalamic nucleus specific for pain and temperature sensation. *Nature*, *372*(6508), 770–773.
- Craig, A. D., Chen, K., Bandy, D., & Reiman, E. M.** (2000). Thermosensory activation of insular cortex. *Nature Neuroscience*, *3*(2), 184–190.
- Crémers, J., Dessoullières, A., & Garraux, G.** (2012). Hemispheric specialization during mental imagery of brisk walking. *Human Brain Mapping*, *33*(4), 873–882.
- Critchley, H. D., Wiens, S., Rotshtein, P., Öhman, A., & Dolan, R. J.** (2004). Neural systems supporting interoceptive awareness. *Nature Neuroscience*, *7*(2), 189–195.
- Crosson, 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. *Journal of Neuroscience*, *29*(14), 4531–4541.
- Cruz-Montecinos, C., Calatayud, J., Iturriaga, C., Bustos, C., Mena, B., España-Romero, V., & Carpes, F. P.** (2018). Influence of a self-regulated cognitive dual task on time to failure and complexity of submaximal isometric force control. *European Journal of Applied Physiology*, *118*(9), 2021–2027.
- Dai, T. H., Liu, J. Z., Sahgal, V., Brown, R. W., & Yue, G. H.** (2001). Relationship between muscle output and functional MRI-measured brain activation. *Experimental Brain Research*, *140*(3), 290–300.
- Damali, K.** (2014), Effects of a Motivational Video on Self-efficacy and Muscular Endurance, *Reinvention: an International Journal of Undergraduate Research*, Special Issue.
- Datta, A., Bansal, V., Diaz, J., Patel, J., Reato, D., & Bikson, M.** (2009). Gyri-precise head model of transcranial DC stimulation: Improved spatial focality using a ring electrode versus conventional rectangular pad. *Brain Stimulation*, *2*(4), 201–207.
- Datta, A., Truong, D., Minhas, P., Parra, L. C., & Bikson, M.** (2012). Inter-individual variation during transcranial direct current stimulation and normalization of dose using MRI-derived computational models. *Frontiers in Psychiatry*, *3*: 91.
- Davidson, R. J.** (2002). Anxiety and affective style: role of prefrontal cortex and amygdala. *Biological Psychiatry*, *51*(1), 68–80.

- De Morree**, H. M., Klein, C., & Marcora, S. M. (2012). Perception of effort reflects central motor command during movement execution. *Psychophysiology*, *49*(9), 1242–1253.
- Dedoncker**, J., Brunoni, A. R., Baeken, C., & Vanderhasselt, M.-A. (2016). A Systematic Review and Meta-Analysis of the Effects of Transcranial Direct Current Stimulation (tDCS) Over the Dorsolateral Prefrontal Cortex in Healthy and Neuropsychiatric Samples: Influence of Stimulation Parameters. *Brain Stimulation*, *9*(4), 501–517.
- Dehaene**, S., Changeux, J.-P., Naccache, L., Sackur, J., & Sergent, C. (2006). Conscious, preconscious, and subliminal processing: a testable taxonomy. *Trends in Cognitive Sciences*, *10*, 204–211.
- Del Cul**, A., Baillet, S., & Dehaene, S. (2007). Brain dynamics underlying the nonlinear threshold for access to consciousness. *PLoS Biology*, *5*(10), 2408–2423.
- Delignières**, D., & Brisswalter, J. (1994). Influence of an added perceptual motor task on perceived exertion: a test of the dissociation effect. *Perceptual and Motor Skills*, *78*(3), 855–858.
- DeLuca**, J., Genova, H. M., Capili, E. J., & Wylie, G. R. (2009). Functional Neuroimaging of Fatigue. *Physical Medicine and Rehabilitation Clinics of North America*, *20*(2), 325–337.
- Dempsey**, J. A., Hanson, P. G., & Henderson, K. S. (1984). Exercise-induced arterial hypoxaemia in healthy human subjects at sea level. *The Journal of Physiology*, *355*(1), 161–175.
- Deshayes**, M., Clément-Guillotin, C., & Zory, R. (2019a). Men are better than women!" the positive effect of a negative stereotype toward women on a self-paced cycling exercise. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, *41*(4), 242–250.
- Deshayes**, M., Zory, R., Seitchik, A. E., Chalabaev, A., & Clément-Guillotin, C. (2019b). Can Stereotype Threat Increase Women's Performance? The Case of a Fatiguing Task. *Sport, Exercise, and Performance Psychology*.
- Deshayes**, M., Zory, R., Seitchik, A. E., Chalabaev, A., & Clément-Guillotin, C. (2019c). Can the Stereotype Threat and Lift Phenomenon be Applicable to a Muscular Endurance Task? *Research Quarterly for Exercise and Sport*, *91*(2), 354-360.
- Dettmers**, C., Lemon, R. N., Stephan, K. M., Fink, G. R., & Frackowiak, R. S. (1996). Cerebral activation during the exertion of sustained static force in man. *Neuroreport*, *7*(13), 2103–2110.
- Diamond**, A. (2013). Executive functions. *Annual Review of Psychology*, *64*, 135–168.
- Dietrich**, A., & Audiffren, M. (2011). The reticular-activating hypofrontality (RAH) model of acute exercise. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *35*, 1305–1325.
- Ding**, D., Lawson, K. D., Kolbe-Alexander, T. L., Finkelstein, E. A., Katzmarzyk, P. T., Van Mechelen, W., & Pratt, M. (2016). The economic burden of physical inactivity: a global analysis of major non-communicable diseases. *The Lancet*, *388*(10051), 1311–1324.
- Ditye**, T., Jacobson, L., Walsh, V., & Lavidor, M. (2012). Modulating behavioral inhibition by tDCS combined with cognitive training. *Experimental Brain Research*, *219*(3), 363–368.
- Domenech**, P., & Koechlin, E. (2015). Executive control and decision-making in the prefrontal cortex. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *1*, 101–106.
- Doñamayor**, N., Marco-Pallarés, J., Heldmann, M., Schoenfeld, M. A., & Münte, T. F. (2011). Temporal dynamics of reward processing revealed by magnetoencephalography. *Human Brain Mapping*, *32*(12), 2228–2240.
- Doñamayor**, N., Schoenfeld, M. A., & Münte, T. F. (2012). Magneto- and electroencephalographic manifestations of reward anticipation and delivery. *NeuroImage*, *62*(1), 17–29.

- Donohue, B., Barnhart, R., Covassin, T., Carpin, K., & Korb, E. (2001).** The development and initial evaluation of two promising mental preparatory methods in a sample of female cross country runners. *Journal of Sport Behavior, 24*(1), 19-30.
- Dorris, D. C., Power, D. A., & Kenefick, E. (2012).** Investigating the effects of ego depletion on physical exercise routines of athletes. *Psychology of Sport and Exercise, 13*(2), 118–125.
- Doya, K. (2008).** Modulators of decision making. *Nature Neuroscience, 11*(4), 410–416.
- Dreisbach, G., & Haider, H. (2009).** How Task Representations Guide Attention: Further Evidence for the Shielding Function of Task Sets. *Journal of Experimental Psychology: Learning Memory and Cognition, 35*(2), 477–486.
- Droste, C., Greenlee, M. W., Schreck, M., & Roskamm, H. (1991).** Experimental pain thresholds and plasma beta-endorphin levels during exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise, 23*(3), 334–342.
- Duchateau, J., Balestra, C., Carpentier, A., & Hainaut, K. (2002).** Reflex regulation during sustained and intermittent submaximal contractions in humans. *Journal of Physiology, 541*(3), 959–967.
- Duchateau, J., de Montigny, L., & Hainaut, K. (1987).** Electro-mechanical failures and lactate production during fatigue. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology, 56*(3), 287–291.
- Ducrocq, G. P., Hureau, T. J., Meste, O., & Blain, G. M. (2017).** Increased fatigue response to augmented deceptive feedback during cycling time trial. *Medicine and Science in Sports and Exercise, 49*(8), 1541–1551.
- 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.
- Dum, R. P., & Strick, P. L. (2002).** Motor areas in the frontal lobe of the primate. *Physiology and Behavior, 77*, 677–682.
- Dutka, T. L., & Lamb, G. D. (2004).** Effect of low cytoplasmic [ATP] on excitation-contraction coupling in fast-twitch muscle fibres of the rat. *Journal of Physiology, 560*(2), 451–468.
- Edman, K. A., & Lou, F. (1990).** Changes in force and stiffness induced by fatigue and intracellular acidification in frog muscle fibres. *The Journal of Physiology, 424*(1), 133–149.
- Edwards, R. H. (1981).** Human muscle function and fatigue. *Ciba Foundation Symposium, 82*, 1–18.
- Ehrsson, H. H., Fagergren, A., Jonsson, T., Westling, G., Johansson, R. S., & Forssberg, H. (2000).** Cortical activity in precision-versus power-grip tasks: an fMRI study. *Journal of Neurophysiology, 83*(1), 528–536.
- Eklblom, B. (2009).** Counterpoint: maximal oxygen uptake is not limited by a central nervous system governor. *Journal of Applied Physiology, 106*(1), 339-341.
- Ekkekakis, P. (2003).** Pleasure and displeasure from the body: perspectives from exercise. *Cognition and Emotion, 17*, 213–239.
- Ekkekakis, P. (2009).** Illuminating the black box: Investigating prefrontal cortical hemodynamics during exercise with near-infrared spectroscopy. *Journal of Sport & Exercise Psychology, 31*, 505–553.
- Ekkekakis, P., & Acevedo, E. (2006).** Affective Responses to Acute Exercise: Toward a Psychobiological Dose-Response Model. In *Psychobiology of physical activity* (pp. 91–109). Champaign, IL: Human Kinetics.
- Ekkekakis, P., Parfitt, G., Petruzzello, S. J. (2011).** The pleasure and displeasure people feel when they exercise at different intensities: decennial update and progress towards a tripartite rationale for exercise intensity prescription. *Sports Medicine, 41*(8), 641-71.

- Enders, H., Cortese, F., Maurer, C., Baltich, J., Protzner, A. B., & Nigg, B. M.** (2016). Changes in cortical activity measured with EEG during a high-intensity cycling exercise. *Journal of Neurophysiology*, *115*(1), 379–388.
- Englert, C., & Wolff, W.** (2015). Ego depletion and persistent performance in a cycling task. *International Journal of Sport Psychology*, *46*(2), 137–151.
- Enoka, R. M., & Duchateau, J.** (2016). Translating Fatigue to Human Performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *48*(11), 2228–2238.
- Enoka, R. M., & Stuart, D. G.** (1992). Neurobiology of muscle fatigue. *Journal of Applied Physiology*, *72*(5), 1631–1648.
- Enoka, R. M., & Duchateau, J.** (2008). Muscle fatigue: what, why and how it influences muscle function. *The Journal of Physiology*, *586*(1), 11–23.
- Ernst, M., Bolla, K., Mouratidis, M., Contoreggi, C., Matochik, J. A., Kurian, V., ... London, E. D.** (2002). Decision-making in a risk-taking task: A PET study. *Neuropsychopharmacology*, *26*(5), 682–691.
- Evans, J. S. B.** (2008). Dual-processing accounts of reasoning, judgment, and social cognition. *Annual Review of Psychology*, *59*, 255–278.
- Falkenstein, M., Hoormann, J., Hohnsbein, J., & Kleinsorge, T.** (2003). Short-term mobilization of processing resources is revealed in the event-related potential. *Psychophysiology*, *40*(6), 914–923.
- Fallgatter, A. J., & Strik, W. K.** (1997). Right frontal activation during the continuous performance test assessed with near-infrared spectroscopy in healthy subjects. *Neuroscience Letters*, *223*(2), 89–92.
- Fallgatter, A. J., & Strik, W. K.** (1998). Frontal brain activation during the Wisconsin Card Sorting Test assessed with two-channel near-infrared spectroscopy. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, *248*(5), 245–249.
- Feffer, K., Fettes, P., Giacobbe, P., Daskalakis, Z. J., Blumberger, D. M., & Downar, J.** (2018). 1 Hz rTMS of the right orbitofrontal cortex for major depression: Safety, tolerability and clinical outcomes. *European Neuropsychopharmacology*, *28*(1), 109–117.
- Fehr, E., & Rangel, A.** (2011). Neuroeconomic foundations of economic choice-recent advances. *Journal of Economic Perspectives*, *25*(4), 3–30.
- Fellows, L. K.** (2011). Orbitofrontal contributions to value-based decision making: Evidence from humans with frontal lobe damage. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1239*(1), 51–58.
- Fellows, L. K., & Farah, M. J.** (2005). Different Underlying Impairments in Decision-making Following Ventromedial and Dorsolateral Frontal Lobe Damage in Humans, *Cereb Cortex*, *15*(1), 58-63.
- Fillingim, R. B., & Fine, M. A.** (1986). The effects of internal versus external information processing on symptom perception in an exercise setting. *Health Psychology: Official Journal of the Division of Health Psychology, American Psychological Association*, *5*(2), 115–123.
- Fillingim, R. B., Roth, D. L., & Haley, W. E.** (1989). The effects of distraction on the perception of exercise-induced symptoms. *Journal of Psychosomatic Research*, *33*(2), 241–248.
- Filmer, H. L., Dux, P. E., & Mattingley, J. B.** (2014). Applications of transcranial direct current stimulation for understanding brain function. *Trends in Neurosciences*, *37*(12), 742–753.
- Filmer, H. L., Mattingley, J. B., & Dux, P. E.** (2013). Improved multitasking following prefrontal tDCS. *Cortex*, *49*(10), 2845–2852.

- Fitts, R. H.** (1994). Cellular mechanisms of muscle fatigue. *Physiological Reviews*, 74(1), 49–94.
- Fitts, R. H., & Metzger, J. M.** (1988). Mechanisms of muscular fatigue. In J. R. Poortmans (Ed.), *Principles of exercise biochemistry*, pp. 212–229. Karger, Basel.
- Flood, A., Waddington, G., Keegan, R. J., Thompson, K. G., & Cathcart, S.** (2017). The effects of elevated pain inhibition on endurance exercise performance. *PeerJ*, 5, e3028.
- Floresco, S. B., & Ghods-Sharifi, S.** (2007). Amygdala-prefrontal cortical circuitry regulates effort-based decision making. *Cereb Cortex*, 17(2), 251–260.
- Foland, L. C., Altshuler, L. L., Bookheimer, S. Y., Eisenberger, N., Townsend, J., & Thompson, P. M.** (2008). Evidence for deficient modulation of amygdala response by prefrontal cortex in bipolar mania. *Psychiatry Research*, 162(1), 27–37.
- Folstein, J. R., & Van Petten, C.** (2008). Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: A review. *Psychophysiology*, 45(1), 152–170.
- Forys, K. L., & Dahlquist, L. M.** (2007). The influence of preferred coping style and cognitive strategy on laboratory-induced pain. *Health Psychology*, 26(1), 22–29.
- Foti, D., Weinberg, A., Dien, J., & Hajcak, G.** (2011). Event-related potential activity in the basal ganglia differentiates rewards from nonrewards: Temporospatial principal components analysis and source localization of the feedback negativity. *Human Brain Mapping*, 32(12), 2207–2216.
- Franceschini, M. A., Fantini, S., Thompson, J. H., Culver, J. P., & Boas, D. A.** (2003). Hemodynamic evoked response of the sensorimotor cortex measured noninvasively with near-infrared optical imaging. *Psychophysiology*, 40(4), 548–560.
- Francini, L., Rampinini, E., Bosio, A., Connolly, D., Carlomagno, D., & Castagna, C.** (2019). Association between match activity, endurance levels and maturity in youth football players. *International Journal of Sports Medicine*, 40(9), 576–584.
- Franco-Alvarenga, P. E., Brietzke, C., Canestri, R., Goethel, M. F., Viana, B. F., & Pires, F. O.** (2019). Caffeine increased muscle endurance performance despite reduced cortical activation and unchanged neuromuscular efficiency and corticomuscular coherence. *Nutrients*, 11(10): 2471
- Fregni, F., Boggio, P. S., Nitsche, M., Bermanpohl, F., Antal, A., Feredoes, E., ... Pascual-Leone, A.** (2005). Anodal transcranial direct current stimulation of prefrontal cortex enhances working memory. *Experimental Brain Research*, 166(1), 23–30.
- Friebel, U., Eickhoff, S. B., & Lotze, M.** (2011). Coordinate-based meta-analysis of experimentally induced and chronic persistent neuropathic pain. *NeuroImage*, 58(4), 1070–1080.
- Fryer, S. M., Stoner, L., Lucero, A., Witter, T., Scarrott, C., Dickson, T., Cole, M., Draper, N.** (2014). Haemodynamic Kinetics and Intermittent Finger Flexor Performance in Rock Climbers. *International Journal of Sports Medicine*, 36(02), 137–142.
- Fuchs, P. N., Peng, Y. B., Boyette-Davis, J. A., & Uhelski, M. L.** (2014). The anterior cingulate cortex and pain processing. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 8: 35
- Fukui, H., Murai, T., Fukuyama, H., Hayashi, T., & Hanakawa, T.** (2005). Functional activity related to risk anticipation during performance of the Iowa gambling task. *NeuroImage*, 24(1), 253–259.
- Fuster, J. M.** (2001). The prefrontal cortex - An update: Time is of the essence. *Neuron*, 30(2), 319–333.
- Gagnon, L., Perdue, K., Greve, D. N., Goldenholz, D., Kaskhedikar, G., & Boas, D. A.** (2011). Improved recovery of the hemodynamic response in diffuse optical imaging using short optode separations and state-space modeling. *NeuroImage*, 56(3), 1362–1371.

- Gallagher**, K. M., Fadel, P. J., Strømstad, M., Ide, K., Smith, S. A., Querry, R. G., ... Secher, N. H. (2001). Effects of partial neuromuscular blockade on carotid baroreflex function during exercise in humans. *Journal of Physiology*, *533*(3), 861–870.
- Gandevia**, S. C. (2001). Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiological Reviews*, *81*(4), 1725–1789.
- Gandevia**, S. C., Allen, G. M., Butler, J. E., & Taylor, J. L. (1996). Supraspinal factors in human muscle fatigue: Evidence for suboptimal output from the motor cortex. *Journal of Physiology*, *490*(2), 529–536.
- Gauvin**, L., & Rejeski, W. J. (1993). The Exercise-Induced Feeling Inventory: Development and initial validation. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, *15*(4), 403–423.
- Gbadeyan**, O., McMahon, K., Steinhäuser, M., & Meinzer, M. (2016a). Stimulation of Dorsolateral Prefrontal Cortex Enhances Adaptive Cognitive Control: A High-Definition Transcranial Direct Current Stimulation Study. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *36*(50), 12530–12536.
- Gbadeyan**, O., Steinhäuser, M., McMahon, K., & Meinzer, M. (2016b). Safety, Tolerability, Blinding Efficacy and Behavioural Effects of a Novel MRI-Compatible, High-Definition tDCS Set-Up. *Brain Stimulation*, *9*(4), 545–552.
- George**, M. S., & Aston-Jones, G. (2010). Noninvasive techniques for probing neurocircuitry and treating illness: Vagus nerve stimulation (VNS), transcranial magnetic stimulation (TMS) and transcranial direct current stimulation (tDCS). *Neuropsychopharmacology*, *35*(1), 301–316.
- Gerodimos**, V., Karatrantou, K., Psychou, D., Vasilopoulou, T., & Zafeiridis, A. (2017). Static and dynamic handgrip strength endurance: test-retest reproducibility. *Journal of Hand Surgery*, *42*(3), 175–184.
- Ghods-Sharifi**, S., & Floresco, S. B. (2010). Differential effects on effort discounting induced by inactivations of the nucleus accumbens core or shell. *Behavioral Neuroscience*, *124*(2), 179–191.
- Gibson**, A. P., Austin, T., Everdell, N. L., Schweiger, M., Arridge, S. R., Meek, J. H., ... Hebden, J. C. (2006). Three-dimensional whole-head optical tomography of passive motor evoked responses in the neonate. *NeuroImage*, *30*(2), 521–528.
- Gill**, J., Shah-Basak, P. P., & Hamilton, R. (2015). It's the thought that counts: Examining the task-dependent effects of transcranial direct current stimulation on executive function. *Brain Stimulation*, *8*(2), 253–259.
- Glimcher**, P. W., Camerer, C. F., Fehr, E., & Poldrack, R. A. (2009). Introduction: A brief history of neuroeconomics. In P. W. Glimcher, C. F. Camerer, E. Fehr, & R. A. Poldrack (Eds.), *Neuroeconomics: Decision making and the brain* (pp. 1–12). Elsevier Academic Press.
- González-Alonso**, J., Dalsgaard, M. K., Osada, T., Volianitis, S., Dawson, E. A., Yoshiga, C. C., & Secher, N. H. (2004). Brain and central haemodynamics and oxygenation during maximal exercise in humans. *Journal of Physiology*, *557*(1), 331–342.
- Goodall**, S., Charlton, K., Hignett, C., Prichard, J., Barwood, M., Howatson, G., & Thomas, K. (2015). Augmented supraspinal fatigue following constant-load cycling in the heat. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, *25*(S1), 164–172.
- Goodall**, S., González-Alonso, J., Ali, L., Ross, E. Z., & Romer, L. M. (2012). Supraspinal fatigue after normoxic and hypoxic exercise in humans. *Journal of Physiology*, *590*(11), 2767–2782.
- Goodall**, S., Ross, E. Z., & Romer, L. M. (2010). Effect of graded hypoxia on supraspinal contributions to fatigue with unilateral knee-extensor contractions. *Journal of Applied Physiology*, *109*(6), 1842–1851.

- Gratton, G., Corballis, P. M., Cho, E., Fabiani, M., & Hood, D. C. (1995).** Shades of gray matter: Noninvasive optical images of human brain responses during visual stimulation. *Psychophysiology*, *32*(5), 505–509.
- Gratton, G., Goodman-Wood, M. R., & Fabiani, M. (2001).** Comparison of neuronal and hemodynamic measures of the brain response to visual stimulation: An optical imaging study. *Human Brain Mapping*, *13*(1), 13–25.
- Gratton, G., Maier, J. S., Fabiani, M., Mantulin, W. W., & Gratton, E. (1994).** Feasibility of intracranial near-infrared optical scanning. *Psychophysiology*, *31*(2), 211–215.
- Graybiel, A. M., Aosaki, T., Flaherty, A. W., & Kimura, M. (1994).** The basal ganglia and adaptive motor control. *Science (New York, N.Y.)*, *265*(5180), 1826–1831.
- Grent-'t-Jong, T., & Woldorff, M. G. (2007).** Timing and sequence of brain activity in top-down control of visual-spatial attention. *PLoS Biology*, *5*(1), e12.
- 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.
- Groenewegen, H. J., & J., H. (2003).** The basal ganglia and motor control. *Neural Plasticity*, *10*, 107–120.
- Grossl, T., De Lucas, R. D., De Souza, K. M., & Guglielmo, L. G. A. (2012).** Time to exhaustion at intermittent maximal lactate steady state is longer than continuous cycling exercise. *Applied Physiology, Nutrition and Metabolism*, *37*(6), 1047–1053.
- Gruet, M., Temesi, J., Rupp, T., Levy, P., Millet, G. Y. & Verges, S. (2013).** Stimulation of the motor cortex and corticospinal tract to assess human muscle fatigue. *Neurosciences*, *231*, 384–399.
- Gruet, M., Temesi, J., Rupp, T., Levy, P., Verges, S., & Millet, G. Y. (2014).** Dynamics of corticospinal changes during and after high-intensity quadriceps exercise. *Experimental Physiology*, *99*(8), 1053–1064.
- Gu, X., Hof, P. R., Friston, K. J., & Fan, J. (2013).** Anterior insular cortex and emotional awareness. *Journal of Comparative Neurology*, *521*(15), 3371–3388.
- Guerra, A., López-Alonso, V., Cheeran, B., & Suppa, A. (2017).** Variability in non-invasive brain stimulation studies: Reasons and results. *Neuroscience Letters*.
- Laurie Rauch, H.G. (2016).** Commentaries on Viewpoint: A role for the prefrontal cortex in exercise tolerance and termination. *Journal of Applied Physiology*, *120*(4), 467–469.
- Haber, S. N., & Knutson, B. (2010).** The reward circuit: Linking primate anatomy and human imaging. *Neuropsychopharmacology*, *35*(1), 4–26.
- Haghighi, M., Ludyga, S., Rahimi, B., Jahangard, L., Ahmadpanah, M., Torabian, S., ... Brand, S. (2017).** In patients suffering from major depressive disorders, quantitative EEG showed favorable changes in left and right prefrontal cortex. *Psychiatry Research*, *251*, 137–141.
- Hallett, M. (2007).** Transcranial magnetic stimulation: a primer. *Neuron*, *55*(2), 187–199.
- Halperin, I., & Emanuel, A. (2019).** Rating of Perceived Effort: Methodological Concerns and Future Directions. *Sports Medicine*, *50*(4), 679–687.
- Hamilton, R. A., Scott, D., & MacDougall, M. P. (2007).** Assessing the effectiveness of self-talk interventions on endurance performance. *Journal of Applied Sport Psychology*, *19*(2), 226–239.
- Hasher, L., Lustig, C., & Zacks, R. T. (2007).** Inhibitory mechanisms and the control of attention. In A. Conway, C. Jarrold, M. Kane, & J. Towse (Eds.), *Variation in Working Memory* (pp. 227–249). New York: Oxford University Press.
- Hauber, W., & Sommer, S. (2009).** Prefrontostriatal Circuitry Regulates Effort-Related Decision Making. *Cerebral Cortex*, *19*, 2240–2247.

- Herrmann, C. S., Strüber, D., Helfrich, R. F., & Engel, A. K.** (2016). EEG oscillations: From correlation to causality. *International Journal of Psychophysiology, 103*, 12-21
- Herrmann, M. J., Ehlis, A. C., & Fallgatter, A. J.** (2003). Prefrontal activation through task requirements of emotional induction measured with NIRS. *Biological Psychology, 64*(3), 255–263.
- Herrmann, M. J., Plichta, M. M., Ehlis, A. C., & Fallgatter, A. J.** (2005). Optical topography during a Go-NoGo task assessed with multi-channel near-infrared spectroscopy. *Behavioural Brain Research, 160*(1), 135–140.
- Heyward, Vivian H.**, (1998) The Physical Fitness Specialist Certification Manual, The Cooper Institute for Aerobics Research, Dallas TX, revised 1997. *In Advance Fitness Assessment & Exercise Prescription 3rd Edition*. Human kinetics.
- Hill, A. V., & Lupton, H.**, (1923). Muscular Exercise, Lactic Acid, and the Supply and Utilization of Oxygen. *QJM: An International Journal of Medicine, os-16*, 135–171.
- Hillman, K. L., & Bilkey, D. K.** (2010). Neurons in the rat anterior cingulate cortex dynamically encode cost-benefit in a spatial decision-making task. *Journal of Neuroscience, 30*(22), 7705–7713.
- Hilty, L., Langer, N., Pascual-Marqui, R., Boutellier, U., & Lutz, K.** (2011). Fatigue-induced increase in intracortical communication between mid/anterior insular and motor cortex during cycling exercise. *European Journal of Neuroscience, 34*(12), 2035–2042.
- Hirth, C., Obrig, H., Villringer, K., Thiel, A., Bernarding, J., Mühlnickel, W., ... Villringer, A.** (1996). Non-invasive functional mapping of the human motor cortex using near-infrared spectroscopy. *NeuroReport, 7*(12), 1977–1981.
- Hock, C., Müller-Spahn, F., Schuh-Hofer, S., Hofmann, M., Dirnagl, U., & Villringer, A.** (1995). Age dependency of changes in cerebral hemoglobin oxygenation during brain activation: A near-infrared spectroscopy study. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism, 15*(6), 1103–1108.
- Hofbauer, R. K., Rainville, P., Duncan, G. H., & Bushnell, M. C.** (2001). Cortical representation of the sensory dimension of pain. *Journal of Neurophysiology, 86*(1), 402–411.
- Hofmann, W., Schmeichel, B. J., & Baddeley, A. D.** (2012). Executive functions and self-regulation. *Trends in Cognitive Sciences, 16*(3), 174–180.
- Hogeveen, J., Grafman, J., Aboseria, M., David, A., Bikson, M., & Hauner, K. K.** (2016). Effects of High-Definition and conventional tDCS on response inhibition. *Brain Stimulation, 9*(5), 720–729.
- Horvath, J. C., Forte, J. D., & Carter, O.** (2015). Quantitative review finds no evidence of cognitive effects in healthy populations from single-session Transcranial Direct Current Stimulation (tDCS). *Brain Stimulation, 8*(3), 535–550.
- Hoshi, Y., & Tamura, M.** (1997). Near-infrared optical detection of sequential brain activation in the prefrontal cortex during mental tasks. *NeuroImage, 5*(4), 292–297.
- Hottenrott, K., Taubert, M., & Gronwald, T.** (2013). Cortical Brain Activity is Influenced by Cadence in Cyclists. *The Open Sports Sciences Journal, 6*(1), 9–14.
- Howard, S. J., Johnson, J., & Pascual-Leone, J.** (2014). Clarifying inhibitory control: Diversity and development of attentional inhibition. *Cognitive Development, 31*, 1–21.
- Hoy, K. E., Emonson, M. R. L., Arnold, S. L., Thomson, R. H., Daskalakis, Z. J., & Fitzgerald, P. B.** (2013). Testing the limits: Investigating the effect of tDCS dose on working memory enhancement in healthy controls. *Neuropsychologia, 51*(9), 1777–1784.
- Hsu, T. Y., Tseng, L. Y., Yu, J. X., Kuo, W. J., Hung, D. L., Tzeng, O. J. L., ... Juan, C. H.** (2011). Modulating inhibitory control with direct current stimulation of the superior medial frontal cortex. *NeuroImage, 56*(4), 2249–2257.

- Hsu**, W. Y., Zanto, T. P., Anguera, J. A., Lin, Y. Y., & Gazzaley, A. (2015). Delayed enhancement of multitasking performance: Effects of anodal transcranial direct current stimulation on the prefrontal cortex. *Cortex*, *69*, 175–185.
- Hulleman**, M., De koning, J. J., Hettinga, F. J., & Foster, C. (2007). The effect of extrinsic motivation on cycle time trial performance. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *39*(4), 709–715.
- Hummel**, F., Andres, F., Altenmüller, E., Dichgans, J., & Gerloff, C. (2002). Inhibitory control of acquired motor programmes in the human brain. *Brain*, *125*(2), 404–420.
- Hummel**, F., Saur, R., Lasogga, S., Plewnia, C., Erb, M., Wildgruber, D., ... Gerloff, C. (2004). To act or not to act. Neural correlates of executive control of learned motor behavior. *NeuroImage*, *23*(4), 1391–1401.
- Hung**, Y., Gaillard, S. L., Yarmak, P., & Arsalidou, M. (2018). Dissociations of cognitive inhibition, response inhibition, and emotional interference: Voxelwise ALE meta-analyses of fMRI studies. *Human Brain Mapping*, *39*(10), 4065–4082.
- Hunt**, L. T., Kolling, N., Soltani, A., Woolrich, M. W., Rushworth, M. F. S., & Behrens, T. E. J. (2012). Mechanisms underlying cortical activity during value-guided choice. *Nature Neuroscience*, *15*(3), 470–476.
- Huppert**, T. J., Diamond, S. G., Franceschini, M. A., & Boas, D. A. (2009). HomER: a review of time-series analysis methods for near-infrared spectroscopy of the brain. *Applied Optics*, *48*(10), 280–298.
- Hureau**, T. J., Romer, L. M., & Amann, M. (2018). The ‘sensory tolerance limit’: A hypothetical construct determining exercise performance? *European Journal of Sport Science*, *18*(1), 13–24.
- Huster**, R. J., Enriquez-Geppert, S., Lavalley, C. F., Falkenstein, M., & Herrmann, C. S. (2013). Electroencephalography of response inhibition tasks: Functional networks and cognitive contributions. *International Journal of Psychophysiology*, *87*(3), 217–233
- Hutchinson**, J. C., Sherman, T., Martinovic, N., & Tenenbaum, G. (2008). The effect of manipulated self-efficacy on perceived and sustained effort. *Journal of Applied Sport Psychology*, *20*(4), 457–472.
- Hutchinson**, J. C., & Tenenbaum, G. (2007). Attention focus during physical effort: The mediating role of task intensity. *Psychology of Sport and Exercise*, *8*(2), 233–245.
- Hyland-Monks**, R., Cronin, L., McNaughton, L., & Marchant, D. (2018). The role of executive function in the self-regulation of endurance performance: A critical review. *Progress in Brain Research*, *240*, 353–370.
- Ide**, K., Horn, A., & Secher, N. H. (1999). Cerebral metabolic response to submaximal exercise. *Journal of Applied Physiology*, *87*, 1604–1608.
- Iellamo**, F., Massaro, M., Raimondi, G., Peruzzi, G., & Legramante, J. M. (1999). Role of muscular factors in cardiorespiratory responses to static exercise: Contribution of reflex mechanisms. *Journal of Applied Physiology*, *86*(1), 174–180.
- Im**, C.-H., Park, J.-H., Shim, M., Chang, W. H., & Kim, Y.-H. (2012). Evaluation of local electric fields generated by transcranial direct current stimulation with an extracephalic reference electrode based on realistic 3D body modeling. *Physics in Medicine and Biology*, *57*(8), 2137–2150.
- Iwamoto**, G. A., & Botterman, B. R. (1985). Peripheral factors influencing expression of pressor reflex evoked by muscular contraction. *Journal of Applied Physiology*, *58*(5), 1676–1682.
- Jackson**, T., Gao, X., & Chen, H. (2014). Differences in neural activation to depictions of physical exercise and sedentary activity: An fMRI study of overweight and lean Chinese women. *International Journal of Obesity*, *38*(9), 1180–1185.

- Jacobs, J., Hwang, G., Curran, T., & Kahana, M. J. (2006).** EEG oscillations and recognition memory: Theta correlates of memory retrieval and decision making. *NeuroImage*, *32*(2), 978–987.
- Jacobson, L., Koslowsky, M., & Lavidor, M. (2012).** TDCS polarity effects in motor and cognitive domains: A meta-analytical review. *Experimental Brain Research*, *216*(1), 1–10.
- Jeon, S. Y., & Han, S. J. (2012).** Improvement of the working memory and naming by transcranial direct current stimulation. *Annals of Rehabilitation Medicine*, *36*(5), 585–595.
- Jiang, Z., Wang, X.-F., Kisiel-Sajewicz, K., Yan, J. H., & Yue, G. H. (2012).** Strengthened functional connectivity in the brain during muscle fatigue. *NeuroImage*, *60*(1), 728–737.
- Jobsis, F. (1977).** Noninvasive, infrared monitoring of cerebral and myocardial oxygen sufficiency and circulatory parameters. *Science*, *198*(4323), 1264–1267.
- Jones, E. G., & Mendell, L. M. (1999).** Assessing the decade of the brain. *Science*, *284*(5415), 739.
- Jung, R., Moser, M., Baucsek, S., Dern, S., & Schneider, S. (2015).** Activation patterns of different brain areas during incremental exercise measured by near-infrared spectroscopy. *Experimental Brain Research*, *233*(4), 1175–1180.
- Jurcak, V., Tsuzuki, D., & Dan, I. (2007).** 10/20, 10/10, and 10/5 systems revisited: Their validity as relative head-surface-based positioning systems. *NeuroImage*, *34*(4), 1600–1611.
- Kaiser, J., & Lutzenberger, W. (2005).** Human gamma-band activity: A window to cognitive processing. *NeuroReport*, *16*(3), 207–211.
- Kalmar, J. M., & Cafarelli, E. (2006).** Central excitability does not limit postfatigue voluntary activation of quadriceps femoris. *Journal of Applied Physiology*, *100*(6), 1757–1764.
- Kan, B., Dundas, J. E., & Nosaka, K. (2013).** Effect of transcranial direct current stimulation on elbow flexor maximal voluntary isometric strength and endurance. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, *38*(7), 734–739.
- Karageorghis, C. I., & Priest, D. L. (2012a).** Music in the exercise domain: a review and synthesis (Part I). *International Review of Sport and Exercise Psychology*, *5*(1), 44–66.
- Karageorghis, C. I., & Priest, D. L. (2012b).** Music in the exercise domain: a review and synthesis (Part II). *International Review of Sport and Exercise Psychology*, *5*(1), 67–84.
- Katayama, H., Kohmura, K., Tanaka, S., Imaeda, M., Kawano, N., Noda, Y., ... Ozaki, N. (2014).** Social insecurity in relation to orbitofrontal activity in patients with eating disorders: a near-infrared spectroscopy study. *BMC Psychiatry*, *14*: 173.
- Kaufman, M. P., & Rybicki, K. J. (1987).** Discharge properties of group III and IV muscle afferents: their responses to mechanical and metabolic stimuli. *Circulation Research*, *61*, I60–I65.
- Keller, J. L., Housh, T. J., Smith, C. M., Hill, E. C., Schmidt, R. J., & Johnson, G. O. (2018).** Sex-related differences in the accuracy of estimating target force using percentages of maximal voluntary isometric contractions vs. ratings of perceived exertion during isometric muscle actions. *Journal of Strength and Conditioning Research*, *32*(11), 3294–3300.
- Kent, J. A., Ørtenblad, N., Hogan, M. C., Poole, D. C., & Musch, T. I. (2016).** No muscle is an Island: Integrative perspectives on muscle fatigue. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *48*(11), 2281–2293.
- Kenney, W. L., Wilmore, J. H., & Costill, D. L. (2015).** *Physiologie du sport et de l'exercice* (5ème édition).

- Keramidas**, M. E., Kounalakis, S. N., Eiken, O., & Mekjavic, I. B. (2011). Muscle and cerebral oxygenation during exercise performance after short-term respiratory work. *Respiratory Physiology and Neurobiology*, *175*(2), 247–254.
- Kida**, T., & Shinohara, K. (2013). Gentle touch activates the anterior prefrontal cortex: An NIRS study. *Neuroscience Research*, *76*, 76–82.
- Klimesch**, W., Doppelmayr, M., Schwaiger, J., Auinger, P., & Winkler, T. (1999). “Paradoxical” alpha synchronization in a memory task. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *7*(4), 493–501.
- Klimesch**, W., (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: A review and analysis. *Brain Research Reviews*, *29*(2–3), 169–195.
- Klimesch**, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, *53*(1), 63–88.
- Kniffki**, K. D., Mense, S., & Schmidt, R. F. (1978). Responses of group IV afferent units from skeletal muscle to stretch, contraction and chemical stimulation. *Experimental Brain Research*, *31*(4), 511–522.
- Koechlin**, E., & Summerfield, C. (2007). An information theoretical approach to prefrontal executive function. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*(6), 229–235.
- Kohl**, H. W. III, Craig, C. L., Lambert, E. V., Inoue, S., Alkandari, J. R., Leetongin, G., Kahlmeier, S., & Lancet Physical Activity Series Working Group. (2012). The pandemic of physical inactivity: Global action for public health. *The Lancet*, *380*, 294–305.
- Koivisto**, M., & Revonsuo, A. (2003). An ERP study of change detection, change blindness, and visual awareness. *Psychophysiology*, *40*(3), 423–429.
- Koivisto**, M., & Revonsuo, A. (2010). Event-related brain potential correlates of visual awareness. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *34*(6), 922–934.
- Kolling**, N., Behrens, T. E. J., Mars, R. B., & Rushworth, M. F. S. (2012) Neural Mechanisms of Foraging. *Science*, *336*, 95–98.
- Korotkov**, A., Radovanovic, S., Ljubisavljevic, M., Lyskov, E., Kataeva, G., Roudas, M., ... Johansson, H. (2005). Comparison of brain activation after sustained non-fatiguing and fatiguing muscle contraction: A positron emission tomography study. *Experimental Brain Research*, *163*(1), 65–74.
- Kounalakis**, S. N., & Geladas, N. D. (2012). Cardiovascular drift and cerebral and muscle tissue oxygenation during prolonged cycling at different pedalling cadences. *Applied Physiology, Nutrition and Metabolism*, *37*(3), 407–417.
- Kouneiher**, F., Charron, S., & Koechlin, E. (2009). Motivation and cognitive control in the human brain. *Nature Neuroscience*, *12*(7), 939–945.
- Krajbich**, I., Armel, C., & Rangel, A. (2010). Visual fixations and the computation and comparison of value in simple choice. *Nature Neuroscience*, *13*(10), 1292–1298.
- Krause**, B., & Kadosh, R. C. (2014). Not all brains are created equal: The relevance of individual differences in responsiveness to transcranial electrical stimulation. *Frontiers in Systems Neuroscience*, *8*:25.
- Krause**, G., Ullsperger, P., Beyer, L., & Gille, H. G. (1983). Changes in EEG power density spectrum during static muscle work. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *51*(1), 61–66.
- Kringelbach**, M. L. (2005). The human orbitofrontal cortex: linking reward to hedonic experience. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*(9), 691–702.
- Kühn**, S., & Gallinat, J. (2012). The neural correlates of subjective pleasantness. *NeuroImage*, *61*(1), 289–294.
- Kuo**, M. F., & Nitsche, M. A. (2012). Effects of Transcranial Electrical Stimulation on cognition. *Clinical EEG and Neuroscience*, *43*(3), 192–199.

- 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.
- Kurniawan, I. T., Guitart-Masip, M., Dayan, P., & Dolan, R. J. (2013).** Effort and valuation in the brain: the effects of anticipation and execution. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *33*(14), 6160–6169.
- Kusaka, T., Isobe, K., Miki, T., Ueno, M., Koyano, K., Nakamura, S., ... Itoh, S. (2011).** Functional lateralization of sensorimotor cortex in infants measured using multichannel near-infrared spectroscopy. *Pediatric Research*, *69*(5) 430–435.
- Kwon, J. W., Nam, S. H., Lee, N. K., Son, S. M., Choi, Y. W., & Kim, C. S. (2013).** The effect of transcranial direct current stimulation on the motor suppression in stop-signal task. *NeuroRehabilitation*, *32*(1), 191–196.
- Kwon, Y. H., & Kwon, J. W. (2013).** Is transcranial direct current stimulation a potential method for improving response inhibition? *Neural Regeneration Research*, *8*(11), 1048–1054.
- LaCaille, R. A., Masters, K. S., & Heath, E. M. (2004).** Effects of cognitive strategy and exercise setting on running performance, perceived exertion, affect, and satisfaction. *Psychology of Sport and Exercise*, *5*(4), 461–476.
- Lattari, E., Andrade, M. L., Filho, A. S., Moura, A. M., Neto, G. M., Silva, J. G., ... Machado, S. (2016).** Can transcranial direct current stimulation improve the resistance strength and decrease the rating perceived scale in recreational weight-Training experience? *Journal of Strength and Conditioning Research*, *30*(12), 3381–3387.
- Lattari, E., De Oliveira, B. S., Oliveira, B. R. R., De Mello Pedreiro, R. C., Machado, S., & Neto, G. A. M. (2018).** Effects of transcranial direct current stimulation on time limit and ratings of perceived exertion in physically active women. *Neuroscience Letters*, *662*, 12–16.
- Lebreton, M., Jorge, S., Michel, V., Thirion, B., & Pessiglione, M. (2009).** An automatic valuation system in the human brain: evidence from functional neuroimaging. *Neuron*, *64*(3), 431–439.
- Lee, H. H., Emerson, J. A., & Williams, D. M. (2016).** The exercise-affect-adherence pathway: An evolutionary perspective. *Frontiers in Psychology*, *7*: 1285.
- Lee, I. M., Shiroma, E. J., Lobelo, F., Puska, P., Blair, S. N., Katzmarzyk, P. T., ... Wells, J. C. (2012).** Effect of physical inactivity on major non-communicable diseases worldwide: An analysis of burden of disease and life expectancy. *The Lancet*, *380*, 219–229.
- Lee, S. H., Jin, S. H., & An, J. (2019).** The difference in cortical activation pattern for complex motor skills: A functional near- infrared spectroscopy study. *Scientific Reports*, *9*(1), 1–9.
- Leite, J., Carvalho, S., Fregni, F., Boggio, P. S., & Gonçalves, Ó. F. (2013).** The effects of cross-hemispheric dorsolateral prefrontal cortex transcranial direct current stimulation (tDCS) on task switching. *Brain Stimulation*, *6*(4), 660–667.
- Leite, J., Carvalho, S., Fregni, F., & Gonçalves, Ó. F. (2011).** Task-specific effects of tDCS-induced cortical excitability changes on cognitive and motor sequence set shifting performance. *PLoS ONE*, *6*, e24140.
- Lerdal, A., Gulowsen Celius, E., Krupp, L., & Dahl, A. A. (2007).** A prospective study of patterns of fatigue in multiple sclerosis. *European Journal of Neurology*, *14*(12), 1338–1343.
- Leventhal, H., & Everhart, D. (1979).** Emotion, Pain, and Physical Illness. In C. E. Izard (Ed.), *Emotions in Personality and Psychopathology* (pp. 263–298). New York, NY: Plenum.

- Levy, B. J., & Wagner, A. D. (2011).** Cognitive control and right ventrolateral prefrontal cortex: Reflexive reorienting, motor inhibition, and action updating. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1224(1), 40–62.
- Li, L. M., Uehara, K., & Hanakawa, T. (2015).** The contribution of interindividual factors to variability of response in transcranial direct current stimulation studies. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 9: 181.
- Lind, E., Welch, A. S., & Ekkekakis, P. (2009).** Do “mind over muscle” strategies work?: Examining the effects of attentional association and dissociation on exertional, affective and physiological responses to exercise. *Sports Medicine*, 39(9), 743-764.
- Lindinger, M. I., & Sjøgaard, G. (1991).** Potassium Regulation during Exercise and Recovery. *Sports Medicine*, 11(6), 382–401.
- Liu, J., Sheng, Y., & Liu, H. (2019).** Corticomuscular coherence and its applications: A review. *Frontiers in Human Neuroscience*, 13: 100.
- Liu, J. Z., Dai, T. H., Sahgal, V., Brown, R. W., & Yue, G. H. (2002).** Nonlinear cortical modulation of muscle fatigue: a functional MRI study. *Brain Research*, 957(2), 320–329.
- Liu, J. Z., Lewandowski, B., Karakasis, C., Yao, B., Siemionow, V., Sahgal, V., & Yue, G. H. (2007).** Shifting of activation center in the brain during muscle fatigue: An explanation of minimal central fatigue? *NeuroImage*, 35(1), 299–307.
- Liu, J. Z., Shan, Z. Y., Zhang, L. D., Sahgal, V., Brown, R. W., & Yue, G. H. (2003).** Human brain activation during sustained and intermittent submaximal fatigue muscle contractions: an fMRI study. *Journal of Neurophysiology*, 90(1), 300–312.
- Liu, J. Z., Zhang, L., Yao, B., Sahgal, V., & Yue, G. H. (2005).** Fatigue induced by intermittent maximal voluntary contractions is associated with significant losses in muscle output but limited reductions in functional MRI-measured brain activation level. *Brain Research*, 1040, 44–54.
- Lloyd, A., Raccuglia, M., Hodder, S., & Havenith, G. (2016).** Interaction between environmental temperature and hypoxia on central and peripheral fatigue during high-intensity dynamic knee extension. *Journal of Applied Physiology*, 120(6), 567–579.
- Loftus, A. M., Yalcin, O., Baughman, F. D., Vanman, E. J., & Hagger, M. S. (2015).** The impact of transcranial direct current stimulation on inhibitory control in young adults. *Brain and Behavior*, 5(5), e00332.
- Lohse, K. R., & Sherwood, D. E. (2011).** Defining the focus of attention: Effects of attention on perceived exertion and fatigue. *Frontiers in Psychology*, 2:332.
- López-Alonso, V., Fernández-del-Olmo, M., Costantini, A., Gonzalez-Henriquez, J. J., & Cheeran, B. (2015).** Intra-individual variability in the response to anodal transcranial direct current stimulation. *Clinical Neurophysiology*, 126(12), 2342–2347.
- Löscher, W. N., Cresswell, A. G., & Thorstensson, A. (1996).** Central fatigue during a long-lasting submaximal contraction of the triceps surae. *Experimental Brain Research*, 108(2), 305–314.
- Lubar, J. F., & Lubar, J. O. (1999).** Neurofeedback assessment and treatment for attention deficit/hyperactivity disorders. In J. R. Evans & A. Abarbanel (Eds.), *Introduction to quantitative EEG and neurofeedback* (pp. 103–143). Academic Press.
- Luck, S. J., Woodman, G. F., Vogel, E. K., Luck, S. J., Woodman, G. F., & Vogel, E. K. (2000).** Event-related potential studies of attention. *Trends in Cognitive Science*, 4(11), 432–440.
- Luck, S.J. (2005).** *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*. MIT Press
- Lutz, K. (2016).** Commentaries on Viewpoint: A role for the prefrontal cortex in exercise tolerance and termination. *Journal of Applied Physiology*, 120(4), 467–469.

- MacMahon**, C., Schücker, L., Hagemann, N., & Strauss, B. (2014). Cognitive fatigue effects on physical performance during running. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, *36*(4), 375–381.
- Manes**, F., Sahakian, B., Clark, L., Rogers, R., Antoun, N., Aitken, M., & Robbins, T. (2002). Decision-making processes following damage to the prefrontal cortex. *Brain*, *125*(3), 624–639.
- Marcora**, S. M. (2008). Do we really need a central governor to explain brain regulation of exercise performance? *European Journal of Applied Physiology*, *104*(5), 929–931.
- Marcora**, S. M. (2009). Perception of effort during exercise is independent of afferent feedback from skeletal muscles, heart, and lungs. *Journal of Applied Physiology*, *106*(6), 2060–2062.
- Marcora**, S. M. (2010). Counterpoint: Afferent feedback from fatigued locomotor muscles is not an important determinant of endurance exercise performance. *Journal of Applied Physiology*, *108*(2), 454–456.
- Marcora**, S. M., Staiano, W., & Manning, V. (2009). Mental fatigue impairs physical performance in humans. *Journal of Applied Physiology*, *106*(3), 857–864.
- Martin**, J. E., Dubbert, P. M., Katell, A. D., Thompson, J. K., Raczynski, J. R., Lake, M.,... & Cohen, R. E. (1984). Behavioral control of exercise in sedentary adults: Studies 1 through 6. *Journal of Consulting and Clinical Psychology*, *52*(5), 795–811.
- Martin**, K., Staiano, W., Menaspà, P., Hennessey, T., Marcora, S., Keegan, R., ... Rattray, B. (2016). Superior inhibitory control and resistance to mental fatigue in professional road cyclists. *PLoS One*, *11*(7), e0159907.
- Martin**, P. G., Weerakkody, N., Gandevia, S. C., & Taylor, J. L. (2008). Group III and IV muscle afferents differentially affect the motor cortex and motoneurons in humans. *Journal of Physiology*, *586*(5), 1277–1289.
- Martin**, P. G., Smith, J. L., Butler, J. E., Gandevia, S. C., & Taylor, J. L. (2006). Fatigue-sensitive afferents inhibit extensor but not flexor motoneurons in humans. *Journal of Neuroscience*, *26*(18), 4796–4802.
- Mas-Colell** A., Whinston M. D, Green J. R. (1995) *Microeconomic theory*, Oxford University Press.
- Mauger**, A. R., (2014). Factors affecting the regulation of pacing: current perspectives. *Open Access Journal of Sports Medicine*, *5*: 209.
- Mauger**, A. R., Jones, A. M., & Williams, C. A. (2010). Influence of acetaminophen on performance during time trial cycling. *Journal of Applied Physiology*, *108*(1), 98–104.
- McCaul**, K. D., & Malott, J. M. (1984). Distraction and coping with pain. *Psychological Bulletin*, *95*(3), 516–533.
- McCormick**, A., Meijen, C., & Marcora, S. (2015). Psychological determinants of whole-body endurance performance. *Sports Medicine*, *45*(7), 997–1015.
- McCully**, K. K., & Hamaoka, T. (2000). Near-infrared spectroscopy: what can it tell us about oxygen saturation in skeletal muscle? *Exercise and Sport Sciences Reviews*, *28*(3), 123–127.
- McDonald**, D., & Kirkby, R. J. (1995). Use of dissociation strategies when running becomes difficult: Levels of ability and gender differences. *European Journal of High Ability*, *6*(1), 73–81.
- McHaffie**, J. G., Stanford, T. R., Stein, B. E., Coizet, V., & Redgrave, P. (2005). Subcortical loops through the basal ganglia. *Trends in Neurosciences*, *28*(8), 401–407.
- McMorris**, T., Barwood, M., & Corbett, J. (2018a). Central fatigue theory and endurance exercise: Toward an interoceptive model. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *93*, 93–107.

- Medeiros**, L. F., de Souza, I. C. C., Vidor, L. P., de Souza, A., Deitos, A., Volz, M. S., ... Torres, I. L. S. (2012). Neurobiological effects of transcranial direct current stimulation: a review. *Frontiers in Psychiatry*, *3*, 110.
- Medford**, N., & Critchley, H. D. (2010). Conjoint activity of anterior insular and anterior cingulate cortex: awareness and response. *Brain Structure & Function*, *214*(5–6), 535–549.
- Meeusen**, R., Roeykens, J., Magnus, L., Keizer, H., & De Meirleir, K. (1997). Endurance performance in humans: The effect of a dopamine precursor or a specific serotonin (5-HT_{2A/2C}) antagonist. *International Journal of Sports Medicine*, *18*(8), 571–577.
- Meeusen**, R., Watson, P., Hasegawa, H., Roelands, B., & Piacentini, M. F. (2006). Central fatigue: The serotonin hypothesis and beyond. *Sports Medicine*, *36*(10), 881–909.
- Mense**, S., & Meyer, H. (1985). Different types of slowly conducting afferent units in cat skeletal muscle and tendon. *The Journal of Physiology*, *363*(1), 403–417.
- Metzger**, J. M., & Moss, R. L. (1990). Calcium-sensitive cross-bridge transitions in mammalian fast and slow skeletal muscle fibers. *Science*, *247*(4946), 1088–1090.
- Meyniel**, F., Sergent, C., Rigoux, L., Daunizeau, J., & Pessiglione, M. (2013). Neurocomputational account of how the human brain decides when to have a break. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(7), 2641–2646.
- Meyniel**, F., Safra, L., Pessiglione, M., Gandevia, S. C., Ma, L., Chablat, D., ... Friston, K. J. (2014). How the brain decides when to work and when to rest: Dissociation of implicit-reactive from explicit-predictive computational processes. *PLoS Computational Biology*, *10*(4), e1003584.
- Michel**, C. M., & He, B. (2019). EEG source localization. *Handbook of Clinical Neurology*, *160*, 85–101.
- Miller**, A., & Donohue, B. (2003). The development and controlled evaluation of athletic mental preparation strategies in high school distance runners. *Journal of Applied Sport Psychology*, *15*(4), 321–334.
- Miller**, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, *24*(1), 167–202.
- Millet**, G. Y. (2011). Can neuromuscular fatigue explain running strategies and performance in ultra-marathons?: the flush model. *Sports Med*, *41*(6), 489–506.
- Minhas**, P., Bansal, V., Patel, J., Ho, J. S., Diaz, J., Datta, A., & Bikson, M. (2010). Electrodes for high-definition transcutaneous DC stimulation for applications in drug delivery and electrotherapy, including tDCS. *Journal of Neuroscience Methods*, *190*(2), 188–197.
- Mondino**, M., Haesebaert, F., Poulet, E., Saoud, M., & Brunelin, J. (2015). Efficacy of Cathodal Transcranial Direct Current Stimulation over the left orbitofrontal cortex in a patient with treatment-resistant obsessive-compulsive disorder. *The Journal of ECT*, *31*(4), 271–272.
- Montenegro**, R., Okano, A., Gurgel, J., Porto, F., Cunha, F., Massafferri, R., & Farinatti, P. (2015). Motor cortex tDCS does not improve strength performance in healthy subjects. *Motriz. Revista de Educacao Fisica*, *21*(2), 185–193.
- Moraes**, H., Deslandes, A., Silveira, H., Ribeiro, P., Cagy, M., Piedade, R., ... Laks, J. (2011). The effect of acute effort on EEG in healthy young and elderly subjects. *European Journal of Applied Physiology*, *111*(1), 67–75.
- Morgan**, W. P., & Pollock, M. L. (1977). Psychological characterization of the elite distance runner. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *301*, 382–403.
- Morgan**, W. P., Horstman, D. H., Cymerman, A., & Stokes, J. (1983). Facilitation of physical performance by means of a cognitive strategy. *Cognitive Therapy and Research*, *7*(3), 251–264.

- Morton**, R. H. (2009). Deception by manipulating the clock calibration influences cycle ergometer endurance time in males. *Journal of Science and Medicine in Sport*, 12(2), 332–337.
- Mosso**, A., (1884) Applicazione della bilancia allo studio della circolazione sanguigna dell'uomo. *Atti della R Acad Lincei Mem Cl Sci Fis Mat Nat XIX*: 531–543
- Mosso**, A., (1891). *La Fatica*. Giunti, Firenze.
- Mottola**, L., Crisostomi, S., Ferrari, M., & Quaresima, V. (2006). Relationship between handgrip sustained submaximal exercise and prefrontal cortex oxygenation. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 578, 305–309.
- Muthalib**, M., Kan, B., Nosaka, K., & Perrey, S. (2013). Effects of transcranial direct current stimulation of the motor cortex on prefrontal cortex activation during a neuromuscular fatigue task: an fNIRS study. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 789, 73–79.
- Neto**, J. M. M. D., Silva, F. B., De Oliveira, A. L. B., Couto, N. L., Dantas, E. H. M., & Nascimento, M. A. D. L. (2015). Effects of verbal encouragement on performance of the multistage 20 m shuttle run. *Acta Scientiarum*, 37(1), 25–30.
- Neyroud**, D., Maffiuletti, N. A., Kayser, B., & Place, N. (2012). Mechanisms of fatigue and task failure induced by sustained submaximal contractions. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 44(7), 1243–1251.
- Nielsen**, B., Hyldig, T., Bidstrup, F., González-Alonso, J., & Christoffersen, G. R. J. (2001). Brain activity and fatigue during prolonged exercise in the heat. *Pflugers Archiv European Journal of Physiology*, 442(1), 41–48.
- Nitsche**, M. A., & Paulus, W. (2000). Excitability changes induced in the human motor cortex by weak transcranial direct current stimulation. *The Journal of Physiology*, 527(3), 633–639.
- Nitsche**, M. A., Cohen, L. G., Wassermann, E. M., Priori, A., Lang, N., Antal, A., ... Pascual-Leone, A. (2008). Transcranial direct current stimulation: State of the art 2008. *Brain Stimulation*, 1(3), 206–223.
- Noah**, J. A., Ono, Y., Nomoto, Y., Shimada, S., Tachibana, A., Zhang, X., ... Hirsch, J. (2015). fMRI validation of fNIRS measurements during a naturalistic task. *Journal of Visualized Experiments*, (100), e52116.
- Noakes**, T. D. (2004). Linear relationship between the perception of effort and the duration of constant load exercise that remains. *Journal of Applied Physiology*, 96(4), 1571–1573.
- Noakes**, T. D. (2011a). Time to move beyond a brainless exercise physiology: the evidence for complex regulation of human exercise performance. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, 36(1), 23–35.
- Noakes**, T. D. (2011b). Is it time to retire the A.V. hill model?: A rebuttal to the article by professor Roy Shephard. *Sports Medicine*, 41(4), 263–277.
- Noakes**, T. D. (2012). Fatigue is a brain-derived emotion that regulates the exercise behavior to ensure the protection of whole body homeostasis. *Frontiers in Physiology*, 3, 82.
- Noakes**, T. D., & Marino, F. E. (2009). Point:Counterpoint: Maximal oxygen uptake is/is not limited by a central nervous system governor. *Journal of Applied Physiology*, 106(1), 338–339.
- Noakes**, T. D., & St Clair Gibson, A., (2004). Logical limitation to the “catastrophe” models of fatigue during exercise in humans. *British Journal of Sports Medicine*, 38(5), 648–649.
- Noakes**, T. D., St Clair Gibson, A., & Lambert, E. V. (2004). From catastrophe to complexity: A novel model of integrative central neural regulation of effort and fatigue during exercise in humans. *British Journal of Sports Medicine*, 38(4), 511–514.

- Noble**, B. J., & Robertson, R. J. (1996). *Perceived exertion*. Champaign: Human kinetics.
- Noonan**, M. P., Walton, M. E., Behrens, T. E. J., Sallet, J., Buckley, M. J., & Rushworth, M. F. S. (2010). Separate value comparison and learning mechanisms in macaque medial and lateral orbitofrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(47), 20547–20552.
- Noreen**, E. E., Yamamoto, K., & Clair, K. (2010). The reliability of a simulated uphill time trial using the Velotron electronic bicycle ergometer. *European Journal of Applied Physiology*, *110*(3), 499–506.
- O'Doherty**, J., Kringelbach, M. L., Rolls, E. T., Hornak, J., & Andrews, C. (2001). Abstract reward and punishment representations in the human orbitofrontal cortex. *Nature Neuroscience*, *4*(1), 95–102.
- Obrig**, H., Hirth, C., Junge-Hülsing, J. G., Döge, C., Wolf, T., Dirnagl, U., & Villringer, A. (1996). Cerebral oxygenation changes in response to motor stimulation. *Journal of Applied Physiology*, *81*(3), 1174–1183.
- Ochsner**, K. N., & Gross, J. J. (2005). The cognitive control of emotion. *Trends in Cognitive Sciences*, *9*, 242–249.
- Ochsner**, K. N., & Gross, J. J. (2007). The Neural Architecture of Emotion Regulation. In J.J.Gross (Ed.), *Handbook of emotion regulation* (pp. 87–109). New York: Guilford.
- Ohya**, T., Yamanaka, R., Ohnuma, H., Hagiwara, M., & Suzuki, Y. (2016). Hyperoxia Extends Time to Exhaustion During High-Intensity Intermittent Exercise: a Randomized, Crossover Study in Male Cyclists. *Sports Medicine - Open*, *2*: 34.
- Okano**, A. H., Fontes, E. B., Montenegro, R. A., De Tarso Veras Farinatti, P., Cyrino, E. S., Li, L. M., ... Noakes, T. D. (2015). Brain stimulation modulates the autonomic nervous system, rating of perceived exertion and performance during maximal exercise. *British Journal of Sports Medicine*, *49*(18), 1213–1218.
- Oki**, K., Mahato, N. K., Nakazawa, M., Amano, S., France, C. R., Russ, D. W., & Clark, B. C. (2016). Preliminary evidence that excitatory transcranial direct current stimulation extends time to task failure of a sustained, submaximal muscular contraction in older adults. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, *71*(8), 1109–1112.
- Oosterman**, J. M., Dijkerman, H. C., Kessels, R. P. C., & Scherder, E. J. A. (2010). A unique association between cognitive inhibition and pain sensitivity in healthy participants. *European Journal of Pain*, *14*(10), 1046–1050.
- Orihuela-Espina**, F., Leff, D. R., James, D. R. C., Darzi, A. W., & Yang, G. Z. (2010). Quality control and assurance in functional near infrared spectroscopy (fNIRS) experimentation. *Physics in Medicine & Biology*, *55*, 3701–3724.
- Ørtenblad**, N., Nielsen, J., Saltin, B., & Holmberg, H. C. (2011). Role of glycogen availability in sarcoplasmic reticulum Ca²⁺ kinetics in human skeletal muscle. *Journal of Physiology*, *589*(3), 711–725.
- Ørtenblad**, N., Westerblad, H., & Nielsen, J. (2013). Muscle glycogen stores and fatigue. *Journal of Physiology*, *591*(18), 4405–4413.
- Owen**, V. J., Lamb, G. D., & Stephenson, D. G. (1996). Effect of low [ATP] on depolarization-induced Ca²⁺ release in skeletal muscle fibres of the toad. *The Journal of Physiology*, *493*(2), 309–315.
- Pageaux**, B., & Lepers, R. (2016). Fatigue induced by physical and mental exertion increases perception of effort and impairs subsequent endurance performance. *Frontiers in Physiology*, *7*: 587.
- Pageaux**, B., Lepers, R., Dietz, K. C., & Marcora, S. M. (2014). Response inhibition impairs subsequent self-paced endurance performance. *European Journal of Applied Physiology*, *114*(5), 1095–1105.

- Pageaux, B.,** Marcora, S. M., & Lepers, R. (2013). Prolonged mental exertion does not alter neuromuscular function of the knee extensors. *Medicine and Science in Sports and Exercise, 45*(12), 2254–2264.
- Peng, K.,** Yücel, M. A., Steele, S. C., Bittner, E. A., Aasted, C. M., Hoefft, M. A., ... Pinti, P. (2018). Morphine attenuates fNIRS signal associated with painful stimuli in the Medial Frontopolar Cortex (medial BA 10). *Frontiers in Human Neurosciences, 12*: 394.
- Pennebaker, J. W.,** & Lightner, J. M. (1980). Competition of internal and external information in an exercise setting. *Journal of Personality and Social Psychology, 39*(1), 165–174.
- Pereira, M. I. R.,** Gomes, P. S. C., & Bhambhani, Y. N. (2009). Acute effects of sustained isometric knee extension on cerebral and muscle oxygenation responses. *Clinical Physiology and Functional Imaging, 29*(4), 300–308.
- Perrey, S.** (2008). Non-invasive NIR spectroscopy of human brain function during exercise. *Methods, 45*, 289–299.
- Perrey, S.,** & Besson, P. (2018). Studying brain activity in sports performance: Contributions and issues. *Progress in Brain Research, 240*, 247–267.
- Perrey, S.,** Radel, R., & Brisswalter, J. (2016). Exercise termination is a cognitively controlled decision. In Commentaries on Viewpoint: A role for the prefrontal cortex in exercise tolerance and termination. *Journal of Applied Physiology, 120*(4), 468–469.
- Pessiglione, M.,** Schmidt, L., Draganski, B., Kalisch, R., Lau, H., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2007). How the brain translates money into force: A neuroimaging study of subliminal motivation. *Science, 316*, 904–906.
- Peters, J.,** & Büchel, C. (2010). Neural representations of subjective reward value. *Behavioural Brain Research, 213*(2), 135–141.
- Peyron, R.,** Laurent, B., & García-Larrea, L. (2000). Functional imaging of brain responses to pain. A review and meta-analysis (2000). *Neurophysiologie Clinique, 30*(5), 263–288.
- Pfurtscheller, G.,** & Lopes Da Silva, F. H. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: Basic principles. *Clinical Neurophysiology, 110*(11), 1842–1857.
- Phan, K. L.,** Wager, T., Taylor, S. F., & Liberzon, I. (2002). Functional neuroanatomy of emotion: A meta-analysis of emotion activation studies in PET and fMRI. *NeuroImage, 16*(2), 331–348.
- Piacentini, M. F.,** Meeusen, R., Buyse, L., De Schutter, G., & De Meirleir, K. (2002). No effect of a selective serotonergic/noradrenergic reuptake inhibitor on endurance performance. *European Journal of Sport Science, 2*(6), 1-10.
- Pires, F. O.,** & Aparecido Pinheiro, F. (2016). Prefrontal cortex activation and afferent feedback in different exercise modes. In Commentaries on Viewpoint: A role for the prefrontal cortex in exercise tolerance and termination. *Journal of Applied Physiology, 120*(4):467.
- Pires, F. O.,** Lima-Silva, A. E., Bertuzzi, R., Casarini, D. H., Kiss, M. A. P. D. M., Lambert, M. I., & Noakes, T. D. (2011). The influence of peripheral afferent signals on the rating of perceived exertion and time to exhaustion during exercise at different intensities. *Psychophysiology, 48*(9), 1284–1290.
- Place, N.,** Matkowski, B., Martin, A., Lepers, R. (2006). Synergists activation pattern of the quadriceps muscle differs when performing sustained isometric contractions with different EMG biofeedback. *Experimental Brain Research, 174*(4), 595-603.
- Plassmann, H.,** O’Doherty, J. P., & Rangel, A. (2010). Appetitive and aversive goal values are encoded in the medial orbitofrontal cortex at the time of decision making. *Journal of Neuroscience, 30*(32), 10799–10808.

- Pochon, J. B., Levy, R., Fossati, P., Lehericy, S., Poline, J. B., Pillon, B., ... Dubois, B.** (2002). The neural system that bridges reward and cognition in humans: An fMRI study. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *99*(8), 5669–5674.
- Polich, J., & Kok, A.** (1995). Cognitive and biological determinants of P300: an integrative review. *Biological Psychology*, *41*(2), 103–146.
- Pollak, K. A., Swenson, J. D., Vanhaitsma, T. A., Hughen, R. W., Jo, D., Light, K. C., ... Light, A. R.** (2014). Exogenously applied muscle metabolites synergistically evoke sensations of muscle fatigue and pain in human subjects. *Experimental Physiology*, *99*(2), 368–380.
- Pollatos, O., Gramann, K., & Schandry, R.** (2007). Neural systems connecting interoceptive awareness and feelings. *Human Brain Mapping*, *28*(1), 9–18.
- Pornpattananangkul, N., & Nusslock, R.** (2015). Motivated to win: Relationship between anticipatory and outcome reward-related neural activity. *Brain and Cognition*, *100*, 21–40.
- Potts, G. F.** (2011). Impact of reward and punishment motivation on behavior monitoring as indexed by the error-related negativity. *International Journal of Psychophysiology*, *81*(3), 324–331.
- Power, S. D., Kushki, A., & Chau, T.** (2012). Intersession consistency of single-trial classification of the prefrontal response to mental arithmetic and the no-control state by NIRS. *PLoS ONE*, *7*(7), e37791.
- Prévost, C., Pessiglione, M., Météreau, E., Cléry-Melin, M. L., & Dreher, J. C.** (2010). Separate valuation subsystems for delay and effort decision costs. *Journal of Neuroscience*, *30*(42), 14080–14090.
- Proudfit, G. H.** (2015). The reward positivity: From basic research on reward to a biomarker for depression. *Psychophysiology*, *52*(4), 449–459.
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Katz, L. C., LaMantia, A.-S., McNamara, J. O., & Williams, S. M.** (2001). Central Control of the Visceral Motor Functions.
- Radel, R., Brisswalter, J., & Perrey, S.** (2017a). Saving mental effort to maintain physical effort: a shift of activity within the prefrontal cortex in anticipation of prolonged exercise. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *17*(2), 305–314.
- Radel, R., Sarrazin, P., & Pelletier, L.** (2009). Evidence of subliminally primed motivational orientations: the effects of unconscious motivational processes on the performance of a new motor task. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, *31*(5), 657–674.
- Radel, R., Tempest, G., Denis, G., Besson, P., & Zory, R.** (2017b). Extending the limits of force endurance: Stimulation of the motor or the frontal cortex? *Cortex*, *97*, 96–108.
- Rangel, A., Camerer, C., & Montague, P. R.** (2008). A framework for studying the neurobiology of value-based decision making. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(7), 545–556.
- Rangel, A., & Hare, T.** (2010). Neural computations associated with goal-directed choice. *Current Opinion in Neurobiology*, *20*(2), 262–270.
- Rasmussen, P., Dawson, E. A., Nybo, L., Van Lieshout, J. J., Secher, N. H., & Gjedde, A.** (2007). Capillary-oxygenation-level-dependent Near-Infrared Spectrometry in Frontal Lobe of Humans. *Journal of Cerebral Blood Flow & Metabolism*, *27*(5), 1082–1093.
- Rauch, H. G. L., Schönbachler, G., & Noakes, T. D.** (2013). Neural Correlates of Motor Vigour and Motor Urgency During Exercise. *Sports Medicine*, *43*(4), 227–241.
- Ray, W. J., & Cole, H. W.** (1985). EEG alpha activity reflects attentional demands, and beta activity reflects emotional and cognitive processes. *Science*, *228*(4700), 750–752.

- Razon, S.,** Basevitch, I., Land, W., Thompson, B., & Tenenbaum, G. (2009). Perception of exertion and attention allocation as a function of visual and auditory conditions. *Psychology of Sport and Exercise, 10*(6), 636–643.
- Reid, C.** (1928). The mechanism of voluntary muscular fatigue. *Quarterly Journal of Experimental Physiology, 19*(1), 17–42.
- Rejeski, W. J.** (1985). Perceived exertion – An active or passive process? *Journal of Sport Psychology, 7*, 371–378.
- Rejeski, W. J., & Kenney, E.** (1987). Distracting attentional focus from fatigues does task complexity make a difference? *Journal of Sport Psychology, 9*(1), 66–73.
- Ridderinkhof, K. R.,** Van Den Wildenberg, W. P. M., Segalowitz, S. J., & Carter, C. S. (2004). Neurocognitive mechanisms of cognitive control: The role of prefrontal cortex in action selection, response inhibition, performance monitoring, and reward-based learning. *Brain and Cognition, 56*(2), 129–140.
- Rigoux, L., & Guigon, E.** (2012). A Model of Reward- and Effort-Based Optimal Decision Making and Motor Control. *PLoS Computational Biology, 8*(10), e1002716.
- Robertson, R. J., & Noble, B. J.** (1997). Perception of physical exertion: methods, mediators, and applications. *Exercise and Sport Sciences Reviews, 25*, 407–452.
- Robertson, C. V., & Marino, F. E.** (2015). Prefrontal and motor cortex EEG responses and their relationship to ventilatory thresholds during exhaustive incremental exercise. *European Journal of Applied Physiology, 115*(9), 1939–1948.
- Robertson, C. V., & Marino, F. E.** (2016). A role for the prefrontal cortex in exercise tolerance and termination. *Journal of Applied Physiology, 120*(4), 464–466.
- Roelands, B.,** Goekint, M., Heyman, E., Piacentini, M. F., Watson, P., Hasegawa, H., ... Meeusen, R. (2008). Acute norepinephrine reuptake inhibition decreases performance in normal and high ambient temperature. *Journal of Applied Physiology, 105*(1), 206–212.
- Rogers, R. D.,** Owen, A. M., Middleton, H. C., Williams, E. J., Pickard, J. D., Sahakian, B. J., & Robbins, T. W. (1999). Choosing between small, likely rewards and large, unlikely rewards activates inferior and orbital prefrontal cortex. *Journal of Neuroscience, 19*(20), 9029–9038.
- Rooks, C. R.,** Thom, N. J., McCully, K. K., & Dishman, R. K. (2010). Effects of incremental exercise on cerebral oxygenation measured by near-infrared spectroscopy: A systematic review. *Progress in Neurobiology, 92*(2), 134–150.
- Rossman, M. J.,** Garten, R. S., Venturelli, M., Amann, M., & Richardson, R. S. (2014). The role of active muscle mass in determining the magnitude of peripheral fatigue during dynamic exercise. *American Journal of Physiology - Regulatory Integrative and Comparative Physiology, 306*(12), 934-940.
- Roussey, G.,** Gruet, M., Vercruyssen, F., Louis, J., Vallier, J.-M., & Bernard, T. (2018). Interactions between perceived exertion and thermal perception in the heat in endurance athletes. *Journal of Thermal Biology, 76*, 68–76.
- Rube, N., & Secher, N. H.** (1981). Paradoxical influence of encouragement on muscle fatigue. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology, 46*(1), 1–7.
- Rupp, T., & Perrey, S.** (2008). Prefrontal cortex oxygenation and neuromuscular responses to exhaustive exercise. *European Journal of Applied Physiology, 102*, 153–163.
- Rupp, T.,** Jubeau, M., Millet, G. Y., Wuyam, B., Levy, P., Verges, S., & Perrey, S. (2013). Muscle, prefrontal, and motor cortex oxygenation profiles during prolonged fatiguing exercise. *Advances in Experimental Medicine and Biology, 789*, 149–155.
- Rupp, T.,** Le Roux Mallouf, T., Perrey, S., Wuyam, B., Millet, G. Y., & Verges, S. (2015). CO2 Clamping, Peripheral and Central Fatigue during Hypoxic Knee Extensions in Men. *Medicine and Science in Sports and Exercise, 47*(12), 2513–2524.

- Rushworth**, M. F. S. (2000). Anatomical and functional subdivision within the primate lateral prefrontal cortex. *Psychobiology*, 28(2), 187–196.
- Rushworth**, M. F. S., Kolling, N., Sallet, J., & Mars, R. B. (2012). Valuation and decision-making in frontal cortex: One or many serial or parallel systems? *Current Opinion in Neurobiology*, 22(6), 946–955.
- Rushworth**, M. F. S., Noonan, M. A. 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.
- Sahlin**, K., Tonkonogi, M., & Soderlund, K. (1998). Energy supply and muscle fatigue in humans. *Acta Physiologica Scandinavica*, 162(3), 261–266.
- San Martín**, R. (2012). Event-related potential studies of outcome processing and feedback-guided learning. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6, 1–40.
- Sandrone**, S., Bacigaluppi, M., Galloni, M. R., Cappa, S. F., Moro, A., Catani, M., ... Martino, G. (2014). Weighing brain activity with the balance: Angelo Mosso's original manuscripts come to light. *Brain*, 137(2), 621–633.
- Santarnecchi**, E., Brem, A.-K., Levenbaum, E., Thompson, T., Kadosh, R. C., & Pascual-Leone, A. (2015). Enhancing cognition using transcranial electrical stimulation. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 4, 171–178
- Santos-Concejero**, J., Billaut, F., Grobler, L., Oliván, J., Noakes, T. D., & Tucker, R. (2017). Brain oxygenation declines in elite Kenyan runners during a maximal interval training session. *European Journal of Applied Physiology*, 117(5), 1017–1024.
- Sarkar**, A., Dowker, A., & Kadosh, R. C. (2014). Cognitive enhancement or cognitive cost: Trait-specific outcomes of brain stimulation in the case of mathematics anxiety. *Journal of Neuroscience*, 34(50), 16605–16610.
- Sasada**, S., Endoh, T., Ishii, T., & Komiyama, T. (2017). Polarity-dependent improvement of maximal-effort sprint cycling performance by direct current stimulation of the central nervous system. *Neuroscience Letters*, 657, 97–101.
- Sato**, A., Yasuda, A., Ohira, H., Miyawaki, K., Nishikawa, M., Kumano, H., & Kuboki, T. (2005). Effects of value and reward magnitude on feedback negativity and P300. *NeuroReport*, 16(4), 407–411.
- Sauseng**, P., Griesmayr, B., Freunberger, R., & Klimesch, W. (2010). Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 34(7), 1015–1022.
- Scarpa**, F., Brigadoi, S., Cutini, S., Scatturin, P., Zorzi, M., Dell'acqua, R., & Sparacino, G. (2013). A reference-channel based methodology to improve estimation of event-related hemodynamic response from fNIRS measurements. *NeuroImage*, 72, 106–119.
- Schevernels**, H., Krebs, R. M., Santens, P., Woldorff, M. G., & Boehler, C. N. (2014). Task preparation processes related to reward prediction precede those related to task-difficulty expectation. *NeuroImage*, 84, 639–647.
- Schiphof-Godart**, L., Roelands, B., & Hettinga, F. J. (2018). Drive in sports: How mental fatigue affects endurance performance. *Frontiers in Psychology*, 9:1383.
- Schmidt**, L., Cléry-Melin, M.-L., Lafargue, G., Valabregue, R., Fossati, P., Dubois, B., & Pessiglione, M. (2009). Get aroused and be stronger: emotional facilitation of physical effort in the human brain. *Journal of Neuroscience*, 29(30), 9450–9457.
- 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.
- Schoenbaum**, G., Roesch, M. R., Stalnaker, T. A., & Takahashi, Y. K. (2009). A new perspective on the role of the orbitofrontal cortex in adaptive behaviour. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(12), 885–892.

- Scholkmann**, F., Kleiser, S., Metz, A. J., Zimmermann, R., Mata Pavia, J., Wolf, U., & Wolf, M. (2014). A review on continuous wave functional near-infrared spectroscopy and imaging instrumentation and methodology. *NeuroImage*, *85*, 6–27.
- Schomer**, H. (1986). Mental strategies and the perception of effort of marathon runners. *International Journal of Sport Psychology*, *17*(1), 41–59.
- Schroeter**, M. L., Zysset, S., & Von Cramon, D. Y. (2004). Shortening intertrial intervals in event-related cognitive studies with near-infrared spectroscopy. *NeuroImage*, *22*(1), 341–346.
- Schücker**, L., Knopf, C., Strauss, B., & Hagemann, N. (2014). An internal focus of attention is not always as bad as its reputation: how specific aspects of internally focused attention do not hinder running efficiency. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, *36*, 233–243.
- Sejersted**, O. M., Hargens, A. R., Kardel, K. R., Blom, P., Jensen, O., & Hermansen, L. (1984). Intramuscular fluid pressure during isometric contraction of human skeletal muscle. *Journal of Applied Physiology Respiratory Environmental and Exercise Physiology*, *56*(2), 287–295.
- Selimbeyoglu**, A., & Parvizi, J. (2010). Electrical stimulation of the human brain: perceptual and behavioral phenomena reported in the old and new literature. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*, 46.
- Sescousse**, G., Caldú, X., Segura, B., & Dreher, J. C. (2013). Processing of primary and secondary rewards: a quantitative meta-analysis and review of human functional neuroimaging studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *37*(4), 681–696.
- Shadmehr**, R., Huang, H. J., & Ahmed, A. A. (2016). A representation of effort in decision-making and motor control. *Current Biology*, *26*(14), 1929–1934.
- Shephard**, R. J. (2009). Is it time to retire the “Central Governor”? *Sports Medicine*, *39*(9), 709–721.
- Shibuya**, K. I., Tanaka, J., Kuboyama, N., & Ogaki, T. (2004). Cerebral oxygenation during intermittent supramaximal exercise. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, *140*(2), 165–172.
- Shibuya**, K. I., & Kuboyama, N. (2007). Human motor cortex oxygenation during exhaustive pinching task. *Brain Research*, *1156*, 120–124.
- Shibuya**, K. I., & Kuboyama, N. (2010). Decreased activation in the primary motor cortex area during middle-intensity hand grip exercise to exhaustion in athlete and nonathlete participants. *Perceptual and Motor Skills*, *111*(1), 19–30.
- Shibuya**, K. I., & Tachi, M. (2006). Oxygenation in the motor cortex during exhaustive pinching exercise. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, *153*(3), 261–266.
- Sidhu**, S. K., Weavil, J. C., Mangum, T. S., Jessop, J. E., Richardson, R. S., Morgan, D. E., & Amann, M. (2017). Group III/IV locomotor muscle afferents alter motor cortical and corticospinal excitability and promote central fatigue during cycling exercise. *Clinical Neurophysiology*, *128*(1), 44–55.
- Sieck**, G. C., & Prakash, Y. S. (1995). Fatigue at the neuromuscular junction: Branch point vs. presynaptic vs. postsynaptic mechanisms. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, *384*, 83–100.
- Silva-Júnior**, F. L., Emanuel, P., Sousa, J., Silva, M., Teixeira, S., Oliveira Pires, F., ... Arias-Carrion, O. (2016). Prior Acute Mental Exertion in Exercise and Sport. *Clinical Practice & Epidemiology in Mental Health*, *12*(1), 94–107.
- Silva**, J. M., & Appelbaum, M. I. (1989). Association-dissociation patterns of United States Olympic Marathon Trial contestants. *Cognitive Therapy and Research*, *13*(2), 185–192.

- Sjøgaard, G., Savard, G., & Juel, C. (1988).** Muscle blood flow during isometric activity and its relation to muscle fatigue. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 57(3), 327–335.
- Skorski, S., Thompson, K. G., Keegan, R. J., Meyer, T., & Abbiss, C. R. (2017).** A Monetary Reward Alters Pacing but Not Performance in Competitive Cyclists. *Frontiers in Physiology*, 8, 741.
- Slapsinskaite, A., García, S., Razon, S., Balagué, N., Hristovski, R., & Tenenbaum, G. (2016).** Cycling outdoors facilitates external thoughts and endurance. *Psychology of Sport and Exercise*, 27, 78–84.
- Smith, M. R., Coutts, A. J., Merlini, M., Deprez, D., Lenoir, M., & Marcora, S. M. (2016).** Mental fatigue impairs soccer-specific physical and technical performance. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 48(2), 267–276.
- Sörnmo, L., & Laguna, P. (2005).** *Bioelectrical Signal Processing in Cardiac and Neurological Applications* (pp. 453–566); Elsevier Academic Press: Cambridge, MA, USA.
- Soutschek, A., Kang, P., Ruff, C. C., Hare, T. A., & Tobler, P. N. (2018).** Brain stimulation over the Frontopolar Cortex enhances motivation to exert effort for reward. *Biological Psychiatry*, 84(1), 38–45.
- Spraker, M. B., Yu, H., Corcos, D. M., & Vaillancourt, D. E. (2007).** Role of individual basal ganglia nuclei in force amplitude generation. *Journal of Neurophysiology*, 98(2), 821–834.
- Sprouse-Blum, A. S., Smith, G., Sugai, D., & Parsa, F. D. (2010).** Understanding endorphins and their importance in pain management. *Hawaii Medical Journal*, 69(3), 70–71.
- St Clair Gibson, A., Lambert, M. I., & Noakes, T. D. (2001).** Neural control of force output during maximal and submaximal exercise. *Sports Medicine*, 31(9), 637–650.
- Stahl, C., Olesen, A. E., Andresen, T., Arendt-Nielsen, L., & Drewes, A. M. (2009).** Assessing analgesic actions of opioids by experimental pain models in healthy volunteers - An updated review. *British Journal of Clinical Pharmacology*, 68(2), 149–168.
- Stagg, C. J., & Nitsche, M. A. (2011).** Physiological basis of transcranial direct current stimulation. *Neuroscientist*, 17(1), 37–53.
- Staiano, W., Bosio, A., de Morree, H. M., Rampinini, E., & Marcora, S. (2018).** The cardinal exercise stopper: Muscle fatigue, muscle pain or perception of effort? *Progress in Brain Research*, 240, 175–200.
- Stanley, C. T., Pargman, D., & Tenenbaum, G. (2007).** The effect of attentional coping strategies on perceived exertion in a cycling task. *Journal of Applied Sport Psychology*, 19(3), 352–363.
- Stenseng, F., Haugen, T., Torstveit, M. K., & Høigaard, R. (2015).** When it's “all about the bike”-intrapersonal conflict in light of passion for cycling and exercise dependence. *Sport, Exercise, and Performance Psychology*, 4(2), 127–139.
- Stevens, C. J., Mauger, A. R., Hassmén, P., & Taylor, L. (2018).** Endurance Performance is Influenced by Perceptions of Pain and Temperature: Theory, Applications and Safety Considerations. *Sports Medicine*, 48, 525–537
- Stevinson, C. D., & Biddle, S. J. H. (1998).** Cognitive orientations in marathon running and “hitting the wall.” *British Journal of Sports Medicine*, 3(32), 229–234.
- Stöggel, T., Pellegrini, B., & Holmberg, H. C. (2018).** Pacing and predictors of performance during cross-country skiing races: A systematic review. *Journal of Sport and Health Science*, 7(4), 381–393.
- Stoll, O. (2019).** Peak performance, the runner's high, and flow. In *APA handbook of sport and exercise psychology, Exercise psychology (Vol. 2)* (pp. 447–465). American Psychological Association.

- Stone, M. R., Thomas, K., Wilkinson, M., Jones, A. M., Gibson, A. S. C., & Thompson, K. G.** (2012). Effects of deception on exercise performance: Implications for determinants of fatigue in humans. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *44*(3), 534–541.
- Stone, M. R., Thomas, K., Wilkinson, M., Stevenson, E., St. Clair Gibson, A., Jones, A. M., & Thompson, K. G.** (2017). Exploring the performance reserve: Effect of different magnitudes of power output deception on 4,000 m cycling time-trial performance. *PLoS One*, *12*(3), e0173120.
- Strangman, G., Culver, J. P., Thompson, J. H., & Boas, D. A.** (2002). A quantitative comparison of simultaneous BOLD fMRI and NIRS recordings during functional brain activation. *NeuroImage*, *17*(2), 719–731.
- Strobach, T., & Antonenko, D.** (2017). tDCS-Induced Effects on Executive Functioning and Their Cognitive Mechanisms: a Review. *Journal of Cognitive Enhancement*, *1*(1), 49–64.
- Strobach, T., Antonenko, D., Schindler, T., Flöel, A., & Schubert, T.** (2016). Modulation of Executive Control in the Task Switching Paradigm With Transcranial Direct Current Stimulation (tDCS). *Journal of Psychophysiology*, *30*(2), 55–65.
- Strobach, T., Soutschek, A., Antonenko, D., Flöel, A., & Schubert, T.** (2015). Modulation of executive control in dual tasks with transcranial direct current stimulation (tDCS). *Neuropsychologia*, *68*, 8–20.
- Summers, J. J., Kang, N., & Cauraugh, J. H.** (2016). Does transcranial direct current stimulation enhance cognitive and motor functions in the ageing brain? A systematic review and meta-analysis. *Ageing Research Reviews*, *25*, 42–54.
- Suzuki, M., Miyai, I., Ono, T., Oda, I., Konishi, I., Kochiyama, T., & Kubota, K.** (2004). Prefrontal and premotor cortices are involved in adapting walking and running speed on the treadmill: An optical imaging study. *NeuroImage*, *23*(3), 1020–1026.
- Tajima, S., Yamamoto, S., Tanaka, M., Kataoka, Y., Iwase, M., Yoshikawa, E., ... Watanabe, Y.** (2010). Medial orbitofrontal cortex is associated with fatigue sensation. *Neurology Research International*, *2010*: 671421.
- Takahashi, T., Takikawa, Y., Kawagoe, R., Shibuya, S., Iwano, T., & Kitazawa, S.** (2011). Influence of skin blood flow on near-infrared spectroscopy signals measured on the forehead during a verbal fluency task. *NeuroImage*, *57*(3), 991–1002.
- Takakusaki, K., Habaguchi, T., Ohtinata-Sugimoto, J., Saitoh, K., & Sakamoto, T.** (2003). Basal ganglia efferents to the brainstem centers controlling postural muscle tone and locomotion: a new concept for understanding motor disorders in basal ganglia dysfunction. *Neuroscience*, *119*(1), 293–308.
- Tanaka, M., & Watanabe, Y.** (2012). Supraspinal regulation of physical fatigue. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *36*(1), 727–734.
- Tanida, M., Sakatani, K., Takano, R., & Tagai, K.** (2004). Relation between asymmetry of prefrontal cortex activities and the autonomic nervous system during a mental arithmetic task: near infrared spectroscopy study. *Neuroscience Letters*, *369*, 69–74.
- Tayeb, Y., & Lavidor, M.** (2016). Enhancing switching abilities: Improving practice effect by stimulating the dorsolateral pre frontal cortex. *Neuroscience*, *313*, 92–98.
- Taylor, J. J., Borckardt, J. J., Canterberry, M., Li, X., Hanlon, C. A., Brown, T. R., & George, M. S.** (2013). Naloxone-reversible modulation of pain circuitry by left prefrontal RTMS. *Neuropsychopharmacology*, *38*(7), 1189–1197.
- Taylor, J. L., Allen, G. M., Butler, J. E., & Gandevia, S. C.** (2000). Supraspinal fatigue during intermittent maximal voluntary contractions of the human elbow flexors. *Journal of Applied Physiology*, *89*, 305-313.

- Taylor, J. L., Amann, M., Duchateau, J., Meeusen, R., & Rice, C. L. (2016).** Neural contributions to muscle fatigue: From the brain to the muscle and back again. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *48*(11), 2294–2306.
- Taylor, J. L., Butler, J. E., & Gandevia, S. C. (2000).** Changes in muscle afferents, motoneurons and motor drive during muscle fatigue. *European Journal of Applied Physiology*, *83*(2–3), 106–115.
- Taylor, J. L., & Gandevia, S. C. (2008).** A comparison of central aspects of fatigue in submaximal and maximal voluntary contractions. *Journal of Applied Physiology*, *104*(2), 542–50
- Taylor, J. L., Todd, G., & Gandevia, S. C. (2006).** Evidence for a supraspinal contribution to human muscle fatigue. *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology*, *33*(4), 400–405.
- Temesi, J., Arnal, P. J., Davranche, K., Bonnefoy, R., Levy, P., Verges, S., & Millet, G. Y. (2013).** Does central fatigue explain reduced cycling after complete sleep deprivation? *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *45*(12), 2243–2253.
- Tempest, G. D., Davranche, K., Brisswalter, J., Perrey, S., & Radel, R. (2017).** The differential effects of prolonged exercise upon executive function and cerebral oxygenation. *Brain and Cognition*, *113*, 133–141.
- Tempest, G. D., Eston, R. G., & Parfitt, G. (2014).** Prefrontal Cortex Haemodynamics and Affective Responses during Exercise: A Multi-Channel Near Infrared Spectroscopy Study. *PLoS One*, *9*(5), e95924.
- Tesarz, J., Schuster, A. K., Hartmann, M., Gerhardt, A., & Eich, W. (2012).** Pain perception in athletes compared to normally active controls: A systematic review with meta-analysis. *Pain*, *153*(6), 1253–1262.
- Thomas, K., Elmeua, M., Howatson, G., & Goodall, S. (2016).** Intensity-dependent contribution of neuromuscular fatigue after constant-load cycling. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *48*(9), 1751–1760.
- Townsend, J. D., Torrisi, S. J., Lieberman, M. D., Sugar, C. A., Bookheimer, S. Y., & Altshuler, L. L. (2013).** Frontal-Amygdala connectivity alterations during emotion downregulation in bipolar disorder. *Biological Psychiatry*, *73*(2), 127–135.
- Tremblay, S., Lepage, J. F., Latulipe-Loiselle, A., Fregni, F., Pascual-Leone, A., & Théoret, H. (2014).** The uncertain outcome of prefrontal tDCS. *Brain Stimulation*, *7*(6), 773–783.
- Turner, R. S., & Desmurget, M. (2010).** Basal ganglia contributions to motor control: a vigorous tutor. *Current Opinion in Neurobiology*, *20*(6), 704–716.
- Ushiyama, J., Katsu, M., Masakado, Y., Kimura, A., Liu, M., & Ushiba, J. (2011).** Muscle fatigue-induced enhancement of corticomuscular coherence following sustained submaximal isometric contraction of the tibialis anterior muscle. *Journal of Applied Physiology*, *110*(5), 1233–1240.
- Vallerand, R. J., Deci, E. L., & Ryan, R. M. (1987).** Intrinsic motivation in sport. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, *15*, 389–425.
- Van Cutsem, J., Marcora, S., De Pauw, K., Bailey, S., Meeusen, R., & Roelands, B. (2017).** The Effects of Mental Fatigue on Physical Performance: A Systematic Review. *Sports Medicine*, *47*(8), 1569–1588.
- Van Diepen, R. M., Foxe, J. J., & Mazaheri, A. (2019).** The functional role of alpha-band activity in attentional processing: the current zeitgeist and future outlook. *Current Opinion in Psychology*, *29*, 229–238.
- Van Duinen, H., Renken, R., Maurits, N., & Zijdwind, I. (2007).** Effects of motor fatigue on human brain activity, an fMRI study. *NeuroImage*, *35*(4), 1438–1449.

- Vargas, V. Z., Baptista, A. F., Pereira, G. O. C., Pochini, A. C., Ejnisman, B., Santos, M. B., ... Hazime, F. A. (2018).** Modulation of isometric quadriceps strength in soccer players with transcranial direct current stimulation: A crossover study. *Journal of Strength and Conditioning Research*, *32*(5), 1336–1341.
- Villamar, M. F., Volz, M. S., Bikson, M., Datta, A., Dasilva, A. F., & Fregni, F. (2013).** Technique and considerations in the use of 4x1 ring high-definition transcranial direct current stimulation (HD-tDCS). *Journal of Visualized Experiments*, *77*: e50309.
- Villringer, A., Planck, J., Hock, C., Schleinkofer, L., & Dirnagl, U. (1993).** Near infrared spectroscopy (NIRS): A new tool to study hemodynamic changes during activation of brain function in human adults. *Neuroscience Letters*, *154*(1–2), 101–104.
- Vitor-Costa, M., Okuno, N. M., Bortolotti, H., Bertollo, M., Boggio, P. S., Fregni, F., & Altimari, L. R. (2015).** Improving cycling performance: Transcranial direct current stimulation increases time to exhaustion in cycling. *PLoS ONE*, *10*(12), e0144916.
- Vlachopoulos, S. P., Karageorghis, C. I., & Terry, P. C. (2000).** Motivation profiles in sport: A self-determination theory perspective. *Research Quarterly for Exercise and Sport*, *71*(4), 387–397.
- Vogt, B. A. (2005).** Pain and emotion interactions in subregions of the cingulate gyrus. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*(7), 533–44.
- Volle, E., & Levy, R. (2014).** Rôle du cortex préfrontal dans l'adaptation comportementale chez l'homme. *Médecine/Sciences*, *30*(02), 179–185.
- Wallace, P. J., McKinlay, B. J., Coletta, N. A., Vlaar, J. I., Taber, M. J., Wilson, P. M., & Cheung, S. S. (2017).** Effects of Motivational Self-Talk on Endurance and Cognitive Performance in the Heat. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *49*(1), 191–199.
- Walter, G., Vandeborne, K., Elliott, M., & Leigh, J. S. (1999).** In vivo ATP synthesis rates in single human muscles during high intensity exercise. *Journal of Physiology*, *519*(3), 901–910.
- Weinberg, R. S., Miller, A., & Horn, T. (2012).** The influence of a self-talk intervention on collegiate cross-country runners. *International Journal of Sport and Exercise Psychology*, *10*(2), 123–134.
- Weinberg, R. S., Smith, J., Jackson, A., & Gould, D. (1984).** Effect of association, dissociation and positive self-talk strategies on endurance performance. *Canadian Journal of Applied Sport Sciences*, *9*(1), 25–32.
- Weineck, J. (1983).** *Manuel d'entraînement*. Paris, Vigot.
- Weir, J. P. (1996).** The effects of joint angle on electromyographic indices of fatigue. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *73*(3–4), 387–392.
- Westerblad, H., Allen, D. G., & Lännergren, J. (2002).** Muscle fatigue: Lactic acid or inorganic phosphate the major cause? *News in Physiological Sciences*, *17*(1), 17–21.
- WHO. (2019).** NCDs | Global action plan on physical activity 2018–2030: more active people for a healthier world. World health organisation.
- WHO. (2010).** Global Recommendations on Physical Activity for Health. World health organisation.
- Whyte, G. P. (2008).** Clinical significance of cardiac damage and changes in function after exercise. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, *40*(8), 1416–1423.
- Wiethoff, S., Hamada, M., & Rothwell, J. C. (2014).** Variability in Response to Transcranial Direct Current Stimulation of the Motor Cortex. *Brain Stimulation*, *7*(3), 468–475.
- Williams, E. L., Jones, H. S., Andy Sparks, S., Marchant, D. C., Midgley, A. W., & McNaughton, L. R. (2015a).** Competitor presence reduces internal attentional focus and improves 16.1km cycling time trial performance. *Journal of Science and Medicine in Sport*, *18*(4), 486–491.

- Williams, E. L., Jones, H. S., Andy Sparks, S., Marchant, D. C., Midgley, A. W., & Mc Naughton, L. R. (2015b).** Altered Psychological Responses to Different Magnitudes of Deception during Cycling. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *47*(11), 2423–2430.
- Williams, P. S., Hoffman, R. L., & Clark, B. C. (2013).** Preliminary evidence that anodal transcranial direct current stimulation enhances time to task failure of a sustained submaximal contraction. *PloS One*, *8*(12), e81418.
- Wilmore, J. H. (1968).** Influence of motivation on physical work capacity and performance. *Journal of Applied Physiology*, *24*(4), 459–463.
- Wörsching, J., Padberg, F., Ertl-Wagner, B., Kumpf, U., Kirsch, B., & Keeser, D. (2016).** Imaging transcranial direct current stimulation (tDCS) of the prefrontal cortex—correlation or causality in stimulation-mediated effects? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *69*, 333–356.
- Wray, S., Cope, M., Delpy, D. T., Wyatt, J. S., & Reynolds, E. O. R. (1988).** Characterization of the near infrared absorption spectra of cytochrome aa3 and haemoglobin for the non-invasive monitoring of cerebral oxygenation. *BBA - Bioenergetics*, *933*(1), 184–192.
- Wu, Y. J., Tseng, P., Chang, C. F., Pai, M. C., Hsu, K. Sen, Lin, C. C., & Juan, C. H. (2014).** Modulating the interference effect on spatial working memory by applying transcranial direct current stimulation over the right dorsolateral prefrontal cortex. *Brain and Cognition*, *91*, 87–94.
- Zedelius, C. M., Veling, H., & Aarts, H. (2012).** When unconscious rewards boost cognitive task performance inefficiently: the role of consciousness in integrating value and attainability information. *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*: 219
- Zghal, F., Cottin, F., Kenoun, I., Rebaï, H., Moalla, W., Dogui, M., ... Martin, V. (2015).** Improved tolerance of peripheral fatigue by the central nervous system after endurance training. *European Journal of Applied Physiology*, *115*(7), 1401–1415.
- Zmigrod, S., Zmigrod, L., & Hommel, B. (2016).** Transcranial direct current stimulation (tDCS) over the right dorsolateral prefrontal cortex affects stimulus conflict but not response conflict. *Neuroscience*, *322*, 320–325.