



HAL
open science

Bases cérébrales de la Facilitation-Inhibition Sociale chez l'enfant et l'adulte : pourquoi la simple présence d'un pair modifie-t-elle nos performances cognitives ?

Leslie Tricoche

► To cite this version:

Leslie Tricoche. Bases cérébrales de la Facilitation-Inhibition Sociale chez l'enfant et l'adulte : pourquoi la simple présence d'un pair modifie-t-elle nos performances cognitives ?. Neurosciences [q-bio.NC]. Université de Lyon, 2022. Français. NNT : 2022LYSE1108 . tel-04196751

HAL Id: tel-04196751

<https://theses.hal.science/tel-04196751>

Submitted on 5 Sep 2023

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.



N°d'ordre NNT : 2022LYSE1108

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON

opérée au sein de
l'Université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Doctorale N°476
Neurosciences et Cognition

Spécialité de doctorat : Neurosciences
Discipline : Cognition Sociale

Soutenue publiquement le 27/06/2022, par :
Leslie Tricoche

Bases cérébrales de la Facilitation/Inhibition Sociale chez l'enfant et l'adulte : pourquoi la simple présence d'un pair modifie-t-elle nos performances cognitives ?

Devant le jury composé de :

Dumontheil, Iroise
Grosbras, Marie-Hélène
Normand, Alice
Borst, Grégoire
Rossetti, Yves
Prado, Jérôme
Pélisson, Denis
Meunier, Martine

P.U., CBCD, Birkbeck Université de Londres
C.R., LNC, Université Aix-Marseille
M.C., LAPSCO, Université Clermont-Auvergne
P.U., LaPsyDé, Université de Paris
P.U., CRNL, Université de Lyon 1
C.R., CRNL, Université de Lyon 1
D.R., CRNL, Université de Lyon 1
D.R., CRNL, Université de Lyon 1

Rapporteure
Rapporteure
Examinatrice
Examinateur
Président
Examinateur
Directeur de thèse
Co-directrice de thèse

Résumé

La simple présence d'un pair peut moduler positivement ou négativement notre comportement et nos performances dans la tâche que nous sommes en train d'effectuer. Bien décrit sur le plan comportemental, avec globalement une facilitation pour les tâches simples et maîtrisées et une inhibition pour les tâches complexes ou nouvellement acquises, cet effet de Facilitation/Inhibition Sociale reste énigmatique quant à ses substrats cérébraux et à sa trajectoire développementale : 1) Quel est le mécanisme cérébral de la Facilitation/Inhibition Sociale ? 2) Est-il différent entre l'enfance et l'âge adulte ? 3) Quels modérateurs peuvent rendre compte de sa variabilité interindividuelle, c'est-à-dire les facteurs expliquant que certains individus montrent un effet plus important que d'autres ? Afin de répondre à ces questions, mes travaux de thèse ont utilisé des approches comportementale, d'imagerie fonctionnelle (IRMf) et de modélisation computationnelle pour étudier deux populations de volontaires sains : des enfants (8-13 ans) et des jeunes adultes (20-35 ans). Nos résultats principaux sont que 1) le mécanisme cérébral de la Facilitation/Inhibition Sociale implique à la fois des réseaux liés à la tâche en cours et des réseaux domaine-général incluant les réseaux attentionnel, de la Théorie de l'esprit (ToM) et motivationnel/émotionnel. Aussi, le sens de modulation de ces différents réseaux induit soit une facilitation, soit une inhibition sociale sur les performances des participants. 2) Le mécanisme est similaire chez l'enfant et l'adulte, donc mature dès 10 ans. 3) Il existe à la fois une variabilité inter- et intra-individuelle, non encore expliquée, nécessitant une meilleure compréhension des modérateurs de la Facilitation/Inhibition Sociale. Ainsi, la simple présence d'une personne module l'activité de différents réseaux, ce qui modifie l'équilibre général des activités cérébrales liées à la tâche, et mène soit à une facilitation, soit à une inhibition sociale, et ce dès l'enfance. Différents modérateurs, indépendants de la tâche en cours, comme la confiance en soi ou la résistance à l'influence des pairs pourraient biaiser cet équilibre dans un sens ou dans l'autre, expliquant pourquoi les individus ne sont pas influencés de la même façon.

Mots-clés : Facilitation/Inhibition Sociale, simple présence, attention, ToM, développement, IRMf, pair familial

Abstract

Peer presence modulates positively or negatively our behavior and performance in our current task. This Social Facilitation/Inhibition effect is well described at the behavioral level, with a facilitation for simple and mastered tasks, and an inhibition for complex or newly acquired tasks, but its neural bases and developmental trajectory remain unknown: 1) What is the brain mechanism underlying Social Facilitation/Inhibition? 2) Is it different between childhood and adulthood? 3) What moderators can account for its inter-individual variability, i.e. the factors explaining that some individuals show a greater effect than others? To answer these questions, my thesis research used behavioral approaches, functional imaging (fMRI) and computational modeling on two populations of healthy volunteers: children (8 to 13 years) and young adults (20 to 35 years). The main results are that 1) the Social Facilitation/Inhibition brain mechanism involves widespread substrates, with both networks related to the current task and the domain-general attentional, Theory of Mind (ToM) and motivational/emotional networks. The way these networks are modulated by peer presence leads to either a social facilitation or inhibition on participants' performance. 2) The mechanism is similar in children and adults, i.e. largely mature by 10 years of age. 3) There is both an inter- and intra-individual variability, not yet explained, requiring a better understanding of the moderators of Social Facilitation/Inhibition. In conclusion, the mere presence of another person modulates several networks, thus modifying the general balance of brain activities linked to the task, and leads either to a social facilitation or an inhibition, and this from childhood onward. Several moderators, independent of the task at hand, such as self-confidence or resistance to peer influence, could bias the balance shift in one direction or the other and thus explain why individuals are influenced differently.

Keywords: Social Facilitation/Inhibition, mere presence, attention, ToM, development, fMRI, familiar peer

Ce manuscrit de thèse j'y ai pensé longtemps, mais jamais je n'ai imaginé avoir à écrire ces quelques mots. Dans les derniers instants de rédaction pourtant mes pensées vont vers toi et aujourd'hui cette thèse t'es dédiée. A toi qui pendant ces 4 années était présent, curieux de mon avancée et parfois soucieux de mes moments de doute. A toi qui en un temps record débarquait à Lyon pour réparer, emménager, déménager et finalement se remémorer tous nos bons moments, un verre de blanc dans une main, un bout de brioche pralinée dans l'autre. Je te remercie d'avoir fait partie des piliers qui m'ont guidé jusque-là. On ne sait jamais vraiment comment rendre hommage à ceux que l'on aime, mais j'espère qu'avec celui-ci tu ne douteras jamais d'à quel point tu comptais.

Le 27 juin prochain un siège restera inoccupé devant moi, témoin du vide que tu as laissé dans nos vies.

Table des matières

PREAMBULE	1
INTRODUCTION	3
I) LA PSYCHOLOGIE SOCIALE : L'APPORT DE PLUS D'UN SIECLE D'ETUDES.....	3
1. <i>Définition et premières preuves de concept</i>	3
2. <i>L'effet de FIS : un phénomène ubiquitaire</i>	4
a. Tous les types de présence.....	4
b. Toutes les espèces.....	9
c. Tous les comportements et toutes les tâches.....	13
d. Tous les âges.....	19
e. Des modulations interindividuelles.....	21
3. <i>Les théories</i>	24
a. Zajonc et la théorie de l'éveil	24
b. Baron et la théorie du conflit-distraktion	25
c. Cottrell et la théorie de l'appréhension de l'évaluation	26
d. Coexistence des théories et modèle attentionnel	28
e. Limites des approches comportementales et nouveaux enjeux.....	29
II) L'IMPLICATION RECENTE DES NEUROSCIENCES.....	33
1. <i>Un mécanisme tâche-spécifique</i>	34
2. <i>Un mécanisme domaine-général</i>	42
a. Le cerveau social : les réseaux des neurones miroirs et de la théorie de l'esprit.....	43
b. Les réseaux attentionnel, motivationnel et émotionnel.....	52
3. <i>Des réseaux co-existants et complémentaires</i>	57
4. <i>Le développement du mécanisme de FIS</i>	64
a. La FIS durant l'enfance : quels sont les enjeux ?.....	64
b. Le mécanisme de la simple présence dans la prise de décision chez l'adolescent.....	71
c. L'approche développementale via les comparaisons entre les âges	73
III) ENJEUX DE CES TRAVAUX DE THESE	77
1. <i>Objectifs du Chapitre ①</i>	80
2. <i>Objectifs du Chapitre ②</i>	83
3. <i>Objectif commun aux deux chapitres : comprendre les modulations interindividuelles</i> 86	
CHAPITRE ①.....	88
PREMIERE ETUDE DU CHAPITRE ① : LES EFFETS DE LA PRESENCE D'UN PAIR SUR LES MOUVEMENTS DES YEUX ET L'ATTENTION (ARTICLE PUBLIE DANS <i>FRONTIERS IN BEHAVIORAL NEUROSCIENCE</i>).....	89
AVANT-PROPOS A LA SECONDE ETUDE DU CHAPITRE ①.....	103
LES BASES CEREBRALES DE LA FACILITATION ET DE L'INHIBITION SOCIALES : COMMENT LA SIMPLE PRESENCE D'UN PAIR AFFECTE LES MOUVEMENTS OCULAIRES ELEMENTAIRES (ARTICLE EN PREPARATION).....	104

AVANT-PROPOS AU CHAPITRE ②.....	148
CHAPITRE ②.....	149
L'EFFET DE LA PRESENCE D'UN PAIR SUR DES TACHES DE COMPARAISONS DE NUMEROSITE ET DE PHONOLOGIE CHEZ LES ENFANTS DE 8 A 10 ANS : QUAND TRAVAILLER AVEC UN CAMARADE DE CLASSE REND LES ENFANTS PLUS ADULTES (ARTICLE PUBLIE DANS <i>BIOLOGY</i>)	150
AVANT-PROPOS A LA SECONDE ETUDE DU CHAPITRE ②.....	171
LA PRESENCE D'UN PAIR INDUIT DES CHANGEMENTS D'ACTIVITE DANS DES RESEAUX INDEPENDANTS A LA TACHE, C'EST-A-DIRE AU SEIN DES RESEAUX DOMAINE-GENERAL CHEZ LES ENFANTS ET LES ADULTES (ARTICLE DEPOSE DANS <i>BIORXIV</i> ET SOUMIS A <i>NEUROIMAGE</i>)	172
DISCUSSION GENERALE.....	208
I) RAPPEL DES OBJECTIFS DE CES TRAVAUX DE THESE	208
1. <i>Objectif un : montrer que le mécanisme de FIS fait intervenir plusieurs réseaux à la fois tâche-spécifique et domaine-général, modulés différemment selon qu'il s'agisse d'une facilitation ou d'une inhibition sociale</i>	208
1. <i>Objectif deux : explorer la trajectoire développementale de l'effet de FIS en comparant enfants et adultes.....</i>	210
2. <i>Objectif complémentaire : identifier les modérateurs de l'effet de FIS, responsables de la variabilité interindividuelle.....</i>	210
II) LE MECANISME DE FIS CHEZ L'HOMME SOLLICITE PLUSIEURS RESEAUX.....	212
1. <i>Les réseaux domaine-général sont impliqués.....</i>	212
2. <i>Quelques preuves pour l'implication des réseaux tâche-spécifique</i>	215
3. <i>Interdépendance des réseaux sous-tendant l'effet de FIS.....</i>	217
4. <i>Une modulation différenciée entre la facilitation et l'inhibition sociale</i>	221
5. <i>Qu'en est-il des autres espèces animales ?</i>	229
III) LE MECANISME DE FIS EST DEJA EN PLACE CHEZ L'ENFANT.....	231
1. <i>L'effet de FIS chez l'enfant.....</i>	231
2. <i>Un mécanisme mature mais qui continue de se raffiner.....</i>	232
IV) MODULATIONS INTER- ET INTRA-INDIVIDUELLES	234
CONCLUSION	236
REMERCIEMENTS.....	237
BIBLIOGRAPHIE.....	241

A toi sérendipité.

Préambule

Lina vient de gagner une minute sur son temps de course habituel juste parce qu'Arya est venue la voir s'entraîner aujourd'hui. Pourquoi cela s'est-il produit ? Comment la simple présence d'Arya a pu changer la performance de Lina ? Quel est le mécanisme en jeu dans cette forme basique d'influence sociale ? Cette question est fondamentale lorsque l'on sait que la majorité de nos actions et comportements du quotidien sont réalisés en présence d'autrui, en particulier en présence de nos pairs, et que peu importe que Lina soit en train de courir, faire des mots croisés, apprendre à tricoter ou manger du popcorn devant un film : elle sera toujours influencée par la simple présence d'Arya. Les humains, mais plus généralement les primates, sont des êtres profondément sociaux, décrits comme étant ultra-sociaux (Kampis & Southgate, 2020). En effet, leur environnement social est complexe, dynamique et omniprésent, avec un besoin quasi-permanent d'évoluer entourés des autres. Dans une revue récente, Rauchbauer et Grosbras introduisaient d'ailleurs leurs propos en disant « dans notre vie sociale du quotidien, nous alignons inconsciemment et automatiquement notre comportement par rapport aux personnes qui nous entourent » (Rauchbauer & Grosbras, 2020). De nombreux exemples comme la crise récente du coronavirus montrent que l'absence d'interactions sociales quelles qu'elles soient est délétère pour l'individu et sa survie (Atzil et al., 2018; Bethell et al., 2021; Chu et al., 2020; Labrague et al., 2021). Mais les primates sont-ils les seuls animaux à évoluer dans un environnement social et à être sujets à l'influence d'autrui ? Connaissez-vous un animal qui ne soit pas social ? C'est-à-dire un animal qui n'aurait pas besoin de partenaires pour se reproduire, ni pour élever sa progéniture, qui pourrait grandir, survivre et se développer seul sans soins parentaux, et qui n'aurait durant sa vie aucun contact ni interaction avec d'autres membres de son espèce ? Non. Bien que certains animaux comme l'ornithorynque, le paresseux et autres crustacés, se rapprochent de cette description car rarement observés en présence de congénères, ils sont plutôt considérés comme des animaux solitaires qu'asociaux. Ils ont une organisation sociale limitée mais maintiennent malgré tout certaines communications à distance via des vocalisations ou des marquages olfactifs et hormonaux. Comme tous les animaux sont sociaux, et qu'ils sont tous confrontés à la présence de leurs congénères au cours de leur vie, alors l'influence de la simple présence d'autrui est universelle. **Comprendre son mécanisme, son évolution, sa trajectoire**

développementale ou ses sources de variabilités est donc un enjeu majeur pour les sciences sociales. Savoir comment le comportement de Lina est impacté en présence d'Arya est une question présente dans la littérature depuis plus d'un siècle comme décrit dans la partie introductive de cette thèse. Mais que se passe-t-il dans le cerveau de Lina lorsqu'Arya est présente ? Ces activités cérébrales sont-elles les mêmes que Lina ait 10 ou 20 ans ? Et existe-t-il des différences entre Lina, extravertie et sûre d'elle, et son ami Liam plus réservé et très sensible à ce que son entourage pense de lui ? Voici les questions principales auxquelles ces travaux de thèse ont l'ambition de répondre. Au-delà de cet objectif principal, comprendre ces formes simples d'influence sociale permettrait également de mieux appréhender les contextes sociaux complexes comme les comportements coopératifs, agressifs et de défense, les relations dominant-subordonné, les soins maternels ou encore les processus émotionnels, d'imitation et d'apprentissage social (Arioli & Canessa, 2019; P. Chen & Hong, 2018; Quesque et al., 2021; Rauchbauer & Grosbras, 2020; Sokolowski, 2010). Malgré cette omniprésence sociale, les neurosciences cognitives se sont longtemps bornées à l'étude des individus en temps qu'êtres isolés, sans tenir compte des influences que pouvaient avoir plusieurs individus les uns par rapport aux autres en coexistant dans un même environnement. C'est la psychologie sociale¹ qui, en s'intéressant à l'étude des individus non plus comme des êtres isolés mais au contraire profondément sociaux, a la première mis en évidence l'effet de la simple présence d'autrui.

¹ « *La psychologie sociale est la science qui étudie le comportement de l'individu dès lors que son comportement stimule d'autres individus, ou est lui-même une réaction à leur comportement ; et qui décrit la conscience de l'individu dès qu'il s'agit d'une conscience d'objets sociaux et de réactions sociales. Plus brièvement, la psychologie sociale est l'étude du comportement social et de la conscience sociale de l'individu* » (F. H. Allport, 1924).

Introduction

I) La psychologie sociale : l'apport de plus d'un siècle d'études

1. Définition et premières preuves de concept

« La simple présence se définit comme la modulation, positive ou négative, des performances d'un individu dans la réalisation d'une tâche du fait de la présence d'un autre individu, peu importe que cette présence soit réelle ou imaginée ».

Cette définition tenant son origine de la psychologie sociale, repose sur l'idée que l'ensemble de nos comportements, pensées et sentiments sont influencés par les autres, du fait de leur simple présence, et ce peu importe que cette présence soit réelle ou imaginée (G. Allport, 1954). Les effets de la simple présence d'un congénère constituent la forme la plus élémentaire des influences sociales. Négatives ou positives, ces influences ont généralement été englobées sous le terme de « Facilitation Sociale ». Ce terme a été proposé pour la première fois par Allport, en 1924, mais les premières preuves expérimentales de cette forme élémentaire d'influence sociale remontent à la fin du XIX^{ème} siècle, notamment avec la double étude de Triplett, depuis référencée comme pionnière (Triplett, 1898). Dans une première partie il observe des cyclistes et note que ceux-ci sont plus rapides en compétition contre une autre personne qu'en course contre la montre. Dans une seconde partie plus expérimentale, Triplett teste 40 enfants dans une tâche motrice dont l'objectif est de tourner le plus vite possible un moulinet sur un dispositif s'apparentant à une canne à pêche. Les enfants sont testés alternativement soit seuls, soit à deux (en compétition). La conclusion principale de cette étude est que la majorité des enfants tournent le moulinet plus rapidement en compétition que seuls. Bien que cette étude ait depuis été critiquée d'un point de vue statistique (Stroebe, 2012; Strube, 2005), elle suggérait néanmoins pour la première fois que la présence d'autrui permettait d'améliorer les performances individuelles (= Facilitation Sociale), et donnait le 'la' à plus d'un siècle d'expérimentations sur ce phénomène. Depuis, de nombreuses études ont montré que cet effet n'est pas forcément positif, et qu'il peut aussi détériorer les performances. La première de ces études est celle de Pessin en 1933 qui montre

une diminution des performances de mémoire de travail des participants lorsque testés en présence d'autrui par rapport à testés seuls (= Inhibition Sociale) (Pessin, 1933). Le terme de Facilitation Sociale est néanmoins resté et, comme indiqué plus haut, est assez traditionnellement utilisé pour désigner tous les effets de la présence d'autrui, positifs et négatifs. Néanmoins, par souci de clarté, nous utiliserons le terme de **Facilitation/Inhibition Sociale (FIS)** dans la suite de ce manuscrit. Pour expliquer cette dualité, Zajonc propose dès 1965 que la présence d'autrui est **facilitatrice pour des tâches simples ou maîtrisées**, et **inhibitrice pour des tâches complexes ou nouvellement acquises**. La méta-analyse réalisée par Bond et Titus vingt ans plus tard confirme, entre autres, cette hypothèse (C F Bond & Titus, 1983). Depuis lors, on considère que la difficulté d'une tâche est le modérateur principal de l'effet de FIS. Ainsi Lina, adepte de la course, est facilitée par la présence d'Arya : son chronomètre est donc réduit. Par contre, si Lina doit réaliser un exercice d'espagnol en présence d'Arya, alors qu'elle vient tout juste de commencer à apprendre cette langue, elle est moins rapide et/ou fait plus d'erreurs que si elle avait effectué cet exercice seule.

2. L'effet de FIS : un phénomène ubiquitaire

En un siècle, les preuves expérimentales en faveur de l'effet de FIS se sont accumulées. Cette littérature montre que l'effet de FIS est un phénomène ubiquitaire à plusieurs niveaux.

a. Tous les types de présence

L'une des premières questions à laquelle ont voulu répondre les études en psychologie sociale est de savoir quel type de présence permet d'induire et de moduler l'effet de FIS. A savoir : quel rôle doit tenir Arya ? Son degré de familiarité avec Lina est-il important ? Et si Arya n'est pas vraiment là mais que Lina le croit ? Enfin, comment réagirait Lina si Arya vient la voir accompagnée de Liam ?

Les observations de Triplett, comme d'autres études par la suite, montrent que la **coaction** (lorsqu'une ou plusieurs autre(s) personne(s) effectue(nt) la même tâche au même moment que le participant) est l'une des formes de présence possible. Elle s'applique en particulier lorsque les participants font la tâche en parallèle avec chacun un objectif individuel, sans connaître les choix et performances du(es) partenaires (Liu et al., 2017; Muller & Butera, 2007). Outre la coaction, une seconde forme de présence a été mise en exergue par Zajonc

(R. Zajonc, 1965). Pour lui, la simple présence d'une personne, en tant que spectateur passif, suffit à induire un effet, et la personne présente n'a donc pas besoin d'intervenir d'une quelconque façon dans la tâche que le participant réalise. C'est ce qu'il a appelé l'effet d'audience (pour une synthèse de ces études voir Guerin, 2010). Plusieurs études ont par la suite montré que l'**effet d'audience** fonctionne également s'il n'y a pas d'observation, c'est-à-dire lorsqu'autrui est présent mais ne peut connaître la performance du participant, ni même l'observer réaliser la tâche (voir notamment Markus, 1978). Enfin, autrui peut au contraire avoir un rôle beaucoup plus actif, en évaluant la performance du participant au cours de la tâche. Cet **effet d'évaluation** a également été mis en évidence dans de nombreuses études comme celles de Normand, Bouquet et Croizet (2014), de Claypoole et Szalma (2018) ou encore de Belletier et Camos (2018). Plusieurs études ont par ailleurs montré que c'est cette présence évaluative qui induit le plus fort effet de FIS (Belletier et al., 2015; Cohen, 1980; Dickerson et al., 2008). L'évaluation induit une pression supplémentaire, possiblement motivante pour réussir la tâche, mais qui peut aller jusqu'au phénomène du « choking under pressure », que l'on peut traduire par une suffocation sous la pression et qui induit dans ce cas une détérioration de la performance lorsque l'individu est évalué (Belletier et al., 2015). Cet effet négatif est d'autant plus retrouvé que l'enjeu pour réussir la tâche est fort. L'appréhension d'être évalué a d'ailleurs été au cœur de l'une des théories de l'effet de FIS dont nous parlerons dans la suite de cette introduction.

Un autre phénomène à considérer est la comparaison sociale, qui peut venir s'ajouter à l'effet de FIS, en particulier pour la coaction. Il induit la mise en place involontaire d'une comparaison entre les individus, ce qui peut être négatif. La comparaison sociale est une seconde forme d'influence sociale élémentaire proche de la FIS, mais néanmoins plus complexe. Elle a également été très étudiée par la psychologie sociale. Elle se réfère au fait qu'un individu est plus performant lorsqu'il est associé à d'autres individus légèrement meilleurs que lui dans la tâche qu'il réalise, mais qu'il est inhibé si les autres sont bien meilleurs que lui dans cette tâche. Elle peut donc être soit bénéfique pour le sujet, agissant comme une motivation à réussir la tâche (Huguet et al., 2001; Muller et al., 2004), soit délétère. Le fait qu'autrui soit effectivement meilleur n'a pas d'importance pour observer ce phénomène, ce qui compte c'est la croyance de l'individu en cet écart de niveau. C'est ce que montre notamment l'effet des stéréotypes sociétaux où le sujet va être moins performant dans une tâche juste parce que ces stéréotypes lui suggèrent qu'il est inférieur à d'autres pour la réaliser (Jamieson &

Harkins, 2007; Mazerolle et al., 2012; Pansu et al., 2016). Des stéréotypes courants sont que, pour le genre, les filles sont moins performantes que les garçons dans des tâches de mathématique mais sont plus performantes pour des tâches de lecture ; et pour l'âge, les personnes âgées sont moins performantes dans des tâches mnésiques que les jeunes adultes. Plus largement, Muller et Butera ont introduit le concept de la menace de l'auto-évaluation où l'individu se compare à un standard de référence, et essaye de combler cette différence, ce qui paradoxalement peut se traduire *in fine* par un effet délétère pour la tâche (Muller & Butera, 2007).

En plus du rôle que va tenir autrui (spectateur, coacteur, évaluateur), son lien avec le sujet peut également moduler l'effet de FIS. Effectivement, dans la littérature on retrouve en fait deux catégories de présence qui chacune induisent un effet de FIS : soit la présence d'une personne inconnue, soit la présence d'une personne familière (ami, parent, conjoint, parmi les plus fréquents). En revanche, peu d'études ont cherché à identifier si ces deux types de présence induisent des effets différents, ni même au sein des différentes présences familières possibles, et ainsi établir un lien entre le degré de familiarité et la force de l'effet de FIS. Parmi elles, Salvy et collaborateurs ont mesuré les différences d'effet sur l'activité physique induit par un pair familial et un pair non familial, et montrent un effet facilitateur plus important dans le cas du pair familial (S. Salvy et al., 2008). Wolf et collaborateurs trouvent également des différences entre la présence d'un ami et celle d'un expérimentateur, avec un effet de FIS plus important avec l'ami que l'expérimentateur (Wolf et al., 2015). Enfin, Gallant et Hadjistavropoulos décrivent plus d'expressions faciales dans une tâche de résistance à la douleur face à des stimuli thermiques chez des participants en présence d'un membre de la famille par rapport à un inconnu (Gallant & Hadjistavropoulos, 2017). Ces résultats suggèrent donc une hiérarchie dans la force de l'effet de FIS : le partenaire familial serait le type de présence conduisant au plus fort effet de FIS, par rapport aux personnes inconnues. Mais une personne inconnue avec un rôle évaluateur montre un effet plus marqué. Notons tout de même que ces études ont été réalisées chez l'humain. La sensibilité à la familiarité étant différente selon l'espèce animale considérée, des preuves supplémentaires sont nécessaires pour étendre ou non ces conclusions aux autres espèces (Guerin, 2010).

A quel point la présence d'autrui doit-elle être concrète et réelle pour qu'un effet de FIS soit observé ? Bien qu'une majorité d'études ait observé ce phénomène lorsqu'autrui est réellement présent dans la pièce, d'autres études ont montré que cette condition n'est pas nécessaire. En effet, l'effet de FIS ne dépend pas d'une présence physique, mais plutôt d'une croyance à cette présence ou observation. Notamment, Risko et Kingstone montrent en 2011 que la simple croyance d'être observé par les expérimentateurs via une caméra « eye-tracker » module le comportement d'exploration visuelle libre (Risko & Kingstone, 2011). De même dans des études récentes d'imagerie fonctionnelle par résonance magnétique (IRMf), autrui n'est pas dans la pièce du scanner avec le participant, mais se trouve à distance et observe celui-ci via des caméras et écrans de contrôle (Chib et al., 2018; Müller-Pinzler et al.,

2015; Van Hoorn et al., 2016; Yoshie et al., 2016). Cette présence ne nécessite pas non plus d'être humaine, mais uniquement d'en présenter certaines caractéristiques. En particulier Park et Catrambone ont mis en évidence un effet de FIS sur 3 tâches distinctes (tâches d'anagrammes, de labyrinthe et d'arithmétique) en utilisant un avatar avec des caractéristiques humaines (apparence et expressions faciales) (Park & Catrambone, 2007). La présence d'un avatar permet aussi d'augmenter l'effort sportif chez des personnes âgées dans une cyber-tâche de cyclisme (Anderson-Hanley et al., 2011). Plus récemment, Spatola et collaborateurs ont abouti à des conclusions similaires en utilisant un robot humanoïde menaçant ou non (Spatola et al., 2018, 2019). Lorsque comparées, les présences humaine et virtuelle induisent des effets de taille similaire sur les performances en mathématiques (Zanbaka et al., 2007). Enfin, une simple image représentant des yeux regardant dans la direction du participant en train d'effectuer une tâche est suffisante pour induire un effet (Bateson et al., 2006; Ernest-Jones et al., 2011), suggérant que plusieurs types d'indices sociaux, même élémentaires, peuvent créer le sentiment d'être observé et déclencher un effet de FIS.

Enfin, l'effet de FIS n'est pas seulement retrouvé pour les dyades, mais également pour les groupes (Addyman et al., 2018; Huguet et al., 2014; Reniers et al., 2017; Wanshaffe, 2002), et des études proposent que plus la taille du groupe augmente, plus l'effet de FIS est important (de Castro & Brewer, 1992; Lumeng & Hillman, 2007; Oliva et al., 2017; Strukelj et al., 2012).

Ainsi, l'ensemble de ces études montre que :

- 1) La FIS est la forme la plus élémentaire des influences sociales, même si d'autres formes simples d'influence existent, telles que la comparaison sociale.
- 2) La présence peut prendre plusieurs formes allant des plus passives comme l'audience, aux plus actives comme la coaction ou l'évaluation, et toutes ces formes induisent un effet de FIS, avec un effet maximum en présence évaluative.
- 3) La familiarité potentialise l'effet de FIS mais n'est pas nécessaire pour l'induire.
- 4) La présence induit un effet de FIS, qu'elle soit réelle ou non, l'important étant le sentiment de présence ou d'observation ressenti par le sujet.
- 5) L'effet de FIS s'opère quel que soit le nombre de personnes présentes.

En somme, si nous reprenons l'exemple de Lina, la présence d'Arya influencera sa performance et ce peu importe qu'Arya soit venue l'observer, courir avec elle ou l'évaluer. Qu'elle soit une inconnue, une amie, sa mère ou sa maîtresse d'école. Qu'elle soit venue seule ou avec Liam. Qu'elle soit physiquement présente ou qu'elle observe à distance via des vidéos. Par contre, le fait qu'Arya soit une personne familière pour Lina ou le fait qu'Arya évalue Lina va accentuer la force de son influence sur la performance.

b. Toutes les espèces

Après la découverte et la description de l'effet de FIS chez l'humain, un grand nombre d'études comparatives ont été effectuées chez l'animal non-humain, tout au long du XX^{ème} siècle afin de savoir si le même effet pouvait être observé. Dans son livre, Guérin (2010) dresse un bilan complet de ces études. Il rapporte en particulier que cet effet est bien universel, modulant autant le comportement de primates non-humains que celui des insectes, en passant par les oiseaux et les mammifères. Au plus proche de nos comportements, les primates non-humains montrent des effets de la présence d'un congénère, qu'il soit observateur ou coacteur, sur leurs performances dans des tâches de récompense ou de manipulation d'objet chez le macaque rhésus (Reynaud et al., 2015; Wechkin, 1970), dans des tâches de réponses conflictuelles chez le babouin (Huguet et al., 2014), dans une tâche de recherche de nourriture chez le capucin (Dindo et al., 2009), ou encore dans une tâche de prise alimentaire chez le chimpanzé (Engelmann et al., 2015). Une particularité intéressante de cette dernière étude est qu'elle a comparé l'effet observé entre les chimpanzés et des enfants de 5 ans. Les résultats de cette comparaison inter-espèce montrent que les enfants, qui pratiquent autant la coopération que la compétition, présentent la même (modeste) facilitation sociale que l'autre soit un observateur ou un coacteur alors que les chimpanzés, dont le style de vie est dominé par la compétition, se caractérisent surtout par une (forte) facilitation en situation de coaction. D'après ces résultats, il pourrait donc y avoir des différences de susceptibilité à la présence d'autrui, reflet de l'environnement social plus ou moins compétitif dans lequel les espèces évoluent. De plus, Caine montre dans une étude chez le tamarin, que la présence d'un expérimentateur humain conduit aussi à des effets de FIS, et que l'on peut donc l'observer entre deux espèces différentes (Caine, 1990).

L'une des recherches sur les sujets non-humains la plus influente dans la littérature sur la FIS, est celle de Zajonc, qui étudie en 1969 le comportement des cafards. Il teste les cafards en

condition de coaction et d'audience, et montre un effet facilitateur pour une tâche simple de course de vitesse entre un point A et un point B, et un effet inhibiteur pour une tâche complexe de navigation dans un labyrinthe (R. B. Zajonc et al., 1969). Cette étude a permis de réconcilier des décennies de données contradictoires en expliquant pourquoi la présence mène parfois à une facilitation et parfois à une inhibition, et a ouvert la voie à la compréhension des mécanismes pouvant l'expliquer, comme nous le verrons dans la suite de cette introduction. Comme le cafard, d'autres insectes et invertébrés sont sensibles à la simple présence, notamment la fourmi (S. C. Chen, 1937; Sakagami & Hayashida, 1962), la drosophile (Connolly, 1968) ou le mille-pattes (Hosey et al., 1985). Le Tableau 1 récapitule de manière non-exhaustive les exemples expérimentaux obtenus chez différentes espèces non-humaines, et souligne la forte proportion d'études ayant utilisé la coaction comme type de présence, ce qui est cohérent par rapport aux situations écologiques chez ces espèces. Il faut cependant être prudent sur les conclusions de certaines de ces études. En effet, une limite des études chez l'animal est que la condition contrôle « seule » n'est pas toujours respectée du fait de la présence permanente de l'expérimentateur durant la tâche (une limite également parfois retrouvée pour l'humain d'ailleurs). De même, dans le cas des coactions, il est souvent difficile de contrôler les interactions sociales actives (via les différentes modalités sensorielles) qui peuvent rentrer en jeu, limitant les arguments en faveur de la simple présence. Une étude précédente menée au sein de notre équipe a néanmoins contrôlé ces deux paramètres et retrouve bien un effet de FIS chez le macaque identique en audience et en coaction et présent en dehors de toute présence humaine (Reynaud et al., 2015).

Etudes	Espèces	Types de présence	Tâches ou comportements	Directions de l'effet
Allee et Masure (1936)	Perroquet	Coaction	Labyrinthe	Inhibition
Chen (1937)	Fourmis	Coaction	Construction de nid	Facilitation
Rasmussen (1939)	Rat	Coaction	Conditionnement de peur	Inhibition
Winslow (1944)	Chat	Coaction	Course	Inhibition
James et Gilbert (1955)	Chien	Coaction	Prise alimentaire	Facilitation
Hale (1956)	Poisson	Coaction	Labyrinthe	Facilitation
Tolman (1964)	Poulet	Coaction	Prise alimentaire	Facilitation
Platt, Yaksh et Darby (1967)	Tatou	Coaction	Prise alimentaire	Facilitation
Connolly (1968)	Drosophile	Audience	Soin corporel	Facilitation
Zajonc et collaborateurs (1969)	Cafard	Coaction & Audience	Labyrinthe	Facilitation & Inhibition
Cooper et Levine (1973)	Souris	Coaction	Prise alimentaire	Inhibition
Lindsay et collaborateurs (1976)	Bélier	Audience	Comportement sexuel	Inhibition
Clayton (1976)	Canard	Audience	Prise alimentaire	Facilitation
Hosey et collaborateurs (1985)	Mille-pattes	Audience	Labyrinthe	Facilitation
Frisch et Koeniger (1994)	Abeille	Coaction	Sommeil & rythme circadien	Facilitation
Dindo et collaborateurs (2009)	Capucin	Audience	Recherche alimentaire	Facilitation
Chabaud et collaborateurs (2009)	Drosophile	Coaction	Mémoire	Facilitation et Inhibition
Anacker et collaborateurs (2010)	Campagnol des prairies	Coaction	Consommation d'alcool	Facilitation
Plautz et Salice (2011)	Escargot	Coaction	Comportement de stress	Facilitation

Huguet et collaborateurs (2014)	Babouin	Coaction	Réponses conflictuelles	Inhibition
Engelmann et collaborateurs (2015)	Chimpanzé	Audience & Coaction	Prise alimentaire	Facilitation
Reynaud et collaborateurs (2015)	Macaque Rhesus	Audience & Coaction	Comportement moteur avec récompense	Facilitation
Gutnick, Weissenbacher, Kuba (2020)	Tortue du Galapagos	Coaction	Apprentissage et mémoire	Facilitation
Levá et Pluháček (2021)	Zèbre	Coaction	Allaitement	Facilitation

Tableau 1 : Quelques études chez l'animal non-humain portant sur l'effet de FIS, classées par date de publication de la plus ancienne à la plus récente.

c. Tous les comportements et toutes les tâches

Manger fait partie de nos comportements sociaux les plus récurrents et ce dès notre naissance. Comprendre l'influence d'autrui sur notre consommation alimentaire peut donc apporter des solutions nouvelles à des enjeux sociétaux importants comme l'obésité infantile, la malnutrition, les comportements anorexiques et boulimiques ou encore l'alcoolisme (Drewett, 2007). Comme le montre le Tableau 1 pour les sujets non-humains, ainsi que diverses études chez l'Homme (Berry et al., 1985; de Castro & Brewer, 1992; Herman, 2015; Lumeng & Hillman, 2007; Nakata & Kawai, 2017; Ruddock et al., 2021) : nous mangeons plus lorsque nous sommes plusieurs autour d'une table. Plus exactement, les personnes qui mangent avec leurs proches (famille ou amis) mangent plus - souvent beaucoup plus et rarement de la salade verte ! - que les personnes qui mangent seules. Cette facilitation sociale sur notre consommation a été et reste un important sujet de recherche car, présente tout le long de la vie - du nourrisson à la personne âgée, elle peut favoriser l'obésité, fléau de santé publique, en particulier chez l'enfant (Herman, 2015).

Mais l'influence de l'autre ne s'arrête pas à la prise alimentaire et impacte d'autres comportements basiques comme dormir. Non seulement la présence d'Arya impacte Lina au cours de sa journée, mais elle peut aussi influencer ses nuits lorsqu'elles se retrouvent pour une soirée pyjama. Des études ont montré que les temps de sommeil et les rythmes circadiens chez des insectes comme l'abeille ou la drosophile sont modulés si les animaux dorment avec un groupe *versus* isolés ou si leur période de sommeil est précédée par un enrichissement social ou non (Eban-rothschild & Bloch, 2014; Eban-Rothschild & Bloch, 2012; Frisch & Koeniger, 1994; Ganguly-Fitzgerald et al., 2006).

Une autre preuve de la littérature qui indique que nous comportements élémentaires sont impactés est l'étude de Markus qui montre en 1978 qu'une présence passive et inattentive rend les étudiants testés plus rapides pour mettre ou enlever leurs propres chaussures (tâche simple maîtrisée), alors qu'ils sont plus lents pour enfiler des habits qu'ils n'ont pas l'habitude de porter (exemple : blouse de laboratoire). Nos actions motrices ne sont donc pas épargnées et de nombreuses investigations (pour une revue voir Strauss, 2002) montrent que la présence d'autrui module l'activité physique et sportive (Barkley et al., 2014; Bell & Yee, 1989; Dube & Tatz, 1991; Gonzales et al., 2019; Kaczmarek et al., 2022; Rittenhouse et al., 2011; S. Salvy et al., 2008; Worryingham & Messick, 1983), les performances manuelles (Kieffer, 1977; Meddock et al., 1971; Triplett, 1898; Wankel, 1977), mais également les mouvements

oculaires (Lunn et al., 2021; McFall et al., 2009; Oliva et al., 2017; Strukelj et al., 2012) ; et que ces effets sont retrouvés chez l'animal non-humain (Ogura & Matsushima, 2011; Sekiguchi & Hata, 2019). En particulier, la littérature sur l'activité physique et sportive fait partie des plus abondantes (Strauss et al., 2021) car tout comme la régulation de la prise alimentaire, augmenter l'activité physique grâce à la présence des autres permet d'aider à combattre les problèmes d'obésité infantile mais également les comportements de sédentarisation auxquels nous faisons face actuellement, notamment à cause du développement des technologies et de l'internet.

En dehors de ses actions, est-ce qu'Arya peut influencer ce que Lina perçoit, ressent et la façon dont elle l'exprime ? De nouveau, la réponse est oui. Par exemple, l'équipe de Chapman a exploré le rire chez des enfants de 7 à 9 ans lors de l'écoute d'histoires amusantes et montre à la fois un effet d'audience (quand un deuxième enfant est passivement présent) et de coaction (quand un deuxième enfant écoute aussi l'histoire). Dans les deux cas, l'effet est facilitateur : les enfants rient et sourient plus en présence d'un autre enfant que seuls (Chapman, 1973; Chapman & Wright, 1976). Toujours chez les enfants, Yarczower et Daruns observent un effet d'inhibition sociale sur l'intensité des expressions faciales des participants en train de regarder différents types de scènes à valence émotionnelle ou non (Yarczower & Daruns, 1982). A l'inverse, d'autres études se sont intéressées aux émotions négatives comme l'anxiété et le stress, voir à des sensations négatives comme la douleur. Dickerson, Mycek et Zaldivar rapportent un taux de stress plus élevé en condition d'évaluation que seuls chez les participants, via la mesure du cortisol et des questionnaires subjectifs (Dickerson et al., 2008). D'autres études cependant ne montrent pas de modulation du stress par la présence d'autrui (Baron et al., 1978), suggérant que le stress pourrait être dû au type de tâche ou au type de présence (évaluateur pour Dickerson, Mycek et Zaldivar ; audience pour Baron Moore et Sanders par exemple). Par ailleurs, Kieffer (1977) montre que l'anxiété et le stress peuvent dans certains cas être bénéfiques. En effet, les participants avec un fort taux d'anxiété sont meilleurs pour une tâche simple en condition sociale par rapport à la condition seule alors que l'inverse est observé pour les participants ayant un faible taux d'anxiété. Les résultats sont inverses pour la tâche complexe (Kieffer, 1977). De même, Davidson et Kelley ont testé des patients psychiatriques dans une tâche stressante en présence ou non d'infirmières (audience) (Davidson & Kelley, 1973). Les résultats montrent que dans ce cas précis, les

infirmières sont associées à un sentiment de sécurité plutôt qu'à une menace, réduisant le stress induit par la tâche chez ces patients. Concernant la douleur, Gallant et Hadjistavropoulos montrent que les sensations ressenties au cours d'une stimulation douloureuse sont rapportées comme plus désagréables par les participants en présence d'un pair inconnu que seuls, et sont également associées à des expressions faciales de peur plus importantes. Par contre si le pair est un membre de la famille, le participant montre globalement des expressions faciales plus importantes que celles-ci soient négatives ou positives (Gallant & Hadjistavropoulos, 2017). De façon similaire, Hurter et collaborateurs montrent qu'un pair familial empathique, observant la tâche via une caméra, augmente la douleur ressentie par le participant par rapport au contexte seul (Hurter et al., 2014). Dans ces deux dernières études la familiarité potentialise donc les sensations ressenties et exprimées par le participant.

Les comportements fondamentaux que nous venons de décrire ont pu être mis en avant sur des espèces animales différentes. Mais chez le primate, et l'humain en particulier, les études se sont penchées sur l'ensemble de nos fonctions cognitives, indispensables pour nos apprentissages à l'école, puis pour notre évolution dans le monde du travail, ainsi que pour notre adaptation et nos interactions en société. Les paragraphes suivants dressent un bilan rapide des effets de FIS retrouvés sur l'attention, la prise de décision, la mémoire, le langage et le raisonnement mathématique.

L'attention est une fonction cognitive particulière dans l'étude de l'effet de FIS, puisqu'elle est au cœur des théories du mécanisme sous-jacent à ce phénomène proposées par la psychologie sociale, comme nous le verrons par la suite. Sans rentrer dans les détails de leurs apports théoriques, ces études montrent que l'effet de FIS module le focus attentionnel lié à la tâche en cours (pour une synthèse complète voir la thèse de Normand, 2013). Cette modulation du focus attentionnel, a été particulièrement étudiée par Huguet et collaborateurs en utilisant le paradigme de la tâche de Stroop. Dans cette tâche, le participant voit des mots désignant des couleurs, eux-mêmes écrits de différentes couleurs. L'objectif de la tâche est d'inhiber le sens du mot et de rapporter la couleur avec laquelle il est écrit. L'interférence de Stroop se produit quand un mot décrivant une couleur est écrit dans une autre couleur (exemple : le mot vert écrit en rouge), et que le participant ne parvient pas à inhiber le mot écrit. Ses réponses sont alors moins justes et/ou plus lentes. Huguet et collaborateurs montrent majoritairement une réduction de l'interférence de Stroop

(synonyme d'une facilitation sociale) en présence sociale principalement associée à une comparaison ascendante (lorsque autrui est identifié comme étant meilleur que nous dans la tâche en cours), que cette présence soit humaine ou robotisée (Huguet et al., 1999; Spatola et al., 2019; Spatola & Normand, 2021). L'effet inverse a parfois été retrouvé avec une augmentation de l'interférence de Stroop dans le cas d'essais avec des stimuli conflictuels ou avec des délais de réponse courts par exemple (synonyme d'une inhibition sociale) (Sharma et al., 2010). Des conclusions similaires sont retrouvées dans d'autres études utilisant la tâche de Stroop (Bouhours et al., 2021; McFall et al., 2009). Belletier et collaborateurs ont quant à eux regardé l'interférence mais sur la tâche de Simon (qui utilisent nos réponses plus rapides et/ou justes pour un stimulus présenté au même endroit que la réponse) et montrent des taux d'erreur plus importants en présence de l'expérimentateur, donc un contrôle attentionnel négativement impacté, mais seulement chez les participants ayant de fortes aptitudes en mémoire de travail (Belletier et al., 2015).

Concernant les tâches purement attentionnelles, l'effet de FIS module à la fois l'attention dans l'espace et l'attention dans le temps (ou autrement dit la vigilance). L'attention spatiale a été étudiée via des tâches de recherche visuelle, et une nouvelle fois les résultats indiquent majoritairement des effets opposés selon la difficulté de la tâche avec une facilitation sociale pour les scènes visuelles simples et une inhibition sociale pour les scènes visuelles complexes (Liu et al., 2017; Liu & Yu, 2017; Muller et al., 2004; Muller & Butera, 2007; Normand et al., 2014; Yu & Wu, 2015). En ce qui concerne l'attention dans le temps, les études, en particulier les travaux de Claypoole et Szalma, ont utilisé des tâches de vigilance comme le Go-NoGo. Elles montrent que la performance s'améliore en présence d'un coacteur (Claypoole & Szalma, 2018b) ou d'un évaluateur (Claypoole & Szalma, 2018a; Claypoole et al., 2019), mais indiquent des résultats plus hétérogènes pour l'effet d'audience (Claypoole & Szalma, 2018a; Claypoole & Szalma, 2017).

Il y a deux axes majeurs de recherche concernant la modulation de la prise de décision par la présence d'autrui : la prise de risque (choisir volontairement un comportement comportant une certaine probabilité de conséquences négatives) et les décisions prosociales (opter pour un comportement bénéficiant à autrui quitte à se sacrifier soi-même). Et les deux axes se concentrent sur une période de développement particulière, l'adolescence, où ces prises de décision sont exacerbées du fait d'une plus grande sensibilité aux pairs. Les études montrent

que la présence d'autrui augmente les prises de décision risquées chez l'adolescent, que celles-ci soient associées à une récompense monétaire ou non, dans diverses tâches : Columbia Card Task (CCT) (Somerville et al., 2019), Balloon Analogue Risk Task (BART) (Reniers et al., 2017) ou encore la tâche « Spotlight » où le participant en conduite virtuelle décide de s'arrêter ou non à un feu tricolore (Gardner & Steinberg, 2005). Récemment, Weiss, Hammerslag et Bardo observent les mêmes augmentations de prise de décision à risque en présence d'un pair chez les jeunes rats (Weiss et al., 2020). Weigard et collaborateurs rapportent également que les adolescents optent plus pour des récompenses faibles et immédiates que pour des récompenses fortes mais plus tardives lorsqu'ils sont observés par un pair anonyme que lorsqu'ils sont seuls, indiquant une plus forte impulsivité dans leur prise de décision (Weigard et al., 2014). Les comportements prosociaux sont étudiés via des décisions d'attribution de dons par exemple, et sont montrés positivement modulés par la présence d'autrui (Choukas-Bradley et al., 2015). Des enfants et pré-adolescents de 7 à 12 ans ont été testés sur la façon de partager des morceaux de tablette de chocolat avec un pair inconnu (Takagishi et al., 2015). Les résultats montrent que les enfants et pré-adolescents donnent plus de morceaux quand ils sont en présence d'autres enfants que seuls. Ces résultats ont été répliqués dans une tâche similaire impliquant des enfants de 5 ans (Leimgruber et al., 2012). Chez l'adulte, Bereczkei, Birkas et Kerekes concluent de façon très similaire que le comportement prosocial augmente lorsque le choix du don est fait en présence d'autres individus (sans que ceux-ci connaissent la valeur du don) plutôt que seul (Bereczkei et al., 2010). Dans la même lignée, Chierchia, Pi-Sunyer et Blakemore étudient la donation à une association caritative via des jetons, et indiquent que les participants changent le montant de leur don lorsqu'ils connaissent le don des autres personnes présentes, et en particulier que ce changement va dans le sens du don que fait l'autre dans 76% des cas. Ce phénomène n'est pas retrouvé si la promesse de don est faite par un ordinateur (Chierchia et al., 2020). Dans un contexte plus écologique, des étudiants ont dû choisir combien payer leur café en sachant que cette somme permettait de contribuer à une association (Bateson et al., 2006). Les résultats montrent que les étudiants donnent presque 3 fois plus lorsque sont affichés des images d'yeux *versus* de fleurs au niveau de la machine à café.

Belletier et collaborateurs se sont intéressés à l'influence de la présence d'autrui sur la mémoire, en particulier la mémoire de travail (mémoire à court terme permettant le stockage

temporaire et la manipulation d'information). Notamment, les participants rappellent moins de lettres en présence d'un expérimentateur que seuls (Belletier & Camos, 2018). Ils montrent aussi une corrélation négative entre les aptitudes mnésiques des participants et leur performance dans une tâche en présence d'autrui (Belletier et al., 2015), suggérant que les participants avec de fortes aptitudes gardent en mémoire de travail à la fois l'information de la tâche et celle de la présence d'autrui, ce qui in fine devient délétère pour la tâche. Pessin (1933), puis Geen (1973), ont confirmé cet effet inhibiteur de la présence sur la mémoire de travail et montrent dans leurs études que les participants rappellent moins de syllabes d'une liste préalablement apprise en présence d'autrui (audience ou expérimentateur passif) que d'une liste qu'ils ont appris en étant seuls (Geen, 1973; Pessin, 1933).

Les compétences mathématiques et langagières, acquises au cours du développement, ne font pas exception et sont aussi modulées par la présence d'autrui. Lorsqu'elle était enfant, selon que Lina fasse ses devoirs à la maison seule dans sa chambre ou à l'école entourée d'Arya, Liam et ses autres camarades de classe, elle apprenait et retenait différemment. Pour les mathématiques, l'effet de FIS a été retrouvé dans des tâches arithmétiques chez l'adulte (Grant & Dajee, 2003; Liu et al., 2017; Park & Catrambone, 2007; Steinborn & Huestegge, 2019; Zambaka et al., 2007). Si Liu et collaborateurs ainsi que Park et Catrambone montrent un effet de FIS classique (opposé selon la difficulté) dans des tâches d'arithmétique modulaire, Steinborn et Huestegge rapportent, eux, un effet facilitateur de la présence d'autrui sur le calcul mental d'autant plus remarquable qu'il consiste en des réponses à la fois plus rapides et plus stables et qu'il est plus marqué pour des séries de 4 chiffres dont l'addition requiert un calcul que pour des séries de 2 chiffres dont la somme peut être trouvée simplement de mémoire. Ce résultat montre que la présence sociale peut faciliter même des compétences mathématiques que l'on pourrait a priori qualifier de complexe. Poursuivre ce type d'études afin de distinguer plus clairement les compétences mathématiques qui sont facilitées de celles qui sont inhibées par la présence d'autrui, pourrait ainsi ouvrir de nouvelles pistes pour favoriser l'apprentissage des mathématiques dans le milieu scolaire.

Pour le langage, les effets de FIS ont été mis en évidence pour des tâches d'écriture (Carver & Scheier, 1981; Sanders et al., 1978; Uziel, 2010), de lecture de mots (B. W. Gottlieb, 1982; McFall et al., 2009), ou de pseudo-mots (Cottrell et al., 1968) avec une facilitation sociale pour Carver et Scheier, Sanders et collaborateurs, ainsi que pour Cottrell et son équipe, une

inhibition sociale pour Gottlieb , et un effet dépendant de la difficulté de la tâche pour McFall, Jamieson et Harkins (Carver & Scheier, 1981; Cottrell et al., 1968; B. W. Gottlieb, 1982; McFall et al., 2009; Sanders et al., 1978). Uziel, lui, met l'emphase sur la variabilité interindividuelle de l'effet de FIS (Uziel, 2010).

Ainsi, l'ensemble de nos comportements, qu'ils impliquent des processus simples ou complexes, sont influencés par la présence d'autrui, indiquant donc un effet généralisable à tout type de tâche, et renforçant l'idée selon laquelle notre environnement social tient une place prépondérante dans nos actions du quotidien. Lina ne pourra pas y échapper, que ce soit pour ses routines journalières ou pour des tâches cognitives spécifiques, le fait qu'Arya soit présente modifiera ses comportements et ses performances.

d. Tous les âges

La dernière généralisation de l'effet de FIS porte sur l'âge. Bien que majoritairement testées chez le jeune adulte, en raison d'une plus grande facilité de recrutement des étudiants universitaires pour mener à bien les études en laboratoire, les influences de l'autre ont pour autant été décrites à différents stades de développement : chez l'enfant (Addyman et al., 2018; Barkley et al., 2014; Chapman, 1973; Chapman & Wright, 1976; Engelmann et al., 2015; Gonzales et al., 2019; B. W. Gottlieb, 1982; Kieffer, 1977; Leimgruber et al., 2012; Lumeng & Hillman, 2007; Meddock et al., 1971; Siegmund et al., 2014; Triplett, 1898), l'adolescent (Choukas-Bradley et al., 2015; S. Salvy et al., 2008; Snyder et al., 2012; Staiano et al., 2012), et le nourrisson (Wanshaffe, 2002). Pour exemple, rappelons que l'étude princeps de l'effet de FIS réalisée par Triplett teste des enfants dans une tâche motrice (Triplett, 1898). Concernant l'adolescent, les études se répartissent majoritairement en deux catégories, pour les raisons sociétales évoquées précédemment : celles ayant étudié la prise de décision et celles portant sur l'activité physique et sportive (Fitzgerald et al., 2012; Montgomery et al., 2020; Telzer et al., 2017). Enfin, très rarement étudié, le nourrisson montre aussi des influences sociales selon Wanshaffe (2002) : 55% des bébés testés (âgés de 16 à 24 mois) ont moins peint avec leurs doigts lorsqu'ils ont été mis en groupe avec d'autres bébés que seuls. Insistons néanmoins sur le fait que ces quelques études autour de l'enfance ne représentent qu'un faible pourcentage de toute la littérature sur l'effet de FIS. Dans son livre, Guérin (2010) ne rapporte qu'environ 3% (25/800) d'études concernant l'enfant, de la même façon que la méta-analyse de Bond et Titus (1983) ne référence que 6% (14/241) de travaux chez l'enfant.

Un pan de cette littérature a par ailleurs essayé de mettre en évidence des modulations développementales de l'effet de FIS et donc de comparer les âges. Si certaines de ces études n'ont pas pu mettre en évidence de différence entre les stades de l'enfance (J. Gottlieb, 1969), la majorité d'entre elles concluent que certains stades sont plus sensibles que d'autres à l'influence d'autrui. En particulier, l'adolescence est une période critique du développement où la sensibilité à l'autre est la plus importante. Ainsi, la relation entre l'âge et la force de l'influence des pairs sur les comportements liés à la récompense et au risque semble suivre une courbe en U inversé, avec une taille d'effet globalement comparable entre l'enfant et l'adulte, mais avec un pic de sensibilité à l'adolescence (Telzer, 2016). Concernant la partie ascendante de cette courbe, Takagishi et collaborateurs ont testé des enfants de 7 à 12 ans et n'ont trouvé un effet positif de l'observation que pour les enfants de plus de 9 ans, les autres enfants ne montrant aucun effet de FIS (Takagishi et al., 2015). L'absence totale d'effet chez les moins de 9 ans est surprenante mais pourrait s'expliquer par une trop forte variabilité interindividuelle, non prise en compte dans cette étude. Par contre, MacCracken et Stadulis ont recruté des enfants de 4 à 8 ans et montrent une augmentation de la taille de l'effet de FIS avec l'âge, dans une tâche d'équilibre (MacCracken & Stadulis, 1985). Enfin, Foulkes et collaborateurs ont comparé des individus âgés de 8 à 59 ans et montrent que l'influence sociale sur les comportements prosociaux est la plus forte chez les participants entre 8 et 11 ans, puis diminue progressivement avec l'âge (Foulkes et al., 2018). Mais les preuves expérimentales en faveur d'une courbe en U inversé portent davantage sur sa partie descendante, entre l'adolescence et l'âge adulte. Notamment la prise de décision à risque en présence d'autrui a été montrée comme plus importante chez l'adolescent que chez l'adulte (Gardner & Steinberg, 2005; Somerville et al., 2019). L'équipe de Chierchia, ainsi que celle de Knoll ont confirmé, en étudiant des individus de l'enfance à l'âge adulte (11 à 35 ans et 8 à 59 ans respectivement), que l'influence sociale diminuait entre le début de l'adolescence et l'âge adulte (Chierchia et al., 2020).

Enfin, des études portant sur l'effet de FIS dans le vieillissement ont montré que les personnes âgées y sont également sensibles (Anderson-Hanley et al., 2011; Gallant & Hadjistavropoulos, 2017).

Non discuté jusqu'alors, l'effet de FIS a aussi été étudié en relation avec certains troubles de cognition sociale comme le trouble du spectre autistique (Hamilton & Lind, 2016). Izuma et

collaborateurs ont testé dans une tâche de performance continue des enfants autistes et des enfants au développement typique et montrent pour les deux groupes, une meilleure performance en condition d'observation que seuls. De façon intéressante, en utilisant cette fois une tâche de donation (prosociale), l'effet de facilitation sociale disparaît chez les enfants avec autisme alors qu'il est de nouveau observé pour les enfants contrôles (les enfants donnent plus en condition d'observation que seuls) (Izuma et al., 2011). De même, Chevallier et collaborateurs n'ont pas mis en évidence chez des enfants avec autisme, contrairement aux enfants contrôles, d'effet d'audience dans une tâche de théorie de l'esprit (ToM) où il faut imaginer l'état mental d'autrui (Chevallier et al., 2014). Ces résultats montrent donc que dès que la tâche implique une considération envers autrui, les enfants avec autisme ne bénéficient plus d'un effet de FIS positif, comme observé chez les enfants au développement typique.

L'effet de FIS est donc un phénomène en place tôt dans le développement et se retrouve tout au long de la vie d'un individu. La présence d'autrui est d'autant plus importante pendant la période critique de l'adolescence puisque l'adolescent témoigne alors d'une sensibilité accrue à l'influence sociale. Lina a été impactée par la présence d'Arya depuis qu'elles se sont rencontrées à la crèche, puis lors de sa première course à l'âge de 10 ans. Arya a ensuite induit Lina à conduire plus vite, sans le vouloir, en étant simplement à ses côtés, et maintenant qu'elles travaillent ensemble dans une agence de voyage Lina et Arya s'influencent mutuellement et rédigent leurs devis plus rapidement.

Néanmoins, ces conclusions se basent sur des preuves éparses et limitées en nombre, puisque l'importante littérature accumulée depuis plus d'un siècle en psychologie sociale a largement négligé l'aspect développemental de l'effet de FIS.

e. Des modulations interindividuelles

Les études décrites ci-dessus dressent le bilan de plus de 100 ans de littérature en psychologie sociale. Ensemble elles montrent que le phénomène de FIS est ubiquitaire selon plusieurs dimensions puisqu'il affecte (positivement ou négativement) toutes les espèces animales, à tous les âges, pour toutes les tâches et comportements, et ce quel que soit le type de présence imposé. Par contre, il existe des modulations quant à la force et la direction que peut prendre l'effet de FIS. Ainsi par exemple, l'effet de FIS est retrouvé pour toutes les formes de présence mais celles-ci ne partagent pas le même niveau d'influence. Une présence évaluatrice ou une forte familiarité entre le participant et son partenaire potentialisent l'effet de FIS observé. **La**

direction, facilitation ou inhibition sociale, dépend quant à elle de la difficulté de la tâche pour le sujet. En revanche, la variabilité interindividuelle de la FIS reste largement inexpliquée. Dans sa méta-analyse de 2007, Uziel met l'accent sur la personnalité des individus. Il identifie deux grandes catégories d'individus : les orientés positifs et les orientés négatifs. Les orientés positifs présentent une personnalité extravertie avec une haute estime de soi, tandis que les orientés négatifs témoignent d'un profil plus introverti avec une faible estime de soi, tendant vers le névrotisme (Uziel, 2007). Ces deux catégories d'individus se distinguent aussi par des réponses différentes face à la présence sociale, appelées « positive-self-assured » et « negative-apprehensive ». Globalement, les orientés positifs sont plus enclins à être facilités par la présence d'autrui, alors que les orientés négatifs sont socialement inhibés (Stein, 2012; Uziel, 2015). Uziel va d'ailleurs jusqu'à proposer que la personnalité est un modulateur (= modérateur) plus important que la difficulté de la tâche. Cependant Grant et Dajee montrent qu'au contraire, les participants introvertis sont facilités par la présence d'une audience comparée à seul, et que cette facilitation sociale est plus importante que celle observée chez les participants extravertis (Grant & Dajee, 2003). Cela indique que selon la tâche réalisée les individus introvertis peuvent tirer parti de leur personnalité. Quoi qu'il en soit, les limites de cette théorie de la personnalité comme modérateur de la FIS, avec d'un côté les introvertis et de l'autre les extravertis, sont 1) qu'elle est réductrice vis-à-vis des autres traits de personnalité qui caractérisent chaque individu ; 2) qu'elle fixe l'individu de façon permanente dans une sensibilité à la présence d'autrui puisque les traits fondamentaux de la personnalité sont globalement stables au cours de la vie (Harris et al., 2016). D'autres facteurs de variabilité interindividuelle ont été proposés comme modérateurs de l'effet de FIS tels que **notre croyance en notre propre efficacité dans la tâche à réaliser (« self-efficacy »**, Sanna, 1992; Sanna & Shotland, 1990) ou encore **la résistance à la pression de nos pairs (RPI)** (Brechwald & Prinstein, 2011; Steinberg & Monahan, 2007). L'étude de Sanna (1992), dans une tâche de vigilance, indique une facilitation sociale chez les participants ayant une confiance élevée dans leurs capacités à accomplir la tâche, et au contraire une inhibition sociale pour ceux ayant une faible confiance dans leurs capacités. Dans cette étude, Sanna a manipulé expérimentalement le niveau de confiance des participants via des feedbacks positifs ou négatifs durant la phase d'entraînement. Mais il est aussi possible d'utiliser des questionnaires pour évaluer le niveau de confiance spontané des participants (Bouffard et al., 2002; Lee et al., 1994; Losier et al., 1993). Dans ce cas, autrui agirait comme un booster positif

lorsque notre niveau de confiance dans ce que nous faisons est déjà élevé, alors que sa présence serait perturbatrice quand nous nous sentons *a priori* peu enclins à réussir. Ici la difficulté de la tâche n'est donc plus suffisante pour expliquer la direction de l'effet de FIS, puisqu'une tâche simple pour laquelle notre niveau de confiance est bas mènerait plutôt vers une inhibition sociale (et inversement). Concernant la RPI, il a été suggéré que l'influence de la présence d'autrui (en particulier lorsqu'il s'agit d'un pair) est directement liée à notre résistance à la pression de nos pairs (notre capacité à ne pas modifier nos choix sous la contrainte des autres). La RPI se mesure grâce à une échelle d'auto-évaluation développée par Steinberg et Monahan (2007). Ils montrent que ce score corrèle avec l'âge, en particulier entre l'enfance et la fin de l'adolescence, suggérant que nous devenons plus résistants à la pression de nos pairs à mesure que nous grandissons. Des études en imagerie montrent, chez l'enfant de 9-10 ans, que l'augmentation d'activité de régions prémotrices et préfrontales dorso-latérales pendant l'observation de vidéos de main et/ou de visage à valence émotionnelle négative est corrélée négativement avec le score de RPI. Ces résultats indiquent que les individus avec une faible résistance à la pression de leurs pairs voient leur activité cérébrale pour traiter les stimuli à valence émotionnelle négative augmenter plus que chez les individus avec une forte résistance à la pression de leurs pairs (M.-H. Grosbras et al., 2007). Paus et collaborateurs ajoutent que les différences de RPI peuvent être reliées à des propriétés morphologiques comme l'épaisseur corticale (Paus et al., 2008). Ainsi, si l'effet de la présence d'autrui s'avère dépendant de notre résistance à la pression de nos pairs, alors cet effet pourrait être intrinsèquement lié à nos spécificités anatomiques et fonctionnelles cérébrales.

Cette littérature suggère que Lina et Liam pourraient montrer des sensibilités différentes à la présence d'Arya de par leurs caractéristiques individuelles. Elle défend donc la prise en compte des variations interindividuelles de traits de personnalité, de niveau de confiance dans la tâche et de RPI dans les études sur l'effet de FIS, ce qui a pourtant été très peu le cas jusqu'ici. Probablement, les études comportementales ayant rapporté peu ou pas d'effet, par exemple celle de Dosso et collaborateurs en 2018 (Dosso et al., 2018), disposaient d'un échantillon composé d'individus avec de fortes variations interindividuelles, ce qui n'a pas permis d'identifier un effet de FIS à ce niveau du groupe. C'est ce qu'a observé Triplett dans son étude de 1898. Les analyses de groupe n'ont pas montré d'effet significatif mais lorsque

les enfants ont été analysés individuellement, Triplett a distingué 20 enfants avec une facilitation sociale, 10 enfants avec une inhibition sociale et 10 enfants peu ou non affectés par la présence du coacteur. Deux aspects méthodologiques devraient donc être employés dans les études de FIS : **1) Tendre vers des designs expérimentaux intra-sujets plutôt qu'inter-sujets afin de pouvoir mener des analyses individuelles ; 2) Mesurer systématiquement les profils individuels (via des questionnaires par exemple) afin de mieux cerner l'impact des modulateurs intrinsèquement liés à chaque individu sur l'effet de FIS.**

3. Les théories

Malgré une prise en compte insuffisante des modulations dues aux caractéristiques individuelles, les effets de FIS d'un point de vue comportemental sont globalement bien connus. Mais la psychologie sociale s'est heurtée à une autre problématique qui est de comprendre le mécanisme sous-jacent à cet effet de FIS. En des termes plus incisifs : comment ça marche ? Pourquoi la présence d'autrui impacte-t-elle nos comportements ? Dans cette partie, nous allons décrire les théories principales de la psychologie sociale qui ont tenté d'expliquer le phénomène de FIS.

a. Zajonc et la théorie de l'éveil

Pour Zajonc, comme l'effet de FIS est généralisable à l'ensemble des espèces, il doit exister un mécanisme commun. Il propose que la présence d'autrui augmente un niveau d'activation générale chez l'individu, comparable à un niveau d'éveil. Cette activation générale serait une réaction innée, non contrôlable par l'individu. Autrui est donc un stimulus fort et pertinent agissant comme un distracteur élevant le niveau d'éveil de l'individu en train de réaliser une tâche. La conséquence sur les performances dans une tâche donnée porte le nom d'effet d'éveil et suit la formule suivante : $Effet\ d'éveil = E * R$, où E est le niveau d'éveil de l'individu et R la réponse dominante, c'est-à-dire la réponse la plus probable ou habituelle dans la tâche réalisée. En présence d'autrui il y a élévation d'un niveau d'éveil général, modulant les performances de la tâche en cours de réalisation en potentialisant la réponse dominante associée à cette tâche. Si cette réponse dominante est positive, l'effet d'éveil résultant est une facilitation sociale, alors que si la réponse dominante est négative, l'effet d'éveil résultant est une inhibition sociale. Globalement, lorsque la tâche est simple, la

réponse dominante est une réponse correcte ou plus rapide ; alors que si la tâche est complexe, la réponse dominante est une réponse fautive ou lente. Par cette théorie, Zajonc rend donc compte de l'influence de la difficulté de la tâche en tant que modérateur de l'effet de présence. Cette **théorie de l'éveil**, retrouvée dans la littérature sous le terme de « **drive theory** », suggère un mécanisme simple qui peut se généraliser à toutes les espèces animales, puisque l'éveil, que l'on pourrait associer à la vigilance, est un processus ancien de l'évolution, nécessaire pour la survie car permettant de réagir rapidement face à un danger (prédateur par exemple). Zajonc propose également que le mécanisme est unique et qu'il doit donc s'appliquer à toutes les formes de présence. Pour autant, Henchy et Glass ont suggéré que cela ne fonctionne que si la présence est évaluative ou effrayante pour l'individu (Henchy & Glass, 1968), tandis que Cottrell et collaborateurs le limitent à une audience attentive (Cottrell et al., 1968). En accord avec cette théorie de l'éveil, plusieurs études montrent que la présence d'autrui agit sur des marqueurs physiologiques associés à la vigilance et à l'éveil de Zajonc en particulier : la tension musculaire (Chapman, 1974), la réponse électrodermale (Ohira & Tajimi, 1992), le rythme cardiaque (Blascovich et al., 1999), le niveau de cortisol (Dickerson et al., 2008; Liu et al., 2017) ou la dilatation pupillaire (Cos et al., 2021; Liu & Yu, 2017). Par exemple, Chapman (1974) utilise l'électromyographie (EMG) et montre un niveau de tension musculaire globalement plus élevé chez les participants en présence d'une audience que chez les participants seuls. Quant au cortisol, hormone associée au stress, il peut changer en présence sociale surtout en cas de tâche difficile (Liu et al., 2017) ou de présence évaluative (Dickerson et al., 2008), mais ce n'est pas systématique car des exemples de FIS ont été observés sans altération associée du taux de cortisol (Monfardini et al., 2017).

b. Baron et la théorie du conflit-distraktion

En 1986, Baron complète les idées de Zajonc via une approche plus cognitive, en développant la **théorie du conflit-distraktion** (Baron, 1986). Pour lui, autrui est toujours un distracteur, mais l'éveil n'est retrouvé que pour les tâches simples socialement facilitées. Un autre mécanisme plus cognitif doit exister, au moins chez les primates humains et non-humains. D'après sa théorie, la présence d'autrui augmente la surcharge cognitive attentionnelle plutôt que le niveau d'éveil. Un conflit attentionnel est généré entre autrui et la tâche en cours de réalisation. Dans le cas d'une tâche complexe (exemple : avec beaucoup de distracteurs pertinents), l'attention nécessaire pour la réaliser plafonne à un niveau maximal, et l'ajout de la présence d'autrui sature les capacités attentionnelles, affectant

négalement la performance de l'acteur de la tâche. En revanche, pour une tâche simple (exemple : avec peu de distracteurs), l'élévation du niveau attentionnel induit par la présence d'autrui est favorable à la réussite de la tâche, le sujet étant en capacité de gérer le conflit attentionnel généré entre autrui et la tâche, en se focalisant sur les éléments centraux pertinents pour réussir la tâche. Tout comme Zajonc, Baron rend ainsi compte des observations comportementales de la dualité tâche simple / tâche complexe. Son approche plus cognitive ne permet par contre pas de généraliser cette théorie à l'ensemble des espèces, suggérant l'existence de mécanismes multiples de la FIS : l'un primaire et potentiellement universel ; l'autre plus complexe, évolutionniste et espèce-dépendant. Dans leurs travaux, Huguet et son équipe utilisent le paradigme de la tâche de Stroop afin de défendre la théorie du conflit-distraktion. Pour rappel, dans cette tâche, le participant voit des mots désignant des couleurs, eux-mêmes écrits de différentes couleurs. Ces stimuli peuvent être congruents (exemple : orange écrit en orange) ou non-congruents (exemple : jaune écrit en rouge). L'objectif de la tâche est d'inhiber le sens du mot (qui est la réponse automatique naturelle) et de rapporter la couleur avec laquelle il est écrit. Les stimuli non-congruents sont difficiles et l'interférence de Stroop se produit quand le participant ne parvient pas à inhiber le mot écrit, ou répond lentement. Ici, le mot écrit est donc la réponse dominante du sujet, puisqu'automatiquement l'individu est tenté de répondre le mot écrit et non pas sa couleur (qui est la réponse non-dominante). D'après la théorie de Zajonc, comme la réponse dominante est de donner le sens du mot, la présence d'autrui doit mener à une inhibition sociale (augmentation de l'interférence de Stroop). En revanche, d'après la théorie de Baron, la présence d'autrui permet d'augmenter le focus attentionnel dans une tâche simple car sans distracteurs (juste un stimulus/un mot écrit d'une certaine couleur), ce qui doit donc mener à une facilitation sociale. Huguet et collaborateurs montrent que l'interférence de Stroop est réduite en présence sociale (évaluative ou en coaction avec comparaison sociale ascendante particulièrement), validant ainsi la théorie de Baron (Huguet et al., 1999; Normand, 2013; Spatola et al., 2019). En 2014, Huguet et collaborateurs apportent une validation trans-espèce de leur conclusion en montrant une mobilisation des ressources cognitives accrue en présence de congénères chez le babouin (Huguet et al., 2014).

c. Cottrell et la théorie de l'appréhension de l'évaluation

Dans une étude, Cottrell et collaborateurs montrent que la présence de deux personnes pendant la réalisation d'une tâche de mémorisation simple n'a aucun impact sur la

performance des participants lorsque ces personnes ont les yeux bandés. En revanche, une augmentation de la performance est observée si les personnes observent attentivement les participants effectuer la tâche (Cottrell et al., 1968). Les résultats de cette étude ont mené Cottrell à proposer une théorie complémentaire afin de justifier des différences d'effets observés en fonction du type de présence. Pour Cottrell, une augmentation de l'éveil ne s'observe que si la présence est évaluative ou si l'individu la considère comme telle (Amabile et al., 1990). Une audience passive n'est donc pas pertinente pour le participant qui n'augmente pas son niveau d'éveil. L'important n'est pas la présence en soi (en tant que distracteur) mais le jugement qu'autrui pourrait potentiellement porter sur l'individu testé, et donc le caractère évaluatif associé à la présence sociale. Cette idée est en désaccord avec la position de Zajonc qui met en avant un mécanisme inconscient et automatique, produisant un effet de FIS même pour une audience passive. La théorie de Cottrell est appelée « **appréhension de l'évaluation** ». Elle réside toujours sur la notion d'éveil mais cet éveil est cette fois dépendant d'un apprentissage et d'un vécu dans le monde social, et non pas d'un automatisme interne à l'individu. Le stress ou l'anxiété sont des marqueurs clé dans cette théorie. Ils sont mesurés subjectivement par des questionnaires ou objectivement par des paramètres physiologiques. Par exemple, Geen montre que la présence d'un évaluateur module le niveau d'anxiété des participants : alors que l'anxiété n'est retrouvée que pour la tâche difficile chez les participants en condition « seul », elle est à un niveau similaire pour les deux types de tâche en condition « évaluation » (Geen, 1983). Dans une autre mesure, Blascovich et collaborateurs montrent des modulations cardiovasculaires dépendantes de la difficulté de la tâche avec notamment une augmentation du rythme cardiaque associée à une augmentation du débit sanguin en présence d'autrui lors d'une tâche simple, et à l'inverse une augmentation du rythme cardiaque cette fois associée à une baisse du débit sanguin en présence d'autrui lors d'une tâche non-apprise (Blascovich et al., 1999). Les auteurs associent la première évidence physiologique à un challenge pour réaliser la tâche, alors que la seconde est plutôt témoin d'un sentiment de menace, d'appréhension, et d'échec.

La théorie défendue par Cottrell est très liée à l'effet de comparaison sociale. Les individus appréhendent d'être évalués par les autres, et vont ajuster leur comportement afin qu'ils soient en accord avec certaines normes sociales et préservent ainsi leur image publique (Charles F Bond, 1982; Carver & Scheier, 1981). L'effet pervers de ce sentiment de menace relatif à l'évaluation est qu'il provoque une surcharge cognitive chez les individus entre la

tâche à effectuer, le besoin accru de contrôle sur la performance et l'ensemble des pensées parasites associées. Dans des tâches complexes particulièrement, être vu faire des erreurs peut entraîner un sentiment d'échec, avec une baisse d'estime de soi, conduisant le participant à faire encore plus d'erreurs.

La limite de cette théorie est qu'elle ne considère que les situations où un sentiment d'évaluation ou bien une comparaison sociale sont développés par l'individu testé. Or il est peu probable que les individus fassent systématiquement des comparaisons sociales en particulier dans des contextes d'audience passive. De plus, les preuves entourant la comparaison sociale et le sentiment d'évaluation se limitent à l'humain, et ne suffisent donc pas pour expliquer le caractère trans-espèces du phénomène de FIS. Cette théorie se rapproche donc plus d'une proposition de modérateur que de mécanisme médiateur de la FIS. Elle justifie de la potentialisation de l'effet en présence évaluative ou menaçante. La façon dont le participant perçoit la présence serait une source de modulation de l'effet de FIS observé, au même titre que la difficulté de la tâche.

d. Coexistence des théories et modèle attentionnel

Souvent opposées dans la littérature, les trois théories de Zajonc, Baron et Cottrell sont en fait complémentaires sur plusieurs aspects :

- ✘ **Autrui est dans tous les cas un distracteur.** Il est donc d'intérêt et difficile à ignorer, et peut parfois induire une pression pour bien réussir la tâche. Dans une étude de 1978, Baron, Moore et Sanders développent un index de distraction via des questionnaires afin de comprendre à quel point une présence peut être distractive pour, et en dehors de, la tâche (Baron et al., 1978). Pessin démontre en parallèle que la présence d'autrui produit des effets similaires à n'importe quel autre type de distracteur non social (Pessin, 1933).
- ✘ **L'attention est au cœur du mécanisme de l'effet de FIS.** Nous pouvons émettre l'hypothèse que dans les théories de Zajonc et de Cottrell l'éveil, qu'il soit causé par des automatismes ou des apprentissages, se rapporte à un niveau de vigilance élevé qui est une forme d'attention soutenue. Mais pour Baron il s'agit plus spécifiquement d'attention sélective où l'individu doit diviser son attention entre plusieurs sources, mais décider de se focaliser sur la plus pertinente d'entre elles pour réussir la tâche. Les trois théories reposent donc sur des processus de nature attentionnelle.

Finalement, la FIS ne représenterait qu'une sous-classe des conflits attentionnels générés par différents stimuli sociaux et non sociaux, ainsi que par des pensées internes.

- ✘ **Les observations comportementales sont identiques.** Les trois théories prédisent toutes que la difficulté de la tâche est un modulateur de l'effet de FIS, avec une facilitation sociale pour les tâches simples et une inhibition sociale pour les tâches complexes.

Ensemble, les théories développées par la psychologie sociale décrivent donc autrui comme un stimulus provocant qui devient la cible de notre attention (théorie de l'éveil de Zajonc). Cette distraction mène à un conflit attentionnel entre la tâche et autrui (théorie du conflit-distraction de Baron), qui lui-même engendre une élévation de l'éveil pour tenter de résoudre ce conflit. L'incertitude liée à ces modulations attentionnelles peuvent en parallèle générer un stress chez l'individu qui a envie de rester performant et d'être bien vu aux yeux des autres (théorie de l'appréhension de l'évaluation de Cottrell), potentialisant d'autant plus l'éveil. Dans cette vision intégrative, Sanders propose que les trois théories se combinent finalement en un seul modèle attentionnel avec des mécanismes réflexes et automatiques (l'éveil) et des mécanismes appris et volontaires (l'appréhension évaluative) qui ensemble élèvent le niveau de vigilance, menant au conflit attentionnel de la SFI (conflit-distraction) (Sanders, 1981). Ces conclusions confortent l'idée de **l'existence de plusieurs théories qui peuvent coexister à différentes échelles et ne pas être mutuellement exclusives** (Uziel, 2007).

Ainsi lorsque Lina court en présence d'Arya, il y a augmentation de son éveil et de sa vigilance. Si Arya lui procure un sentiment d'évaluation ou si elle sait qu'Arya a remporté plusieurs médailles en athlétisme alors elle se compare à elle et cela potentialise d'autant plus son niveau d'éveil. Mais pour Lina, courir est une tâche simple et cette augmentation d'éveil va lui permettre de focaliser d'autant plus son attention sur son objectif de course, menant finalement à une facilitation sociale. Si Lina avait été novice en course, la surcharge cognitive engendrée par la présence d'Arya et sa menace évaluative associée auraient au contraire mené à une inhibition sociale.

e. **Limites des approches comportementales et nouveaux enjeux**

Bien qu'ayant fait évoluer la réflexion autour du mécanisme de l'effet de FIS, les théories proposées par la psychologie sociale se sont heurtées à des difficultés pour trancher entre

l'une ou l'autre de ces théories, ou le cas échéant pour démontrer leur coexistence. La limite principale réside dans l'approche exclusivement comportementale sur laquelle elles s'appuient. Nous l'avons vu, l'un des axes réunissant les trois théories de Zajonc, Baron et Cottrell est la résultante comportementale observée, à savoir soit une facilitation soit une inhibition sociale, selon la difficulté de la tâche. Nous nous trouvons ici dans une approche behavioriste où les psychologues sociaux ont accès au stimulus social ainsi qu'à la performance induite, mais pas à l'intérieur de la « boîte noire » qui ne peut faire l'objet que d'hypothèses diverses et non falsifiables. Certaines études ont néanmoins tenté d'apporter des arguments expérimentaux en construisant des paradigmes spécifiques qui s'appuient sur les différences entre les théories envisagées. Notamment, une différence entre la théorie de Zajonc et les autres est que le mécanisme serait universel et automatique. Dans cette idée, le même effet de FIS devrait être observé pour toutes les espèces animales et pour toutes les formes de présence, même les plus élémentaires comme l'audience inattentive ; une proposition qui n'est pas retrouvée chez Baron et Cottrell. Certaines études montrent alors que l'audience passive n'est pas suffisante pour induire un effet de FIS, contestant ainsi la théorie de Zajonc (Cottrell et al., 1968; Sanders et al., 1978). Alors que d'autres retrouvent un effet même pour l'audience passive, sans aucun sentiment d'évaluation possible, bornant la théorie de Cottrell à l'effet d'évaluation tout en justifiant la théorie de Zajonc pour les autres formes de présence (Markus, 1978; Platania & Moran, 2001; Reynaud et al., 2015). Ou encore, des études montrent que la présence d'autrui module le contrôle cognitif et attentionnel, suggérant comme Baron que l'éveil ne suffit pas pour expliquer le mécanisme (Belletier et al., 2015; Belletier, Normand, & Huguet, 2019; Belletier & Camos, 2018; Huguet et al., 1999; Muller & Butera, 2007). Enfin, certains suggèrent à l'inverse qu'aucun processus cognitif n'est nécessaire, et que la théorie de l'éveil est suffisante, remettant donc la théorie de Baron en question (Harkins, 2006; Lumeng & Hillman, 2007). Le problème des conclusions associées à ces études est qu'elles ne permettent que de : soit invalider une théorie, soit valider en partie une théorie. Dans le premier cas, en invalidant une théorie il n'est par contre pas possible de réellement conclure sur la validation d'une théorie alternative. Dans le second cas, en validant une théorie il n'est par contre pas possible d'exclure les autres théories et donc de valider ou invalider la coexistence de plusieurs d'entre elles. En 2001, Aiello et Douthitt mettent en avant ces limites et écrivent que « *Malheureusement, les théories ne peuvent prédire les effets sur la performance de façon à éliminer les autres explications*

possibles, laissant ouverte la possibilité que plusieurs explications puissent être appropriées, en fonction des spécificités de la situation » (Aiello & Douthitt, 2001). Par ailleurs, la majorité des études se sont focalisées sur la recherche d'un mécanisme chez l'humain, mettant l'animal non-humain de côté et occultant donc complètement l'approche trans-espèces de Zajonc. Pourtant les études chez l'animal non-humain pourraient permettre d'avoir un regard évolutionniste du mécanisme de l'effet de FIS et donc aider à l'expliquer.

Une seconde limite des approches comportementales est que le poids des influences sociales induites (sur des mesures de temps de réaction ou de taux d'erreur principalement) est généralement faible, donc difficile à mettre en évidence, ce qui peut expliquer que certaines études n'ont pas pu montrer d'effet de FIS significatif. Dans leur méta-analyse, Bond et Titus estiment une taille d'effet de la FIS n'expliquant que 0.3 à 3% de la variance dans les performances des participants (C F Bond & Titus, 1983). De plus, cette part de la variance est extrêmement dépendante des modérateurs discutés précédemment, tels que la difficulté de la tâche ou la variabilité interindividuelle.

De nouvelles approches, complémentaires de l'étude du comportement, ont donc été indispensables afin de pallier ces deux limites, en permettant **1) de zoomer au cœur de la boîte noire afin de discriminer les différents mécanismes qui pourraient coexister, 2) d'obtenir des tailles d'effet plus importantes via d'autres outils de mesure et d'analyse et ainsi identifier avec plus de certitude les mécanismes en jeu.**

Ainsi, en plus d'un siècle d'études, la psychologie sociale a montré que la FIS est un phénomène généralisable à l'ensemble des espèces, âges et comportements. L'évaluation, l'audience ou la coaction, qu'autrui soit familier ou non, un pair ou non, réel ou non, seul ou en groupe ; mènent toutes à un effet de FIS. Elle a aussi mis en évidence que les tâches simples et maîtrisées sont sujettes à la facilitation sociale, alors que les tâches complexes et nouvellement acquises sont sujettes à l'inhibition sociale. La psychologie sociale s'est cependant heurtée à plusieurs obstacles, laissant certaines questions en suspens. Tout d'abord, bien que les théories proposent que le mécanisme de la FIS pourrait être de nature attentionnelle, les preuves comportementales ne permettent ni de trancher vers une unique théorie, ni d'établir la coexistence de plusieurs d'entre elles. Egalement, les études sur les enfants ne représentent qu'une part minime de la littérature portant sur la FIS. Cette littérature indique que l'effet de FIS existe chez l'enfant mais la trajectoire développementale

reste inconnue. Enfin, des variabilités interindividuelles ont été constatées mais non expliquées.

C'est le développement des neurosciences et leur récent intérêt pour les sciences sociales (Stanley & Adolphs, 2013), dont la FIS, qui ont permis des apports nouveaux dans la recherche du mécanisme et de sa trajectoire développementale. Dans une revue de 2010, Cacioppo, Berntson et Decety exposent l'importance de la relation entre les neurosciences et la psychologie sociale, en prônant des approches pluridisciplinaires et multi-échelles (Cacioppo et al., 2010). Via les neurosciences sociales, un large champ disciplinaire associé à la psychologie sociale englobe l'ensemble des espèces animales, les aspects cliniques, les méthodologies et technologies diverses et novatrices comme l'imagerie et la modélisation computationnelle, ainsi que les différentes échelles d'investigation allant de la cellule aux réseaux cérébraux (Hackel & Amodio, 2018; Stanley & Adolphs, 2013).

II) L'implication récente des neurosciences

À mesure que les recherches en neurosciences se sont développées, il est apparu évident que l'individu ne pouvait être considéré de façon isolée et qu'au contraire il fallait tenir compte de son environnement social. Aujourd'hui, l'impact de différentes situations sociales, allant de la simple dyade aux formes plus complexes d'organisations, sur l'activité cérébrale ne fait plus de doute (Freiwald, 2020; McEwen & Akil, 2011). Pour autant, si certaines influences sociales (comme la théorie de l'esprit, que nous aborderons dans la suite de cette introduction) ont connu un vif intérêt et sont bien étudiées par les neurosciences sociales, d'autres comme la FIS sont moins représentées dans la littérature. Et au sein même des études portant sur la FIS, la compréhension de son mécanisme est limitée du fait d'une focalisation des études sur certains comportements et catégories d'âge. Notamment la prise de décision, et en particulier les décisions à risque, chez l'adolescent et sa modulation par la présence sociale, est un axe de recherche privilégié. Ce vif intérêt provient de problématiques sociétales puisque l'adolescence est une période préférentielle pour l'émergence de comportements déviants et risqués (Defoe et al., 2015; Steinberg, 2008) ; en partie à cause de la sensibilité accrue des adolescents à la présence de leurs pairs. Néanmoins, d'autres comportements, moteurs ou cognitifs, ont commencé à être explorés via des méthodes d'imagerie chez le primate humain et non-humain, d'électrophysiologie chez le rongeur et le poisson ou de manipulation d'expression génétique chez les invertébrés. Basée sur ces premières preuves empiriques, je propose et soutiens deux hypothèses, non exclusives, du mécanisme de la FIS, que ces travaux de thèse ont pour but d'explorer :

- ✘ **La première est que la présence d'autrui modifie l'activité neuronale des substrats spécifiques de la tâche que l'individu est en train de réaliser. On parlera de mécanisme tâche-spécifique.**
- ✘ **La seconde est que la présence d'autrui module un ou plusieurs réseaux généraux, indépendamment de la tâche en cours. On parlera de mécanisme domaine-général.**

Ces deux hypothèses recourent celles qui ont été proposées pour les comportements sociaux en général et qui postulent que les substrats cérébraux regroupent à la fois des réseaux non-exclusivement sociaux (ce qui serait le cas du mécanisme tâche-spécifique) et des réseaux

ayant un rôle privilégié pour ce qui relève du social (ce qui serait le cas de certains mécanismes domaine-général comme la théorie de l'esprit) (Chang et al., 2013).

Si nous reprenons l'exemple de Lina et Arya, la présence d'Arya pourrait moduler les régions prémotrices et motrices particulièrement activées chez Lina lorsqu'elle court, mais également d'autres réseaux non spécifiquement liés à la course, comme le réseau social de la théorie de l'esprit et les réseaux modulant l'attention ou la motivation de Lina.

1. Un mécanisme tâche-spécifique

En partant du principe que nous évoluons dans un monde social et ce depuis des siècles d'évolution, il doit y avoir un mécanisme fondamentalement ancré en nous, et que nous partageons avec les autres espèces animales. Des études montrent en effet que les contextes sociaux et le poids des interactions sociales peuvent modifier certaines caractéristiques génétiques comme la méthylation de l'ADN, afin que la fonction du génome puisse s'adapter à son environnement social (Runcie et al., 2013; Szyf, 2012). Par exemple, chez les espèces eusociales comme les fourmis ou les abeilles, la régulation génique par la méthylation de l'ADN est différente selon le rôle que chaque individu doit tenir dans le groupe (Yan et al., 2015). Plus proche de l'effet de FIS est l'observation par Mendes Cardoso-Júnior et collaborateurs que chez les abeilles, l'expression de plusieurs enzymes responsables de la méthylation de l'ADN est modulée différemment sur certaines périodes en fonction du contexte social dans lequel les abeilles se trouvent (avec des jeunes adultes mais sans couvée, sans jeunes adultes mais avec une couvée, sans jeunes adultes ni couvée) (Cardoso-Júnior et al., 2018). Ces conclusions sont d'autant plus d'intérêt que la méthylation de l'ADN tient un rôle clé en modulant l'activité électrophysiologique des neurones (Kasprzyk et al., 2013). Dans la même lignée, Weitekamp, Nguyen et Hofmann étudient l'expression génique de l'aire pré-optique du poisson cichlidé mâle, une région cérébrale associée aux comportements sociaux agressifs et sexuels. Ces auteurs montrent une sur-régulation de l'expression de certains gènes de cette aire en présence d'un partenaire familial mâle, par rapport aux autres contextes (présence de femelles inconnues avec ou sans possibilité d'accouplement) (Weitekamp et al., 2017). Enfin chez les caillies, la libération de noradrénaline a des effets différents sur l'expression d'un gène hormonal de l'hypothalamus (impliqué dans la reproduction) selon si

les volatiles sont isolés dans une cage ou placés avec d'autres congénères dans une volière (sans contact tactile possible). En particulier, les neurones noradrénergiques ont montré un effet inhibiteur sur l'expression du gène hormonal en condition d'isolement (Tobari et al., 2017).

Il pourrait donc exister des bases génétiques et cérébrales élémentaires, communes à l'ensemble des espèces, qui auraient ensuite potentiellement évoluées et se seraient développées différemment en fonction des besoins de chaque espèce. En ce sens, Ferrari et collaborateurs proposent en 2013 que, puisque tous les animaux ont des congénères, il est plausible qu'un mécanisme adaptatif ait été mis en place par l'évolution afin de doter chaque système neuronal, qu'il soit sensoriel, moteur ou cognitif, mature ou non, de la capacité à prendre en charge la dimension sociale de la fonction qu'il assure (Ferrari et al., 2013). Chez le primate, et en particulier chez l'humain, la dimension sociale a pris une ampleur considérable dans notre quotidien, et nous évoluons aujourd'hui dans un environnement quasiment exclusivement social, continuellement entourés de nos pairs, supérieurs, et subordonnés. Il est d'ailleurs suggéré que l'augmentation de la taille du cerveau chez les primates est associée à un besoin social accru (Dunbar, 2009). Le langage ou plus largement le système des neurones miroirs ou plus largement encore la cognition sociale, sont des exemples de fonctions qui ne seraient pas apparues soudainement chez l'humain, mais seraient plutôt le résultat d'une construction lente, progressive et évolutive, née d'un besoin de communication et d'interaction sociale, avec réattribution de certains mécanismes déjà en place chez l'animal (Arbib, 2017; Berwick et al., 2013; Dehaene & Cohen, 2007; Gallese & Gallese, 2008). En effet, les comportements sociaux de façon globale ont été suggérés comme étant des comportements « nouveaux » qui évoluent en modifiant certains mécanismes anciens qui participaient originellement à d'autres fonctions (Chang et al., 2013). Ces changements peuvent se faire à la fois au niveau génétique, hormonal, neuronal et concerner le cerveau entier. Il n'y a pas d'argument majeur qui puisse laisser penser qu'il en ait été autrement pour le développement de l'effet de FIS.

Le mécanisme de la présence sociale pourrait donc s'être développé, au moins chez l'humain, dans un monde de plus en plus intrinsèquement social et serait capable aujourd'hui de moduler l'ensemble de nos comportements et actions puisque ceux-ci sont majoritairement réalisés en présence d'autrui. Le cerveau entier pourrait ainsi être organisé pour rendre compte de tous les aspects sociaux de notre comportement (Atzil et al., 2018).

Comment s'effectue l'implémentation neuronale de l'effet de FIS ? Une première hypothèse possible est que la présence de nos pairs module le réseau cérébral impliqué dans la tâche que nous effectuons. D'après cette hypothèse, chaque réseau cérébral impliqué dans chacun de nos comportements a une dimension sociale. Les premières preuves de cette théorie proviennent de la recherche chez l'animal non-humain. Chez la drosophile, deux études distinctes ont étudié l'effet de présence sociale soit sur le sommeil, soit sur la mémoire. La première montre que le temps de sommeil est plus long lorsque les drosophiles sont préalablement mises avec d'autres congénères plutôt qu'isolées. Cet effet est lié à une modulation de la voie dopaminergique mais également à une activation de certains gènes associés au sommeil, suggérant donc une modulation par le contexte social des voies du sommeil (Ganguly-Fitzgerald et al., 2006). De plus, bloquer l'activité des gènes des neurones ventro-latéraux de la voie du système circadien inhibe l'effet de la présence sociale. Enfin, il a été montré que l'effet social corrèle avec une augmentation du nombre de terminaisons synaptiques de ces neurones ventro-latéraux vers la medulla (Donlea et al., 2009). La seconde étude montre cette fois que la présence de congénères favorise la mémoire olfactive à long terme, et que cette "mémoire sociale" met en jeu une deuxième voie mnésique (et certains de ses récepteurs sérotoninergiques), s'ajoutant à la voie mnésique de la mémoire "asociale" mise en jeu quand les mouches sont seules. Cette étude indique donc qu'il existe deux populations distinctes de neurones : l'une sensible au contexte social, l'autre pas (Muria et al., 2021). Dans la même lignée, Xin et collaborateurs ont testé chez le poussin l'effet de FIS dans une tâche de recherche de nourriture. Ils montrent un effet de facilitation sociale chez les animaux mis par paire par rapport aux animaux seuls. Mais lorsque les poussins présentent une lésion au niveau du noyau Arcopallium, une région impliquée dans l'effort de recherche de nourriture, l'effet de facilitation est réduit, alors qu'aucun changement n'est observé si les poussins sont seuls. Ces résultats indiquent donc une certaine spécialisation entre des régions codant pour l'effet de recherche de nourriture et celles codant pour l'aspect social de cet effort de recherche (Xin et al., 2017). On retrouve aussi chez le macaque une distinction entre deux sous-populations neuronales au sein d'une même région impliquée dans la tâche en cours. Demolliens et collaborateurs enregistrent l'activité neuronale dans les cortex préfrontal dorso-latéral (dlPFC) et cingulaire antérieur (ACC) chez des macaques en train de réaliser une tâche d'apprentissage soit en présence d'un congénère, soit seuls. Ils montrent une facilitation sociale sur la vitesse d'apprentissage sous-tendue au niveau neuronal par deux sous-

populations : les « neurones sociaux » qui codent les évènements de la tâche en condition de présence sociale et les « neurones asociaux » qui codent les mêmes évènements quand le singe est seul (Demolliens et al., 2017) (Figure 2). Toujours chez le macaque, Monfardini et collaborateurs utilisent la technique de tomographie à émission de positon (TEP) pour étudier l'activité cérébrale des singes pendant qu'ils réalisent une tâche attentionnelle visuo-motrice soit en présence de congénères soit seuls. La résolution spatiale de la TEP ne permet pas de visualiser des sous-populations de neurones, mais les résultats montrent une modulation d'activité entre les deux conditions dans le réseau attentionnel fronto-pariétal sous-tendant la tâche, composé bilatéralement du lobe pariétal inférieur (IPL), de l'aire somatosensorielle primaire et du cortex moteur primaire et, unilatéralement, du sulcus intrapariétal (IPS), du lobe pariétal supérieur (SPL), du « frontal eye field » (FEF), du cortex préfrontal latéral et du cortex prémoteur ventral (Monfardini et al., 2015) (Figure 3). Les données expérimentales présentées jusqu'ici montrent que pour une tâche ou un comportement donnés, une voie tâche-spécifique s'active et peut même se différencier en plusieurs populations neuronales selon le contexte social (une organisation neuronale qui a par ailleurs déjà été proposée pour d'autres comportements sociaux comme les interactions sociales notamment, voir P. Chen & Hong, 2018). Toujours en ce sens, Lockwood, Apps and Chang proposent dans une revue récente portant sur les spécificités du cerveau social, qu'il doit y avoir une dissociation entre les processus sociaux et non-sociaux soit au niveau algorithmique (c'est-à-dire les opérations réalisées par le cerveau), soit au niveau des réseaux cérébraux et cellulaires impliqués (Lockwood et al., 2020).

Mais très rares sont les preuves expérimentales qui montrent que pour deux tâches impliquant des substrats cérébraux différents, la présence sociale agit sur le substrat spécifique à la tâche en cours sans affecter celui de l'autre tâche. C'est le cas de certaines études chez le diamant mandarin, un oiseau chanteur. Ces études rapportent que la présence d'un ou plusieurs congénères (mâle ou femelle) affecte l'activation précoce des gènes dans les aires auditives et d'apprentissage du son si le mâle écoute le chant d'une femelle (Hessler & Doupe, 1999; Menardy et al., 2014; Vignal et al., 2005), alors que cette activation génique se déroule au sein des aires motrices pour la production du son et en particulier les ganglions de la base si l'oiseau chante lui-même (Woolley, 2016; Woolley et al., 2014). Ces résultats révèlent donc bien une dichotomie des aires cérébrales modulées par la condition sociale selon la tâche auditive qui est réalisée.

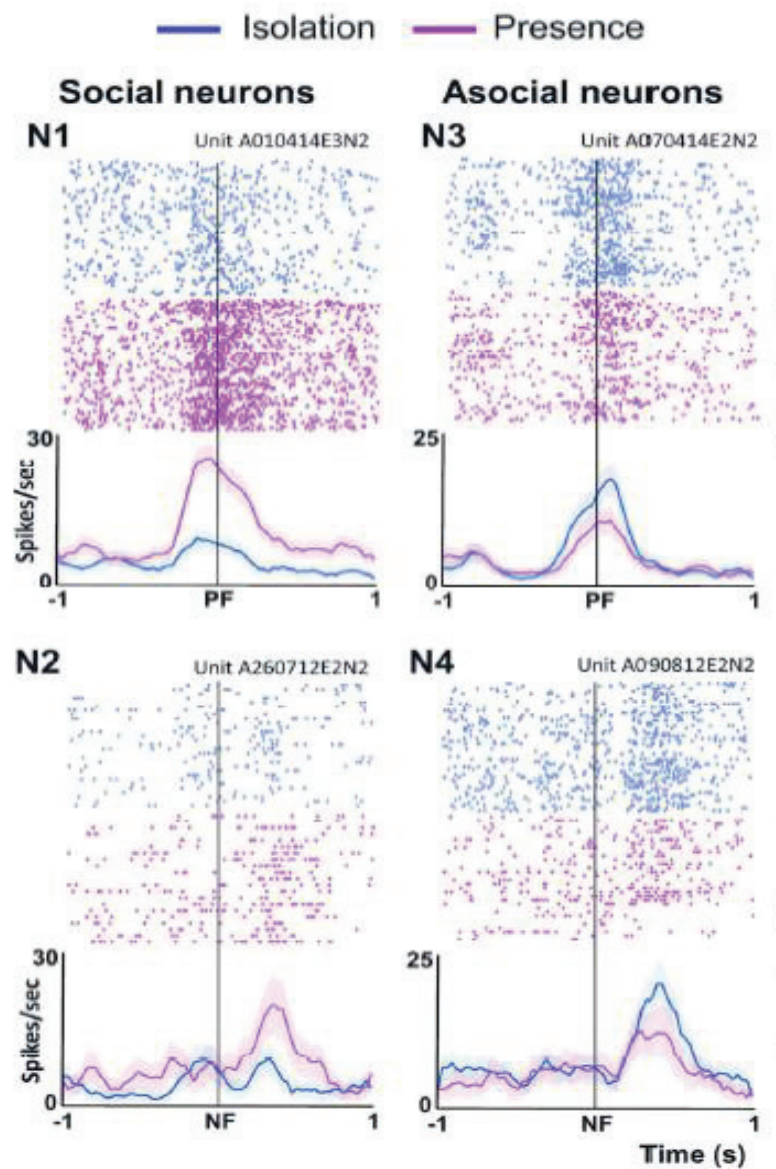


Figure 2 (d'après Demolliens et al., 2017) : Exemples d'activités préférentielles de quatre neurones sociaux (N1, N2) et asociaux (N3, N4) du cortex préfrontal pour un singe, en fonction de la présence (en rose) ou de l'isolation (en bleu). Les points représentent les potentiels d'action et chaque courbe représente l'activité moyenne du neurone sur la temporalité de l'essai (en spikes/sec).

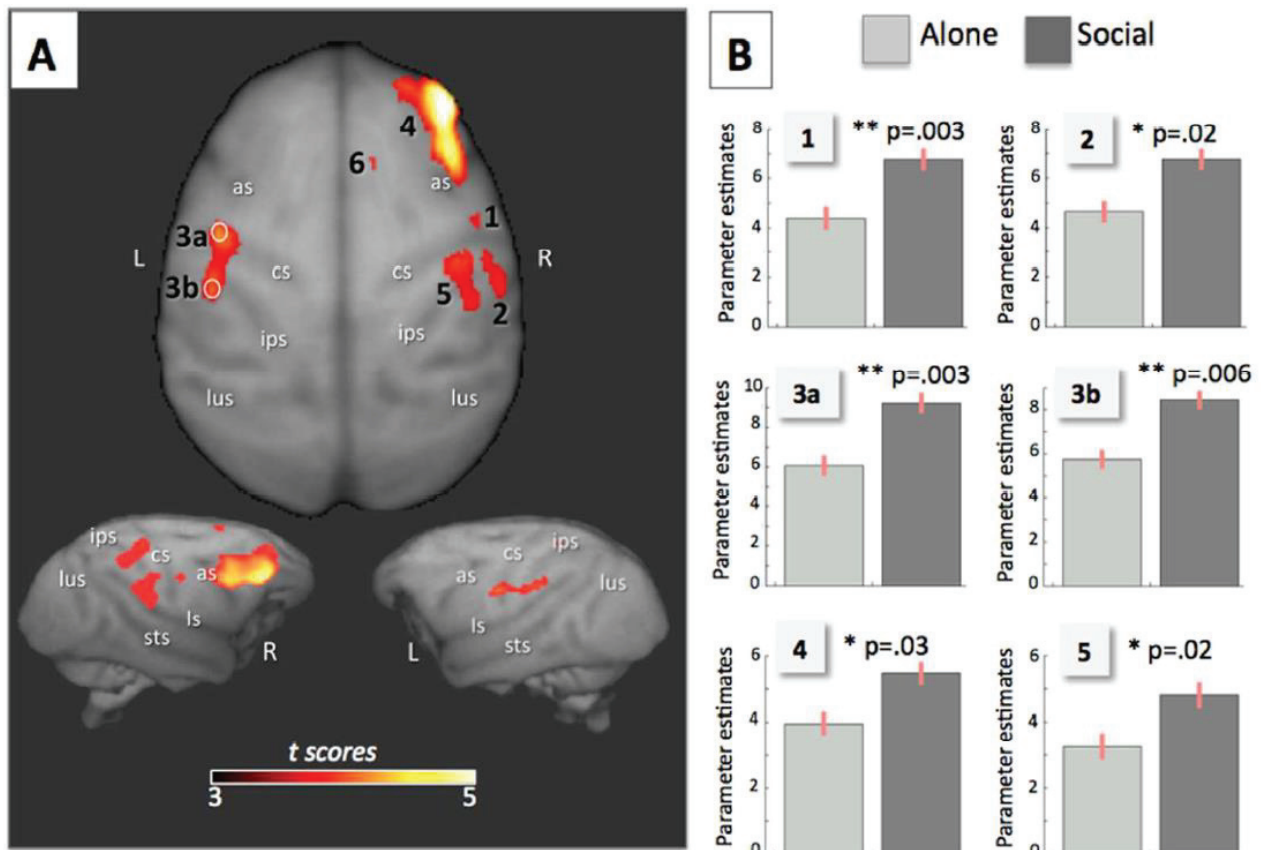


Figure 3 (d'après Monfardini et al., 2015) : Réseau fronto-pariétal dorsal plus activé en présence d'un congénère (Social) par rapport à seul (Alone) chez le macaque, révélé par une analyse sur cerveau entier (whole-brain) de données PET. A) Vues dorsale et latérale montrant les clusters significativement activés. B) Valeurs des paramètres estimés et valeur de p associée pour chaque cluster et pour chacune des deux conditions. 1 = cortex moteur primaire, 2 = lobe pariétal inférieur et aire somatosensorielle primaire, 3a = aire somatosensorielle primaire et cortex moteur primaire, 3b = lobe pariétal inférieur, 4 = frontal eye field, cortex préfrontal latéral et cortex prémoteur ventral, 5 = sulcus intrapariétal et lobe pariétal supérieur.

Chez l'humain, certaines études ont également fourni des arguments en faveur d'un mécanisme neuronal tâche-spécifique. Par exemple, Dumontheil, Wolf et Blakemore montrent une activité du réseau fronto-pariétal du raisonnement relationnel modulée plus fortement par la présence d'un pair chez l'adolescent que chez l'adulte (Dumontheil et al., 2016). Ce réseau comprend des régions du cortex occipito-temporal, le dlPFC, les lobules pariétaux inférieur et supérieur (IPL/SPL), et l'aire motrice pré-supplémentaire (preSMA) (Figure 4A). Toujours chez l'adolescent, mais cette fois dans des tâches de prise de décision à risque, l'activité liée à la récompense dans le striatum ventral (VS) augmente lorsque les adolescents sont observés par un pair par rapport à la condition sans observation (Albert et al., 2013). En particulier, Chein et collaborateurs montrent que l'observation par un pair familial augmente plus fortement l'activité du VS chez l'adolescent par rapport à l'adulte (Chein et al., 2011) (Figure 4B). Van Hoorn et collaborateurs retrouvent également dans le VS, parmi un réseau plus large, une activité accrue lorsque l'adolescent est observé par un pair plutôt que par un parent. Ils montrent également une plus grande connectivité fonctionnelle entre le VS et des régions visuelles et insulaires en présence d'un parent *versus* entre le VS et des régions de la théorie de l'esprit (jonction temporo-pariétale (TPJ), sulcus temporal supérieur (STS), precuneus) en présence d'un pair (van Hoorn et al., 2018) (Figure 4C). Enfin, des enregistrements électroencéphalographiques (EEG) dans une tâche motrice chez l'adulte indiquent une modulation de régions motrices selon que les participants réalisent la tâche seuls ou en présence fictive d'un coacteur (meilleur ou moins bon que lui) (Cos et al., 2021). Cependant, une seule étude à notre connaissance a tenté de **comparer l'effet de la présence sociale sur deux tâches aux substrats cérébraux distincts** : celle de Smith et collaborateurs qui, en 2018, a comparé la prise de décision dans une tâche de jeu d'argent *versus* une tâche Go/NoGo d'inhibition. Malheureusement, si la tâche de jeu d'argent et son réseau, comprenant notamment le VS, ont bien été modulés par le contexte social, la tâche d'inhibition n'a pas induit d'effet comportemental, ni activé le réseau attendu, ce qui n'a pas permis de comparer l'effet de FIS entre les deux tâches, ni de conclure sur un mécanisme tâche-spécifique (A. R. Smith et al., 2018).

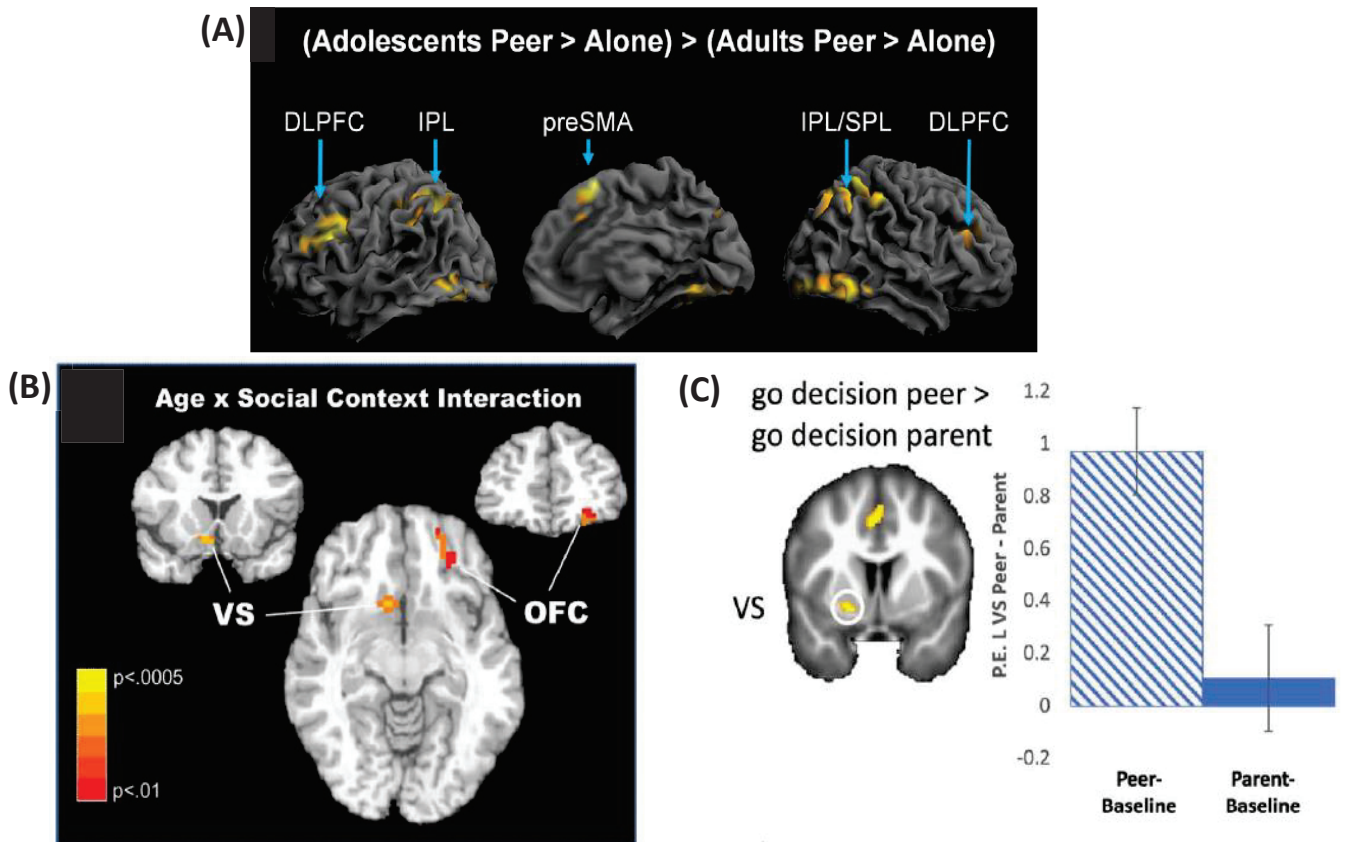


Figure 4 (d'après Dumontheil, Wolf et Blakemore, 2016 (A) ; Chein et al., 2011 (B); Van Hoorn et al., 2018 (C)) : Données IRMf chez l'adolescent et l'adulte. A) Réseau fronto-pariétal plus activé par la présence d'un pair dans une tâche de raisonnement relationnel chez l'adolescent par rapport à l'adulte. DLPFC = cortex préfrontal dorso-latéral, IPL/SPL = lobules pariétaux inférieur et supérieur, preSMA = aire motrice pré-supplémentaire. B) Aires du système de récompense plus activées par la présence d'un pair familial dans une tâche de prise de décision à risque chez l'adolescent par rapport à l'adulte. VS = striatum ventral, OFC = cortex orbito-frontal. C) Plus forte activation du VS en présence d'un pair par rapport à celle d'un parent dans une tâche de prise de décision à risque chez l'adolescent.

2. Un mécanisme domaine-général

La deuxième hypothèse possible est que **l'effet de la présence sociale est médié par les mêmes réseaux à fonction générale, quelle que soit la tâche en cours** : soit des réseaux spécifiquement, voire exclusivement, impliqués dans la cognition sociale, soit des réseaux sous-tendant des processus cognitifs généraux (attention, motivation, émotion) non-spécifiques au traitement de stimuli sociaux, soit une combinaison des deux types de réseaux domaine-général (Wittmann et al., 2018). Ce mécanisme pourrait avoir évolué plus ou moins fortement selon les espèces.

En lien avec la première possibilité d'un réseau social, Cheng et Hong ont tenté d'expliquer la façon dont le cerveau traite les informations sociales afin de générer des comportements adaptés, par l'existence de circuits dédiés aux transformations sensorimotrices relevant de contextes sociaux (P. Chen & Hong, 2018). Ce premier type de réseau cérébral impliquant des régions uniquement sociales pourrait être particulièrement pertinent pour les primates, dont le cerveau comprendrait **plusieurs réseaux domaine-général dédiés au traitement de l'information sociale** (Mars, Neubert, et al., 2012; Wittmann et al., 2018). Les connaissances actuelles permettent de distinguer généralement deux réseaux complémentaires : **le réseau de la théorie de l'esprit (ToM, ou « mentalizing network ») et le réseau des neurones miroirs**. Ce dernier est connu pour être engagé dans la préparation de nos actions dans un contexte social et la simulation de celles des autres, tandis que le réseau ToM permet la représentation de l'intention d'autrui nécessaire par exemple pour les actions réciproques (Sperduti et al., 2014). Ensemble, ils permettent donc d'avoir accès à l'état physique et mental d'autrui (Molnar-szakacs & Uddin, 2013). Si ces réseaux composent conjointement le cerveau social, alors ils pourraient être également impliqués dans le phénomène de FIS. Le deuxième grand type de réseau domaine-général susceptible d'être impliqué, est **un réseau non spécifiquement dédié aux fonctions sociales, mais qui serait actif indépendamment des tâches que nous réalisons**. Le contexte social modulerait son niveau d'activation. Ici encore, deux réseaux peuvent être envisagés : **le réseau attentionnel et le réseau motivationnel/émotionnel**. Dans le premier cas, autrui est un distracteur qui booste le niveau d'attention requis, dans le second, il est source de motivation ou de stress et modifie l'état émotionnel de l'acteur.

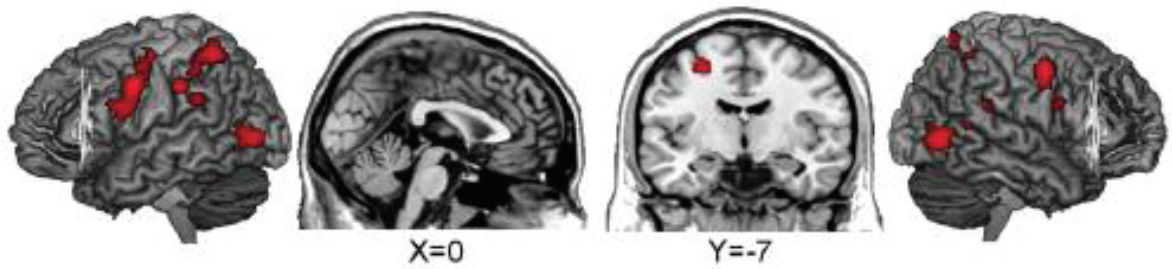
a. Le cerveau social : les réseaux des neurones miroirs et de la théorie de l'esprit

Malgré certains points en questionnement, le réseau des neurones miroirs et le réseau ToM sont bien décrits dans la littérature à la fois anatomiquement et fonctionnellement (Arioli & Canessa, 2019; Freiwald, 2020). Leur existence a été démontrée chez le primate (humain et non humain), mais reste à établir chez les autres espèces (Bonini & Ferrari, 2011). Si ces réseaux sont impliqués dans le mécanisme de FIS, il y a donc une forte probabilité qu'ils ne soient retrouvés que pour certaines espèces et qu'ils fonctionnent en adéquation avec d'autres réseaux quant à eux généralisables à l'ensemble des espèces. Ils pourraient s'être développés tardivement dans l'évolution, chez les primates particulièrement, dont le style de vie présente une composante sociale majeure (Brüne & Brüne-Cohrs, 2006). *"To make a long story short"*, le réseau des neurones miroirs se caractérise par des activations non seulement lorsque nous faisons une action mais également quand nous regardons passivement un congénère faire cette même action (voir par exemple Rizzolatti & Craighero, 2004). Ce système fonctionne pour l'ensemble des actions motrices allant de la prise d'un objet avec la main aux expressions faciales, en passant par le langage. Il joue donc un rôle primordial pour les interactions sociales, ainsi que pour l'apprentissage via les processus d'imitation, et permet de comprendre l'état émotionnel d'autrui nous rendant capable d'empathie (Iacoboni, 2009).

Ce réseau sensorimoteur implique les aires du cortex prémoteur, plusieurs aires pariétales (IPL, SPL, IPS), une partie du STS, ainsi que le gyrus frontal inférieur (IFG) (Arioli & Canessa, 2019; Cattaneo & Rizzolatti, 2009; P. Ross et al., 2019; P. D. Ross et al., 2014) (Figure 5A). Un exemple fondamental de l'implication de ce réseau dans les interactions sociales concerne le regard et l'imitation dans l'orientation du regard d'autrui. Les individus vont en effet naturellement diriger leur regard dans la même direction que leurs partenaires, et cette attention miroir (Freiwald, 2020) fait intervenir le STS pour la reconnaissance des yeux, les aires pariétales attentionnelles et les régions motrices d'imitation. Résumé ici très succinctement, le système des neurones miroir est bien plus complexe et fait l'objet d'une littérature importante. Qu'en est-il de son rôle dans l'effet de FIS ? On sait par exemple que l'activité du réseau des neurones miroirs est modulée par le niveau de résistance à l'influence des pairs chez l'adolescent (Paus et al., 2008). Mais aucune étude n'a jusqu'alors montré de lien direct entre l'activité de ce réseau et la simple présence de pairs. Oberman, Pineda et Ramachandran montrent une activité du système des neurones miroirs modulée en fonction de l'intensité d'interactions sociales fictives observées par le participant. D'après leurs

résultats, les neurones miroirs s'activent même lorsque les interactions sociales sont restreintes, suggérant que ce système est impliqué à de très bas niveaux d'interaction, proche de la simple présence. Ici pour autant, le participant a un rôle passif d'observateur (Oberman et al., 2007). Dans le cas de l'effet de FIS, le participant est un acteur observé par autrui, et non pas l'inverse. Le réseau des neurones miroirs peut-il être pertinent dans ce cas ? A priori non. En effet, l'effet de FIS peut être induit par un partenaire complètement passif, voire invisible par le sujet. Dans ces situations, aucun processus d'imitation n'est impliqué. Même dans les situations de coaction, les conditions expérimentales (en tout cas chez l'humain) ne permettent généralement pas au participant d'avoir directement accès aux actions du coacteur, ou de pouvoir les imiter de façon pertinente pour réussir lui-même la tâche. En l'absence de traitement sensoriel spécifique du participant envers autrui (visuel ou auditif particulièrement, voir phéromonal pour certaines espèces animales), les neurones miroirs ne devraient pas s'activer.

(a) Action observation network



(b) ToM network

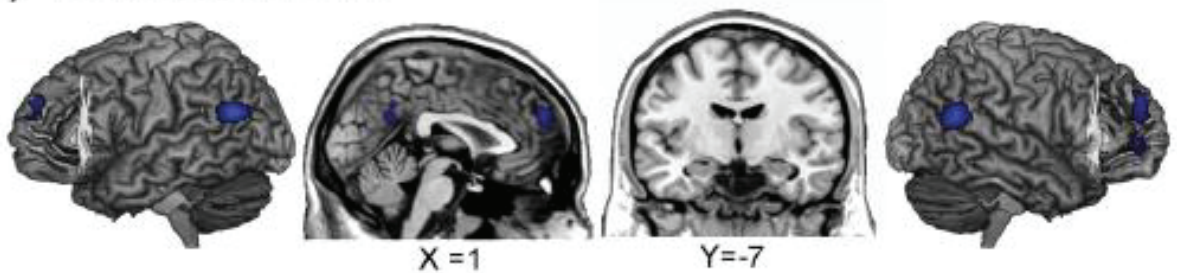


Figure 5 (d'après Arioli et Canessa, 2019) : A) Réseau des neurones miroirs incluant le cortex prémoteur, des aires pariétales avec le SPL, l'IPL et l'IPS, l'IFG, une partie du STS et des régions occipitales. B) Réseau ToM incluant principalement la TPJ, le mPFC et le précuneus/PCC.

Le réseau ToM quant à lui s'active lorsque nous pensons aux états mentaux d'autrui, que ce soit avec ou sans valence émotionnelle associée. A la différence des neurones miroirs, autrui n'a donc pas besoin d'être physiquement actif ni présent pour que ce réseau s'active. Il est donc un candidat sérieux du mécanisme de FIS, au moins chez le primate. A l'origine, ce réseau a été décrit comme étant impliqué dans des tâches nécessitant d'avoir une réflexion sur l'état mental d'autrui afin d'améliorer nos performances. La tâche la plus connue pour étudier la théorie de l'esprit est la tâche de fausse croyance qui consiste à présenter des histoires aux participants mettant en scène plusieurs protagonistes (R. R. Saxe et al., 2009). L'un des personnages va avoir une croyance erronée de la réalité et l'objectif est que le participant fasse l'inférence de cet état mental de fausse croyance du personnage. Voici un exemple typique : *Un enfant range du chocolat dans une boîte jaune et s'en va. Pendant ce temps un autre enfant arrive, voit le chocolat dans la boîte jaune, le déplace dans une seconde boîte rouge, puis s'en va.* Pour réussir la tâche, le participant ne doit pas déterminer l'endroit où se trouve le chocolat mais l'endroit où le premier enfant pense que le chocolat se trouve. La théorie de l'esprit permet de comprendre que notre réalité du monde n'est pas forcément connue des autres, ou est en tout cas différente de la nôtre. **Le réseau ToM se compose de trois régions principales : le cortex préfrontal médian (mPFC), le précuneus associé au cortex cingulaire postérieur (PCC) adjacent et la TPJ** (dans l'hémisphère droit en particulier) (Amft et al., 2015; Arioli & Canessa, 2019; Fehlbauer et al., 2021; Frith & Frith, 2006; R. Saxe, 2010) (Figure 5B). Ce réseau coïncide avec plusieurs aires du réseau par défaut (« default mode network », DMN). Les aires du réseau ToM sont donc désactivées *a priori* lorsque nous faisons une tâche, mais s'activent dans des contextes sociaux (Hyatt et al., 2015; Li et al., 2014). D'autres régions, en particulier au niveau temporal, sont parfois retrouvées dans le réseau ToM, comme le STS (Alkire et al., 2018; Kingsbury & Hong, 2020; Schurz et al., 2017) ou le pôle temporal (Amodio & Frith, 2006; Olson et al., 2007). Anatomiquement et fonctionnellement, la partie postérieure du STS est généralement associée à la TPJ (Patel et al., 2019; Schurz et al., 2017). Enfin, l'implication de l'IFG a également été trouvée (Schuwerk et al., 2014; Van der Meer et al., 2011). Dans ce réseau, la TPJ joue un rôle clé et a été proposé comme étant le centre du cerveau social, participant à l'ensemble des processus sociocognitifs et permettant de mettre à jour les modèles internes concernant l'environnement social afin d'élaborer des réponses appropriées (Geng & Vossel, 2013; Patel et al., 2019). Elle permet également de différencier entre soi et autrui (Mars, Neubert, et al., 2012), afin d'orienter notre attention

vers lui (Decety & Lamm, 2007). La TPJ droite (rTPJ) serait tout particulièrement impliquée dans le réseau ToM nous donnant la capacité d'inférer les pensées d'autrui (R. Saxe, 2010; R. Saxe & Wexler, 2005), et d'identifier les fausses croyances (Van Overwalle, 2009). La TPJ est liée au STS en particulier lorsque le traitement visuel des visages ou le traitement auditif des voix est requis et donc lors des interactions sociales notamment (Beauchamp, 2015; Isik et al., 2017; Mars et al., 2013; Patel et al., 2019). Les régions préfrontales (médianes) permettent de découpler notre perception du monde de celle d'autrui (Li et al., 2014; Schuwerk et al., 2014), et ainsi d'anticiper ce qu'autrui pourrait penser, ressentir et faire dans ce monde (Frith & Frith, 2006; Mayer et al., 2020). Une activation du mPFC a été décrite dans des situations où autrui pourrait avoir des pensées nous concernant, par exemple s'il nous évalue (Flagan & Beer, 2013; Fukuda et al., 2019; Kawamichi et al., 2013). Ici, nous nous faisons donc une idée de ce qu'autrui pense de nous-même, c'est-à-dire une auto-description selon la façon dont on s'imagine perçu par autrui. Plus globalement, Rilling et Sanfey proposent que le cortex préfrontal joue un rôle essentiel dans les prises de décision sociales (Rilling & Sanfey, 2011), et serait donc la sortie/l'aire finale du réseau ToM (Patel et al., 2019). Le PCC a une activité complémentaire du mPFC et de la TPJ, intervenant lui aussi dans la compréhension de l'état mental d'autrui (Mars, Neubert, et al., 2012) et en particulier si cet état mental nous concerne (Pfeifer et al., 2009). Den Ouden et collaborateurs montrent en effet qu'une zone recouvrant le PCC et débordant sur le précuneus est impliquée dans la conscience de soi (Den Ouden et al., 2005), ce qui suggère que le traitement associé à soi est identique que celui-ci se fasse à travers autrui ou non. Le précuneus joue aussi un rôle dans les interactions sociales (Mars, Neubert, et al., 2012), en particulier pour l'identification des individus nous faisant face (Tholen et al., 2019). Concernant le pôle temporal, une étude montre son implication dans le traitement de stimuli sociaux complexes et émotionnels (Olson et al., 2007). Enfin, l'IFG est impliqué dans le réseau ToM via son rôle inhibiteur dans la perspective de soi, afin de permettre de rendre compte de la perspective d'autrui (Schuwerk et al., 2014; Van der Meer et al., 2011).

Tout naturellement, le rôle potentiel du réseau ToM dans l'effet de FIS a donc été proposé. Cette hypothèse part de l'idée que les individus vont spontanément et inconsciemment construire des représentations mentales sur ce que les autres pensent (E. R. Smith & Mackie, 2016), y compris si ces pensées nous concernent. Ainsi, même quand la tâche ne demande

pas explicitement d'avoir une représentation de l'état mental d'autrui, il y aurait quand même une mentalisation inconsciente à partir du moment où il y a un contexte social, donc même dans le cas d'une simple présence (Merchant et al., 2021). Moessnang et collaborateurs montrent que nous sommes capables de mentalisation spontanée et que celle-ci est associée à une plus forte activité du STS postérieur (pSTS) et de la partie dorsale du mPFC (dmPFC) (Moessnang et al., 2017). Hamilton et Lind donnent plusieurs arguments pour justifier du rôle du réseau ToM dans le mécanisme de FIS, en particulier pour le contexte d'audience : 1) l'effet de FIS se produit à partir du moment où un individu se croit observé, ce qui implique qu'il se pose la question « cette personne peut-elle me voir ? » et donc qu'il ait pris en considération la perception de cette personne ; 2) l'individu se croyant observé va prendre en compte l'opinion d'autrui (ou plutôt ce qu'il croit que son observateur pense de lui) et ainsi se poser la question « que pense cette personne de moi ? » ; 3) l'individu peut vouloir modifier son comportement afin d'améliorer l'opinion que l'observateur a de lui, afin de potentialiser sa réputation et se demander « ai-je amélioré ce que pense cette personne de moi ? » (Hamilton & Lind, 2016). Dans une étude comportementale de prise alimentaire, Howland, Hunger et Mann montrent que la présence d'amis modifie la consommation de nourriture par rapport au contexte seul, mais surtout que cet effet persiste dans le temps et qu'un individu passant d'un contexte de présence sociale à seul continue d'avoir le même comportement alimentaire. Pour expliquer cet effet de FIS persistant, les auteurs suggèrent que l'individu fait une mentalisation de ce que pensent ces amis et cela même quand il se retrouve ensuite seul pour manger (Howland et al., 2012). Cela pourrait se traduire par ce type de question : « Qu'est-ce que mes amis penseraient de moi s'ils me voyaient ? ».

Plusieurs études d'imagerie fonctionnelle (IRMf) ont apporté des arguments en faveur d'un rôle du réseau ToM dans la FIS, alors que les tâches réalisées par les participants ne nécessitent *a priori* pas de mentaliser les pensées de la personne présente. van Hoorn et collaborateurs montrent une plus grande activité, entre autre, dans la TPJ gauche et le précuneus si un pair est présent par rapport à un parent, chez l'adolescent lors d'une tâche de Go/NoGo investiguant la prise de décision à risque (van Hoorn et al., 2018) (Figure 6A). Toujours concernant la prise de décision chez l'adolescent mais en contrastant spécifiquement Présence *versus* Absence, les études rapportent surtout une activité du mPFC que cette présence soit une mère (Telzer et al., 2015) (Figure 6B) ou un pair (Somerville, Jones,

Ruberry, Dyke, Glover, & Casey, 2013; van Hoorn et al., 2019) (Figure 6C). Concernant la prise de décision à risque chez l'adulte cette fois-ci, une étude montre des activations de la TPJ et du précuneus en contexte social par rapport à seul (Beyer et al., 2018) (Figure 6D). La triade mPFC, TPJ/STS, précuneus/PCC a été également retrouvée dans d'autres tâches. Dans une tâche motrice, Chib, Adachi et O'Doherty rapportent chez l'adulte une plus forte activité du dmPFC et des TPJ bilatérales en contexte social. De plus, une corrélation positive a été mesurée entre l'activité du dmPFC et la force de la facilitation sociale (Chib et al., 2018) (Figure 6E). La zone du pSTS s'étendant sur la rTPJ a aussi été retrouvée dans une autre tâche motrice de préhension (Yoshie et al., 2016) (Figure 6F). Dans une tâche de raisonnement avec retour de performance, une implication du précuneus et du mPFC dans l'effet d'audience a été montrée chez l'adulte (Müller-Pinzler et al., 2015) (Figure 6G). Deux études se sont intéressées aux comportements prosociaux et une nouvelle fois le réseau ToM a été mis en évidence. Chez l'adolescent (12-16 ans) effectuant une tâche de donation, le contraste Audience *versus* Seul révèle une activation du précuneus, des TPJ bilatérales et des STS bilatéraux. Le dmPFC est quant à lui impliqué lorsque la présence devient évaluatrice (Van Hoorn et al., 2016) (Figure 6H). Un tel effet de présence sur le mPFC, la rTPJ et le STS bilatéral est retrouvé chez l'enfant (8-12 ans) dans l'étude de Warnell, Sadikova et Recay (Figure 6I) (Rice Warnell et al., 2018). Ensemble ces résultats chez l'humain (enfant, adolescent et adulte) indiquent donc qu'**être observé pourrait augmenter la mentalisation des pensées et des croyances de l'observateur, même si celles-ci ne sont pas pertinentes pour la tâche en cours**. Notons tout de même que certaines études d'IRMf n'ont pas pu mettre en évidence d'implication du réseau ToM dans l'effet de FIS (Chein et al., 2011; Dumontheil et al., 2016; Finger et al., 2006; Nawa et al., 2008), laissant ouverte la discussion du réseau ToM en tant que mécanisme (unique ou non) de la FIS.

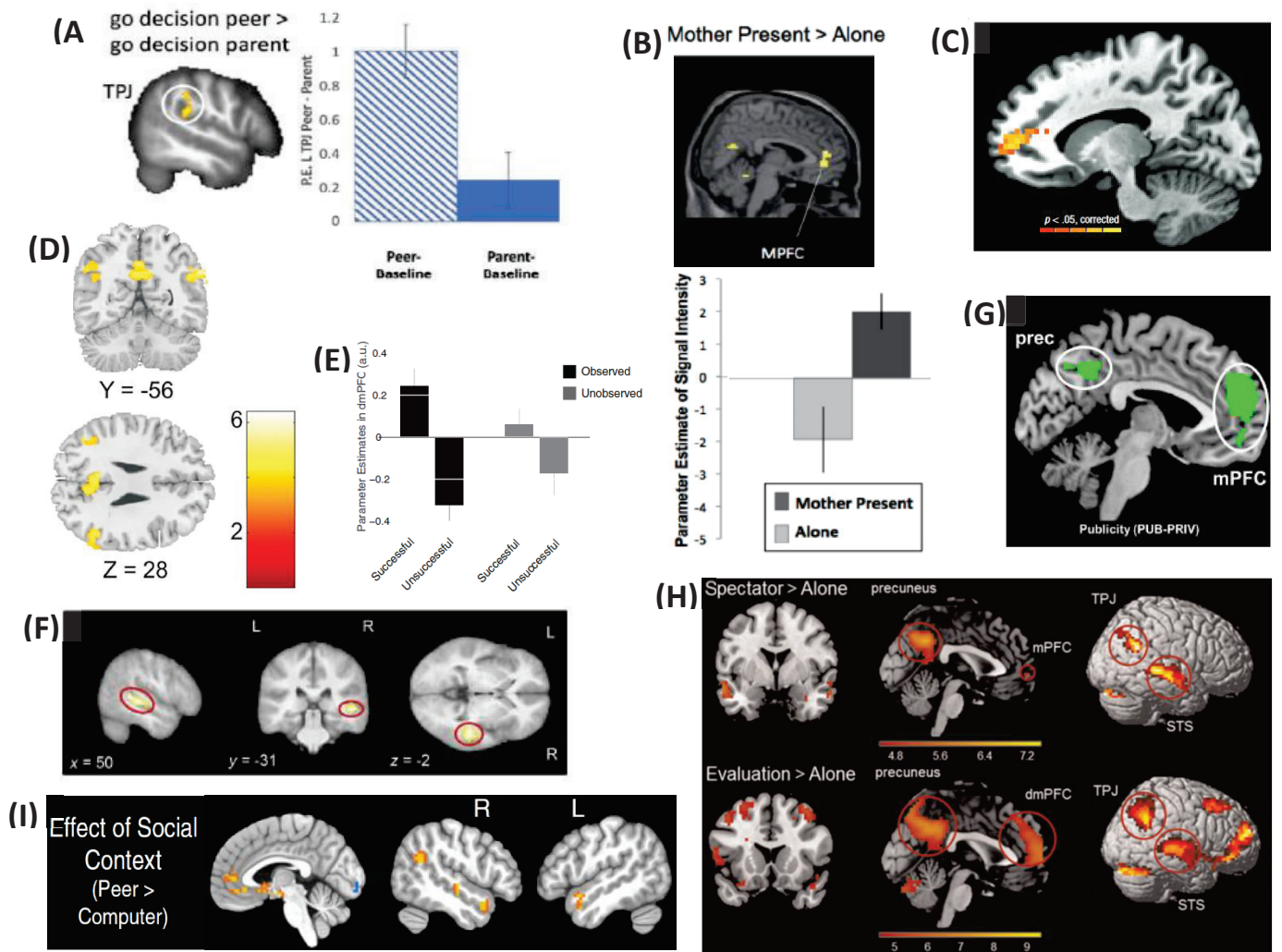


Figure 6 (d'après van Hoorn et al., 2018 (A) ; Telzer, Ichien et Qu, 2015 (B) ; Somerville et al., 2013 (C) ; Beyer et al., 2018 (D) ; Chib, Adachi et O'Doherty, 2018 (E) ; Yoshie et al., 2016 (F) ; Muller-Pinzler et al., 2015 (G) ; van Hoorn et al., 2016 (H) ; Warnell, Sadikova et Recay, 2018 (I)) : Données IRMf chez l'humain. A) La présence d'un pair augmente l'activité de la TPJ par rapport à la présence d'un parent dans une tâche de Go/NoGo chez l'adolescent. A gauche la carte cérébrale, à droite les valeurs de paramètre estimé de la TPJ pour chaque condition. B) La présence de la mère par rapport à seul active le mPFC chez l'adolescent dans une tâche de prise de décision à risque. En haut la carte cérébrale, en bas les valeurs de paramètre estimé de mPFC pour chaque condition. C) Carte cérébrale montrant que l'activation du mPFC se retrouve également chez l'adolescent en présence d'un pair non familial. D) Carte cérébrale montrant que la présence d'un coacteur par rapport à seul augmente l'activité du précuneus et de la TPJ chez l'adulte pour une tâche de prise de décision à risque. E) Valeurs de paramètres estimés du dmPFC pour chaque condition (Observé vs. Non observé) dans une tâche motrice chez l'adulte, montrant que le contexte social augmente (par rapport à seul) l'activité du dmPFC lorsque l'essai est correct alors que son activité diminue (vers une plus forte désactivation) lorsque l'essai est incorrect. F) Cartes cérébrales montrant une plus forte activation du pSTS s'étendant jusqu'à la rTPJ en condition d'audience par rapport à la condition 'seul' pour une tâche de préhension d'objet. G) Carte cérébrale montrant l'implication du précuneus et du mPFC en contexte d'audience dans une tâche de raisonnement avec retour de performance chez l'adulte. H) La présence d'une audience par rapport à seul augmente l'activité du précuneus, ainsi que de la TPJ et du STS bilatéralement dans une tâche prosociale chez l'adolescent (12-16ans). Lorsque la présence est évaluatrice, il y a l'implication supplémentaire du dmPFC. En haut les cartes cérébrales du contraste Audience > Seul, en bas les cartes cérébrales du contraste Evaluation > Seul. I) Cartes cérébrales montrant que la présence d'un pair par rapport à un ordinateur augmente l'activité du mPFC, de la rTPJ et du STS bilatéral dans une tâche prosociale chez l'enfant (8-12ans).

b. Les réseaux attentionnel, motivationnel et émotionnel

L'idée du réseau attentionnel comme mécanisme de la FIS a été longtemps ignorée (Belletier, Normand, & Huguet, 2019). Elle part pourtant du postulat qu'autrui est un distracteur, tel que le proposent les théories de la psychologie sociale depuis des décennies. Kampis et Southgate expliquent en ce sens que « *la cognition humaine est profondément influencée par la présence d'autres personnes, même si notre attention à la base est focalisée sur nos propres objectifs et actions solitaires* ». Notre sens profondément social nous force donc à dévier notre attention de nos propres objectifs pour prendre en compte autrui, même si cela est délétère ou non pertinent pour la tâche (Kampis & Southgate, 2020). En 2007, Grosbras et collaborateurs identifient le dlPFC comme étant impliqué dans les processus attentionnels requis pour répondre aux stimuli saillants, qu'ils soient sociaux ou non (M.-H. Grosbras et al., 2007). Dans le cas de la simple présence, le dlPFC a été retrouvé dans une étude de raisonnement chez l'adolescent comparé à l'adulte. Dans cette étude, l'activité du dlPFC augmente plus fortement en présence d'un pair que seul chez l'adolescent par rapport à l'adulte (Dumontheil et al., 2016). Nawa et collaborateurs retrouvent aussi un dlPFC plus activé si le participant réalise une tâche simple de paris avec un coacteur que seul (Nawa et al., 2008), alors que Chen, Martinez et Cheng montrent une moindre activation du dlPFC dans leur tâche de jugement moral (C. Chen et al., 2020). Chez le singe, Demolliens et collaborateurs trouvent que la présence ou l'absence d'un congénère est codée par des populations de neurones différentes au sein du dlPFC. Les conclusions des auteurs vont dans le sens d'un meilleur apprentissage en présence sociale via l'augmentation des ressources attentionnelles allouées (Demolliens et al., 2017). Mais même si la tâche utilisée n'est pas une tâche purement attentionnelle, elle nécessite quand même le recrutement de ce réseau, ce qui ne permet pas de différencier mécanisme tâche-spécifique *versus* attentionnel. Pour autant, le dlPFC n'est pas uniquement recruté par l'attention, mais intervient aussi dans les processus de planification ou de résolution de problèmes par exemple (Dagher et al., 1999; Jones & Graff-Radford, 2021; Przybylski & Króliczak, 2017) mais aussi, conjointement avec le mPFC, dans notre capacité à construire une bonne réputation vis à vis d'autrui (Garbarini et al., 2014; Schunk et al., 2009). Etant donné que les tâches montrant l'implication du dlPFC ne sont pas purement attentionnelles, et que cette implication est généralement trouvée de façon isolée, il convient de rester prudent sur les conclusions.

Plus largement, **l'attention implique un réseau fronto-pariétal** (voir fronto-pariéto-occipital) (Buschman & Kastner, 2015; Corbetta & Shulman, 2002; Katsuki & Constantinidis, 2014). **Il comprend des aires dorsales incluant le SPL avec l'IPS particulièrement, ainsi que le FEF ; des aires ventrales incluant la TPJ et débordant vers l'avant sur l'IPL et vers l'arrière sur le gyrus temporal supérieur (STG) ; enfin l'IFG et une partie du gyrus frontal moyen (MFG)** (Figure 7).

Dans une étude d'IRMf, Greene et collaborateurs démontrent que les indices sociaux et non sociaux de notre environnement recrutent bien le réseau fronto-pariétal de façon similaire. Néanmoins ils mettent en évidence certaines divergences entre les deux types de stimuli au sein de régions occipito-temporales particulièrement, indiquant que les indices sociaux requièrent des traitements supplémentaires (Greene et al., 2009).

Quelques preuves concernant l'implication de ce réseau fronto-pariétal dans l'effet de FIS sont apportées par une étude EEG qui montre que la facilitation sociale s'accompagne d'une réduction d'activité oscillatoire dans la bande alpha des lobes frontal, pariétal et occipital. Une augmentation dans la bande beta est également retrouvée dans le lobe frontal uniquement. Cette étude suggère donc l'implication de l'attention dans le mécanisme de la FIS (Liu et al., 2017), bien qu'il faille garder à l'esprit que ces régions ne sont pas uniquement attentionnelles (Dambacher et al., 2011; Przybylski & Króliczak, 2017). Chez le macaque, Monfardini et collaborateurs mettent aussi en avant un rôle spécifique du réseau attentionnel via une analyse de données d'activation (PET) en ROI, avec en particulier une plus forte activation du cortex préfrontal latéral (IPFC), du FEF et du cortex prémoteur ventral, latéralisés à droite (Monfardini et al., 2015). Néanmoins, tout comme pour Demolliens et collaborateurs (2017), la tâche réalisée nécessite le recrutement du réseau attentionnel, ce qui ne permet pas d'identifier clairement le réseau de l'attention en tant que mécanisme domaine-général ou mécanisme tâche-spécifique. Les aires pariétales (IPL, SPL/IPS) ont été retrouvées dans deux études de FIS mais l'une montre une augmentation d'activation par le contexte social (Dumontheil et al., 2016), tandis que l'autre trouve une désactivation de ces régions pariétales ainsi que du MFG, donc un désengagement du réseau attentionnel quand un observateur est présent par rapport à seul (Yoshie et al., 2016). Les preuves entourant le réseau attentionnel sont donc plutôt éparses, avec des tâches plus ou moins attentionnelles et des régions activées pouvant appartenir à plusieurs réseaux, rendant difficile l'interprétation des résultats observés. **Afin de bien mettre en évidence une possible implication du réseau attentionnel, il conviendrait d'utiliser une tâche purement attentionnelle dans une étude de FIS. Les**

conclusions ne permettraient pas de faire la différence entre réseau tâche-spécifique et réseau domaine-général, mais valideraient ou non sa pertinence en tant que mécanisme potentiel.

Enfin, la TPJ fait partie à la fois du réseau attentionnel (Geng & Vossel, 2013) et du réseau ToM. La TPJ joue donc un double rôle à la fois dans les processus de mentalisation et dans la réorientation et l'attention portée aux éléments sociaux de notre environnement (Carter & Huettel, 2013). Kamps et Southgate proposent que la TPJ permet les changements ('shifts') attentionnels entre soi et autrui (Decety & Lamm, 2007; Kamps & Southgate, 2020), compatible avec son rôle au sein du ToM dans la différenciation des pensées entre soi et autrui. Proposer la TPJ comme étant au cœur du cerveau social fait donc sens puisqu'elle est impliquée à plusieurs échelles de traitement. En accord avec ce double rôle, des données anatomiques révèlent que la TPJ, droite en particulier, est en fait divisée en deux sous-régions, séparées d'environ 10 mm le long de l'axe dorso-ventral. La TPJ du réseau attentionnel est plus étendue vers le pSTS, alors que la TPJ du réseau ToM s'étend plutôt vers le gyrus angulaire (AngG) (Decety & Lamm, 2007; R. Saxe, 2010). En plus de cette dissociation anatomique, Mars et collaborateurs discriminent les deux TPJ via leur pattern de connectivité fonctionnelle au repos et nomment l'aire attentionnelle : la TPJ antérieure (aTPJ) ; et l'aire ToM : la TPJ postérieure (pTPJ) (Mars, Sallet, et al., 2012). Cette organisation anatomique de la TPJ a été validée par d'autres études (Igelström et al., 2016; Scholz et al., 2009; Schurz et al., 2017). Redcay et collaborateurs ont montré l'implication de la aTPJ droite (raTPJ) à la fois dans une tâche d'attention jointe, et dans une tâche d'interaction sociale comparant une condition sociale à une condition « seul » (Redcay et al., 2010). Elle est aussi retrouvée quand le participant observe simplement des interactions sociales, sans y participer (Walbrin et al., 2018). Par ailleurs, les études de van Hoorn et collaborateurs (2016 et 2018) ainsi que de Yoshie et collaborateurs (2016) présentées précédemment parmi les évidences du réseau ToM (Figures 6A, F et H), montrent des activations de la TPJ qui s'étendent au moins en partie sur sa sous-région attentionnelle.

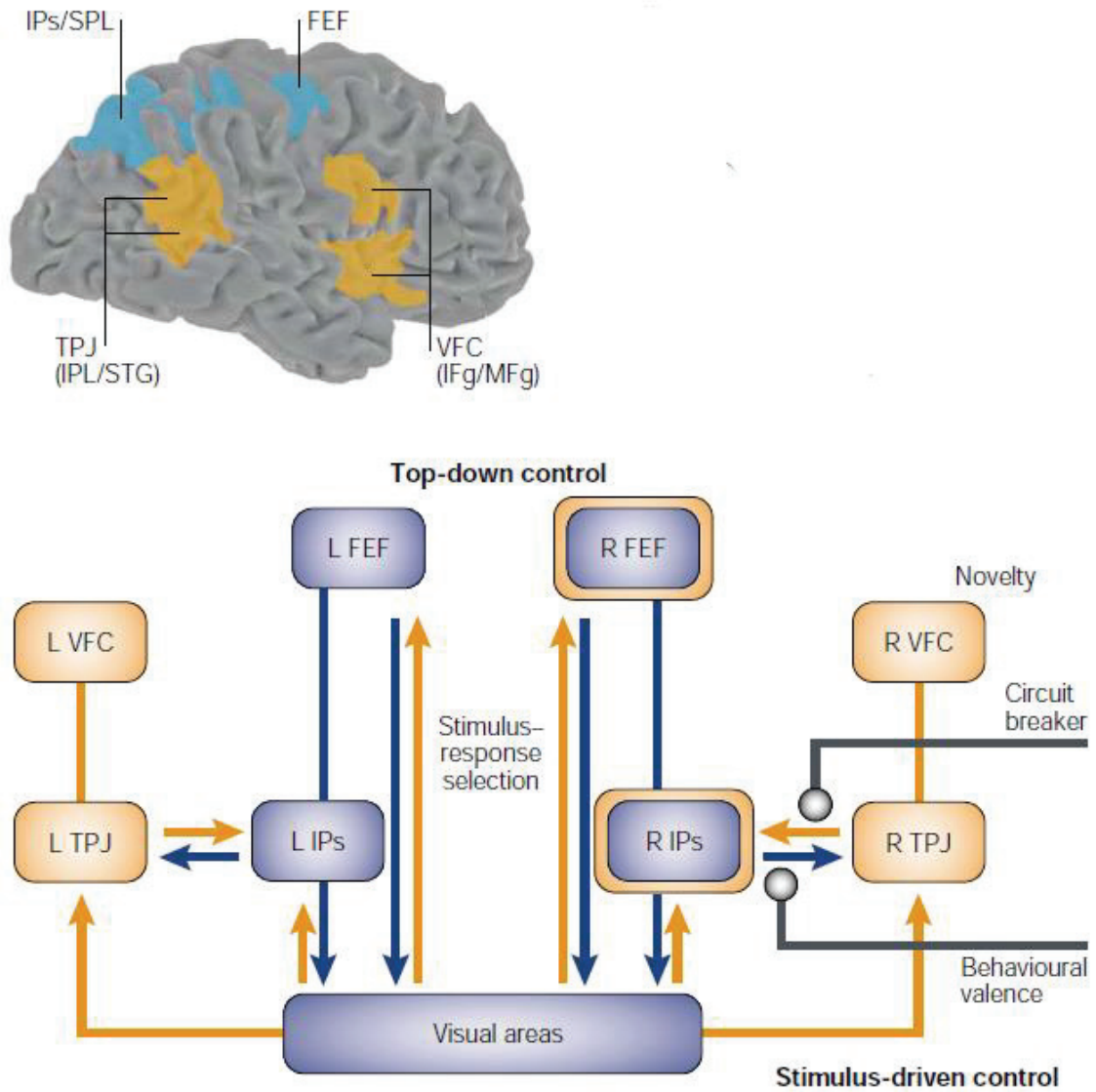


Figure 7 (d'après Corbetta et Schulman, 2002) : Le réseau fronto-pariétal attentionnel impliquant des régions dorsales comprenant le FEF et le SPL/IPS (en bleu) et des régions ventrales comprenant l'IFG/MFG ainsi que la TPJ (en orange). En haut la cartographie cérébrale de ces régions, en bas le modèle des connexions anatomiques entre ces régions avec distinction des contrôles top-down et bottom-up ou 'stimulus-driven'.

Une dernière hypothèse souvent retrouvée dans les études de FIS est que la présence d'autrui augmente la motivation ou le niveau de stress des individus pour réaliser correctement la tâche (Cottrell et al., 1968; Dickerson et al., 2008; Sorce & Fouts, 1973). D'après la psychologie sociale, la raison principale à cela est que l'individu a besoin de maintenir une certaine réputation en société (Charles F Bond, 1982; Carver & Scheier, 1981). Dans le cas des contextes sociaux, le stimulus social peut être une récompense qu'il soit un visage souriant, une acceptation d'appartenance à un groupe, une évaluation positive, ou encore un gain obtenu grâce à autrui (Hackel & Amodio, 2018), et stimule ainsi la motivation par l'intermédiaire du système de récompense. **Le réseau motivationnel/émotionnel implique plusieurs régions sous-corticales dont l'amygdale, le VS, mais aussi l'hypothalamus et l'hippocampe, ainsi que des régions corticales comme l'ACC, les cortex orbitofrontal et préfrontal ventro-médian (vmPFC), et l'insula** (Pessoa, 2017, pour une revue récente voir Šimic et al., 2021). Lockwood et son équipe ont discriminé au sein de ces régions celles qui sont sensibles au contexte social de celles qui ne le sont pas et qui s'activent de la même façon que les stimuli aient une composante sociale ou non. En particulier le VS, le cortex orbitofrontal et l'amygdale sont plutôt aspécifiques alors que le mPFC et l'ACC, et plus précisément la partie subgénuaire de l'ACC, codent spécifiquement pour les récompenses avec une composante sociale (Lockwood et al., 2018; Lockwood & Wittmann, 2018; Wittmann et al., 2018). Cette organisation est retrouvée chez le primate non humain (Isoda, 2021). En contexte de simple présence, plusieurs études ont trouvé une activation dans les régions du réseau motivationnel/émotionnel, mais souvent dans des tâches qui recrutent ces systèmes de récompenses et limbiques déjà en condition basale (seul). Par exemple, les tâches de prise de décision à risque impliquent le système de récompense, donc le VS, en particulier chez l'adolescent. En effet, la valeur de diverses récompenses, risque mais aussi argent par exemple, présente une exagération spécifique à la période de l'adolescence (Hartley & Somerville, 2015). La présence d'un pair ne fait qu'accroître encore cette hypersensibilité à la récompense, impliquant d'autant plus le VS (Chein et al., 2011; van Hoorn et al., 2018, 2019). Outre le VS, l'implication de l'amygdale, de l'insula, du gyrus parahippocampique ou du gyrus orbitofrontal a été mise en évidence dans les tâches de prise de décision à risque et de façon accrue en condition de présence sociale par rapport à seul (Hoffmann et al., 2018; Van Hoorn et al., 2016). L'amygdale, l'insula antérieure et le vmPFC sont également modulés par la présence sociale (audience ou coaction) dans des tâches de moralité (C. Chen et al., 2020;

Finger et al., 2006). La question restant en suspens est de savoir si le réseau motivationnel/émotionnel peut être impliqué dans le cas où les individus réalisent des tâches ne recrutant pas, par défaut, ce réseau. Et donc ce réseau serait-il en jeu si la présence sociale ne représente ni une menace, ni un sentiment d'évaluation ? Pour le vérifier il est nécessaire de tester des individus **1) sans retour de performance afin qu'ils ne puissent pas connaître leur niveau de réussite dans la tâche, et ainsi limiter les changements de motivation et/ou de stress ; 2) avec des présences passives, non évaluatrices.** Une implication des régions associées au réseau motivationnel/émotionnel dans ce cas suggèrerait que la simple présence d'autrui suffit à générer de la motivation ou du stress chez le participant. Une valence émotionnelle serait alors systématiquement liée au contexte social, bien qu'elle ne soit pas forcément pertinente pour l'individu et surtout pour la tâche qu'il effectue.

Les réseaux de l'attention et de la motivation/émotion pourraient donc être impliqués, soit distinctement, soit de façon interdépendante. Bourgeois, Chelazzi et Vuilleumier suggèrent d'ailleurs que le réseau de la motivation via le système de récompense permet de moduler l'activité du réseau attentionnel (Bourgeois et al., 2016). Dans ce cas, la simple présence agirait sur l'état motivationnel et émotionnel de l'individu qui en retour modifierait le traitement attentionnel. Dans le cas d'une motivation, cela pourrait conduire à un plus fort focus attentionnel qui, si la tâche n'est pas trop complexe, serait avantageux pour la réussir ; alors que dans le cas d'un stress cela pourrait induire un effet distracteur trop important, avec des pensées parasites délétères pour la tâche en cours. **Afin de ne pas confondre ces deux possibilités, il faut être capable de distinguer entre les effets positifs et négatifs de la présence d'autrui, entre la facilitation et l'inhibition sociales.**

3. Des réseaux co-existants et complémentaires

Il existe donc plusieurs hypothèses et mécanismes possibles pour expliquer la FIS. Présentés séparément dans les sections précédentes, il convient pourtant de les considérer ensemble, afin de pallier les limites de chacun de ces mécanismes pris séparément :

- ✘ Les données en faveur d'un mécanisme tâche-spécifique proviennent surtout de l'animal non-humain, mais se limitent généralement à des preuves locales ne

permettant pas d'exclure l'implication d'autres réseaux. L'avantage d'aller regarder au plus près des populations neuronales est donc souvent contrebalancé chez l'animal par l'impossibilité d'observer un réseau plus global.

- ✘ Chez les humains, il existe une grande variabilité entre les études, les unes montrant une partie seulement des réseaux domaine-général connus, qu'il s'agisse du réseau ToM, attentionnel, ou motivationnel/émotionnel, les autres impliquant à la fois les réseaux tâche-spécifique et domaine-général. Par exemple, Chen, Martinez et Cheng montrent que la présence d'un coacteur pendant une tâche de jugement moral est accompagnée d'une moindre activation à la fois dans les réseaux motivationnel/émotionnel et ToM (C. Chen et al., 2020), alors que Cos, Deco et Gilson montrent une implication des aires motrices du réseau tâche-spécifique ainsi que des aires visuelles et préfrontales des réseaux domaine-général liés à l'attention et à la récompense (Cos et al., 2021).

Plusieurs études en connectivité fonctionnelle montrent que les réseaux sont liés entre eux et qu'ils fonctionnent ensemble. van Hoorn et collaborateurs trouvent une différence de connectivité du VS selon les essais dans une tâche de Go/NoGo. Pour les essais « Go », à la fois risqués et non risqués, le couplage du VS avec l'insula et les régions visuelles, donc entre les réseaux tâche-spécifique et attentionnel, est favorisé en présence du parent par rapport à un pair. De façon différenciée, pour les essais « NoGo » non risqués, c'est le couplage du VS avec la TPJ, le STS et le précuneus qui est amélioré par la présence du parent, c'est-à-dire une connectivité modulée entre les réseaux tâche-spécifique et ToM (van Hoorn et al., 2018). Sur la base de ces résultats nous pouvons spéculer que prendre une décision, risquée ou non, en présence d'un parent modifie au moins notre niveau d'attention. Mais prendre une décision sûre augmente particulièrement la mentalisation envers le parent comme si l'individu pense que son choix va être validé et bien perçu par le parent. Toujours avec le VS, Chib, Adachi et O'Doherty montrent qu'une plus grande connectivité avec le dmPFC est associée à des effets comportementaux plus forts vers la facilitation sociale, dans une tâche motrice avec récompense (Chib et al., 2018). Ce résultat indique que la valeur de récompense liée à la tâche se combinent avec la mentalisation des pensées de l'observateur et que cela est bénéfique pour réussir la tâche. C'est-à-dire une motivation engendrée par ce que le participant pense de ce que peut penser (positivement ?) autrui. Une étude d'activation au repos (resting-state)

montre que la connectivité entre le VS et le mPFC est aussi augmentée chez les adolescents lorsqu'ils se pensent observés par un pair (Somerville et al., 2013), suggérant que le VS peut jouer un rôle plus passif et implicite que seulement être vecteur de motivation pour réussir une tâche. Enfin, Decety et Lamm suggèrent des liens entre les réseaux ToM et attentionnels (Decety & Lamm, 2007), comme montré par Yoshie et collaborateurs avec une modulation de connectivité entre le pSTS et des régions attentionnelles (augmentation avec les aires visuelles et réduction avec les aires pariétales) (Yoshie et al., 2016). D'ailleurs, le pSTS pourrait jouer plus globalement un rôle d'interface entre les différents réseaux de la FIS puisqu'il a déjà été montré comme étant l'intersection entre le réseau ToM, celui des neurones miroirs et les systèmes intervenant dans la détection de tout type de stimuli sociaux (Merchant et al., 2021).

Le mécanisme de la FIS serait donc multiple, basé sur la co-existence de plusieurs réseaux interconnectés et complémentaires. C'est l'hypothèse principale que je propose dans cette thèse. Penser le cerveau social comme un ensemble de mécanismes n'est pas nouveau, et il serait raisonnable d'intégrer le phénomène de FIS au sein de ce cerveau social au même titre que les autres comportements sociaux. Stanley et Adolphs proposent dans le cerveau social quatre réseaux différents : le réseau ToM, le réseau des neurones miroirs en distinguant l'imitation motrice de l'imitation émotionnelle via un troisième réseau d'empathie et le réseau de la perception émotionnelle avec en son centre l'amygdale (Stanley & Adolphs, 2013) (Figure 8A). Dans ce modèle, le réseau attentionnel n'est par contre pas représenté, ce qui n'est pas surprenant car si l'attention a été rapidement proposée par les théories de la psychologie sociale concernant la FIS, elle n'a été que récemment envisagée par les neurosciences pour expliquer la cognition sociale en général, et demeure donc le mécanisme social le moins étudié. Quant au réseau tâche-spécifique, il n'est pas non plus envisagé du fait que dans la majorité des interactions sociales, l'individu ne fait pas d'autre tâche en parallèle. Il n'y a donc pas de raison de penser que ces réseaux puissent être modulés dans la plupart des contextes sociaux. En revanche la singularité du phénomène de FIS est que l'individu est précisément en train d'effectuer une tâche dans un contexte social. Le mécanisme sous-jacent de la FIS pourrait donc être unique avec l'implication à la fois du cerveau social mais également d'un réseau tâche-spécifique.

Le modèle proposé par Chang et collaborateurs se différencie de celui de Stanley et Adolphs par l'ajout du réseau attentionnel (Chang et al., 2013). Il a également la particularité d'avoir

été développé pour le primate non-humain (le macaque plus particulièrement), et ouvre de nouveau la voie à une compréhension du mécanisme de FIS trans-espèces, tout comme le proposent d'autres modèles développés à partir du rongeur (Fernández et al., 2017) ou du poisson (Bshary et al., 2014). Pour Chang et collaborateurs, le cerveau social se compose du réseau attentionnel (et visuo-moteur), du réseau perceptif composé préférentiellement de régions codant pour les reconnaissances des visages, du réseau motivationnel/émotionnel, ainsi que du réseau du contrôle exécutif comprenant les régions préfrontales (Figure 8B). Outre sa perspective inter-espèce, le point fort de ce modèle est qu'il propose un mécanisme fondé sur des réseaux préexistants, servant à la base pour d'autres fonctions mais s'étant réorganisés pour supporter les comportements sociaux.

Un troisième modèle de traitement social a été proposé plus récemment par Patel, Sestieri et Corbetta (2019). Ce modèle se base sur les interactions entre et à travers les pTPJ et aTPJ. Il propose un lien fonctionnel réel entre les réseaux ToM et attentionnel. Les informations de l'environnement social (dont les visages) arrivant par le pSTS vont se confronter aux états internes de l'individu via le réseau ToM et la pTPJ et générer une réorientation ou un focus attentionnel vers ces stimuli si nécessaire en communiquant avec la aTPJ, elle-même transmettant ensuite à l'ensemble du réseau fronto-pariétal. Les deux circuits proposés par les auteurs selon que le pSTS transmette l'information sensorielle à la pTPJ ou la aTPJ, sont globalement similaires (Figure 8C). Puisque la reconnaissance des visages et autres stimuli sociaux sont intégrés, les régions mnésiques sont pertinentes dans ce modèle afin que l'individu puisse identifier s'il s'agit de stimuli connus ou nouveaux. Dans le cas de la FIS, l'information sensorielle est parfois minimale (pas forcément de visage à identifier par exemple) mais la voie impliquée pourrait par contre être analogue.

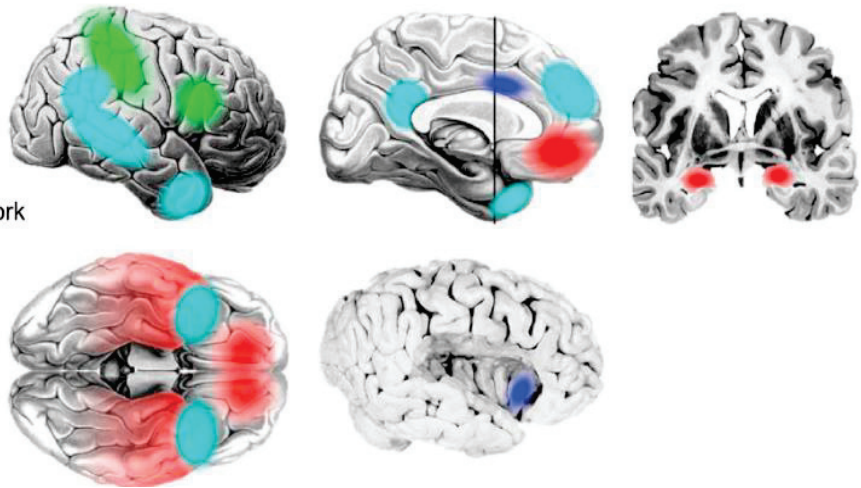
Ensemble, ces modèles proposent que plusieurs réseaux interdépendants composent le cerveau social. Si les réseaux ToM et motivationnel/émotionnel sont systématiquement retrouvés, ce n'est pas le cas de l'attention dont l'implication proposée plus récemment nécessite plus de preuves empiriques. Pour savoir si ces modèles s'appliquent au mécanisme de la FIS, il convient de tester l'existence de ces trois réseaux simultanément dans des tâches connues pour ne pas les recruter lorsqu'il n'y a pas de contexte social associé. De même, les réseaux tâches-spécifiques ne sont pas proposés dans ces modèles, et pourraient donc n'être impliqués que dans le cas particulier de la FIS où autrui est présent pendant la réalisation d'une tâche indépendante. Mettre en avant les réseaux attentionnel,

motivationnel/émotionnel et tâche-spécifique suggèrerait que l'effet de FIS provient de plusieurs mécanismes neuronaux non-sociaux se réorganisant pour s'adapter à la présence sociale. La contribution supplémentaire du réseau ToM signifierait en plus que certains réseaux se seraient développés spécifiquement pour répondre aux besoins sociaux sous-jacents à la FIS. Si tous ces réseaux sont impliqués, il conviendrait ensuite de déterminer dans quelle mesure ils communiquent les uns avec les autres, et sont interdépendants. Enfin, ces propositions ne sont pas spécifiques à l'humain et pourraient se retrouver chez d'autres espèces, ce qui nous conduirait à conclure en faveur d'un mécanisme inter-espèce.

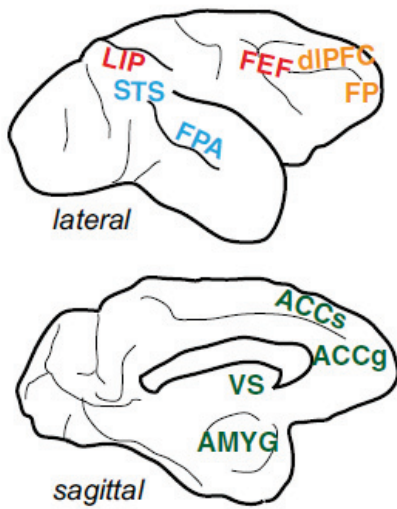
Ainsi, lorsqu'Arya est présente beaucoup de réseaux s'activeraient dans le cerveau de Lina, de la même façon que les comportements sociaux en général impliquent différents réseaux du cerveau dit « social ». En bref : nous sommes des animaux tellement sociaux que tout notre cerveau se mobilise pour traiter les informations sociales. Quelques données chez l'adulte soutiennent l'idée de l'implication des réseaux domaine-général, comprenant les réseaux ToM, attentionnel et motivationnel/émotionnel. Tandis que d'autres données, majoritairement chez l'animal non-humain, proposent l'implication de réseaux tâche-spécifique (les régions motrices liées à la course dans le cas de Lina). La dernière question non mise en avant dans les études et les modèles du cerveau social est de savoir si ces mécanismes sont en place dès la naissance ou s'ils se développent progressivement au cours de l'enfance et jusqu'à l'âge adulte. Arya a-t-elle toujours influencé Lina de la même façon, que ce soit lorsqu'elles étaient ensemble à l'école ou maintenant qu'elles sont adultes et collègues de travail ?

(A)

- Amygdala Network
- Mentalizing Network
- Empathy Network
- Mirror/Simulation/Action-Perception Network

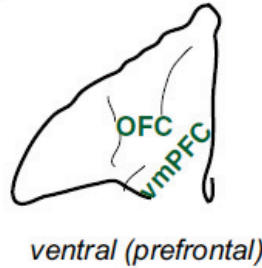


(B)



Modules
Reinforcement / learning
Visuomotor / attentional
Perceptual
Executive control

Abbreviations
LIP: lateral intraparietal area
STS: superior temporal sulcus
FPA: face patches in the temporal cortex
FEF: frontal eye field
dIPFC: dorsolateral prefrontal cortex
FP: frontal pole
ACCs: anterior cingulate sulcus
ACCg: anterior cingulate gyrus
VS: ventral striatum
AMYG: amygdala
OFC: orbitofrontal cortex
vmPFC: ventromedial prefrontal cortex.



(C)

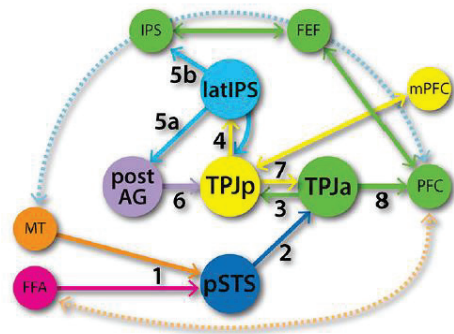
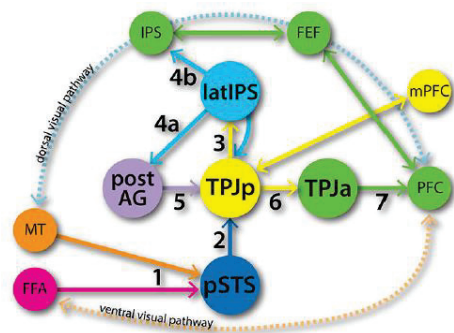
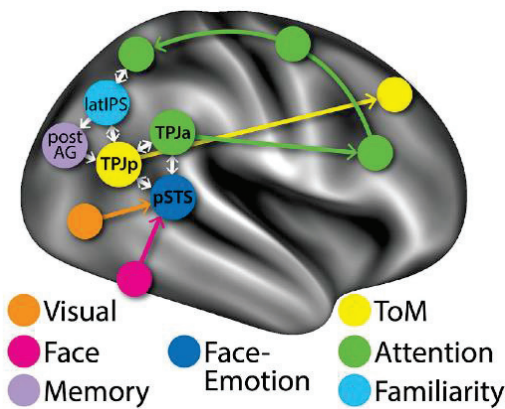


Figure 8 (d'après Stanley et Adolphs, 2013 (A) ; Chang et al., 2013 (B) ; Patel, Sestieri et Corbetta, 2019 (C)) : Modèles du cerveau social. A) Le cerveau social se compose des réseaux ToM (bleu clair), des neurones miroirs (vert et bleu foncé) et émotionnel (rouge). B) Le cerveau social est le résultat d'une réorganisation de réseaux préexistants : perceptuel (bleu), attentionnel (rouge), motivationnel et émotionnel (vert), et exécutif (orange). Il pourrait exister au moins pour l'ensemble des primates humains et non-humains. C) Le cerveau social passe par les réseaux ToM (jaune) et attentionnel (vert) qui communiquent par l'intermédiaire des pTPJ et aTPJ. Le traitement sensoriel externe (orange, bleu foncé, rose) se confronte aux états mentaux internes (mauve, bleu clair) de l'individu. A gauche, l'ensemble des réseaux et régions impliqués. A droite, les deux circuits proposés, le premier montre une communication entre pSTS et pTPJ qui ensuite transmet à la aTPJ, le second montre une voie directe entre pSTS et aTPJ.

4. Le développement du mécanisme de FIS

Qu'elles proviennent de la psychologie sociale ou des neurosciences sociales, les preuves expérimentales de la FIS chez l'enfant sont rares. Si elles représentent entre 3 et 6% de la littérature en psychologie sociale (C F Bond & Titus, 1983; Guerin, 2010), leur pourcentage n'est guère plus élevé dans les études en neurosciences, mis à part les études consacrées aux prises de décision chez l'adolescent. Pourtant, comprendre l'effet qu'ont les autres sur le comportement des plus jeunes et pourquoi, permettrait de répondre au moins en partie à plusieurs enjeux sociétaux.

a. La FIS durant l'enfance : quels sont les enjeux ?

Les animaux sont sociaux et ce dès l'enfance. Chez l'humain en particulier, l'enfant grandit entouré de ses parents, potentiellement au sein d'une fratrie. Mais surtout tous les enfants vont à l'école, un lieu où autrui est omniprésent. L'école est le lieu d'apprentissage principal, où l'enfant va développer de nombreuses compétences, et il fait ceci en présence de ses camarades de classe (coacteurs) et de son instituteur (évaluateur). L'effet de FIS se produit donc constamment dans ce contexte scolaire. Hors nous le savons, la présence d'autrui a un effet délétère lorsque nous effectuons des tâches nouvelles et non acquises (R. Zajonc, 1965). Comprendre l'effet de FIS à l'école et surtout l'adapter en fonction des tâches réalisées pourrait donc dans une certaine mesure permettre aux enfants d'apprendre de façon plus efficace (en les laissant seuls) ou de consolider plus facilement leurs apprentissages (en les mettant en présence des autres élèves ou de leur instituteur). Pour autant, les études portant sur **l'éducation** se sont jusqu'à présent focalisées sur les caractéristiques individuelles des enfants composant le groupe, plutôt que sur les effets de leur simple présence. Par exemple pour expliquer le succès ou l'échec scolaire les études se sont intéressées au genre des enfants constituant la classe, au statut socioéconomique des parents ou encore à la présence d'enfants en situation de handicap au sein de la classe. En effet, Wang, Haertel et Walberg rapportent que la quantité et la qualité de l'instruction, l'environnement familial ainsi que les caractéristiques individuelles des élèves sont les variables principales expliquant les différences d'apprentissage (M. C. Wang et al., 1990). Pour la question du genre, Oosterberk et van Ewijk montrent qu'une plus grande proportion de filles parmi un groupe d'étudiants modifie le comportement des garçons en les rendant plus enclins à ne pas abandonner (Oosterbeek & Ewijk, 2014). Une étude chez l'adolescent indique aussi que les adolescents

choisissent naturellement de se comparer aux élèves de leur classe ayant le même genre qu'eux, plutôt que du genre opposé (Huguet et al., 2001). Cette étude examine en particulier comment l'élève pense être capable d'apprendre efficacement par rapport à son pair. Hallinger et Murphy indiquent que le bagage familial a des effets importants sur l'apprentissage des enfants, et que les parents avec un faible statut socioéconomique préfèrent généralement une éducation professionnalisante alors que les parents de statut plus élevé mettent l'accent sur les carrières intellectuelles et académiques de leurs enfants (Hallinger & Murphy, 1986). Chiu, Chow et Joh montrent aussi que les compétences en lecture des élèves varient en fonction de l'homogénéité *versus* de la diversité du statut socioéconomique familial au sein de la classe (Chiu et al., 2017). En dehors des compétences scolaires pures, Battistich et collaborateurs trouvent un sens de la communauté et de l'entraide plus solide dans les écoles où la proportion d'élèves défavorisés est majoritaire (Battistich et al., 1995). A l'inverse, les comportements déviants peuvent aussi être influencés par les pairs (indépendamment de leur statut socioéconomique). En effet, Choi et collaborateurs montrent que les enfants qui se trouvent dans des classes où la majorité des pairs a des problèmes de comportement, sont plus enclins à développer eux aussi des comportements déviants au cours de l'année (Choi et al., 2018). Concernant le handicap, Justice et collaborateurs rapportent que les enfants en situation de handicap sont sensibles à l'effet de leurs pairs (sans handicap) et qu'ils peuvent bénéficier de cette influence notamment dans les compétences linguistiques. Cette étude apporte donc des preuves quant au bienfait de classes incluant les enfants avec handicap parmi les enfants avec développement typique (Justice et al., 2014). Néanmoins pour que l'effet des pairs soit positif, les enfants doivent avoir des compétences académiques homogènes (B. W. Gottlieb, 1984). Par ailleurs chez ces enfants avec handicap, la sensation d'évaluation dans une tâche de lecture, qu'elle provienne d'un pair ou de l'enseignant, est délétère (B. W. Gottlieb, 1982).

Pour faire le bilan de ces différents effets des pairs au sein des classes et les expliquer, Manski développe en 1993 un modèle bien connu dans l'économie et l'étude des interactions sociales. Il distingue trois effets à l'origine de l'influence des pairs, pouvant survenir simultanément ou séparément. Le premier est l'effet endogène, exercé via le phénomène de pression des pairs et traduisant la tendance de l'enfant à imiter les membres de son groupe afin d'être accepté. Le second est l'effet exogène rendant compte que le comportement de l'enfant dépend aussi des caractéristiques du groupe. Enfin le troisième est l'effet de corrélation où l'enfant a

tendance à avoir un comportement similaire aux autres membres du groupe du simple fait qu'ils se ressemblent naturellement, et que ces ressemblances sont à l'origine de la création du groupe (Manski, 1993). Au sein d'une classe, l'enfant va donc être influencé dans ses résultats scolaires à la fois par le comportement de son groupe référent (effet endogène), par les caractéristiques des camarades composant sa classe telles que le statut socioéconomique, le genre ou le statut de handicap (effet exogène) et par le simple fait qu'ils se ressemblent (même école, même enseignant...) et vont donc obtenir des résultats similaires (effet de corrélation). Ce modèle a été depuis repris, affiné et étendu dans le monde des sciences sociales (Sacerdote, 2014). Par contre, l'effet de FIS ne figure pas parmi les effets des pairs proposés. La simple présence, indépendamment de toute autre caractéristique individuelle ou de groupe, n'a pas été envisagée comme source de variabilité et d'influence sociale sur les compétences scolaires. **En fait aucune étude à notre connaissance ne s'est intéressée à l'effet de FIS chez l'enfant sur des tâches scolaires comme les mathématiques ou les compétences langagières** ; à l'exception de l'étude de Gottlieb en 1982 chez les enfants avec handicap pendant une tâche de lecture, ainsi que d'une étude récente montrant une modulation de la créativité pour résoudre le problème « de l'œuf qui tombe » en présence évaluative chez l'adolescent (Bouhours et al., 2021).

Outre la réussite scolaire, un autre enjeu sociétal majeur concerne **l'obésité infantile**. Les derniers rapports de l'Organisation Mondiale de la Santé (OMS) estiment qu'en Europe près d'un tiers des enfants âgés de 6 à 9 ans sont en surpoids et que 10% sont au stade de l'obésité, et que ces pourcentages sont en permanente augmentation globalement dans le monde. L'impact, à la fois négatif et positif, que peut avoir autrui sur l'obésité infantile a été largement étudié, afin de proposer et d'apporter des solutions à cette problématique d'ampleur mondiale et associée à de multiples risques sur la santé. Autrui tient en effet un rôle important dans le rapport au corps et à l'obésité. Christakis et Fowler ont suivi une cohorte de 1971 à 2003 et arrivent à la conclusion que pour un intervalle de temps donné, un individu a 57% de chances de devenir obèse si l'un ou l'une de ses ami(e)s vient de le devenir, et ce taux augmente si les deux personnes sont du même genre (Christakis & Fowler, 2007). Rancourt et collaborateurs ont testé chez des filles de 12 à 15 ans la perception qu'elles ont de leur corps et montrent que les pairs influencent cette perception. La comparaison de la taille du corps vis-à-vis des pairs est pour ces auteurs une forme puissante d'influence sociale (Rancourt et

al., 2014). Autrui a donc la capacité d'agir à la fois sur la réalité physique de notre corps mais aussi sur notre perception subjective de celui-ci. Contrairement à la réussite scolaire, des études se sont intéressées à l'effet de FIS pour lutter contre l'obésité, et représentent même la grande majorité de la littérature de FIS chez l'enfant. Il y eu deux axes de recherche complémentaires : **la prise de nourriture et l'activité physique**. L'obésité infantile peut en effet s'expliquer par au moins deux phénomènes que sont la malnutrition ou la surconsommation (Bauer et al., 2009; Coppinger et al., 2010; Larson et al., 2007), et le manque de pratique sportive régulière (Coppinger et al., 2010; Hills et al., 2011). Ces deux paramètres sont soumis à des normes et influences sociales (LaCaille et al., 2011; Stok et al., 2016). Tout comme pour l'adulte, les enfants mangent plus lorsqu'ils sont en présence de pairs, que ceux-ci mangent ou non en même temps (coaction ou observation) (Bevelander, Meiselman, et al., 2013; Engelmann et al., 2015). Plus en lien avec les processus d'imitation, des travaux montrent que les enfants en surpoids sont plus susceptible de manger en voyant manger un autre enfant que les individus de corpulence normale (Bevelander, Lichtwarck-aschoff, et al., 2013). A l'inverse, Salvy, Kieffer et Epstein observent que les enfants en surpoids uniquement mangent plus (y compris d'aliments gras) quand ils sont seuls qu'en présence d'un pair non familial ; suggérant que la présence d'un pair non familial permet de réduire la consommation des enfants en surpoids ou de tendre vers une alimentation plus saine (S. Salvy et al., 2008). Par contre, les enfants en surpoids mangent plus s'ils sont en coaction avec un pair familial par rapport à un non familial, mais également si le partenaire est aussi en surpoids par rapport à un enfant sans surpoids (S. Salvy et al., 2009). Ces résultats suggèrent donc que l'effet positif de la présence est retrouvé uniquement pour les pairs non familiaux et sans surpoids ou alors si la situation de présence n'est pas une coaction ne permettant pas de processus d'imitation. Enfin, la même équipe de recherche montre que des adolescents sont plus enclins à acheter des collations saines avec des prix attractifs s'ils sont en présence d'un pair que seuls (S. J. Salvy et al., 2012), montrant que le pair peut agir à la fois sur la quantité de consommation mais aussi en amont sur la tentation et la forme de cette consommation. Ensemble ces études révèlent que la présence d'un pair en train de manger est délétère pour l'enfant en situation de surpoids ou d'obésité alors que sa simple présence est au contraire plutôt favorable, en particulier lorsque le pair n'est ni un ami, ni en surpoids. Cela nous amène également à spéculer que deux mécanismes différents pourraient être en jeu ici, avec un mécanisme

d'imitation impliquant en particulier le système des neurones miroirs qui serait distinct du mécanisme de FIS.

Plusieurs études comportementales se sont également intéressées à l'activité physique en présence d'autrui. Globalement, la présence de pairs permet d'influencer l'activité physique chez les enfants (Coppinger et al., 2010). Dès 3 ans, les enfants montrent une augmentation à la fois de la probabilité de s'engager dans une activité physique de gymnastique mais également de l'intensité allouée pour cette activité lorsqu'ils sont en coaction avec un ami que seuls (Barkley et al., 2014). Cet effet de facilitation sociale est retrouvé en simple présence du pair, en particulier si un adulte se trouve également dans la pièce (Gonzales et al., 2019). Des études ont aussi spécifiquement regardé l'effet de FIS chez les enfants et adolescents en surpoids. Rittenhouse, Salvy et Barkley montrent que des enfants en surpoids ou à risque de surpoids âgés de 8 à 12 ans, préfèrent pratiquer des activités sédentaires plutôt que physiques s'ils sont seuls par rapport aux enfants sans surpoids. Cependant en présence d'un pair non familial, la différence entre les deux populations disparaît indiquant que le pair favorise l'activité physique (Rittenhouse et al., 2011). Cette équipe parvient aux mêmes conclusions chez l'adolescent où les individus en surpoids augmentent à la fois le nombre d'activités physiques réalisées mais aussi le temps consacré à ces activités, en présence d'un ami par rapport à seuls (S. Salvy et al., 2008). De même, Staiano, Abraham et Calvert ont montré que des adolescents avec obésité sont plus motivés pour faire de l'exercice s'ils sont en coaction avec un camarade d'école que seuls (Staiano et al., 2012). Contrairement à ces études, celle de Siegmund et collaborateurs indique que les enfants testés favorisent les jeux de PlayStation classique plutôt que des jeux sportifs sur Wii en contexte social par rapport à seuls. Cette baisse de motivation en présence d'un ami peut s'expliquer par le fait que dans les jeux de Wii le partenaire devient un adversaire et non plus un simple coacteur, ce qui a pu altérer l'effet de facilitation sociale normalement observé (Siegmund et al., 2014). Cette différence entre l'effet de compétition et de coopération a d'ailleurs été mise en évidence dans l'étude de Staiano, Abraham et Calvert (2012). Malgré ces évidences comportementales dans la prise alimentaire ou l'activité physique, aucune étude n'a essayé de comprendre le mécanisme sous-jacent pouvant expliquer cet effet de FIS. Quelques études d'IRMf ont tout de même tenté de faire le lien entre influence sociale (autre que la FIS), prise alimentaire et substrats neuronaux. L'une d'entre elles montre que pour compenser leur détresse sociale causée par

l'évaluation de leurs pairs, des jeunes filles en surpoids augmentent leur consommation de nourriture. Cette détresse sociale est liée à une perturbation de circuits socio-émotionnels impliquant le vmPFC (impliqué à la fois dans la compréhension des normes sociales et les émotions), le VS et le gyrus fusiforme codant pour les visages (« fusiform face area », FFA), et les participantes mangent ensuite plus probablement pour rétablir ce circuit émotionnel (Jarcho et al., 2015). Cette étude met donc en avant des troubles du comportement alimentaire plutôt expliqués par une réaction de compensation à une pression sociale antérieure qu'à une influence sociale agissant pendant la consommation. L'implication du vmPFC a par ailleurs été montrée dans une étude testant chez le jeune adulte l'influence des pairs sur le choix entre nourriture saine et calorique. Le vmPFC est plus activé lorsque les participants choisissent la nourriture calorique *versus* saine, suggérant un codage pour le jugement de préférence personnelle. Mais lorsque les participants ont accès aux préférences des pairs, la norme sociale prend l'ascendant et le vmPFC code alors le choix des pairs, indépendamment du type de nourriture (Nook & Zaki, 2015). Notons néanmoins que le vmPFC fait partie des régions qui se développent les plus tardivement et ne sont pas encore complètement matures à l'adolescence, nous incitant à rester prudents sur les comparaisons enfant/adulte. Souvent représentée par les pairs, l'influence sociale peut néanmoins aussi provenir des parents. Une étude en IRMf de l'influence des parents sur les choix alimentaires d'adolescents diabétiques, en obésité ou contrôles, montre que l'influence parentale n'affecte pas l'activité cérébrale de la même façon dans les différents groupes. Les adolescents diabétiques montrent par exemple une modulation des régions attentionnelles et émotionnelles liée à la restriction parentale. Ainsi la restriction de certains aliments du quotidien par les parents augmente leur valeur hédonique et donc la valeur de récompense associée à ces aliments, ce qui entraîne une plus forte activité des réseaux attentionnel et motivationnel lorsque ces aliments sont présentés aux adolescents. Au contraire, les adolescents obèses montrent des activations au niveau des aires visuelles et du système de récompense liées à l'apprentissage alimentaire des parents, suggérant que ces adolescents réorientent leur attention vers des aliments qu'ils ont associés à une récompense via l'apprentissage des parents. Le type de déficit métabolique des adolescents s'accompagne donc d'influences parentales différentes sur leur activité cérébrale (Allen et al., 2016). Enfin, si l'influence sociale agit sur le comportement ou le trouble alimentaire, la réciproque a aussi été démontrée. Verdejo-Garcia et collaborateurs observent que les adolescents en obésité

sont moins sensibles à la récompense et aux décisions sociales par rapport aux adolescents contrôlés. Ces résultats comportementaux sont associés à une réduction d'activité au niveau de l'insula antérieure, de l'ACC, du MCC et de régions préfrontales (Verdejo-García et al., 2015).

Une autre problématique sociétale importante entourant l'enfant et en particulier l'adolescent concerne **les comportements à risque**, voir déviants. En effet, la période de l'adolescence est favorable à l'émergence de prises de décisions risquées où les individus tentent de nouvelles expériences sans prendre conscience des conséquences potentielles. Les comportements risqués comprennent la consommation de cigarettes, d'alcool ou de drogue, ainsi que la conduite en voiture (Keating & Halpern-Felsher, 2008; Krakowiak & Cross, 1979; Settles et al., 2014; Solecki et al., 2019). L'influence sociale sur l'ensemble de ces comportements représente un champ intense de recherche puisque les adolescents sont en plus très sensibles à l'influence et la présence de leurs pairs. L'influence des pairs surpasse même celle des parents, les pairs étant perçus par les adolescents comme le moyen privilégié de se socialiser (Masten et al., 2009). Parmi les études s'étant intéressées à l'influence sociale sur les comportements à risque chez l'adolescent nous pouvons citer Shore, Rivers et Berman qui montrent notamment que les adolescents sont plus enclins à boire fréquemment si leurs amis boivent (Shore et al., 1983). Une étude sur la consommation de cigarettes suggère quant à elle que les adolescents ne sont pas encouragés à fumer par leurs pairs mais plutôt que ceux-ci ne les découragent pas à continuer (Urberg et al., 1990). Caouette et Feldstein-Ewing proposent que la consommation de cannabis chez les adolescents s'explique par plusieurs phénomènes : 1) les adolescents commencent à consommer sous l'influence de leur pair, 2) la consommation augmente par la simple présence des pairs, 3) la consommation peut être révélatrice d'une anxiété sociale, le cannabis permettant de réduire la peur d'autrui, et 4) les adolescents consomment d'autant plus qu'ils sont confrontés à des interactions négatives avec leurs pairs (Caouette & Ewing, 2017). Pour la conduite à risque, Gardner et Steinberg observent que les adolescents arrêtent moins une voiture virtuelle à un feu orange lorsqu'ils sont observés par deux pairs, se focalisant plus sur les bénéfices que sur le coût potentiel de ces décisions risquées ; alors que l'effet est moindre chez l'adulte (Gardner & Steinberg, 2005). Des études montrent d'ailleurs que les adolescents favorisent l'obtention de récompenses immédiates quand un pair est présent par rapport à lorsqu'ils sont seuls, suggérant que la prise de décision à risque permet un accès plus rapide à cette récompense (O'Brien et al.,

2011; Weigard et al., 2014). Enfin, des études testant la prise de décision dans le jeu (d'argent) ont de nouveau décrit que les adolescents prennent plus de décisions risquées en présence d'un pair que seuls ; un effet qui est moindre voir inversé chez l'adulte (Haddad et al., 2014; Somerville et al., 2019; Van Hoorn et al., 2017). Bien que cette partie se soit plutôt focalisée sur les études chez l'humain, il est important de noter qu'il existe aussi des évidences similaires chez l'animal non humain. Par exemple, les jeunes souris « adolescentes » consomment plus d'alcool en présence de pairs que seules, contrairement aux animaux adultes (Logue et al., 2014).

Cette sur-sensibilité à l'influence des pairs engendrant les comportements à risque s'explique par différents facteurs biologiques et étapes de développement qui se produisent à l'adolescence, notamment au niveau cérébral (Brechwald & Prinstein, 2011; Fareri et al., 2008). Un déséquilibre existe entre les régions immatures du contrôle cognitif et celles plus matures des systèmes de récompense et émotionnel, ce qui favorise la prise de décision à risque chez l'adolescent (Habib et al., 2013; Humphrey & Dumontheil, 2016; Magis-Weinberg et al., 2019; Somerville et al., 2010; Steinberg, 2010), et ce d'autant plus en contexte social (Foulkes & Blakemore, 2016).

b. Le mécanisme de la simple présence dans la prise de décision chez l'adolescent

La majorité des études en neurosciences sociales portant sur l'effet de FIS chez l'adolescent ont ainsi étudié le mécanisme sous-jacent à l'influence des pairs dans la prise de décision, en particulier risquée, afin d'apporter des solutions, ou au moins des explications, à ces comportements déviants et potentiellement dangereux (pour des revues voir Hartley & Somerville, 2015; Telzer et al., 2017). Une étude en EEG montre que les adolescents ont une activité réduite du mPFC lors de prises de décision risquées dans un jeu vidéo en coaction avec des pairs (Segalowitz et al., 2012). Toujours dans le sens d'une augmentation de la prise de décision à risque en présence de pairs, pour une tâche de conduite cette fois, Chein et collaborateurs montrent une activation plus importante du système de récompense comprenant le VS et le cortex orbitofrontal chez les adolescents que chez les adultes (Chein et al., 2011). Le VS est aussi retrouvé dans une autre étude utilisant la même tâche mais cette fois accompagné d'une augmentation d'activité dans le précuneus, le gyrus fusiforme, la TPJ gauche, la SMA, le gyrus post-central, ainsi que des régions occipitales et cérébelleuses lorsque le participant choisit de ne pas s'arrêter au feu orange en présence d'un pair plutôt que d'un parent. Le dlPFC est retrouvé lorsque les adolescents ne prennent pas de risque et

s'arrêtent au feu orange en présence de leur pair par rapport à seuls. Cependant, dans cette étude et contrairement à la précédente, les adolescents prennent moins de décisions risquées dans le contexte social que seuls (van Hoorn et al., 2018). Smith et collaborateurs retrouvent pour une tâche de jeu d'argent une implication du VS associée à une plus grande prise de décision à risque en contexte social (A. R. Smith et al., 2018). Des régions émotionnelles ont également été mises en évidence, en particulier l'amygdale et le gyrus parahippocampique gauche, lorsque les adolescents sont observés par un pair plutôt que seuls. L'ajout d'une pression évaluative active en plus l'IFG (Hoffmann et al., 2018). Bien que les études présentées jusqu'ici mettent en exergue les impacts négatifs de la présence des pairs chez l'adolescent, certaines études montrent que cette présence peut être bénéfique soit selon le type de présence, soit selon la tâche réalisée (Osmont et al., 2021). Telzer et son équipe montrent que si la tâche de conduite est effectuée en présence de la mère des participants, ceux-ci prennent moins de risque et cela s'accompagne d'une plus forte activité dans les régions préfrontales (Telzer et al., 2015), mais aussi du VS comme si la récompense est désormais associée à une décision prudente (Guassi Moreira & Telzer, 2016). De plus quand les adolescents décident de ne pas s'arrêter au feu orange, les activations du VS et de l'amygdale sont moindre en présence de la mère comme si la récompense associée est désormais plus faible (Guassi Moreira & Telzer, 2016; Telzer et al., 2015). Dans une tâche de **prise de décision prosociale**, la présence d'autrui a également un effet positif, que cette présence soit passive ou évaluative. Cet effet comportemental s'accompagne de plus fortes activations dans les régions du réseau ToM (précuneus et TPJ/STS) ainsi que dans le dmPFC, mais pour le contraste évaluation *versus* seul uniquement (Van Hoorn et al., 2016).

Ainsi, ces études montrent que la présence des pairs (ou d'un parent) module la prise de décision (à risque ou prosociale particulièrement) chez l'adolescent et que cela s'accompagne d'une modulation du système de récompense auquel peuvent s'ajouter les réseaux ToM, attentionnel et émotionnel. Le mécanisme sous-jacent de FIS relatif à la prise de décision chez l'adolescent pourrait donc être le même que celui impliqué pour d'autres tâches. Cependant les différences observées entre l'adolescence et les autres catégories d'âge suggèrent l'existence de variations dues au développement, qui pourraient se retrouver au niveau de l'activité cérébrale observée.

c. L'approche développementale via les comparaisons entre les âges

En dehors de la prise de décision, le mécanisme de FIS a été exploré chez l'adolescent dans quelques autres tâches. Notamment, Dumontheil, Wolf et Blakemore, dont nous avons déjà discuté les résultats principaux (voir Figure 4A), regardent l'effet de la présence d'un pair dans une tâche de raisonnement relationnel et montrent une plus forte activation par le contexte social du réseau fronto-pariétal chez l'adolescent par rapport à l'adulte (Dumontheil et al., 2016). Concernant l'enfant pré-adolescent, une seule étude d'imagerie à notre connaissance a porté sur la FIS chez l'enfant à partir de 10 ans (Hoffmann et al., 2018). La question qui demeure aujourd'hui est de savoir si dès l'enfance, voire dès la naissance, les substrats cérébraux du mécanisme de FIS sont déjà présents et matures ou s'ils apparaissent et se développent au cours du temps. Cette question dépasse d'ailleurs le mécanisme de FIS pour s'appliquer à l'ensemble des comportements sociaux (Stanley & Adolphs, 2013). Atzil et collaborateurs suggèrent que les corrélats cérébraux des effets de présence sociale, tels que décrits chez l'adulte, ne sont pas présents à la naissance (Atzil et al., 2018), mais se développent plutôt au gré de l'expérience sociale. Pour autant, comme quelques données comportementales montrent des effets de FIS à des stades précoces de développement chez le bébé (Wanshaffe, 2002), voir avant la naissance (Vince, 1964), il devrait exister au moins une composante innée, indépendante des apprentissages et du développement. Les deux seules études de neuroimagerie testant les effets du développement indiquent une activation des aires cérébrales plus forte chez l'adolescent que chez l'adulte (Chein et al., 2011; Dumontheil et al., 2016). Cela nous permet d'envisager **plusieurs hypothèses sur le développement du mécanisme de FIS** : 1) il existe un pic d'influence sociale au moment de l'adolescence qui se traduit par une plus forte activité cérébrale à la fois par rapport à l'adulte et par rapport à l'enfant ; 2) l'influence sociale est également très forte dès l'enfance et l'activité du réseau cérébral de la FIS est donc comparable entre l'enfant et l'adolescent, mais moindre chez l'adulte ; 3) globalement l'effet de FIS augmente au cours du temps, impliquant que l'activité cérébrale associée soit plus forte chez l'adulte par rapport à l'enfant. Wolf et collaborateurs montrent qu'au niveau comportemental la facilitation sociale dans une tâche de raisonnement relationnel est plus importante chez l'adolescent que chez l'adulte et l'enfant (Wolf et al., 2015). Ces résultats démontrent une nouvelle fois qu'il y a bien un mécanisme plus important à l'adolescence, mais ne nous renseignent pas sur des différences possibles entre l'enfant et l'adulte. Il n'est par ailleurs pas certain que tous les réseaux de la

FIS (si plusieurs sont impliqués) suivent la même trajectoire développementale, ou au contraire suivent des trajectoires divergentes, favorisant l'une ou l'autre des hypothèses proposées. Certains réseaux pourraient être en place plus précocement que d'autres. Et une fois en place, certains pourraient être plus actifs pendant l'enfance qu'à l'âge adulte, ou inversement. Qu'en est-il du développement de chaque réseau candidat du mécanisme de FIS ? Les réseaux tâche-spécifique doivent être en place dès l'enfance, à partir du moment où les compétences nécessaires à la réalisation de la tâche sont acquises. On sait par exemple que les réseaux des mathématiques et du langage, deux compétences nécessaires à l'école, sont en place assez tôt pendant l'enfance (Hyde et al., 2014; Qi & O'Connor, 2000; Starr et al., 2013), et impliquent respectivement l'IPS/SPL pour l'un et l'IFG/MFG pour l'autre (Piazza et al., 2004; Prado et al., 2011, 2014). Si le mécanisme de FIS implique les réseaux tâche-spécifique, ces derniers devraient être similairement impliqués chez l'enfant et l'adulte, sans différence développementale majeure. Pour les réseaux domaine-général, les prédictions sont différentes selon qu'il s'agisse du réseau attentionnel, du réseau motivationnel/émotionnel ou du réseau ToM. Pour le réseau attentionnel, des évidences montrent que ce réseau est fonctionnel dès 4 ans, à la fois au niveau de la vigilance, de l'orientation et de la réorientation de l'attention, mais ne devient complètement mature qu'à l'âge de 10 ans (Lewis et al., 2018; Rohr et al., 2018). Par exemple, Morris, Dumontheil et Farran ont récemment montré des modulations des processus attentionnels avec l'âge dans plusieurs versions de la tâche de Navon (discriminer entre des éléments locaux et globaux comme par exemple un grand H composé de petits s), chez des enfants de 5 à 10 ans (Morris et al., 2021). Tout comme les réseaux tâche-spécifique, le réseau attentionnel devrait donc être similairement activé entre l'enfant (à partir de 10 ans) et l'adulte s'il était impliqué dans le mécanisme de FIS.

Le réseau émotionnel, comprenant l'amygdale, existe chez les enfants dès leurs premiers mois de vie (Gabard-Durnam et al., 2018), mais continue à se développer tout au long de l'enfance (Salvia et al., 2016), en partie selon les expériences auxquelles les individus sont confrontés. Notamment dans ce réseau, les densités de matière grise et la structure de la matière blanche sont modulées au cours du développement (Lenroot & Giedd, 2006) et les connectivités fonctionnelles sont réduites chez les enfants comparés aux adultes (Qin et al., 2012). Quant au VS associé au système de récompense, des études retrouvent la courbe en U inversé au cours du développement, avec un pic d'activité à l'adolescence (Schreuders et al., 2018). De

nouveau les connectivités fonctionnelles, en particulier entre le VS et les autres aires du système motivationnel/émotionnel augmentent avec l'âge (Fareri et al., 2015).

Les réseaux sous-jacents aux comportements sociaux, comprenant ToM et les neurones miroirs, sont fonctionnels chez les enfants dès 8 ans. Alkire et collaborateurs rapportent entre autre une activité dans le mPFC, le précuneus/PCC, la TPJ/STS pour le ToM, et dans l'IFG ou le cortex occipital pour les neurones miroirs, chez l'enfant lors d'une tâche de prédiction sociale (Alkire et al., 2018). Egalement, Rice et collaborateurs montrent une activité du dmPFC et de la TPJ/STS lorsque les enfants discutent virtuellement avec un pair plutôt qu'avec un ordinateur (Rice Warnell et al., 2018). Pourtant des preuves à la fois comportementales et en imagerie indiquent des modulations développementales (Rauchbauer & Grosbras, 2020; Irene Symeonidou et al., 2016; Irine Symeonidou et al., 2020). Le mPFC est d'autant plus recruté et, au même titre que le VS, de façon croissante avec l'âge, que l'échange implique des valeurs de jugement de la part du pair (Moor et al., 2010). Tout comme le mPFC (Dumontheil, 2014), la TPJ/pSTS change à la fois anatomiquement et fonctionnellement avec l'âge (Atzil et al., 2018; Becht et al., 2021; Richardson, 2019). D'autres études utilisant des tâches prosociales (Braams & Crone, 2017), d'évaluation sociale (McCormick et al., 2018) ou d'imitation (Rauchbauer & Grosbras, 2020) conduisent aux mêmes conclusions. Pour le ToM spécifiquement, plusieurs études se sont intéressées à son évolution avec l'âge (Fehlbaum et al., 2021). Pour certains auteurs, il existe en fait deux catégories de mentalisation, l'une implicite, l'autre explicite, qui ne sont pas développées toutes les deux au même moment (Roth & Dicke, 2019). Des preuves d'une composante implicite de la mentalisation ont été mises en avant chez le jeune enfant (dès 15 mois), alors que la mentalisation explicite se développe plus tardivement vers l'âge de 4-6 ans, ne devenant réellement mature qu'à la préadolescence (Baron-Cohen et al., 2013; Flavell et al., 1978, 1981; Kovács et al., 2021). Des études retrouvent bien les 3 régions principales du ToM chez l'enfant de 6 à 13 ans (Ohnishi et al., 2004; R. R. Saxe et al., 2009). Mais le dmPFC étant une région préfrontale qui se développe tardivement durant l'enfance, son activité corrèle avec l'âge (Moriguchi et al., 2007). De façon plus étonnante, Kobayashi, Glover et Temple montrent lors d'une tâche de ToM des activations plus fortes chez l'enfant que chez l'adulte dans des régions plutôt associées à une composante émotionnelle telles que des aires temporales ou le vmPFC. Ainsi, le réseau ToM évolue avec l'âge, avec plus d'aires (émotionnelles) impliquées à l'enfance lorsque le réseau n'est pas mature, puis se précisant et se spécifiant ensuite (C. Kobayashi et

al., 2007; Merchant et al., 2021). Ainsi, si le mécanisme de FIS intègre à la fois les réseaux tâche-spécifique et domaine-général, il pourrait y avoir des différences dans les effets développementaux observés, certaines aires étant moins activées, d'autres autant, voire peut-être certaines plus activées chez l'enfant que chez l'adulte.

Arya influence Lina depuis qu'elles se sont rencontrées à la crèche dans tous ses comportements. Elle a modulé ses apprentissages à l'école, puis à l'adolescence la relation fusionnelle entre Arya et Lina a été exacerbée ce qui a induit Lina à prendre plus de risques, mais aussi en parallèle à adopter un comportement plus altruiste. Arya a aussi pu avoir un impact, positif ou négatif, sur la santé de Lina, en modulant sa prise alimentaire et son activité physique. Il n'est par contre pas certain que toutes ces influences aient à la fois la même force et la même direction, si l'on compare le comportement de Lina entre l'enfance et l'âge adulte. Cela serait la conséquence d'un mécanisme cérébral seulement partiellement développé et donc non mature au stade de l'enfance.

III) Enjeux de ces travaux de thèse

En plus d'un siècle d'expérimentations, la psychologie sociale a permis des avancées majeures dans la compréhension du phénomène de FIS. Il apparaît clair aujourd'hui que cet effet est à la fois généralisable à plusieurs niveaux et tributaire de fortes variations interindividuelles, non encore toutes expliquées. Malgré l'élaboration de théories afin d'expliquer le mécanisme sous-jacent à ce phénomène, la psychologie sociale s'est pourtant heurtée à des limites méthodologiques, laissant cette question sans réponse clairement identifiée. L'intérêt récent des neurosciences dans la compréhension de nos comportements sociaux, dont la FIS, a permis de proposer de nouveaux axes d'étude pour mettre en évidence les mécanismes sous-jacents et en particulier distinguer entre les différents réseaux potentiellement impliqués. Les neurosciences ont néanmoins laissé certaines questions en suspens. En effet, si quelques preuves concernant les réseaux ToM et motivationnel/émotionnel existent, celles en faveur du réseau de l'attention sont éparpillées, bien qu'il soit au cœur de la majorité des théories du mécanisme de FIS. De plus, l'implication des réseaux tâche-spécifique n'est pas réellement mise en évidence car aucune étude ne compare l'effet de FIS sur au moins deux tâches impliquant deux réseaux distincts. Enfin, la compréhension de l'évolution développementale du mécanisme est incomplète, en particulier pour la comparaison enfant-adulte.

Sur la base du résumé sur la cognition sociale proposé dans la revue de Stanley et Adolphs (2013), le Tableau 2 dresse un bilan spécifique à la FIS de ce que nous savons grâce à la psychologie sociale mais aussi de ce à quoi elle s'est heurtée, de ce que nous avons récemment acquis via les neurosciences sociales mais également de ce que celles-ci ont délaissé, et de ce qu'il nous reste à mettre en évidence. Dans ces travaux de thèse nous allons tenter d'apporter des éléments de réponse à plusieurs de ces questions en particulier :

- 1) Quels réseaux sont impliqués dans la facilitation et l'inhibition sociale ? Et en particulier, le mécanisme de FIS fait-il bien intervenir à la fois des réseaux de types tâche-spécifique et domaine-général ?
- 2) Le mécanisme de FIS est-il déjà complètement en place dans l'enfance ou se développe-t-il de l'enfance à l'âge adulte ?
- 3) Quels sont les modérateurs les plus pertinents pour expliquer les variations interindividuelles ?

Sur la base des preuves précédemment décrites de la littérature nous émettons les hypothèses associées suivantes :

- 1) L'implémentation neuronale de la FIS mobilise plusieurs réseaux interdépendants et de type tâche-spécifique et domaine-général différemment affectés selon que l'individu soit socialement facilité ou inhibé. Les réseaux ToM, attentionnels et motivationnel/émotionnel pourraient tous être mis en jeu mais à différents niveaux d'implication. Il est possible que sans récompense ou contexte émotionnel particuliers le réseau motivationnel/émotionnel soit peu activé. Si les réseaux tâche-spécifique sont impliqués, alors deux tâches distinctes comparées lors d'une même étude devraient révéler des aires cérébrales activées par la présence sociale différentes. Si tous ces réseaux permettent ensemble d'expliquer le mécanisme de FIS alors ils devraient communiquer les uns avec les autres, et des modulations de connectivité fonctionnelle entre ces réseaux corrélées aux changements comportementaux devraient être observées.
- 2) L'effet de FIS devrait s'observer chez l'enfant, même pour des tâches cognitives et d'autant plus si elles sont pertinentes dans un contexte éducatif. Dans ce cas il y aurait un mécanisme déjà en place. Tous les réseaux pourraient cependant ne pas être impliqués chez l'enfant, ou alors à des niveaux différents comparativement à l'adulte. Nous devrions donc observer des différences d'activité cérébrale, voire de connectivité fonctionnelle, entre les enfants et les adultes.
- 3) Les différences interindividuelles ne dépendraient pas uniquement de la personnalité des individus mais également de leur résistance à la pression de leurs pairs ainsi que de la confiance qu'ils ont dans leurs capacités à réaliser la tâche. Nous devrions observer des corrélations entre la taille de l'effet de FIS et les scores aux questionnaires investiguant ces différentes caractéristiques individuelles.

Afin de vérifier ces hypothèses, cette thèse se composera de deux chapitres, comportant chacun une étude comportementale et une étude d'IRMf.

Ce que la psychologie sociale a apporté depuis plus d'un siècle	Ce que les neurosciences sociales ont récemment apporté	Ce qu'il reste à comprendre
<p>La FIS est un phénomène généralisable à l'ensemble des espèces, âges et comportements</p> <p>L'évaluation, l'audience ou la coaction ; qu'autrui soit familier ou non, un pair ou non, réel ou non, seul ou en groupe ; mènent toutes à un effet de FIS</p> <p>Les tâches simples et maîtrisées sont sujettes à la facilitation sociale, alors que les tâches complexes et nouvellement acquises sont sujettes à l'inhibition sociale</p>	<p>Les comportements sociaux impliquent différents réseaux du cerveau dit « social »</p> <p>Chez l'adolescent, les prises de risque en présence de pairs sont accrues et mobilisent à la fois le réseau motivationnel/émotionnel et le réseau ToM</p> <p>Quelques données chez l'adulte soutiennent l'idée de l'implication des réseaux domaine-général dans l'effet de FIS. Tandis que d'autres données, majoritairement chez l'animal non-humain proposent l'implication de réseaux tâche-spécifique</p>	<p>La facilitation et l'inhibition sociale font-elles bien intervenir plusieurs types de réseaux à la fois, tâche-spécifique et domaine-général, et si oui lesquels ?</p> <p>Ces différents types de réseaux communiquent-ils les uns avec les autres ?</p> <p>Le mécanisme de FIS est-il déjà complètement en place à l'enfance ou se développe-t-il de l'enfance à l'âge adulte, avec une période particulière à l'adolescence ?</p>
<p>Ce que la psychologie sociale n'a pas montré et ce à quoi elle s'est heurtée</p> <p>Le mécanisme de la FIS pourrait être de nature attentionnelle mais les preuves comportementales ne permettent pas de trancher en faveur d'une théorie ou d'une autre</p> <p>Les études sur les enfants ne représentent qu'une part minime de la littérature portant sur la FIS. L'effet de FIS existe chez l'enfant mais la trajectoire développementale reste inconnue</p> <p>Les variabilités interindividuelles ont été constatées mais non expliquées</p>	<p>Ce que les neurosciences sociales ont laissé en suspens</p> <p>Si quelques preuves concernant les réseaux ToM et motivationnel/émotionnel existent, celles en faveur du réseau attentionnel sont éparées, bien qu'il soit au cœur de la majorité des théories du mécanisme de FIS</p> <p>L'implication des réseaux tâche-spécifique n'est pas réellement mise en évidence car aucune étude ne compare l'effet de FIS sur au moins deux tâches impliquant deux réseaux distincts</p> <p>La compréhension de l'évolution développementale du mécanisme est incomplète, en particulier pour la comparaison enfant-adulte.</p>	<p>Quels sont les modérateurs pouvant expliquer les variations interindividuelles ?</p> <p>La FIS et ses bases neuronales sont-elles conservées dans l'évolution des espèces ou existe-t-il des spécificités évolution-dépendantes ?</p>

Tableau 2 : Bilan de la littérature sur l'effet de FIS nous résumant ce que l'on sait depuis longtemps grâce à la psychologie sociale mais ce à quoi elle s'est heurtée, ce que l'on a appris récemment via les neurosciences sociales mais ce qu'elles ont laissé en suspens, et ce qu'il nous reste à comprendre.

1. Objectifs du Chapitre ①

Le premier chapitre aura pour objectif principal de : **Montrer que des tâches attentionnelles, en particulier une tâche de saccades, sont influencées par la présence d'un pair et que cette influence 1) module à la fois le réseau attentionnel, impliqué naturellement dans cette tâche, mais également d'autres réseaux domaine-général : le ToM et le réseau motivationnel/émotionnel, et 2) varie selon que le comportement reflète une facilitation ou une inhibition sociale.**

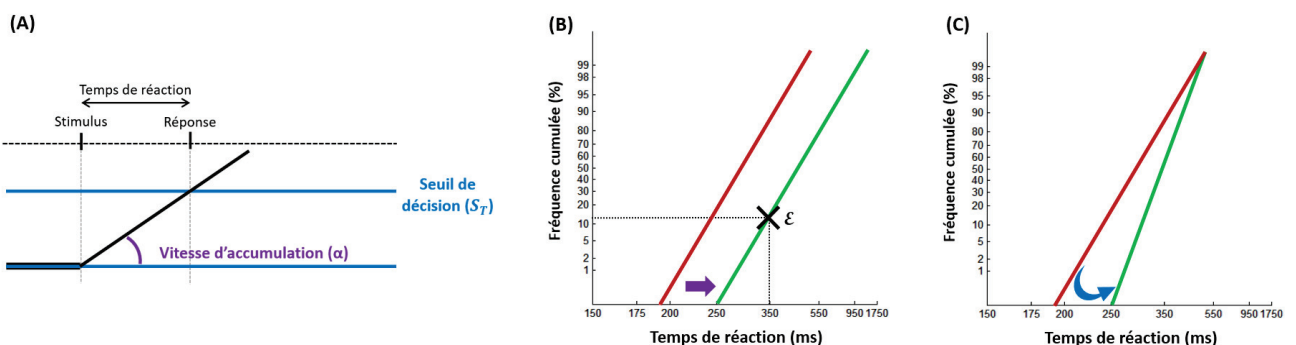
Pour répondre à ce double objectif, des adultes seront testés soit seuls, soit en présence d'un pair familier de leur choix. Dans une première étude comportementale nous allons mesurer l'effet de FIS dans 3 tâches attentionnelles différentes (recherche visuelle, performance continue, saccades) afin de déterminer la plus sensible à cet effet mais aussi celle qui permettra de bien distinguer entre facilitation et inhibition sociale. La tâche devra donc comporter des essais simples où une facilitation sociale est attendue et des essais complexes qui devraient générer une inhibition sociale, pour l'ensemble des individus testés. Un modèle computationnel, le modèle LATER (Encadré Méthodologique 1), sera utilisé afin d'identifier de potentielles différences d'effet du contexte social sur les différentes composantes de la prise de décision et ainsi d'apporter un premier éclairage sur le niveau décisionnel affecté(modulé) par le mécanisme de FIS.

La tâche attentionnelle sélectionnée sera ensuite adaptée aux conditions de l'IRM (Encadré Méthodologique 2) pour la seconde étude. Cette étude en IRMf permettra de déterminer les réseaux impliqués par la présence d'un pair. Le réseau attentionnel devrait être particulièrement mis en évidence. Notre intérêt se portera tout spécifiquement sur les différences entre facilitation et inhibition sociale. Le profil individuel de chaque participant et sa sensibilité à la présence d'un pair seront mesurés et corrélés aux activations cérébrales.

Encadré Méthodologique 1

Le modèle LATER

Le modèle LATER (Linear Approach to Threshold with Ergodic Rate), a été développé par Carpenter et son équipe (Carpenter & Williams, 1995 ; Carpenter, 2012). Il est adapté aux prises de décisions motrices, en particulier les réponses saccadiques. Ce modèle se distingue des autres par sa relative simplicité, avec seulement deux paramètres. Lors de l'apparition d'un stimulus, l'individu accumule une certaine quantité d'informations sensorielles jusqu'à atteindre un certain seuil qui déclenche la prise de décision et donc la réponse de l'individu. L'accumulation des évidences sensorielles se fait à une certaine vitesse, c'est le premier paramètre que l'on appelle α (violet sur le schéma A). Le seuil de décision est le second paramètre que l'on appelle S_T (bleu sur le schéma A). Le délai entre l'apparition du stimulus et l'initiation de la réponse est le temps de réaction. Selon la variation des deux paramètres α et S_T , le temps de réaction augmente ou diminue. Pour comparer la modulation des paramètres entre plusieurs conditions (dans notre cas la présence ou l'absence du pair familier), on trace les courbes des temps de réaction de l'ensemble des essais sur un graphe appelé le reciprobit. L'axe des abscisses représente la latence (en ms) mais sur une échelle logarithmique. L'axe des ordonnées représente la fréquence cumulée associée à cette latence. Par exemple, le point \mathcal{E} représenté sur le schéma B, montre que l'individu répond avec une latence de moins de 350ms dans environ 13% des essais. Une modification du paramètre α entre deux conditions (courbes rouge et verte) se traduit par un décalage parallèle entre les deux courbes (changement de l'intercept p2, représenté sur le schéma B). Une modification du paramètre S_T entre deux conditions se traduit par une inclinaison entre les deux courbes (changement de la pente p1, représenté sur le schéma C).



Encadré Méthodologique 2

Adaptation du protocole aux conditions de l'IRMf

Les réseaux impliqués dans le mécanisme de l'effet de FIS seront étudiés par l'imagerie IRMf. Adapter la tâche et les modalités de la présence sociale aux conditions de l'IRMf présente des défis méthodologiques importants :

- La tâche réalisée par les participants doit suivre un design intra-sujet et non pas inter-sujet. A savoir que les participants doivent effectuer à la fois les conditions « présence » et « seule », ainsi que l'ensemble des types d'essais de la tâche, notamment les différentes difficultés. De plus, une même condition expérimentale devra comprendre un nombre d'essais important afin d'atteindre une puissance statistique suffisante.
- La présence du pair est indirecte car celui-ci ne peut se trouver dans la salle du scanner avec le participant. Le pair familial se trouvera donc dans une pièce adjacente, face à un ordinateur et pourra observer le corps, le visage et l'écran de la tâche du participant présent dans le scanner via des retours caméra. Dans le chapitre 1, les participants réaliseront deux sessions d'IRMf distinctes, l'une en condition de présence, l'autre en condition seule. Ils seront donc soit tout le temps observés, soit tout le temps seuls. Dans le chapitre 2, la participation des enfants rendant plus difficile la double passation, les participants alterneront entre blocs d'essais en condition de présence et blocs d'essais en condition seule. Ils sauront s'ils sont observés ou non via l'affichage de la photo de leur partenaire en condition de présence, ou via l'affichage d'une version brouillée de cette photo en condition seule. En condition de présence, le pair familial verra les caméras, en condition seule il verra des vidéos contrôles. Afin d'optimiser le sentiment de présence, entre chaque période d'acquisition, le participant et son pair familial pourront se voir via écrans interposés.
- Les expérimentateurs ne peuvent pas être complètement absents. En ce sens, Griffin disait en 2001 que les conditions seules ne l'étaient pas réellement dans les études de FIS (Griffin, 2001), ce qui est d'autant plus vrai pour les études d'imagerie. Les expérimentateurs, ainsi que les ingénieurs pilotant les scans, étant possiblement perçus comme évaluateurs, ils pourraient produire un stress chez les participants (Belletier et al., 2019). Pour minimiser ce risque, les communications entre les expérimentateurs et les participants seront réduites au maximum et les ingénieurs seront dissimulés lors des scans (via l'occlusion de la vitre entre leur salle de monitoring et la pièce du scanner). L'homogénéité des discours et des attitudes des expérimentateurs envers les participants sera primordiale afin d'obtenir des résultats interprétables (Dashell, 1930).
- Pour le Chapitre 2, l'inclusion d'enfants rend plus difficile l'acquisition des données d'imagerie. Afin d'éviter de perdre trop de participants à cause de données inexploitable, les enfants seront préalablement entraînés dans un faux scanner IRM spécialement conçu pour eux. Ils apprendront à rester immobiles dans l'espace confiné du scanner, et seront habitués au bruit de l'IRM. Ils réaliseront aussi des essais d'entraînement afin de se familiariser avec la tâche.

2. Objectifs du Chapitre ②

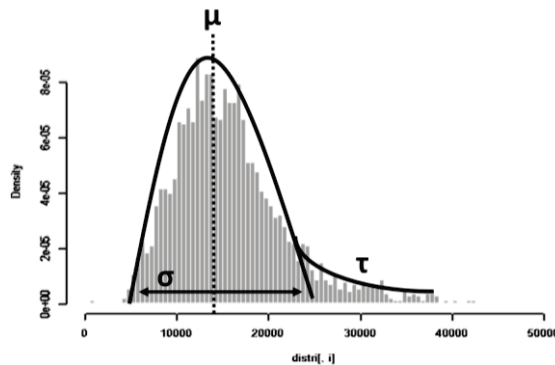
Le chapitre ② viendra : **1) Explorer le développement du mécanisme de FIS via une comparaison enfant-adulte. 2) Comparer chez les mêmes sujets comment le cerveau code la facilitation sociale dans deux tâches dont les substrats cérébraux spécifiques sont distincts** et qui ne font appel *à priori* à aucun des réseaux domaine-général : ToM, attentionnel ou motivationnel-émotionnel.

Pour répondre à ces objectifs, la première étude comportementale recrutera des adultes et des enfants dans deux tâches cognitives importantes pour l'éducation : une tâche de numérosité liée aux mathématiques et une tâche de phonologie liée au langage. Les tâches choisies sont acquises par les participants dès l'enfance. Elles devraient donc nous permettre d'observer une facilitation sociale. Les participants seront de nouveau testés avec un pair familial. Nous vérifierons tout d'abord qu'une facilitation sociale est bien retrouvée chez les enfants pour ces tâches cognitives en rapport avec l'éducation. Nous investiguerons également de potentielles différences de susceptibilité à l'effet de FIS entre les deux populations d'âge. Pour cela, outre les mesures de performance standard (moyenne de temps de réaction, pourcentage de réponses correctes), nous utiliserons un modèle computationnel, le modèle Ex-Gaussien (Encadré Méthodologique 3), qui permet d'étudier l'ensemble de la distribution des temps de réaction et apporte ainsi des précisions sur la FIS. Un deuxième modèle, le modèle de diffusion (Encadré Méthodologique 4), complémentaire du LATER mais adapté aux présentes tâches viendra apporter de nouveaux indices sur les modulations par la présence sociale des processus de prise de décisions. Dans la seconde étude, des enfants et des adultes seront de nouveau testés, cette fois en IRMf, sur les deux mêmes tâches adaptées aux conditions de l'IRM (Encadré Méthodologique 2). Lors de la réalisation des tâches les participants n'auront ni retour de performance, ni évaluation de la part de leur partenaire, ni demande attentionnelle accrue afin de ne pas solliciter directement les réseaux motivationnel/émotionnel, ToM et attentionnel. Les différences d'activité cérébrale en contexte social entre les enfants et les adultes seront étudiées. Des analyses de connectivité fonctionnelle pourront apporter des informations supplémentaires sur les bases neuronales de la facilitation sociale et leurs différences en fonction de l'âge.

Encadré Méthodologique 3

Le modèle Ex-Gaussien

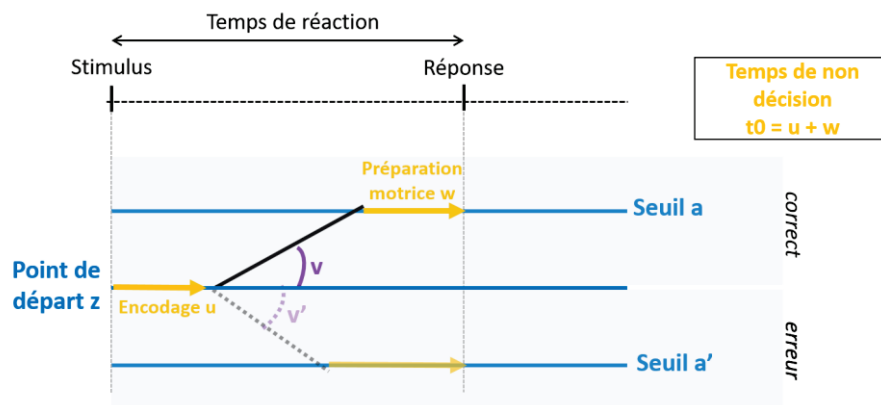
Le modèle Ex-Gaussien est un modèle probabiliste (Heathcote et al., 1991). Il est d'intérêt lorsque la condition testée module la valeur moyenne et/ou la distribution des temps de réaction. Le but du modèle est de décomposer la distribution des temps de réaction en deux parties : sa partie gaussienne et sa partie exponentielle ; et de déterminer laquelle (ou les deux) est (sont) modulée(s) par la condition d'intérêt (dans notre cas la condition sociale). La partie gaussienne de la distribution est décrite par 2 paramètres : la moyenne de la distribution μ , et l'écart-type de la distribution σ . La partie exponentielle, qui représente la queue de la distribution, est décrite par le paramètre τ . Avec ce modèle il est donc possible de déterminer si la condition testée affecte la latence moyenne des réponses, la variabilité dans la latence des réponses et/ou la contribution des réponses extrêmes. D'un point de vue graphique, une modulation de μ se traduira par un décalage de la distribution globale vers la gauche ou vers la droite, une modulation de σ se traduira par un changement de la largeur de la distribution, et une modulation de τ se traduira par un changement dans la forme de la queue de la distribution.



Encadré Méthodologique 4

Le modèle de Diffusion

Le modèle de Diffusion a été développé par Ratcliff (Ratcliff & McKoon, 2008). Il a pour but de mieux comprendre comment une condition (sociale, dans notre cas) affecte les processus de prise de décision et de non-décision (comme les processus mnésiques ou moteurs) indispensables pour générer une réponse. Il a des objectifs communs au modèle LATER mais est plus complexe et devient pertinent dans le cas de décisions à double choix avec réponse rapide contrainte. D'après ce modèle, le stimulus est encodé, puis les évidences sensorielles sont accumulées jusqu'à ce qu'un critère de décision soit atteint ; après une préparation motrice la réponse est alors initiée. Ce modèle utilise trois paramètres principaux : le taux d'accumulation des preuves v (violet sur le schéma), le seuil a à atteindre pour initier la réponse (bleu sur le schéma) et le temps de non décision t_0 qui est la somme du temps nécessaire à l'encodage u et à la préparation motrice w (jaune sur le schéma). Les paramètres ici définis concernent l'initiation d'une réponse correcte, mais les paramètres v' et a' se retrouvent pour la seconde réponse possible qui est dans ce cas une erreur. Un quatrième paramètre du modèle diffère selon le design de la tâche réalisée : il s'agit du point de départ z , qui peut être soit à équidistance entre les seuils des deux réponses, soit avantager l'une ou l'autre des réponses.



3. Objectif commun aux deux chapitres : comprendre les modulations interindividuelles

Enfin, les modulations interindividuelles, c'est-à-dire les variabilités de sensibilité à l'effet de FIS entre les individus, seront recherchées dans l'ensemble des quatre études. L'objectif sera de **déterminer si un ou plusieurs modérateurs, autre(s) que la difficulté de la tâche, explique(nt) que l'on soit plus ou moins sensible à la présence d'autrui (plus ou moins facilité ou inhibé)**. Les modérateurs testés seront les traits de personnalité tels que proposés par Uziel, la confiance dans la tâche réalisée – le self-efficacy – décrite par Sanna, et la résistance à la pression des pairs (RPI) développée par Steinberg et Monahan (Sanna, 1992; Steinberg & Monahan, 2007; Uziel, 2007). Pour cela, dans chaque étude, les participants répondront à une batterie de questionnaires testant ces différents modérateurs. Les scores obtenus pour chaque questionnaire seront corrélés à un score « delta » (pourcentage de changement dans la condition "social" par rapport à la condition "seul") quantifiant l'effet de la présence sociale par un delta positif pour une facilitation sociale, un delta négatif pour une inhibition sociale et un delta nul pour une absence d'effet.

CHAPITRE ①

Première étude du Chapitre ① : Les effets de la présence d'un pair sur les mouvements des yeux et l'attention (article publié dans *Frontiers in Behavioral Neuroscience*)



Peer Presence Effects on Eye Movements and Attentional Performance

Leslie Tricoche, Johan Ferrand-Verdejo, Denis Pélisson*† and Martine Meunier*†

INSERM, U1028, CNRS, UMR5292, Lyon Neuroscience Research Center, ImpAct Team, University Lyon, Bron, France

OPEN ACCESS

Edited by:

Nuno Sousa,
University of Minho, Portugal

Reviewed by:

Alexander Christian Schütz,
University of Marburg, Germany
Andrés Antonio González-Garrido,
Universidad de Guadalajara, Mexico

*Correspondence:

Denis Pélisson
denis.pelisson@inserm.fr
Martine Meunier
martine.meunier@inserm.fr

† Co-last authors

Specialty section:

This article was submitted to
Individual and Social Behaviors, a
section of the journal *Frontiers in
Behavioral Neuroscience*

Received: 25 July 2019

Accepted: 10 December 2019

Published: 08 January 2020

Citation:

Tricoche L, Ferrand-Verdejo J,
Pélisson D and Meunier M
(2020) Peer Presence Effects on Eye
Movements and Attentional
Performance.
Front. Behav. Neurosci. 13:280.
doi: 10.3389/fnbeh.2019.00280

“Social facilitation” refers to the enhancement or impairment of performance engendered by the mere presence of others. It has been demonstrated for a diversity of behaviors. This study assessed whether it also concerns attention and eye movements and if yes, which decision-making mechanisms it affects. Human volunteers were tested in three different tasks (saccades, visual search, and continuous performance) either alone or in the presence of a familiar peer. The results failed to reveal any significant peer influence on the visual search and continuous performance tasks. For saccades, by contrast, they showed a negative or positive peer influence depending on the complexity of the testing protocol. Pro- and anti-saccades were both inhibited when pseudorandomly mixed, and both facilitated when performed separately. Peer presence impaired or improved reaction times, i.e., the speed to initiate the saccade, as well as peak velocity, i.e., the driving force moving the eye toward the target. Effect sizes were large, with Cohen's *d*-values ranging for reaction times (RTs) from 0.50 to 0.95. Analyzing RT distributions using the LATER (Linear Approach to Threshold with Ergodic Rate) model revealed that social inhibition of pro- and anti-saccades in the complex protocol was associated with a significant increase in the rate of rise. The present demonstration that the simple presence of a familiar peer can inhibit or facilitate saccades depending on task difficulty strengthens a growing body of evidence showing social modulations of eye movements and attention processes. The present lack of effect on visual search and continuous performance tasks contrasts with peer presence effects reported earlier using similar tasks, and future studies are needed to determine whether it is due to an intermediate level of difficulty maximizing individual variability. Together with an earlier study of the social inhibition of anti-saccades also using the LATER model, which showed an increase of the threshold, the present increase of the rate of rise suggests that peer presence can influence both the top-down and bottom-up attention-related processes guiding the decision to move the eyes.

Keywords: social facilitation, social cognition, social presence, oculomotor behavior, saccades, LATER model, attention

INTRODUCTION

Social Presence Effects on Performance

Social psychology has long established that others' presence influences individuals' behaviors. The first evidence can be traced back to an 1898 study by Triplett (1898). In Allport (1924) named this phenomenon "social facilitation." Later, Zajonc (1965) established that others' presence actually facilitates only well-learned responses, novel responses being, on the contrary, inhibited. Allport's early label nonetheless stuck and, to this day, "social facilitation" refers to any *enhancement* or *impairment* of performance due to the presence of others (Monfardini et al., 2017). A century of social psychology has built a robust knowledge about the principles ruling this fundamental form of social influence. The main ones are that others influence behavior whether their presence is actual or imagined, whether they are familiar or unknown, co-actors doing the same task or passive spectators, and whether they are evaluative or neutral (Bond and Titus, 1983; Guerin, 2010; Reynaud et al., 2015). Two issues remain unsolved though: first, the mechanism mediating social facilitation and second, the factors which make an individual more or less susceptible to others' presence. These unsolved issues represent a limitation, making it difficult to translate laboratory findings about social facilitation into real-life applications to domains, such as school or work, where others are omnipresent.

Social Facilitation Mechanism

Among the many theories proposed by social psychology, two prominent ones put the spotlight on attention processes. Zajonc (1965) proposed arousal, a vigilance mechanism as social facilitation mediator, whereas Baron proposed distraction, a selective attention mechanism (Baron, 1986). The two theories being not mutually exclusive, an attention theory positing that others' presence acts *via* both vigilance and selective attention is a plausible alternative (Huguet et al., 2014; Monfardini et al., 2017). Attention in all primates, humans included, rely mostly on vision. Our visual environment containing more information than can be processed simultaneously, it is necessary to select the behaviorally most relevant information for further processing and to filter out the unwanted information. This vital ability is known as selective attention and is tightly linked with eye movements; the two functions sharing the same frontoparietal network in the brain (Corbetta et al., 1998). Selective attention and its underlying frontoparietal network are themselves modulated by the locus coeruleus noradrenergic neurons, which are known to play an important role in vigilance, the ability to sustain attention to a task for a long period of time (Sara, 2009). Neuroscience-based evidence could, therefore, complement social psychology behavioral findings and help specify the attention mechanisms at play in social facilitation and tease them apart from other possible mediators such as motivation (Harkins, 2006).

To date, much of the research effort of neuroimaging studies of social facilitation has focused on pleasurable behaviors in adolescents and adults, such as gaming for money (Nawa et al., 2008; Fareri et al., 2012; Kätsyri et al., 2013; Breiner et al.,

2018; Chib et al., 2018), donating to charities (Izuma et al., 2010; Van Hoorn et al., 2016) and risk-taking (Chein et al., 2011; Smith et al., 2015, 2018; Hoffmann et al., 2018). In these studies, peer presence's most consistent effect was an increase of activation or connectivity in the brain reward system, especially the ventral striatum. This striatal increase is proportional to participants' subjective enhancement of pleasure (Kätsyri et al., 2013). Of interest to the present study, which investigates familiar peers, friends yield greater pleasure and greater striatal activation than strangers (Fareri et al., 2012). As yet, few neuroimaging studies have addressed peer presence effects on sensorimotor or cognitive behaviors rather than hedonic activities. In a princeps study, we described increased activation in the frontoparietal attention network during socially facilitated image pressing in monkeys (Monfardini et al., 2016). The link between social facilitation and the brain parietal areas involved in attention has now been corroborated by at least three human studies, one using a motor task (Yoshie et al., 2016), one testing sensory judgments (Müller-Pinzler et al., 2015), and one assessing cognitive reasoning (Dumontheil et al., 2016). Together, these findings provide neural evidence in support of the attentional theories of social facilitation proposed by social psychology.

Social Attention Literature

Research on social attention, i.e., on how information about other people affects attentional processes, has long suggested a special status of social cues among environment cues. Much of the effort focused on others' gaze direction and its impact on spatial orienting. It showed that other's gaze direction can reallocate our attention not always in an automatic, bottom-up way, determined by its sole physical saliency, but also in a voluntary, top-down way, driven by both the observer's social relevance and the subject's goals (Koval et al., 2005; Birmingham and Kingstone, 2009; Greene et al., 2009; Chauhan et al., 2017; Atkinson et al., 2018). In this eye gaze domain too, familiar peers may have special effects (Chauhan et al., 2017).

By contrast, how others' mere presence affects attention processes, and the eye movements upon which they rest has long been undocumented. Only over the last 3 years can we find behavioral studies investigating social presence effects in visual search tasks assessing selective spatial attention (Yu and Wu, 2015; Liu and Yu, 2017), in a continuous performance task (CPT) assessing vigilance, i.e., attention sustained over time (Claypoole and Szalma, 2017), and in saccades tasks assessing eye movements, both pro- and anti-saccades (McFall et al., 2009; Strukelj et al., 2012; Oliva et al., 2017). The data remain patchy and are sometimes contradictory, but they provide the proof of concept that all three facets of attention (eye movements, attention in space, and attention in time) can be modified by others' mere presence. To assess underlying mechanisms, one study (Oliva et al., 2017) complemented behavior with computational modeling, fitting eye movement data to Carpenter's LATER (Linear Approach to Threshold with Ergodic Rate) model, which postulates two different mechanisms leading to the decision to act, i.e., move the eye or hand: top-down decision threshold and bottom-up accumulation of information (Carpenter and Williams, 1995; Carpenter, 2012).

The present study participates in this recent endeavor. We use the same three tasks as in the above studies, namely, pro-/anti-saccades, visual search, and CPT. All three are well-established tools in the attention literature to assess the oculomotor, spatial, and temporal facets of attention, respectively, and our lab has extensive experience with them (Gerardin et al., 2015; Habchi et al., 2015; Nicolas et al., 2019). The difference with earlier studies is that, first, all three tasks are tested in the same group of subjects, rather than across different groups, and second, social presence is embodied by a familiar peer rather than by a stranger or a group of strangers. We chose familiar peers based on evidence that they are more effective social facilitation triggers than strangers. This includes the evidence from the attention literature evoked above (Fareri et al., 2012; Chauhan et al., 2017), plus similar evidence from primatology (Wechkin, 1970) and social psychology (Herman, 2015). We also chose familiar peers because of their omnipresence at school or work, the two daily life situations that could benefit most from novel findings in social facilitation research.

Objectives of Present Study

In summary, the present study assesses the influence of the mere presence of a familiar peer on pro-/anti-saccades, visual search, and CPT, i.e., eye movements, attention in space, and attention in time, respectively. When applicable (for saccades and CPT), behavioral analyses of eye and hand reaction times were completed by computational analyses using Carpenter's LATER model. To evaluate the moderating effect of difficulty, each task pseudorandomly mixed two types of trials. Natural pro-saccades were mixed with atypical anti-saccades, pop-out targets with hard-to-find targets in visual search, and frequent NoGo responses with rare Go responses in CPT. Based on Zajonc (1965), we initially expected, for each task, social facilitation of easy responses and social inhibition of challenging ones. As collected data showed no such within-task difference, yielding instead a social inhibition of both pro- and anti-saccades, the second group of subjects was recruited to test difficulty across rather than within tasks. This second group performed pro- and anti-saccades successively, a simpler task than the mix of pro- and anti-saccades administered to the first group, which makes natural pro-saccades much more difficult (Pierce and McDowell, 2016, 2017).

MATERIALS AND METHODS

Ethics

The Ethics Committee of Inserm (IRB#00003888) approved the study (November 3, 2015) which was conducted according to the principles expressed in the Declaration of Helsinki. All participants provided written informed consent before performing the tasks and received compensation for their participation. All methods were performed in accordance with the relevant guidelines and regulations.

Participants

A total of 79 university students were recruited either directly in the laboratory, or *via* web posting (47 females, 57%, mean

age 23.2 years, SD = 3.2, range: 19–35 years, with normal or corrected vision and no neurologic or psychiatric history). They were told they could come alone or with a same-age familiar partner of their choice (colleague, friend, sibling, or lover). No reason was given as to why duos were welcome to participate. Eleven socially tested duos (i.e., a total of 22 subjects; Social condition) and 21 individually tested subjects (Alone condition) successively performed, in a single session, the complex version of the saccades task (mixed pro- and anti-saccades), the visual search task, and the CPT, in that order. The remaining 36 subjects (nine duos i.e., 18 subjects in the Social condition, and 18 subjects in the Alone condition) solely performed the simple version of the saccades task (successive pro- and anti-saccades).

Familiarity Assessment

The IOS, Inclusion of Other in the Self-scale (Gächter et al., 2015) was used to ascertain familiarity within the duos along a 7-point scale (1 = "not close at all," 7 = "very close"). Only the subjects with IOS scores ≥ 4 , reflecting close relationships (Aron et al., 1997; Myers and Hodges, 2012), were retained in the analyses.

Set-Up: Social vs. Alone Condition

While performing the tasks, the subject was seated in an adjustable chair, facing the eye-tracker camera ("EyeLink1000" SR-Research) and computer screen with the head on a chin rest and forehead support, the eyes aligned with the screen center, and the hands over a computer keyboard (Figure 1). For the Social condition, the familiar partner completed questionnaires on a laptop while seated on the subject's right side without any possibility of judging or even seeing the subject's performance; instructions related to the tasks and questionnaires were given to both individuals at the same time, just after entering the testing room. The experimenter left the room immediately after launching the appropriate computer program. The subject used a walkie-talkie to signal the end of the session to the experimenter

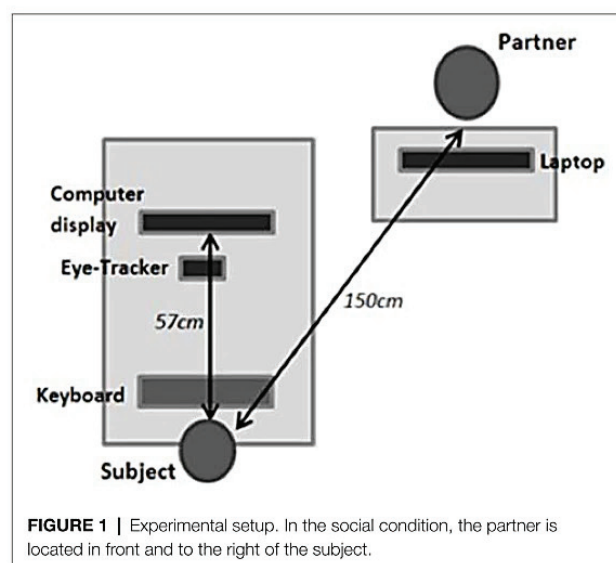


FIGURE 1 | Experimental setup. In the social condition, the partner is located in front and to the right of the subject.

who, for duos, then came back and reversed the roles, the familiar partner becoming the actor and vice versa.

Tasks

The tasks were developed using the EyeLink® Experiment Builder software.

Saccades Task

Oculomotor behavior was assessed using both pro-saccade (saccades toward the target) and anti-saccades (saccades away from the target, toward its mirror location). Subjects were asked to fixate a dot cue on the screen center (Figures 2A,B). After a randomized time-period (1,000, 1,500, 2,000, 2,500, 3,000 or 3,500 ms) a black dot target was flashed for 30 ms at 15° on the horizontal axis in the right or the left visual hemifield. If the cue was blue, subjects had to produce a pro-saccade, whereas if it was pink, they had to produce an anti-saccade. The cue remained visible until after the execution of the saccade (overlap paradigm). In all trials, subjects had to respond as fast and precisely as possible, and an informative “TOO SLOW” feedback appeared on the screen if saccade latency exceeded 510 ms. The cue then disappeared, leaving a blank screen for 200 ms before the next trial began. Subjects performed 40 pro-saccades and 40 anti-saccades. Two protocols were used (in different subjects). In the simple protocol (Figure 2A), pro-saccades and anti-saccades were presented successively in two separate blocks of 40 trials each. In the complex protocol (Figure 2B), pro-saccades and anti-saccades were mixed, appearing pseudo-randomly in a single block of 80 trials, and could thus not be anticipated by the subjects before the cue appearance. All subjects performed 10 training trials before the task. The number of experimental trials measured per saccade type in each protocol (one block of 40) was thus lower than the number (three blocks of 40) recommended by Antoniadou et al. (2013) in their 2013 proposal for a standardized pro-/anti-saccade protocol, but this reduction was necessary in our case to make it possible to test two attention tasks in addition to saccades.

Visual Search Task

Selective attention in space was assessed using a visual search task pseudo-randomly mixing easy detection of salient, “pop-out” targets, and lengthy “serial” searches for hard-to-detect targets (Khan et al., 2016). Subjects had to find a target among distractors (Figure 2C). This visual scene was preceded by a central fixation point presented for a randomized period of 500, 1,000, 1,500 or 2,000 ms. Subjects had to respond as fast as possible by pressing the right or left arrow key of the computer keyboard if the target was present or absent, respectively (a “TOO SLOW” feedback was displayed if response latency exceeded 5,000 ms). The screen then turned blank for 300 ms before the next trial started. Visual scenes containing 12, 24 or 48 stimuli alternated randomly across trials. There were 132 trials in total, 120 in which the target was presented with equal probability in the four search areas of the display (top right, top left, bottom right, and bottom left) and 12 “catch” trials with no target. The 120 target-present trials comprised 60 simple “Pop Out” trials where the target (circle with a bar) was easy to distinguish among distractors (plain circles), and 60 complex “Serial” trials requiring a more thorough

exploration to find the target (plain circle) among distractors (circles with a bar). All subjects performed eight training trials before the experimental session.

Continuous Performance Task

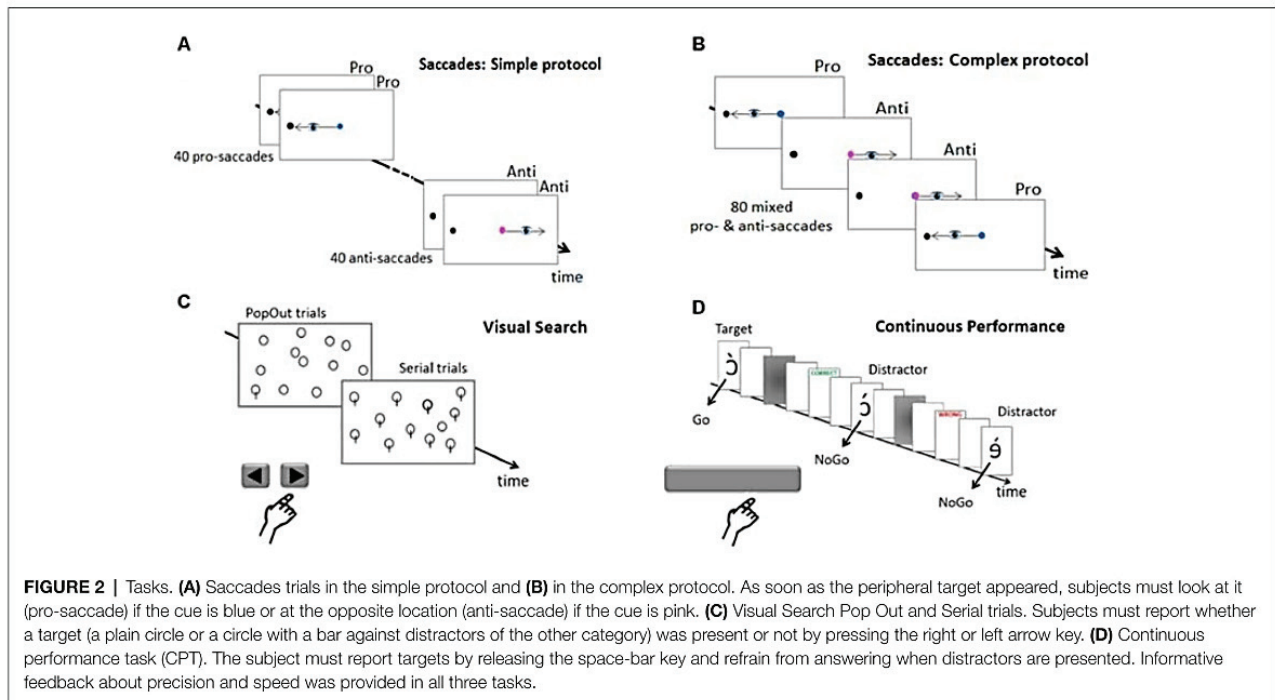
Sustained attention in time was assessed using the CPT, a validated clinical test highly sensitive to sustained attention disorders (Riccio et al., 2002). CPT involves the rapid presentation of a long series of stimuli that mixes rare targets requiring a response (Go), and frequent distractors requiring no response (NoGo). A total of 800 pseudo-letters were presented one at a time every 1,000 ms (Figure 2D). Subjects were asked to respond quickly by releasing the space-bar of the keyboard each time the target appeared (Go trials), and to refrain from responding to all other pseudo-letters (distractors, NoGo trials). They appeared for 30 ms, followed by a 50 ms blank screen and a 30 ms mask. A 210 ms “CORRECT” or “WRONG” or “TOO SLOW” feedback, as appropriate, followed the subject response or lack thereof within the 500 ms post-target period. There were 16 blocks of 50 pseudorandomized stimuli (15 targets and 35 distractors), for a total duration of more than 13 min. All subjects performed 10 training trials before the task began.

Tasks’ Parameters

We measured: (1) for saccades (using EyeLink® DataViewer): saccadic reaction time (RT; delay from target appearance to saccade onset defined as the moment the participant’s gaze exits a 200 pixel/ ~10° square around the fixation dot), percent error (saccades in the incorrect direction or lack of response within the imparted delay), accuracy (distance between saccade endpoint and target), duration (time between saccade onset and offset), peak velocity (maximum eye speed during the saccade) and the mean pupil surface during the trial; (2) for visual search: manual RT (delay from visual scene appearance to key press), percent error (incorrect response, or lack of response within the imparted delay in target-present trials); and (3) for continuous performance: manual RT (delay from target appearance to space-bar release), percent error of Go and NoGo responses and discriminability index: $d' = Z_{hit} - Z_{false\ alarm}$ (correct Go responses) – $Z_{false\ alarm}$ (incorrect NoGo responses) where Z follows the standard normal distribution (positive d' indicates good discrimination performance).

Individual Characteristics

We collected for all social duos the type of partner (colleague, friend, sibling, or lover) and the testing order (first or second). We also submitted all subjects (Alone and Social groups) to two personality questionnaires: (1) the French PAMA (Chalvin, 1994) using 60 questions to quantify four types of reactions to others: passive, aggressive, manipulative, and assertive; and (2) the French version of the Big Five Inventory (BFI) whose 45 items assess five personality traits (Plaisant et al., 2010): E (Extraversion, Energy, Enthusiasm), A (Altruism, Agreeableness, Affection), O (Originality, Open-Mindedness, Openness), C (Consciousness, Control, Constraint) and N (Negativity, Neuroticism, Nervousness). In addition, the duos were administered the French version (courtesy of T. Paus) of the Resistance to Peer Influence questionnaire (RPI), whose



10 questions has recently been shown to provide a measure of susceptibility to peer pressure in children, adolescents, and young adults (Steinberg and Monahan, 2007).

Data Analysis

Tasks

Statistical analyses were conducted using R (RStudio, v.1.0.136). We conducted the following ANOVAs: (1) for saccades, a 2 (Condition: Social/Alone) \times 2 (Protocol Difficulty: Simple/Complex) \times 2 (Saccade type: Pro-/Anti-saccade) mixed design with two between-subjects factors (Condition, Difficulty) and one within-subjects factor (Saccade type); (2) for visual search, a 2 (Condition: Social/Alone) \times 2 (Trials Difficulty: PopOut/Serial) mixed design with one between-subjects factor (Condition) and one within-subjects factor (Difficulty); and (3) for continuous performance, a 2 (Condition: Social/Alone) \times 2 (Trials Difficulty: NoGo/Go) mixed design with one between-subjects factor (Condition) and one within-subjects factor (Difficulty). A Residual Analysis checked the Linear Model validity for each experimental design. *T*-tests were used for *post hoc* analyses. All analyses used an α error of 0.05.

Effect Size

The size of the social facilitation effect was evaluated using Cohen's $d = (MS - MA) / SW$, where MS is the mean score for the Social condition, MA is the mean score for the Alone condition, and SW the pooled within- condition standard deviation. Cohen's rule of thumb for interpreting d values is that $d = 0.2$ represents a "small" effect size, 0.5 a "medium" effect size, and 0.8 a "large" effect size (Lakens, 2013).

Individual Characteristics

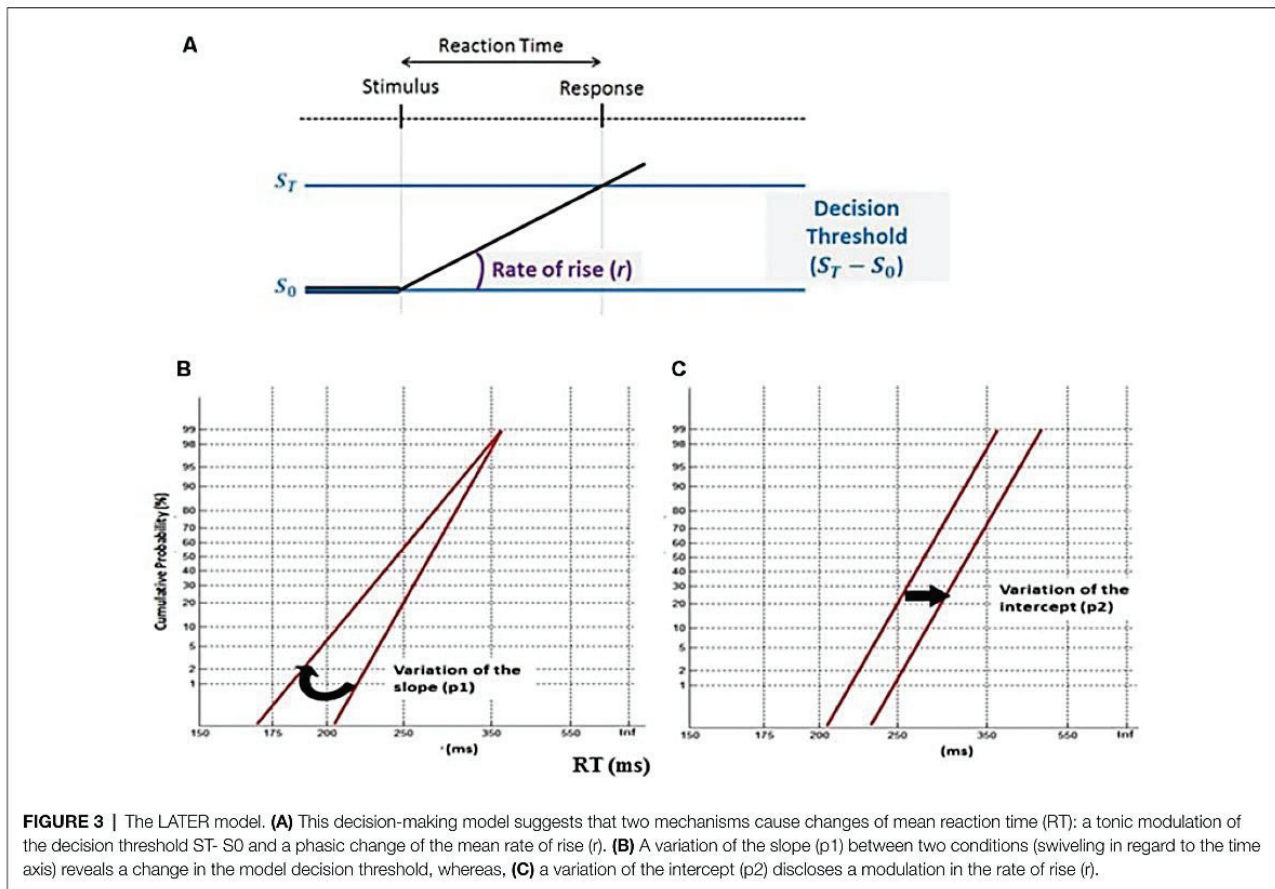
ANOVAs and *T*-tests, as appropriate, were used to determine whether personality differed between subjects who chose to come alone and subjects who came with a peer and, for the latter subjects, to determine whether peer presence effects changed with the type of partner they chose (friend, colleague, sibling, or lover) or with their order of testing (first or second).

Computational Modeling of Saccade and Continuous Performance RTs

The LATER model (Figure 3), using Matlab software, was used to fit RTs recorded during correct trials in the saccade and continuous performance tasks (Carpenter and Williams, 1995; Carpenter, 2012). Socially tested subjects were compared to individually tested subjects separately for: (1) each saccade type (pro- and anti-saccades) and saccade protocol (simple and complex); and (2) the Go trials of the CPT. Thus, plotting the RT distributions under social vs. solitary testing on the same reciprobital graph could reveal which decision mechanism is most likely affected by social presence (Figures 3B,C). Two-sample Kolmogorov–Smirnov (*K-S*) tests were used to test differences between the distributions, and one-sample *t*-tests to identify significant changes of slope (p_1) or intercept (p_2) of the RT reciprobital plots.

RESULTS

Twelve participants were excluded (five for saccades, one for visual search, three for continuous performance) because of



eye-tracker recording problems ($n = 4$), misunderstanding of the instructions ($n = 5$), or IOS scores lower than 4 ($n = 3$) denoting acquaintances rather than close relationships. The remaining socially tested subjects reached 5.6/7 (± 0.2) on the IOS scale, a high score typical of close partners such as best friends (Aron et al., 1997; Myers and Hodges, 2012). Table 1 provides, for each task, the number of subjects included in the analyses. For saccades, 87.5% of the trials (35 trials per block of 40 trials, on average, for both pro-saccades and anti-saccades) were both correctly executed and properly recorded and were therefore included in the analysis presented below.

Subjects who chose to come together with a familiar peer (Social condition) did not differ from those who chose to come alone (Alone condition) on any of the personality traits measured by the RPI, BFI and PAMA questionnaires, suggesting that this personal choice was not determined by a specific personality trait [t -tests, RPI: $t = 0.41$, $p = 0.68$; BFI: $t = (-1.59, 1.44)$, p 's > 0.1 for all five personality traits; PAMA: $t = (-0.81, 0.63)$, p 's > 0.4 for all four types of reaction to other].

The comparison between the group of subjects tested alone and the group of subjects tested in presence of a familiar partner was performed first for error scores i.e., the percentage of incorrect responses, and then for RT, in saccades, visual search

and continuous performance. Additional analyses concerned kinematic parameters and pupil surface for saccades, and d' values for continuous performance.

Error Scores

For saccades, an initial ANOVA yielded no difference between pro- and anti-saccades errors (Saccade type factor: $F_{(1,68)} = 0.7$, $p = 0.4$), which were therefore pooled together. Reliable difficulty effects were observed in all three tasks, as intended: pro- and anti-saccades were more difficult when mixed than when separated (Pierce and McDowell, 2016, 2017), pop-out targets eased visual search compared to serial explorations (Khan et al., 2016), and frequent distractors (NoGo trials) were better identified than rare targets (Go trials) during the CPT (Riccio et al., 2002). Error scores showed, however, no group difference between social and solitary testing in any of the three tasks and no interaction between this and other factors, as summarized in Table 1.

Reaction Times

In visual search (Figure 4C) and continuous performance (Figure 4D), RTs failed to reveal any social influence. Only the expected difficulty effect between pop-out and serial trials was observed. A different pattern emerged for saccades

TABLE 1 | Errors scores and reaction time (RT).

Error scores (%)		Condition						2 × 2 (×2) ANOVA, Condition × Difficulty (× Saccades type) or two sample t-test
Task	Difficulty	Social			Alone			
		n	mean	SEM	n	mean	SEM	
Saccades	Simple protocol	15	11.9	2.0	17	9.0	1.8	Condition: n.s.; Difficulty: $F_{(1,65)} = 25$, $p < 0.001$; Interaction: n.s.
	Complex protocol	19	26.4	3.0	18	20.7	2.9	
Visual search	Pop-out trials	21	0.9	0.3	21	4.0	2.9	Condition: n.s.; Difficulty: $F_{(1,40)} = 45$, $p < 0.001$; Interaction: n.s.
	Serial trials	21	9.7	2.0	21	9.7	2.4	
Continuous performance	NoGo trials (frequent distractors)	21	9.2	2.1	19	9.5	2.6	Condition: n.s.; Difficulty: $F_{(1,38)} = 107.9$, $p < 0.001$; Interaction: n.s.
	Go trials (rare targets)	21	37.6	3.9	19	35.6	4.5	
Reaction time (ms)								
Saccades	Simple protocol	15	271.5	2.2	17	285.6	1.8	Interaction Saccade type × Difficulty: $F_{(1,65)} = 15.51$, $p < 0.001$ Interaction Condition × Difficulty: $F_{(1,65)} = 10.8$, $p = 0.002$
	Complex protocol	19	320.9	1.9	18	296.9	1.6	
Visual search	Pop-out trials	21	840.5	21.5	21	835.4	23.8	Condition: n.s.; Difficulty: $F_{(1,40)} = 1,133$, $p < 0.001$; Interaction: n.s.
	Serial trials	21	1,526.8	38.9	21	1579.8	38.0	
Continuous performance	NoGo trials		NA			NA		
	Go trials	21	381.8	7.2	19	384.2	6.8	$t_{(38)} = 0.24$, n.s

Group-level analyses of error scores confirmed expected difficulty effects in all three tasks, but failed to reveal any significant social influence (n.s., non-significant, i.e., $p > 0.05$). Group-level analyses of RTs outlined a difficulty effect for the visual search with no social influence for this task nor for the continuous performance. By contrast, analyses reveal two significant interactions for the saccade task: a Saccade type × Difficulty and a Condition × Difficulty interactions.

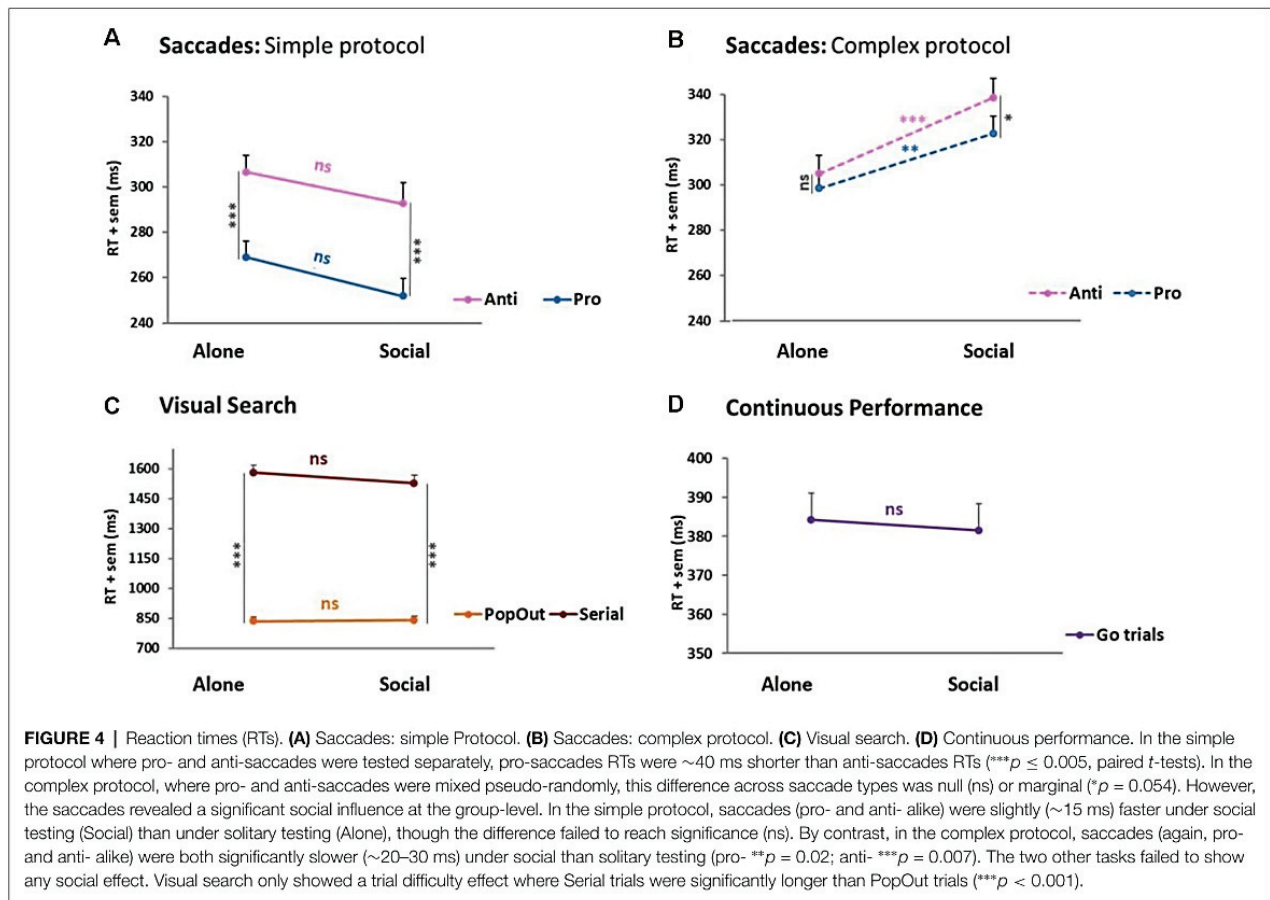
(Figures 4A,B). There, a $2 \times 2 \times 2$ ANOVA, condition × saccade type × protocol difficulty, yielded two significant interactions. The first interaction is a saccade type × protocol difficulty interaction: $F_{(1,65)} = 15.51$, $p < 0.001$, reflecting the difference between the simple and complex protocols predicted based on *Pierce and McDowell's studies* (Pierce and McDowell, 2016, 2017). Namely, it confirms that pro-saccades become slower when mixed with anti-saccades. More importantly, the second interaction is a condition × protocol difficulty interaction: $F_{(1,65)} = 10.8$, $p = 0.002$, revealing that RTs were influenced by social presence in opposite directions according to the protocol, yielding facilitation for the simple protocol vs. an inhibition for the complex protocol. This change of saccadic RTs occurred irrespective of the testing order of socially tested subjects (first vs. second: t -test, $p > 0.05$ for both pro- and anti-saccades' RTs), and did not differ with the type of partner (friend, colleague, sibling, or lover: $F = 2.22$, $p > 0.05$).

This constitutes the sole social influence on performance RT observed over the three tasks. As measured by Cohen's D ,

the effect size amounted to 0.58 and 0.50 SDs for pro- and anti-saccades, respectively, in the saccades simple protocol, and 0.80 and 0.95 SDs in the saccades complex protocol.

Additional Analyses

In the saccade task, saccade duration, saccade accuracy, and pupil surface were not reliably changed by the Social condition, but we found a condition × protocol interaction for the saccade peak velocity ($F_{(1,63)} = 5.12$, $p = 0.01$; Figure 5), which parallels the interaction described above for saccade RTs. For the simple protocol, peak velocity was higher under social testing compared to solitary testing, suggesting social facilitation ($p < 0.001$). On the opposite, for the complex protocol, peak velocity was lower under social than solitary testing, suggesting a social Inhibition ($p = 0.04$). Note that the difficulty effect (difference between protocols) reached significance under social ($p = 0.01$) but not solitary ($p = 0.11$) testing. Finally, in the CPT, no social influence on the d' values characterizing discrimination effectiveness was found.



Computational Modeling of Saccade and Continuous Performance RTs

One subject was excluded because too few usable trials remained after the elimination of express saccades (saccade latency < 150 ms). RT distributions did not significantly differ between the Social and Alone conditions for continuous performance (K-S, $D = 0.02$, $p = 0.63$). In contrast, a different pattern of results arose for saccade RT distributions: **Figure 6** illustrates reciprobbit plots of RT distributions, separately for each saccade protocol simple/complex, and each saccade type pro-/anti-saccades [all K-S comparisons were significant: (**Figure 6A**) Simple/Pro- $D = 0.33$, $p < 0.001$; (**Figure 6B**) Simple/Anti- $D = 0.1$, $p = 0.004$; (**Figure 6C**) Complex/Pro- $D = 0.15$, $p < 0.001$; (**Figure 6D**) Complex/Anti- $D = 0.23$, $p < 0.001$]. For the simple protocol (pro- and anti-saccades), differences emerged for neither p1 (Simple/Pro- $t = -1.66$, $p = 0.11$; Simple/anti- $t = -0.76$, $p = 0.45$), nor p2 (Simple/Pro- $t = -1.32$, $p = 0.2$; Simple/anti- $t = -0.3$, $p = 0.77$). By contrast, for the complex protocol, group-level analyses of p1 and p2 showed a significant difference of the intercept (p2) between the Social and Alone conditions for pro- and anti-saccades (t -tests, Complex/Pro- $t = -2.4$, $p = 0.02$; Complex/anti- $t = -2.55$, $p = 0.02$), with no change of the

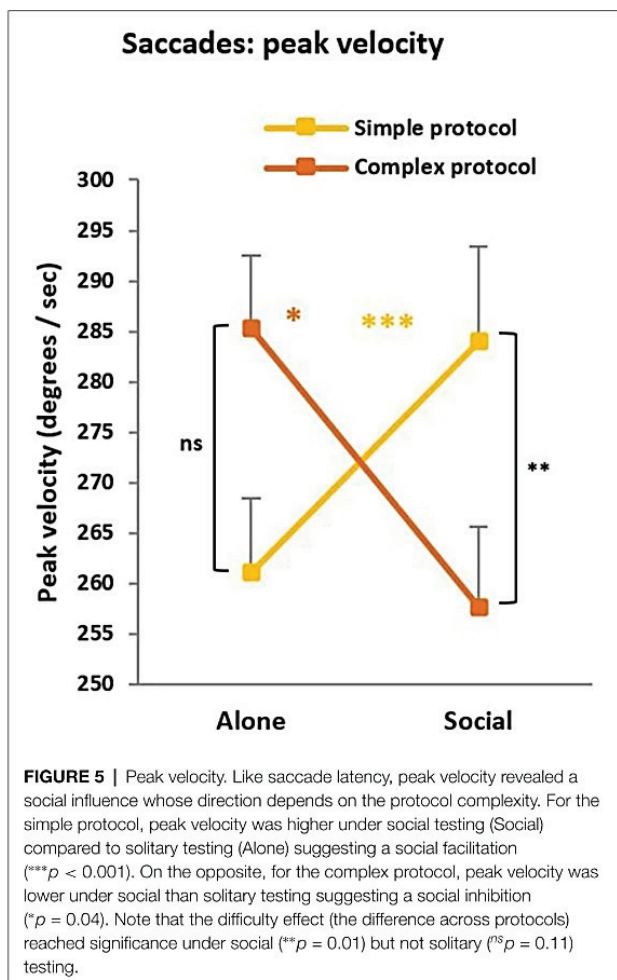
slope (p1; Complex/Pro- $t = -1.75$, $p = 0.09$; Complex/anti- $t = -1.39$, $p = 0.18$).

DISCUSSION

The present study compared eye movements and attention under solitary vs. social testing. Socially tested subjects were not dyads of strangers as typical in social psychology, but duos of familiar partners, a situation more representative of real-life conditions at school or at work. Therefore the results and conclusions below cannot be generalized to unknown peers. It seems reasonable, however, in light of the vast social psychology literature reporting social facilitation in presence of strangers (Bond and Titus, 1983; Guerin, 2010), to think that unknown partners would yield similar changes, though possibly of a lesser magnitude (Wechkin, 1970; Fareri et al., 2012; Herman, 2015).

Confirmation of a Social Presence Effect on Eye Movements

The results showed a social presence effect on saccades performance for RTs, but not for errors, which interacted with task difficulty. Pro- and anti-saccades were both inhibited when pseudorandomly mixed (complex protocol), and both facilitated



when performed separately (simple protocol). Effect sizes were large, with Cohen's d values ranging from 0.50 to 0.95. The RT difference found between the two saccades types in the simple protocol confirms the fact that pro-saccades can be automatic saccades when executed separately, whereas anti-saccades are voluntary saccades involving more complex decision and planning processes (Gaymard, 2012; Pierce and McDowell, 2016; Coe and Munoz, 2017). Yet, anti-saccades, when executed separately, did not reach a level of difficulty sufficient to trigger the switch towards social inhibition classically described in the psychology literature for difficult tasks. In contrast, by randomly mixing them with anti-saccades in the complex protocol, pro-saccades rely on voluntary decision-making processes, and their RTs approach those of anti-saccades (Pierce and McDowell, 2016, 2017). In this case, both pro- and anti-saccades became difficult enough to produce the "canonical" switch towards social inhibition.

A social facilitation of both pro- and anti-saccades akin to that observed here in the simple protocol was reported before by McFall et al. (2009) in subjects who also performed pro- and anti-saccades in two separate blocks (of 74 trials each) and who

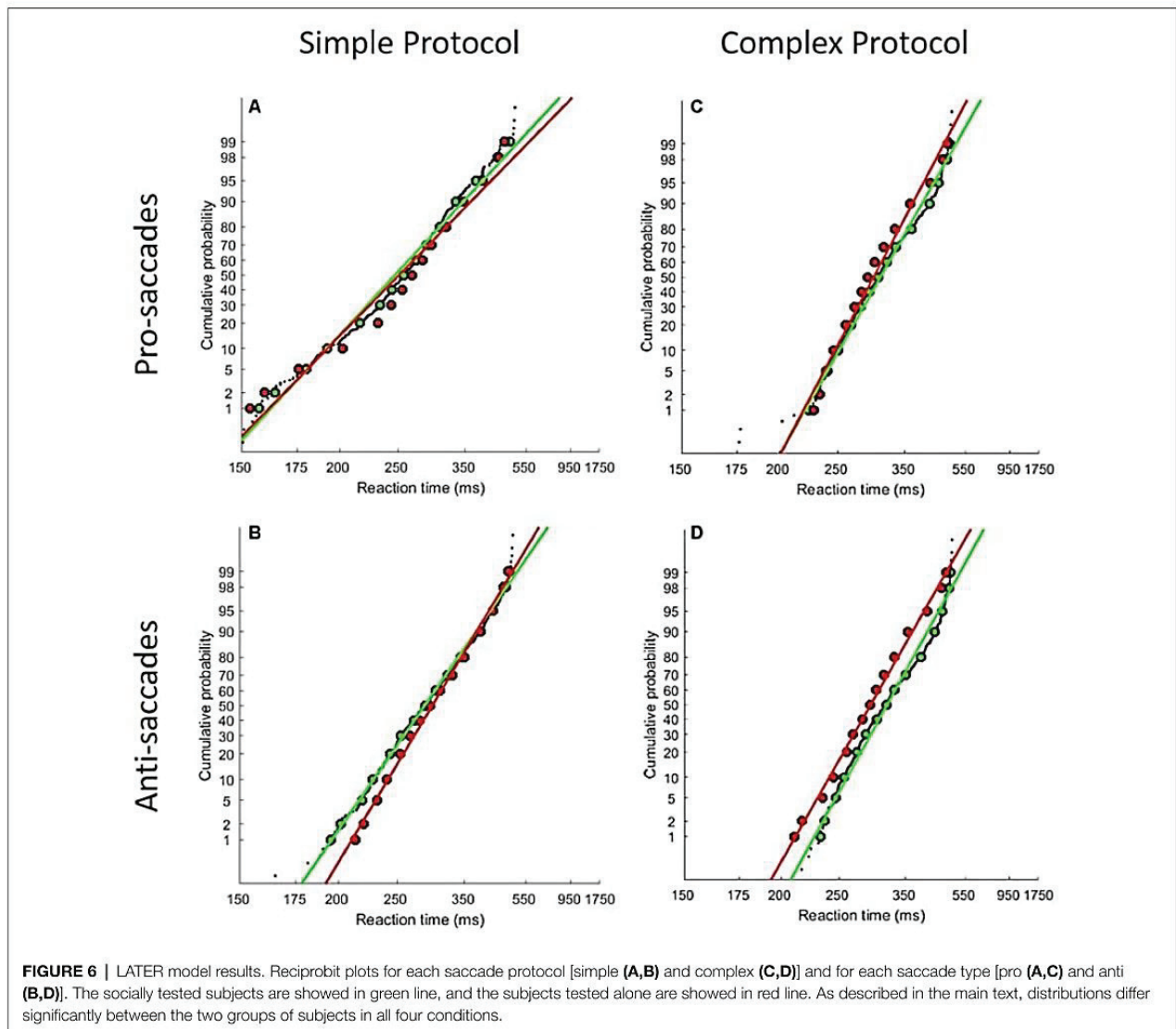
were led to believe that their performance will subsequently be evaluated by the experimenter. The present study corroborates these earlier findings and extend them by showing that a social presence can facilitate eye movements even when it is not evaluative. In 2017, Oliva et al. (2017) tested the effect of the presence of 1–7 co-actors using a saccade protocol derived from Antoniadou et al. (2013; subjects perform three blocks of 40 anti-saccades preceded and followed by a block of 40 pro-saccades) and found a social inhibition of anti-saccades in the presence of two or more co-actors. Thus, the present and earlier studies converge to emphasize the influence of social presence on saccadic RTs while suggesting that, across studies, the direction of the change varies with the specific protocol.

The consensus in social psychology is that the presence of others enhances the probability to emit prepotent or dominant responses, which are likely to be correct on simple tasks, thus leading to social facilitation, but incorrect on difficult tasks, thus leading to social inhibition (Zajonc, 1965; Harkins, 2006). The present findings show that this principle applies to whole tasks, and not to individual trials within a task, as we had initially reasoned. Rather, as proposed earlier by Bond (1982), the impairment found on complex items such as atypical anti-saccades can be eliminated when these items are embedded in an easy task and performance on simple items such as pro-saccades suffers when they are embedded in a complex task.

Analyses of saccade kinematic parameters revealed the same type of social effect and of interaction with task difficulty on peak velocity, but not on duration and accuracy. This highlights that, not only the speed to initiate the saccade is enhanced or impaired by the social presence, but also the driving force moving the eye toward the target. Kinematic parameters have been previously investigated only in visual search by Liu and Yu (2017) who, notably, also found a social effect on eye velocity.

Finally, we found no social effect on pupil size during the oculomotor tasks. Pupil size has been shown to be an indicator of arousal (Murphy et al., 2014). Contrary to our study, Liu and Yu (2017) did find a significant increase in pupil diameter in the social context during a visual search task, irrespective of the task complexity, supporting Zajonc's *vigilance theory*. However, the present negative result must be tempered as our pupil size measures were cumulated across the whole trial, which prevented us from highlighting a temporally-specific pupil response to e.g., the target appearance or the saccadic response.

The present study thus provides the first evidence of a social modulation of saccades induced by the simple presence of a familiar peer and modulated by task difficulty, thereby strengthening a growing body of evidence showing social modulations of eye movements (McFall et al., 2009; Strukelj et al., 2012; Yu and Wu, 2015; Claypoole and Szalma, 2017; Liu and Yu, 2017; Oliva et al., 2017). This could have an important impact on real-life applications, and particularly in high stake professional activities. For example, in a test conducted by the US Transportation Security Administration, agents in charge of luggage safety checking missed 95% of targets (weapons, explosives; CNN, 2015; Claypoole and Szalma, 2017). Adding a social presence could be a low-cost and



low-constraint solution to increase performance in this real-life activity, and could extend to several others (lifeguarding, military environment, manufacturing industries, cockpit monitoring. . .). Indeed, because the social effect is based on the individual's belief that another person is looking (Risko and Kingstone, 2011; Richardson et al., 2012; Nakata and Kawai, 2017), it can be induced by the physical presence of a colleague or simply by its inferred but non-physical presence (cameras, avatar, photography. . .).

Social Presence Effects Depend on Task Difficulty

As discussed in the previous paragraph, there was a systematic profile of social effect for both pro- and anti-saccades: facilitation in the simple protocol, and inhibition in the complex one. Comparatively, visual search and continuous performance

showed no social effect on any parameter (error, manual RT, and continuous performance d'), a finding which contrasts with earlier reports of social facilitation and inhibition of visual search (Liu and Yu, 2017) and of social facilitation of continuous performance (Claypoole and Szalma, 2017). The present lack of social influence could indicate that the specific protocols used here for these two attentional tasks are neither as simple as our simple saccade protocol, nor as difficult as our complex saccade protocol, falling into an intermediate level of difficulty that might be easy for some individuals, but challenging to others, hence the lack of group difference.

Interindividual variability of social facilitation has been observed since Triplett's very first study, which actually reported facilitation in half of the subjects (20/40), and no effect (10/40), or an inhibition (10/40) in the remaining subjects (Triplett, 1898; Stroebe, 2012). Yet, attempts to identify the moderators other

than task difficulty that could explain such variability remain rare. Uziel (2007) proposed that personality traits may affect individual susceptibility to the social presence. Neuroticism with negative apprehensiveness and low self-esteem could increase social inhibition, whereas extraversion with optimism and high self-esteem could increase social facilitation. But so far, there is little empirical evidence supporting this theory (Stein, 2009). Self-efficacy, the belief of an individual in his/her ability to perform a specific task (Lee and Bobko, 1994), might be more critical. Sanna showed that manipulating this belief (using false performance feedback during training) suffices to reverse the outcome of social presence. High self-efficacy (induced by making subjects believe they excelled during training) led to social facilitation, while low self-efficacy (induced by making subjects believe they failed during training) led to social inhibition in the very same vigilance task (Sanna, 1992). Unlike personality traits, which are lifelong characteristics, self-efficacy is situation-dependent. Its moderating influence thus makes it possible for the same individual confronted with the same level of difficulty to be sometimes socially facilitated and sometimes socially inhibited. Further studies testing *Sanna's self-efficacy theory* and *Uziel's personality traits theory* need to be conducted simultaneously in a large number of individuals in order to build models predicting social influence for each individual depending on task difficulty. Such models could help optimize performance in many domains, especially education.

Social Presence Effects on Decision-Making Mechanisms

To explore the mechanisms underlying social facilitation, we fitted the saccade and continuous performance RTs to Carpenter's LATER model, which postulates two different mechanisms leading to the decision to act, i.e., move the eye or hand: top-down decision threshold and bottom-up accumulation of information (Carpenter and Williams, 1995; Carpenter, 2012). The resulting reciprobbit plots of RT distributions significantly differed between the Social and Alone conditions for each saccade protocol (simple/complex) and each saccade type (pro-/anti-saccades). In their princeps study of the LATER's parameters under solitary vs. social testing, Oliva et al. (2017) found a social inhibition associated with an increase of the threshold for anti-saccades. In the present study, social inhibition (of pro- and anti-saccades in the complex protocol) was associated instead with a significant increase of the rate of rise. Together, the present and earlier studies indicate that peer presence can influence both the top-down and bottom-up attention-related processes guiding the decision to move the eyes. This suggestion is consistent with a unified attentional theory wherein subjects could react to social presence by either a vigilance change (that we view as linked with the LATER's threshold parameter) in line with *Zajonc's vigilance theory* or a modulation of selective attention (that we view as linked with the LATER's rate of rise parameter), in line with Baron's distraction theory. Future studies are needed to test this proposal in a within-subject design, with a large number of subjects, each tested over a large number of trials, at least 120 per saccade type, as recommended by Antoniadou et al. (2013).

Additional computational models could also be considered to complement the first analyses presented in this report, and to better understand the mechanisms involved in social facilitation. For example, the LATEST, a derivative of LATER, could be used for visual search, since this model can both predict where and when decision making takes place (Tatler et al., 2017).

CONCLUSION

The present study confirms the existence of a social presence effect on eye movements. It also demonstrates that the direction of the social effect—facilitation or inhibition—does not depend on the saccade type (automatic pro-saccades vs. voluntary anti-saccades) but on the task difficulty (successive vs. mixed protocol). Among the two LATER model mechanisms, the peer presence effect on saccades was associated with an increase in the rate of rise. Finally, the two attentional tasks (visual search and continuous performance) failed to show a significant group effect, perhaps because the specific protocols used here fall into intermediate levels of difficulty which maximize the interindividual variability of social presence effects.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

All datasets analyzed for this study are included in the article. Original data are available upon request to the corresponding authors.

ETHICS STATEMENT

The studies involving human participants were reviewed and approved by Ethics Committee of Inserm (IRB#00003888). The participants provided their written informed consent to participate in this study.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

DP and MM designed the experiment. LT and JF-V programmed the experiment and collected the data. LT, JF-V, DP, and MM analyzed the data. LT, DP, and MM wrote the article.

FUNDING

This work was supported by Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale (INSERM), Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Lyon 1 University (Université Claude Bernard Lyon 1), and Agence Nationale de la Recherche (ANR; ANR-15-CE37-0014-01) to DP, ANR-14-CE130005-01 to MM.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Elisabetta Monfardini for help designing the experiment, Brieuc Martin-Montchalin and Bénédicte Testud for help collecting data, Alexis Cheviet for help with data analysis, and Eric Koun for engineering assistance.

REFERENCES

- Allport, F. H. (1924). *Social Psychology*. Boston: Houghton Mifflin.
- Antoniades, C., Ettinger, U., Gaymard, B., Gilchrist, I., Kristjánsson, A., Kennard, C., et al. (2013). An internationally standardised antisaccade protocol. *Vision Res.* 84, 1–5. doi: 10.1016/j.visres.2013.02.007
- Aron, A., Melinat, E., Aron, E. N., Vallone, R. D., and Bator, R. J. (1997). The experimental generation of interpersonal closeness: a procedure and some preliminary findings. *Personal. Soc. Psychol. Bull.* 23, 363–377. doi: 10.1177/0146167297234003
- Atkinson, M. A., Simpson, A. A., and Cole, G. G. (2018). Visual attention and action: how cueing, direct mapping, and social interactions drive orienting. *Psychon. Bull. Rev.* 25, 1585–1605. doi: 10.3758/s13423-017-1354-0
- Baron, R. S. (1986). Distraction-conflict theory: progress and problems. *Adv. Exp. Soc. Psychol.* 19, 1–40. doi: 10.1016/s0065-2601(08)60211-7
- Birmingham, E., and Kingstone, A. (2009). Human social attention: a new look at past, present, and future investigations. *Ann. N Y Acad. Sci.* 1156, 118–140. doi: 10.1111/j.1749-6632.2009.04468.x
- Bond, C. F. (1982). Social facilitation: a self-presentational view. *J. Pers. Soc. Psychol.* 42, 1042–1050. doi: 10.1037/0022-3514.42.6.1042
- Bond, C. F. Jr., and Titus, L. J. (1983). Social facilitation: a meta-analysis of 241 studies. *Psychol. Bull.* 94, 265–292. doi: 10.1037/0033-2909.94.2.265
- Breiner, K., Li, A., Cohen, A. O., Steinberg, L., Bonnie, R. J., Scott, E. S., et al. (2018). Combined effects of peer presence, social cues, and rewards on cognitive control in adolescents. *Dev. Psychobiol.* 60, 292–302. doi: 10.1002/dev.21599
- Carpenter, R. H. S. (2012). Analysing the detail of saccadic reaction time distributions. *Biocybern. Biol. Eng.* 32, 49–63. doi: 10.1016/s0208-5216(12)70036-0
- Carpenter, R. H. S., and Williams, M. L. L. (1995). Neural computation of log likelihood in control of saccadic eye movements. *Nature* 377, 59–62. doi: 10.1038/377059a0
- Chalvin, M. J. (1994). *Prévenir Conflits et Violence*. Nathan: Pédagogie.
- Chauhan, V., Visconti di Oleggio Castello, M., Soltani, A., and Gobbin, M. I. (2017). Social saliency of the cue slows attention shifts. *Front. Psychol.* 8:738. doi: 10.3389/fpsyg.2017.00738
- Chein, J., Albert, D., Brien, L. O., Uckert, K., and Steinberg, L. (2011). Peers increase adolescent risk taking by enhancing activity in the brain's reward circuitry. *Dev. Sci.* 14, F1–F10. doi: 10.1111/j.1467-7687.2010.01035.x
- Chib, V. S., Adachi, R., and O'Doherty, J. P. (2018). Neural substrates of social facilitation effects on incentive-based performance. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* 13, 391–403. doi: 10.1093/scan/nsy024
- Claypoole, V. L., and Szalma, J. L. (2017). Examining social facilitation in vigilance: a hit and a miss. *Ergonomics* 60, 1485–1499. doi: 10.1080/00140139.2017.1308563
- CNN. (2015). *TSA Screeners Failed Tests to Detect Explosives, Weapons*. Available online at: CNNPolitics.com. Accessed December 17, 2019.
- Coe, B. C., and Munoz, D. P. (2017). Mechanisms of saccade suppression revealed in the anti-saccade task. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 372:20160192. doi: 10.1098/rstb.2016.0192
- Corbetta, M., Akbudak, E., Conturo, T. E., Snyder, A. Z., Ollinger, J. M., Drury, H. A., et al. (1998). A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron* 21, 761–773. doi: 10.1016/s0896-6273(00)80593-0
- Dumontheil, I., Wolf, L. K., and Blakemore, S.-J. (2016). Audience effects on the neural correlates of relational reasoning in adolescence. *Neuropsychologia* 87, 85–95. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2016.05.001
- Fareri, D. S., Niznikiewicz, M. A., Lee, V. K., and Delgado, M. R. (2012). Social network modulation of reward-related signals. *J. Neurosci.* 32, 9045–9052. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0610-12.2012
- Gächter, S., Starmer, C., and Tufano, F. (2015). Measuring the closeness of relationships: a comprehensive evaluation of the “inclusion of the other in the self” scale. *PLoS One* 10:e0129478. doi: 10.1371/journal.pone.0129478
- Gaymard, B. (2012). Cortical and sub-cortical control of saccades and clinical application. *Rev. Neurol.* 168, 734–740. doi: 10.1016/j.neuro.2012.07.016
- Gerardin, P., Nicolas, J., Farnè, A., and Pélisson, D. (2015). Increasing attentional load boosts saccadic adaptation. *Investig. Ophthalmol. Vis. Sci.* 56, 6304–6312. doi: 10.1167/iovs.14-16149
- Greene, D. J., Mooshagian, E., Kaplan, J. T., Zaidel, E., and Iacoboni, M. (2009). The neural correlates of social attention: automatic orienting to social and nonsocial cues. *Psychol. Res.* 73, 499–511. doi: 10.1007/s00426-009-0233-3
- Guerin, B. (2010). *Social Facilitation*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Habchi, O., Rey, E., Mathieu, R., Urquizar, C., Farnè, A., and Pélisson, D. (2015). Deployment of spatial attention without moving the eyes is boosted by oculomotor adaptation. *Front. Hum. Neurosci.* 9:426. doi: 10.3389/fnhum.2015.00426
- Harkins, S. G. (2006). Mere effort as the mediator of the evaluation-performance relationship. *J. Pers. Soc. Psychol.* 91, 436–455. doi: 10.1037/0022-3514.91.3.436
- Herman, C. P. (2015). The social facilitation of eating. A review. *Appetite* 86, 61–73. doi: 10.1016/j.appet.2014.09.016
- Hoffmann, F., Puetz, V. B., Viding, E., Sethi, A., Palmer, A., and McCrory, E. J. (2018). Risk-taking, peer-influence and child maltreatment: a neurocognitive investigation. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* 13, 124–134. doi: 10.1093/scan/nsx124
- Huguet, P., Barbet, L., Belletier, C., Monteil, J., and Fagot, J. (2014). Cognitive control under social influence in baboons. *J. Exp. Psychol. Gen.* 143, 2067–2073. doi: 10.1037/xge0000026
- Izuma, K., Saito, D. N., and Sadato, N. (2010). Processing of the incentive for social approval in the ventral striatum during charitable donation. *J. Cogn. Neurosci.* 22, 621–631. doi: 10.1162/jocn.2009.21228
- Kätysyri, J., Hari, R., Ravaja, N., and Nummenmaa, L. (2013). The opponent matters: elevated fMRI reward responses to winning against a human versus a computer opponent during interactive video game playing. *Cereb. Cortex* 23, 2829–2839. doi: 10.1093/cercor/bhs259
- Khan, A. Z., Prost-Lefebvre, M., Salemm, R., Blohm, G., Rossetti, Y., Tilikete, C., et al. (2016). The attentional fields of visual search in simultanagnosia and healthy individuals: how object and space attention interact. *Cereb. Cortex* 26, 1242–1254. doi: 10.1093/cercor/bhv059
- Koval, M. J., Thomas, B. S., and Everling, S. (2005). Task-dependent effects of social attention on saccadic reaction times. *Exp. Brain Res.* 167, 475–480. doi: 10.1007/s00221-005-0206-8
- Lakens, D. (2013). Calculating and reporting effect sizes to facilitate cumulative science: a practical primer for t-tests and ANOVAs. *Front. Psychol.* 4:863. doi: 10.3389/fpsyg.2013.00863
- Lee, C., and Bobko, P. (1994). Self-efficacy beliefs: comparison of five measures. *J. Appl. Psychol.* 79, 364–369. doi: 10.1037/0021-9010.79.3.364
- Liu, N., and Yu, R. (2017). Influence of social presence on eye movements in visual search tasks. *Ergonomics* 60, 1667–1681. doi: 10.1080/00140139.2017.1342870
- McFall, S. R., Jamieson, J. P., and Harkins, S. G. (2009). Testing the mere effort account of the evaluation-performance relationship. *J. Pers. Soc. Psychol.* 96, 135–154. doi: 10.1037/a0012878
- Monfardini, E., Redoute, J., Hadj-Bouziane, F., Hynaux, C., Fradin, J., Huguet, P., et al. (2016). Others' sheer presence boosts brain activity in the attention (but not the motivation) network. *Cereb. Cortex* 26, 2427–2439. doi: 10.1093/cercor/bhv067
- Monfardini, E., Reynaud, A. J., Prado, J., and Meunier, M. (2017). Social modulation of cognition: lessons from rhesus macaques relevant to education. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 82, 45–57. doi: 10.1016/j.neubiorev.2016.12.002
- Müller-Pinzler, L., Gazzola, V., Keyers, C., Sommer, J., Jansen, A., Frässle, S., et al. (2015). Neural pathways of embarrassment and their modulation by social anxiety europe PMC funders group. *NeuroImage* 119, 252–261. doi: 10.1016/j.neuroimage.2015.06.036
- Murphy, P. R., Vandekerckhove, J., and Nieuwenhuis, S. (2014). Pupil-linked arousal determines variability in perceptual decision making. *PLoS Comput. Biol.* 10:e1003854. doi: 10.1371/journal.pcbi.1003854
- Myers, M. W., and Hodges, S. D. (2012). The structure of self-other overlap and its relationship to perspective taking. *Pers. Relatsh.* 19, 663–679. doi: 10.1111/j.1475-6811.2011.01382.x
- Nakata, R., and Kawai, N. (2017). The “social” facilitation of eating without the presence of others: self-reflection on eating makes food taste better and people eat more. *Physiol. Behav.* 179, 23–29. doi: 10.1016/j.physbeh.2017.05.022
- Nawa, N. E., Nelson, E. E., Pine, D. S., and Ernst, M. (2008). Do you make a difference? Social context in a betting task. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* 3, 367–376. doi: 10.1093/scan/nsn032

- Nicolas, J., Bidet-Caulet, A., and Pélissou, D. (2019). Inducing oculomotor plasticity to disclose the functional link between voluntary saccades and endogenous attention deployed peripherally. *Sci. Rep.* 9:17770. doi: 10.1038/s41598-019-54256-1
- Oliva, M., Niehorster, D. C., Jarodzka, H., and Holmqvist, K. (2017). Influence of coactors on saccadic and manual responses. *Iperception* 8:2041669517692814. doi: 10.1177/2041669517692814
- Pierce, J. E., and McDowell, J. E. (2016). Modulation of cognitive control levels via manipulation of saccade trial-type probability assessed with event-related BOLD fMRI. *J. Neurophysiol.* 115, 763–772. doi: 10.1152/jn.00776.2015
- Pierce, J. E., and McDowell, J. E. (2017). Contextual effects on cognitive control and BOLD activation in single versus mixed saccade tasks. *Brain Cogn.* 115, 12–20. doi: 10.1016/j.bandc.2017.03.003
- Plaisant, O., Courtois, R., Réveillère, C., Mendelsohn, G. A., and John, O. P. (2010). Validation par analyse factorielle du Big Five Inventory français (BFI-Fr). Analyse convergente avec le NEO-PI-R. *Ann. Med. Psychol.* 168, 97–106. doi: 10.1016/j.amp.2009.09.003
- Reynaud, A. J., Guedj, C., Hadj-Bouziane, F., Meunier, M., and Monfardini, E. (2015). Social facilitation of cognition in rhesus monkeys: audience vs. coaction. *Front. Behav. Neurosci.* 9:328. doi: 10.3389/fnbeh.2015.00328
- Riccio, C. A., Reynolds, C. R., Lowe, P., and Moore, J. J. (2002). The continuous performance test: a window on the neural substrates for attention? *Arch. Clin. Neuropsychol.* 17, 235–272. doi: 10.1016/s0887-6177(01)00111-1
- Richardson, D. C., Street, C. N. H., Tan, J. Y. M., Kirkham, N. Z., Hoover, M. A., and Ghane Cavanaugh, A. (2012). Joint perception: gaze and social context. *Front. Hum. Neurosci.* 6:194. doi: 10.3389/fnhum.2012.00194
- Risko, E. F., and Kingstone, A. (2011). Eyes wide shut: implied social presence, eye tracking and attention. *Atten. Percept. Psychophys.* 73, 291–296. doi: 10.3758/s13414-010-0042-1
- Sanna, L. J. (1992). Self-efficacy theory: implications for social facilitation and social loafing. *J. Pers. Soc. Psychol.* 62, 774–786. doi: 10.1037/0022-3514.62.5.774
- Sara, S. J. (2009). The locus coeruleus and noradrenergic modulation of cognition. *Nat. Rev. Neurosci.* 10, 211–223. doi: 10.1038/nrn2573
- Smith, A. R., Rosenbaum, G. M., Botdorf, M. A., Steinberg, L., and Chein, J. M. (2018). Peers influence adolescent reward processing, but not response inhibition. *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* 18, 284–295. doi: 10.3758/s13415-018-0569-5
- Smith, A. R., Steinberg, L., Strang, N., and Chein, J. (2015). Age differences in the impact of peers on adolescents' and adults' neural response to reward. *Dev. Cogn. Neurosci.* 11, 75–82. doi: 10.1016/j.dcn.2014.08.010
- Stein, L. M. (2009). Individual differences in social facilitation (Doctoral dissertation, Rutgers University-Graduate School-New Brunswick). *Thesis* 79.
- Steinberg, L., and Monahan, K. C. (2007). Age differences in resistance to peer influence. *Dev. Psychol.* 43, 1531–1543. doi: 10.1037/0012-1649.43.6.1531
- Stroebe, W. (2012). The truth about triplitt (1898), but nobody seems to care. *Perspect. Psychol. Sci.* 7, 54–57. doi: 10.1177/1745691611427306
- Strukelj, A., Foulsham, T., and Nyström, M. (2012). Social context modulates basic properties of oculomotor control. *J. Eye Mov. Res.* 9, 1–9. doi: 10.16910/jemr.9.2.5
- Tatler, B. W., Brockmole, J. R., and Carpenter, R. H. S. (2017). Latest: a model of saccadic decisions in space and time. *Psychol. Rev.* 124, 267–300. doi: 10.1037/rev0000054
- Triplitt, N. (1898). The dynamogenic factors in pacemaking and competition. *Am. J. Psychol.* 9, 507–533. doi: 10.2307/1412188
- Uziel, L. (2007). Individual differences in the social facilitation effect: a review and meta-analysis. *J. Res. Pers.* 41, 579–601. doi: 10.1016/j.jrp.2006.06.008
- Van Hoorn, J., Van Dijk, E., Güroğlu, B., and Crone, E. A. (2016). Neural correlates of prosocial peer influence on public goods game donations during adolescence. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* 11, 923–933. doi: 10.1093/scan/nsw013
- Wechkin, S. (1970). Social relationships and social facilitation of object manipulation in Macaca mulatta. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 73, 456–460. doi: 10.1037/h0030244
- Yoshie, M., Nagai, Y., Critchley, H. D., and Harrison, N. A. (2016). Why I tense up when you watch me: inferior parietal cortex mediates an audience's influence on motor performance. *Sci. Rep.* 6:19305. doi: 10.1038/srep19305
- Yu, R., and Wu, X. (2015). Working alone or in the presence of others: exploring social facilitation in baggage X-ray security screening tasks. *Ergonomics* 58, 857–865. doi: 10.1080/00140139.2014.993429
- Zajonc, R. (1965). Social facilitation. *Science* 149, 269–274. doi: 10.1126/science.149.3681.269

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

Copyright © 2020 Tricoche, Ferrand-Verdejo, Pélissou and Meunier. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

Avant-propos à la seconde étude du Chapitre ①

Cette première étude comportementale nous a permis d'identifier la tâche de saccades, intrinsèquement liée à l'attention, comme étant modulée par la simple présence d'un pair. Nous avons développé deux versions de cette tâche en faisant varier le niveau de difficulté, et nous montrons que la présence d'un pair induit une facilitation sociale lorsque les pro- et les anti-saccades sont présentées dans des blocs séparés, et une inhibition sociale lorsque les deux types de saccades sont mixées dans un même bloc. Ces résultats mettent en avant l'importance de la difficulté globale de la tâche, et non pas la complexité de la réponse élémentaire, sur la direction de l'effet de FIS observé.

Dans la seconde étude de ce chapitre, nous utilisons cette même tâche de saccades, mais adaptée aux conditions de l'IRMf. Notre but est de mettre en évidence que le réseau attentionnel, impliqué par défaut dans cette tâche, est modulé par le contexte social, mais différemment selon que le participant soit facilité ou inhibé par la présence de son partenaire. Nous prédisons qu'en plus du réseau attentionnel, les réseaux domaine-général ToM et motivationnel/émotionnel vont également être modulés par le contexte social.

Les bases cérébrales de la facilitation et de l'inhibition sociales : comment la simple présence d'un pair affecte les mouvements oculaires élémentaires (article en préparation)

Neural bases of social facilitation and inhibition: how peer presence affects elementary eye movements

Leslie Tricoche 1, Marion Royer d'Halluin 1, Martine Meunier 1,* ,† and Denis Pélisson 1,* ,†

1 IMPACT Team, Lyon Neuroscience Research Center, INSERM, U1028, CNRS, UMR5292, University Lyon, F-69000 Lyon, France; leslie.tricoche@inserm.fr; marion.royer--d'halluin@etu.univ-lyon1.fr

* Correspondence: denis.pelisson@inserm.fr; martine.meunier@inserm.fr

† These authors contributed equally to this work as co-last Authors.

Abstract: Social Facilitation/Inhibition (SFI) refers to the positive or negative influence of the mere presence of another person when we perform a task. In a previous study we found that the presence of a peer modulates one of our most basic sensorimotor activities: saccadic eye movements. Indeed, both pro- and anti-saccades were either facilitated when presented in separate trial blocks or inhibited when randomly mixed in the same block (Tricoche et al., 2020). In the present study this paradigm was adapted to fMRI conditions in order to investigate the mechanism underlying this peer presence effect on saccades. Our main prediction was that not only the saccade-related network, intrinsically linked to the attention network, would be involved, but also two domain-general networks related respectively to ToM and motivation, with a distinct neural signature between social facilitation and social inhibition. Our results confirmed the modulation of activity in fronto-parietal areas related to saccades and attention, for both social facilitation and inhibition but in opposite directions. They also showed modulation of a ventral attention network, particularly during social inhibition. Regions of the default mode network (DMN), comprising ToM main areas (TPJ, Prec/PCC and frontal areas), were also modulated by peer presence. Finally, the pupil size, often associated with arousal or vigilance, increased under peer presence and was associated with an increased activity in dorsal attention regions (FEF, IPS) but also in the anterior insula. Together these results indicate that SFI engage both task-specific and domain-general networks, which are all modulated differently according to the social facilitation or inhibition observed behaviorally. Attention networks seem particularly involved and could be modulated both at a basic level linked to arousal or vigilance and at a more cognitive executive control level.

Keywords: peer presence, fMRI, prosaccades, antisaccades, pupil, attention, DMN

Introduction

When another person is present while we perform a task, our performance happens to be modulated, either positively or negatively. Called Social Facilitation/Inhibition (SFI), this effect of mere presence has been identified by social psychology a long time ago (see review in Guerin, 2010). In particular mere presence has generally been established to help us when the task is simple or well-mastered (i.e. social facilitation), whereas it impedes our performance in complex or newly acquired tasks (i.e. social inhibition) (R. Zajonc, 1965). However, no study has so far highlighted the neural mechanism and processes leading to a social facilitation *versus* inhibition.

Theories from social psychology suggested an attentional mechanism of SFI accounting for its opposite effects according to task difficulty. One such theory assumes that other presence is distracting and diverts attention away from the task at hand. This creates an attentional conflict, a situation where attention must be split between the task and the nearby person, reducing the attention focus devoted to the task. This leads in turn to a better performance in simple tasks (few salient stimuli, few peripheral distractors) because the reduced attention is less likely attracted by peripheral distractors away from the salient targets. Conversely, for complex tasks (many crucial stimuli, many distractors) the performance is impaired because attentional demands are so high that any attentional diversion is detrimental (Baron, 1986; Belletier, Normand, & Huguet, 2019; Huguet et al., 1999). However, this attentional hypothesis has not been supported by neuroimaging studies so far as they did not clearly establish the implication of attention processes in the SFI mechanism nor their associated brain networks. Moreover, none of them distinguished between social facilitation and social inhibition.

The cortical network of attention is well defined (Buschman & Kastner, 2015; Corbetta & Shulman, 2002; Katsuki & Constantinidis, 2014). This fronto-parietal network consists of dorsal areas (superior parietal lobule-SPL, intra-parietal sulcus-IPS, frontal eye field-FEF) and ventral areas (temporo-parietal junction-TPJ, inferior frontal gyrus-IFG, part of the median frontal gyrus-MFG). This attention network has been included in the neural models of social behavior only recently (Chang et al., 2013; Patel et al., 2019). Mere presence modulates this network in monkeys (Monfardini et al., 2015), as well as in human (Dumontheil et al., 2016; Liu et al.,

2017; Yoshie et al., 2016). When analyzed at the light of behavioral results, the increased activity in the attention areas disclosed by Dumontheil and collaborators was associated with social inhibition, whereas the deactivation of the attention network found by Yoshie and collaborators was associated with social facilitation. But, in these studies they did not address the mechanisms underlying the bi-directionality of social effect. Moreover, the above results showed that modulations were not restricted to the attention network, but extended to areas of the Theory of Mind (ToM) or motivation domain-general networks. In a previous study we found the implication of the same three networks under peer presence on two cognitive tasks relative to education (Tricoche et al., 2022).

Some behavioral studies have investigated the specific effects on attention tasks of social facilitation *versus* social inhibition, but found conflicting results. Particularly, Yu and Wu, as well as Liu and Yu showed an effect of social presence on reaction time (RT) in a visual search task, which depended on the task difficulty parametrically controlled by the number of visual distractors present in the scene (Liu & Yu, 2017; Yu & Wu, 2015). Claypoole and Szalma showed only a social facilitation in a Go/NoGo vigilance task (Victoria L Claypoole & Szalma, 2018a, 2018b; Victoria Lynne Claypoole et al., 2019). Using saccade tasks, McFall, Jamieson and Harkins also showed only a social facilitation on RT, regardless of whether subjects performed blocks of reflexive prosaccades (saccades toward the target) or voluntary antisaccades (saccades away from the target, towards its mirror location) (McFall et al., 2009). On the contrary, Oliva and collaborators who also tested prosaccades and antisaccades in separate blocks found only a social inhibition on antisaccades' RT, with no effect on prosaccades RT (Oliva et al., 2017).

Recently we re-investigated whether these three attention tasks (visual search, vigilance and saccade tasks) can exhibit clearly dissociated social facilitation versus social inhibition effects according to their difficulty level (Tricoche et al., 2020). Our participants performed either the tasks alone, or in the mere presence of a familiar peer. Our main prediction was a social facilitation for easy trials and a social inhibition for complex trials. The results indicated that only the saccade task revealed a social effect which varied with task difficulty, whereas no significant SFI effect was found in the two other tasks. More precisely, participants performed pro- or anti-saccades either in two distinct pro- and anti-blocks (easy trials) or mixed together at random in the same block (complex trials). Results showed a social inhibition effect on both

RT and peak velocity in complex trials, where pro- and anti-saccades were initiated later and were slower in peer presence than alone; whereas in easy trials both pro- and anti-saccades were initiated earlier and were faster in peer presence than alone. Therefore, the social effect did not depend on the saccade type itself (pro- or anti-) but on the global task difficulty related to the presentation schedule (randomly mixed or blocked). This study leads to the following intriguing questions: are such social effects of peer presence on saccades associated with a modulation of the attention network, given its strong involvement in saccade generation? In the affirmative, are other domain-general networks like ToM and motivation also involved? And does the modulation of these different networks differ according to the direction of the social behavioral effect?

The present imaging study used the same saccade task as in Tricoche et al 2020. Our main hypothesis was that the fronto-parietal attention network, naturally involved for saccades and referred as task-specific network, but also the ToM and motivation networks referred as domain-general networks, are all modulated by the observation condition compared to the alone condition, but differently according to social facilitation or social inhibition. Adult participants were scanned while performing easy trial blocks (pro- and anti-saccades separated) and complex trial blocks (pro- and anti-saccades mixed together) during two different sessions: one with a familiar peer present in a neighboring room and observing the participant as he/she performed the task (Observation condition), and the other alone, without any observation (Alone condition). We made two predictions depending on how the distraction related to the peer presence is processed: 1) peer presence's distractor effect is counterbalanced by an increased attention dedicated to the task, thanks to a greater involvement of the endogenous attention network, yielding social facilitation; 2) the distraction effect wins, associated with an increase of activity in the exogenous attention network, and impairs task performance (social inhibition). To discriminate between these two predictions, we analyzed physiological responses both at the whole-brain level and at the level of saccadic ROIs, separating in both cases socially facilitated *versus* socially inhibited blocks according to two parameters reflecting the attentional performance (saccadic RT and eye peak velocity) and to one additional parameter (pupil diameter) reflecting notably the state of arousal and vigilance (Joshi & Gold, 2020) and previously found modulated by social contexts (Ebitz et al., 2014; Liu & Yu, 2017).

Materials and Methods

Participants

We recruited 16 duos of participants *via* web posting (mean age: 21.77 years, SD: 1.83, range: 19-27 years, 22 females), who were native French speakers with normal or corrected vision, no MRI contra-indications and no neurologic or psychiatric history. All duos were age-matched (\pm 3 years) familiar partners, friends or lovers, with a mean closeness score assessed by the Inclusion of Other in the Self scale (on 7 points) of 4.96 (range: 3-7), indicating typical close relationships (Aron et al., 1992; Gächter et al., 2015). One participant was excluded before the scanning due to a match with an exclusion criterion. Three participants were excluded from all analyses (both sessions), and two participants were excluded from analyses of the second session only, due to recording issues. Our final sample included 26 participants who completed both sessions, and 2 additional participants who completed only one session. The study was approved by the Ethics Committee (CPP Sud-Ouest & Outre-Mer II) on Oct 3, 2019 (ID-RCB: 2019-A01027-50) and conducted according to the guidelines of the Declaration of Helsinki. All participants signed an informed consent before inclusion, and received a 70€ compensation for their participation.

Sessions timeline

Participants performed two scanning sessions with at least three weeks in between. In one session the two familiar partners of a duo came together (Observation condition). Each member of the duo alternatively took the actor and the observer roles. While the actor performed the task inside the scanner, his/her partner observed him/her remotely from an adjacent room. The observer was facing a computer screen displaying the live video streams of three cameras placed in the scanner room and filming, respectively, the actor's face, the actor's body and the task's screen (focusing on the feedback about the actor's performance). The observer was instructed to watch these 3 video streams and particularly the performance feedback and to give his/her opinion about the actor's performance at the end of each run by choosing among "Fair", "Good" or "Excellent" rating. This evaluation scenario was used to improve the peer presence effect (Belletier et al., 2015; Cohen, 1980). In the other session,

each participant came alone and performed the task without observation (Alone condition). The order of the two sessions was counterbalanced across participants.

For each session the actors performed the same saccade task during approximately 30 minutes. This task was divided in four runs of 7 minutes each. At the end of the second run, a 6-minute anatomical T1 scan was conducted (Figure 1A). At this time, in the Observation condition, the actor and the observer could see each other via video cameras in order to reinforce the actor's sense of being watched by the observer. In the Alone condition, the actor saw the same, but now empty, room. At the end of the task, there was a 9-minute resting state scan, not analyzed in the present paper. In both conditions, the experimenters remained during the whole session out of sight in the scanner's monitoring room (whose window overlooking the scanner was obtruded by a curtain) and refrained from any unnecessary verbal contact with the actor in order to minimize third-party presence.

Saccade task

The saccade tasks were programmed using the EyeLink® Experiment Builder software (<https://www.sr-research.com/experiment-builder/>). The stimuli were projected onto a screen viewed by the actor through a mirror attached to the head coil. For each trial (Figure 1B), the actor fixed a dark dot at the center of the screen for a pseudo-randomized duration of 1,000 or 1,500 ms. Then a colored dot appeared on the left or on the right at 10° of eccentricity on the horizontal axis, simultaneously with the fixation dot disappearance. If the stimulus was green, the actor should make a saccade toward it (prosaccade); if the stimulus was red, he/she should perform a saccade away from it, toward its mirror location (antisaccade). Participants were asked to be as fast and accurate as possible. Stimuli remained visible until the saccade initiation or the 1,000 ms timeout was reached (trials with a saccade latency > 1,000 ms were considered as misses). At the end of each trial, an iconic performance feedback appeared at the center of the screen during 100 ms: a thumb-up indicated a correct trial (saccade toward the expected direction), whereas a thumb-down indicated an incorrect trial (saccade toward the wrong direction) or a miss trial. Participants performed 4 runs, each composed by 16 saccade blocks and 7 interleaved fixation blocks. Each saccade block comprised 8 trials (4 trials in each direction, pseudo-randomly), yielding a total of 512 saccade

trials per session. Easy blocks of trials (Figure 1C) comprised a single type of saccade (8 pro or 8 anti) whereas complex blocks of trials (Figure 1D) comprised the two saccade types in random order (4 pro and 4 anti). The 4 runs were always performed in the following order: two runs of complex trial blocks, one run of prosaccades easy trial blocks, and one run of antisaccades easy trial blocks (Figure 1A). We then obtained (and analyzed) 4 sets of trials: easy prosaccades, easy antisaccades, complex prosaccades and complex antisaccades. For the fixation blocks, participants should fixate a dark cross at the center of the screen during 10 seconds.

At the beginning of each session, participants completed a training phase composed by one block of 8 prosaccades trials and one block of 8 antisaccades trials.

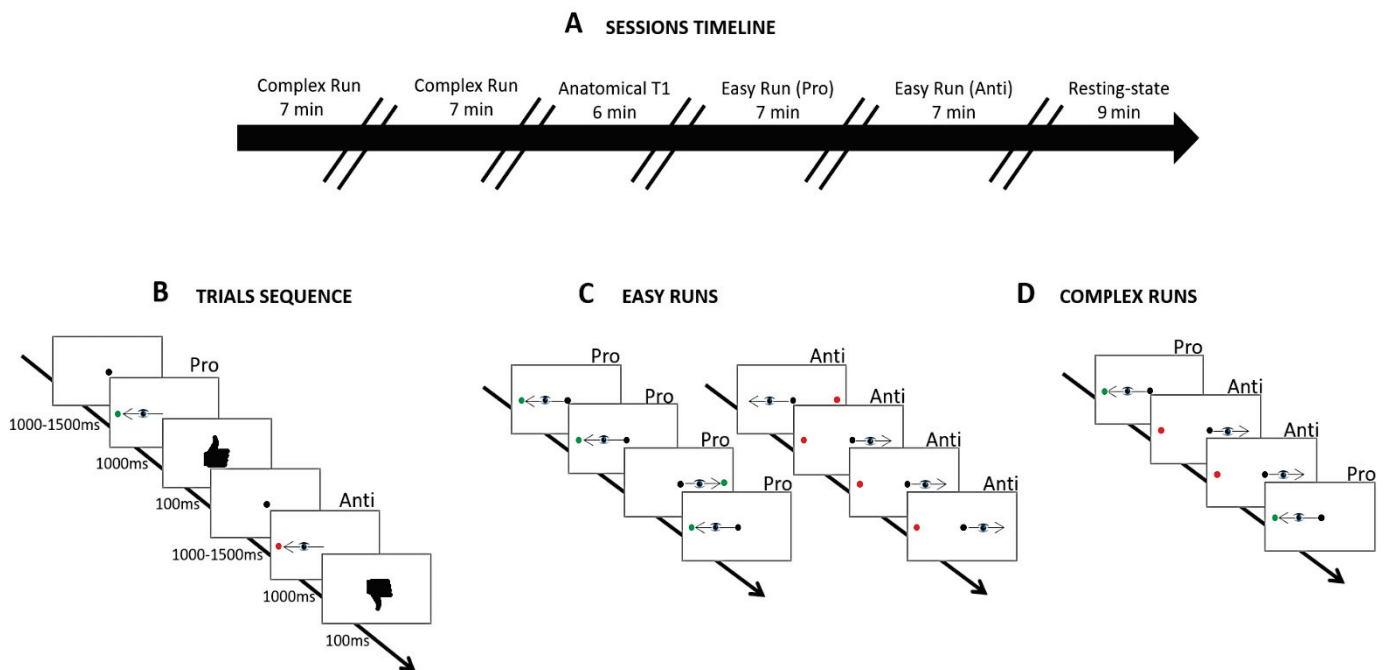


Figure 1: Experimental tasks. (A) Sessions timeline: participants performed two complex runs, then the prosaccades easy run and finally the antisaccades easy run. The anatomical T1 acquisition was performed between complex and easy runs, and a resting-state acquisition was performed at the end of the experiment. (B) Example of a trial sequence. (C) Setting of easy runs (pro- or anti-saccades only). (D) Setting of complex runs (pro- and anti-saccades mixed together).

Behavioral analyses

Eye movements were recorded by an eye-tracker camera (“EyeLink1000” SR-Research) placed behind the scanner and filming the eye image reflected by the mirror. Before each run, a 3-point calibration on the horizontal axis was carried out for each participant. Behavioral analyses were conducted using R (RStudio, v.1.0.136). We measured the saccade direction accuracy (percent of saccades in the correct direction, %Corr) and the speed of correct saccades initiation (reaction time, RT, between the appearance of the stimulus and the saccade initiation). We also measured saccade kinematic parameters [peak velocity (maximum eye speed during the saccade) and duration (time between saccade onset and offset)] and the pupil diameter before and after the stimulus appearance. All parameters were extracted *via* EyeLink® DataViewer and analyzed by three-way ANOVAs with the within-subject factors Condition (Observation, Alone), Saccade (Prosaccade, Antisaccade) and Task difficulty (Easy, Complex). Based on our previous study, we expected a significant Condition x Task difficulty effect on RT and peak velocity parameters (Tricoche et al., 2020).

We also analyzed for each parameter the effect of Observation *versus* Alone at the individual level. To do so, we calculated for each set (k; easy prosaccades, easy antisaccades, complex prosaccades or complex antisaccades) and each participant (i) the performance facilitation ($\Delta > 0$) or inhibition ($\Delta < 0$) produced by the Observation relative to the Alone condition

$$[\Delta_i^k = (Mean_{Alone}^k - Mean_{Observation}^k) / Mean_{Alone}^k * 100],$$

where $Mean_{Alone}^k$ is the mean value of the parameter (RT, peak velocity or pupil diameter) for a specific k set and one i participant during the Alone condition (or during the Social condition for $Mean_{Observation}^k$). This allowed us to determine facilitated and inhibited profiles for each participant and for each run, refining our fMRI analyses (see “fMRI data analyses” section).

MRI data acquisition

MRI scans were obtained from a MAGNETOM Prisma 3.0 T scanner (Siemens Healthcare, Erlangen, Germany) at the Lyon Primage neuroimaging platform (CERMEP, Imagerie du vivant, Lyon, France). The fMRI blood oxygenation level-dependent (BOLD) signal was measured with a multiband-accelerated echo planar imaging (EPI) sequence (acceleration factor of 2, credits

for providing the sequence to CMRR, Center for Magnetic Resonance Research, Minnesota, USA). The following parameters were used: TR = 1,720 ms, TE = 30 ms, flip angle = 90°, matrix size = 92 x 88, field of view = 220 x 211 mm, voxel size = 2.4 x 2.4 mm, slice thickness = 2.4 mm, number of slices = 50.

After the two first functional runs, a high resolution T1-weighted 3D structural image was acquired for each participant (TR = 3,000 ms, TE = 3.8 ms, flip angle = 7°, matrix size = 256 x 224 mm, field of view = 224 x 256 mm, slice thickness = 1 mm, number of slices = 192).

fMRI data analyses

Preprocessing

MRI data were preprocessed using fMRIPrep 20.2.0 (Esteban et al., 2019). The two T1 images, one in each session, were merged into a single template, segmented and normalized to the MNI space. The functional images (4 task runs per session + 2 resting-state runs) were skull-stripped, realigned, slice-time corrected, coregistered and warped to the normalized anatomical image (for a full report of the preprocessing pipeline see <https://osf.io/9p2db/>). Using SPM12, data were spatially smoothed with a Gaussian filter with a half-maximum width of approximately twice the voxel size (4 x 4 x 4 mm³).

Processing

Event-related statistical analyses were conducted using the general linear model (GLM). Activation was modeled as epochs with onset time locked to the presentation of the stimulus in each trial and with a duration of 1 second. Fixation blocks were modeled with a duration of 10 seconds. Only correct trials were sorted according to Condition (Session 1 vs. Session 2), Saccade and Task difficulty. Fixation blocks were modeled in a separate regressor for each run. Eight regressors of no-interest (including fixation dots before stimulus appearance and feedback periods) were added in the model, along with the six motion parameters (x, y, z, pitch, roll and yaw). All epochs were convolved with a canonical hemodynamic response function (HRF). The time series data were high-pass filtered (1/128 Hz), and serial correlations were corrected using an autoregressive AR (1) model.

Whole-brain analyses

Voxel-wise parameter estimates obtained for each participant were entered into random effect (RFX) analyses in order to identify regions exhibiting main effects and interactions in the Condition x Saccade x Task difficulty ANOVA. Group-wise statistical maps were thresholded for significance using a voxel-wise probability threshold of $p < 0.001$ (uncorrected) and a cluster-wise probability threshold of $p < 0.05$ (FWE corrected for multiple comparisons).

As one aim of this study was to identify differential brain activity for social facilitation and inhibition, we constructed specific contrasts for each individual according to their profile of social susceptibility. Based on the sign of RTs' delta scores we categorized in each participant each set as facilitated or inhibited (e.g. RT decrease *versus* RT increase when observed relative to alone, respectively). We then obtained group-wise statistical maps for facilitated *versus* inhibited sets separately and we applied the Observation *versus* Alone contrast. These maps were thresholded for significance using a voxel-wise probability threshold of $p < 0.005$ (uncorrected) and a cluster-wise probability threshold of $p < 0.05$ (FWE corrected for multiple comparisons). As several participants were consistent across sets (8 were always facilitated and 2 always inhibited, see Supplementary Material 1) and thus contributed to only one map, the map of facilitated sets involved 24 participants whereas the map of inhibited sets relied on 18 participants. The same analysis was conducted on peak velocity and pupil diameter. For the peak velocity's delta score, 20 participants were included for the map of facilitated sets (e.g. where peak velocity was higher under observation than alone) and 13 participants were included for the map of inhibited sets (e.g. peak velocity was lower under observation than alone). For the pupil's delta scores, as pupil diameter is linked to a vigilance level (Joshi & Gold, 2020; Murphy et al., 2014; Schneider et al., 2016) and is thus not a direct indicator of performance, contrary to RT or peak velocity, facilitated sets will correspond to "Increased pupil size" sets (e.g. larger pupil diameter under observation than alone) and social facilitation sets to "Reduced pupil size" sets (e.g. smaller pupil diameter under observation than alone). We included 14 participants for the map of facilitated sets and 16 participants for the map of inhibited sets.

Finally, for each significant cluster, the beta value at the peak voxel was correlated separately with the 3 delta scores (of RT, peak velocity and pupil diameter) using a Pearson test or the equivalent non-parametric Spearman test.

ROI analyses

ROIs were defined as 10 mm radius spheres centered on the local maximum of each cluster (using the SPM toolbox Marsbar) obtained by the Saccade > Fixation and Fixation > Saccade contrasts (Table 1). As large clusters were found, we sometimes computed maps with a more stringent threshold (voxel-wise probability threshold of $p < 0.05$, FWE corrected for multiple comparisons) to distinguish specific ROIs inside these clusters; we could also use the mirror coordinates of a unilateral ROI to better identify the ROI center in the opposite hemisphere. Eighteen ROIs were identified for each Saccade > Fixation and Fixation > Saccade contrasts (Table 1). BOLD activity was then averaged across all voxels of each ROI, and submitted to four-way ANOVAs with the within-subject factors Condition (Observation, Alone), Saccade (Prosaccade, Antisaccade), Task difficulty (Easy, Complex) and ROI. Then, as described already for the whole-brain approach, we distinguished between facilitated *versus* inhibited sets in the aim of highlighting distinct patterns of activity. Pairwise comparisons with Bonferroni correction for multiple comparisons were applied. Student tests (or the equivalent non-parametric Wilcoxon test) were applied to investigate the observation effect separately for facilitated *versus* inhibited sets. All statistical significances were set at $p < 0.05$.

Bases cérébrales de la Facilitation/Inhibition Sociale chez l'enfant et l'adulte : pourquoi la simple présence d'un pair modifie-t-elle nos performances cognitives ?

Table 1. MNI coordinates of the significant clusters identified in the Saccade > Fixation contrast (top) and in the reverse Fixation > Saccade contrast (bottom). These clusters were used to define 18 ROIs for each contrast (see text). Z score = statistic obtained on the peak of each significant cluster. When the cluster contained two distinct regions, a Z score was given for the local peak of each region.

Anatomical location	MNI coordinates (mm)			Z score	Cluster size (voxels)
	x	y	z		
<i>Saccade > Fixation</i>					
Left Superior Frontal Gyrus extending into the Anterior Cingulate Cortex	-18	40	-4	#	#
Right Superior Frontal Gyrus extending into the Anterior Cingulate Cortex	18	40	-4	6.15	55
Left Middle Frontal Gyrus	-28	40	10	#	#
Right Middle Frontal Gyrus	28	40	10	5.50	5
Left Frontal Eye Field	-27	-6	51	6.68	121
Right Frontal Eye Field	35	-6	51	5.98	88
Left Supplementary Eye Field	-9	-1	66	#	#
Right Supplementary Eye Field	9	-1	66	5.40	5
Left Parietal Eye Field (2 clusters)	-34	-51	56	5.69	13
	-25	-58	58	5.30	1547
Right Parietal Eye Field (2 clusters)	23	-56	39	5.57	6
	16	-63	63	5.51	1518

Left Occipital Gyrus extending into the Cerebellum	-6	-75	-18	7.11	162
Right Occipital Gyrus extending into the Cerebellum	6	-75	-18	#	#
Left Putamen (2 clusters)	-30	1	1	7.64	437
	-27	-8	13	7.64	11294*
Right Putamen (2 clusters)	25	4	1	7.44	540
	28	-6	13	7.81	11294*
<i>Fixation > Saccade</i>					
Left Inferior Frontal Gyrus	-53	40	13	5.07	394
Right Inferior Frontal Gyrus	45	35	15	5.19	607
Right Middle Frontal Gyrus	30	49	32	3.85	50
Right Supramarginal Gyrus	66	-27	42	4.66	235
Left Temporo-Parietal Junction	-57	-44	25	#	#
Right Temporo-Parietal Junction	57	-44	25	4.46	58
Right Middle Occipital Gyrus	42	-80	27	5.48	188
Left Inferior Occipital Gyrus	-32	-94	-16	5.36	26
Right Inferior Occipital Gyrus	23	-99	-9	5.07	251
Pre-Supplementary Motor Area	4	23	63	5.13	167
Middle Cingulate Cortex	2	23	34	5.55	21
Left Precuneus	-8	-37	46	5.35	17
Right Precuneus	9	-37	49	5.85	24
Posterior Cingulate Cortex extending into Precuneus	23	-58	20	5.57	885
Left Parahippocampal extending into Fusiform Gyrus	-34	-42	-26	5.85	19
Right Parahippocampal extending into Fusiform Gyrus	28	-42	-11	6.50	6936**
Left Insula	-39	-1	-9	6.09	6936**
Right Insula	40	-6	-1	6.00	1883

*/** Same cluster

Mirror coordinates

Results

Behavioral analyses: group effects

As expected, a Saccade main effect was observed on both RTs and %Corr: antisaccades took longer to initiate and were less successful than prosaccades (RTs: $F(1,175)=61.55$, $p<0.001$; %Corr: $F(1,175)=96.49$, $p<0.001$). Also expected was a Task difficulty main effect revealing that easy sets elicited shorter latencies and better accuracy than complex ones (RTs: $F(1,175)=176.85$, $p<0.001$; %Corr: $F(1,175)=42.96$, $p<0.001$). A significant Saccade x Task difficulty interaction was disclosed for both parameters (RTs: $F(1,175)=13.70$, $p<0.001$; %Corr: $F(1,175)=11.04$, $p=0.001$), revealing that easy prosaccades' latencies were the shortest relative to the other three sets (mean latency: easy prosaccades: 239.36ms, easy antisaccades: 292.09ms, complex prosaccades: 319.5ms, complex antisaccades: 337ms) and that complex antisaccades achieved the least performance (mean %Corr: complex antisaccades: 72.89%, easy antisaccades: 88.6%, complex prosaccades: 93.15%, easy prosaccades: 98.52%). Note however that all pairwise comparisons between sets were significant for both RTs and %Corr (all $p's<0.05$) with the single exception of easy antisaccades *versus* complex prosaccades for %Corr ($p=0.25$).

No Condition effect was found neither on the RTs nor on the %Corr, but a significant Condition x Saccade interaction was disclosed on RTs only ($F(1,175)=4.44$, $p=0.04$). Pairwise comparisons indicated that only antisaccades differed significantly between Observation and Alone conditions (Prosaccades: $p=1$; Antisaccades: $p=0.02$): participants initiated antisaccades earlier in the Observation condition than Alone, facilitation effect qualified as a small-sized

effect according to Cohen's d_z ($d_z=0.24$). Contrasting with the results obtained by Tricoche and collaborators (2020), we found no Condition x Task difficulty interaction on RTs.

Analyses conducted on the saccade peak velocity indicated a main effect of Saccade ($F(1,175)=4.05$, $p=0.05$), reflecting a higher velocity for prosaccades than antisaccades. The main effect of Task difficulty was not significant ($F(1,175)=3.26$, $p=0.07$). For this peak velocity parameter, we additionally found a significant Condition main effect ($F(1,175)=6.15$, $p=0.01$) with no interaction, indicating that the peak velocity was higher under observation than alone, irrespective of the saccade type and task difficulty. The associated Cohen's d_z revealed a small-sized effect ($d_z=0.33$). No significant interaction was found. Analyses conducted on saccade duration revealed no modulation by the social context, as only a significant Saccade main effect was found ($F(1,175)=5.25$, $p=0.02$) : antisaccades lasting longer than prosaccades. Finally, pupil diameter showed a significant main effect of Task difficulty ($F(1,175)=26.15$, $p<0.001$) as well as a Task difficulty x Saccade interaction ($F(1,175)=4.61$, $p=0.03$), indicating a shorter pupil diameter for simple prosaccades as compared to the other three sets. No Condition main effect nor interaction was found for pupil diameter.

Behavioral analyses: individual effects

As the group results on RTs, as well as peak velocity, did not allow us to replicate our previous observations of a social inhibition for simple sets and a social facilitation for complex ones (Tricoche et al., 2020), we conducted an individual analysis on those two parameters, using the delta score which determines for each participant his/her susceptibility to peer presence (see Methods). The delta scores were measured for each set, yielding for each participant and each parameter four values (easy prosaccades, easy antisaccades, complex prosaccades, complex antisaccades). We also calculated the delta score for the pupil diameter which is an indicator of vigilance and is modulated by social context according to a previous study (Liu & Yu, 2017). The different participants' inhibition/facilitation profiles defined based on these three parameters are given in the Supplementary Material 1. Consistent with the group effects reported above, a majority of blocks were facilitated according to the RT delta scores (61%) and to the peak velocity delta scores (65%) whereas for the pupil diameter delta scores, the

two profiles were almost equally represented (47% of facilitated blocks vs 53% of inhibited blocks).

For these three parameters, saccade RT, saccade peak velocity and pupil diameter, the two profiles of peer influence were used to conduct fMRI analyses and to identify their specific neural signatures.

Whole-brain analyses

Across all participants and the two Conditions, we found significant brain activities linked to eye movements using the Saccade (Pro- and Anti-saccades) > Fixation contrast. An increase of activity was shown in the typical saccadic network with extended clusters on the left or on the right hemisphere including FEF, SEF, PEF, SFG and subcortically, the bilateral cerebellum and a basal ganglia cluster corresponding to the bilateral putamen (Figures 2A and 2B). The reverse contrast, Fixation > Saccade, also showed significant clusters including areas frequently associated with the DMN: right MFG, right SMG, bilateral IFG, bilateral TPJ, right MOG, bilateral IOG, Prec, cingulate regions (PCC and MCC), preSMA, bilateral insula and the parahippocampal gyrus extending into the fusiform gyrus (Figure 2C). The Saccade main effect (Antisaccade > Prosaccade), as well as the Task difficulty main effect (Complex > Easy) disclosed circuitries (yellow dotted lines in Figure 2A,B) which partly overlapped the saccadic network obtained in the Saccade > Fixation contrast, involving significant clusters in the bilateral FEF, bilateral PEF, bilateral cerebellum and bilateral occipital regions including the fusiform gyrus, the parahippocampal gyrus and extending into the middle part of temporal lobe (Figures 2A and 2B). No significant clusters were found for the reverse contrasts Prosaccade > Antisaccade and Easy > Complex.

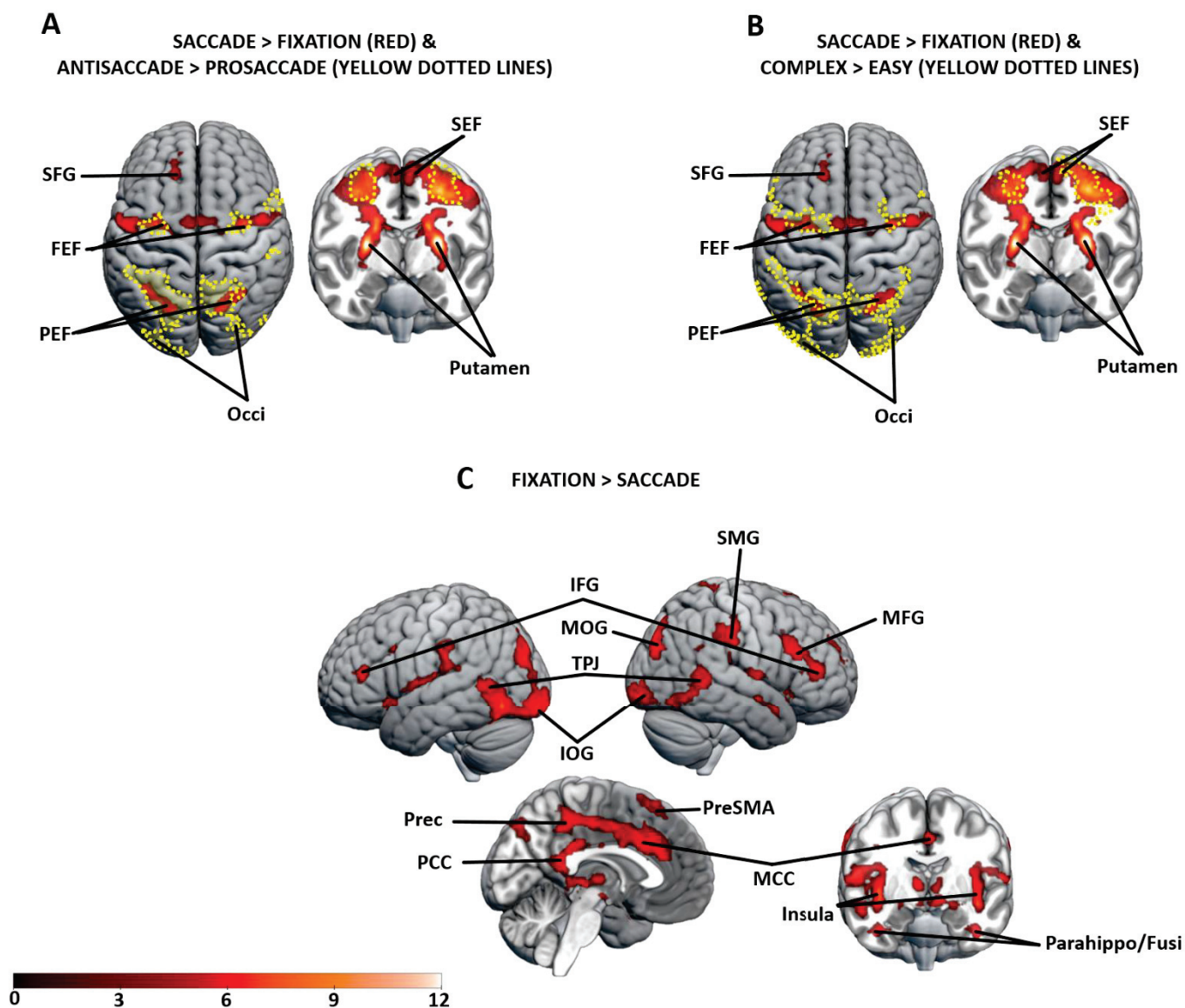


Figure 2: Brain regions activated in the Saccade > Fixation contrast (red) overlapped (yellow dotted lines) with (A) the Antisaccade > Prosaccade contrast or (B) the Complex > Easy contrast, across Condition. (C) Brain regions activated in the reverse contrast, Fixation > Saccade, across Condition and Task difficulty.

Moreover, whole-brain analyses revealed no main effect of Condition, nor any interaction with other factors. The absence of main effect of Condition in this group-level analysis could be due to a hypothetical difference of brain activity changes between social facilitation *versus* inhibition. To test this hypothesis, we further analyzed the effect of condition on brain activity but now according to SFI profiles defined at the individual level for the saccade RT, peak velocity and pupil diameter (delta parameters); leading to separate analyses of facilitated sets and inhibited sets. For the facilitated sets based on RTs, we found that the Observation > Alone contrast did not show significant clusters. However, for the inhibited sets based on RTs, significant clusters were found in a ventral fronto-parietal axis, with more activity during observation than alone in the bilateral SMG extending into the SPL (right: [40 -39 42], Z=4.29, cluster size (CS)=794; left: [-49 -39 44], Z=3.99, CS=852), the bilateral frontal lobe including MFG and IFG (right: [40 21 18], Z=4.01, CS=1022; left: [-42 42 8], Z=3.93, CS=706) and orbitofrontal gyrus (OFG) ([42 52 -11], Z=3.70, CS=100), and in a region surrounding the left posterior insula and the putamen ([-30 -20 6], Z=3.55, CS=93) (Figure 3A). No significant cluster was found for the Alone > Observation contrast, neither for the facilitated nor inhibited sets. When looking at the facilitated and inhibited sets based on the peak velocity, we again did not find significant clusters for the Observation > Alone contrast for facilitated sets, but found two clusters of increased activity for inhibited sets: SEF ([2 37 44], Z=4.58, CS=199) and the posterior part of the left MFG surrounding FEF ([-32 25 46], Z=4.12, CS=145) (Figure 3B). Again, the Alone > Observation contrast did not reveal any significant region. Finally, analyses using profiles based on the pupil diameter showed a different pattern. Whereas no effect was found for inhibited sets, for the facilitated sets an increase of activity was revealed in dorsal fronto-parietal regions, particularly in the bilateral FEF (right: [25 4 49], Z=3.61, CS=205; left: [-27 6 66], Z=4.01, CS=133), SEF ([4 40 49], Z=3.91, CS=207), bilateral SPL (right: [35 -44 51], Z=3.80, CS=359; left: [-32 -66 46], Z=3.81, CS=397), bilateral anterior insula (right: [42 21 3], Z=3.73, CS=98; left: [-37 16 1], Z=3.97, CS=97) and ACC ([6 44 13], Z=4.63, CS=85) (Figure 3C). By correlating the beta value at the peak voxel of each cluster with the delta score of the pupil diameter for the facilitated blocks, we found a significant correlation effect with three clusters: bilateral FEF (Pearson, right: $t=2.88$, $p=0.01$, $r=0.64$; left: $t=2.76$, $p=0.02$, $r=0.62$) and left IPS (Pearson, $t=3.07$, $p=0.01$, $r=0.66$), and a marginal effect with the right IPS (Pearson, $t=2$, $p=0.07$, $r=0.5$); where pupil diameter increased as FEF and IPS activity increased. The Alone > Observation contrast did not reveal any significant cluster.

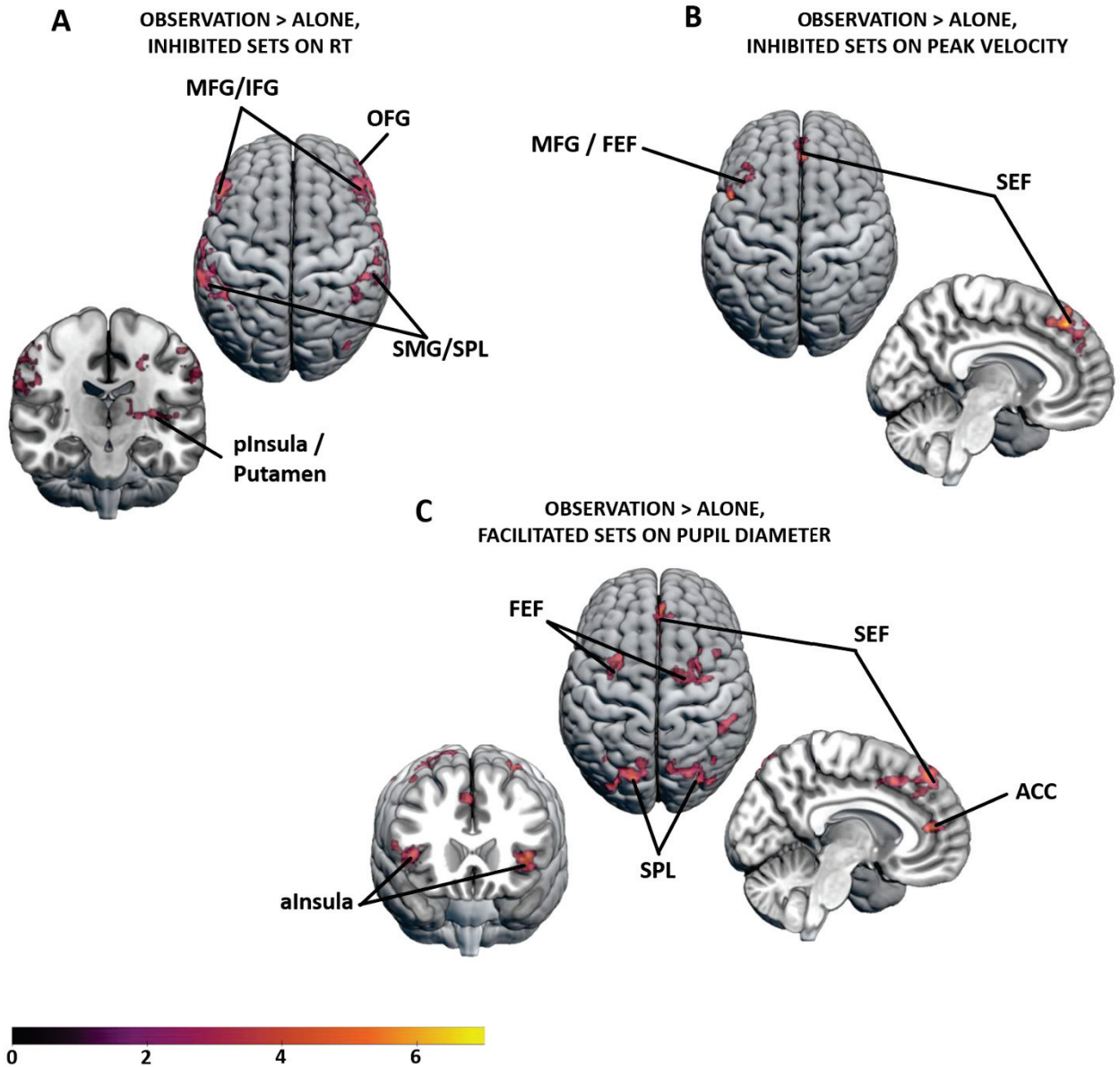


Figure 3: Brain activation in the Observation > Alone contrast, by separating socially facilitated versus socially inhibited sets according to the RT, peak velocity or pupil diameter parameters. (A) Brain regions for the inhibited sets based on RT. (B) Brain regions for the inhibited sets based on peak velocity. (C) Brain regions for the facilitated sets based on pupil diameter.

ROIs analyses

In this paragraph we will focus on the main effect and interactions of the Condition factor in the Condition x Saccade x Task difficulty x ROI ANOVA (other significant effects are given in Supplementary Results 1). We first conducted this ANOVA without differentiating between facilitated and inhibited sets. Results revealed a main effect of Condition on ROIs defined by the Saccade > Fixation contrast ($F(1,3432)=4.08, p=0.04$) showing that, overall, beta values of the saccade network were increased in the observation condition relative to the alone condition. This main effect was not found on ROIs defined by the Fixation > Saccade contrast (reflecting DMN). However, for both contrasts a significant Condition x Saccade interaction emerged (Sacc>Fix: $F(1,3432)=8.94, p=0.003$; Fix>Sacc: $F(1,3432)=14.04, p<0.001$), as well as a significant Condition x Saccade x Task difficulty interaction (Sacc>Fix: $F(1,3432)=13.99, p<0.001$; Fix>Sacc: $F(1,3432)=17.1, p<0.001$). For the Saccade > Fixation ROIs, pairwise comparisons indicated that the condition effect occurred for complex prosaccades (Complex: pro: $p=0.002$, anti: $p>0.05$; Easy: pro: $p=1$, anti: $p=1$). For the Fixation > Saccade ROIs, again the complex prosaccades showed a significant modulation by peer presence, but this time complex antisaccades also did (Complex: pro: $p=0.02$, anti: $p=0.008$; Easy: pro: $p=1$; anti: $p=1$). Moreover, for both contrasts, no Condition x ROI interaction was found, and none of the pairwise comparisons testing the Condition effect at the level of each ROI was significant. These results suggest that Observation modulates the entire network homogeneously but to a limited extent, such that significant effects were revealed only when all ROIs were analyzed together.

Now, as for the whole-brain analyses above, we look for hypothetical differences of brain activity modulations between social facilitation *versus* inhibition, based on the same analysis strategy separating these two social susceptibility profiles. When separating facilitated *versus* inhibited sets based on RT, we observed that in the inhibited sets, beta values of the Saccade > Fixation ROIs increased significantly in the observation condition relative to the alone condition (t-test, $t=-9.88, p<0.001$; 100% of the ROIs followed this pattern) whereas in the facilitated sets beta values significantly decreased (t-test, $t=2.23, p=0.04$; 72% of the ROIs followed this pattern; the reverse tendency being observed for the following ROIs: bilateral putamen, bilateral SFG/ACC and right PEF). Figure 4 shows the results for several ROIs (bilateral FEF, PEF, SEF and putamen) and the graph for the remaining ROIs is given in

Supplementary Result 2. For the Fixation > Saccade ROIs, a reduced deactivation was found for the inhibited sets in the observation condition relative to alone (t-test, $t=-5.21$, $p<0.001$; 89% of the ROIs followed this pattern; the reverse tendency being observed for the PCC and right parahippocampal/fusiform gyrus), whereas the reverse was observed for the facilitated sets (Wilcox-test, $v=170$, $p<0.001$; 100% of the ROIs followed this pattern). Figure 5 shows the results for several ROIs (MCC, bilateral IFG, TPJ, Prec) and the graph for the remaining ROIs is given in Supplementary Result 2. Exactly the same conclusions can be drawn when separating facilitated versus inhibited sets based on peak velocity (see Supplementary Results 3&4). Finally, for the facilitated versus inhibited sets based on pupil diameter, a different pattern was found. For the facilitated sets, we obtained higher beta values for the Saccade > Fixation ROIs, as well as a reduced deactivation for the Fixation > Saccade ROIs in the observation condition compared to alone. The reverse was observed for the inhibited sets (see Supplementary Results 5&6).

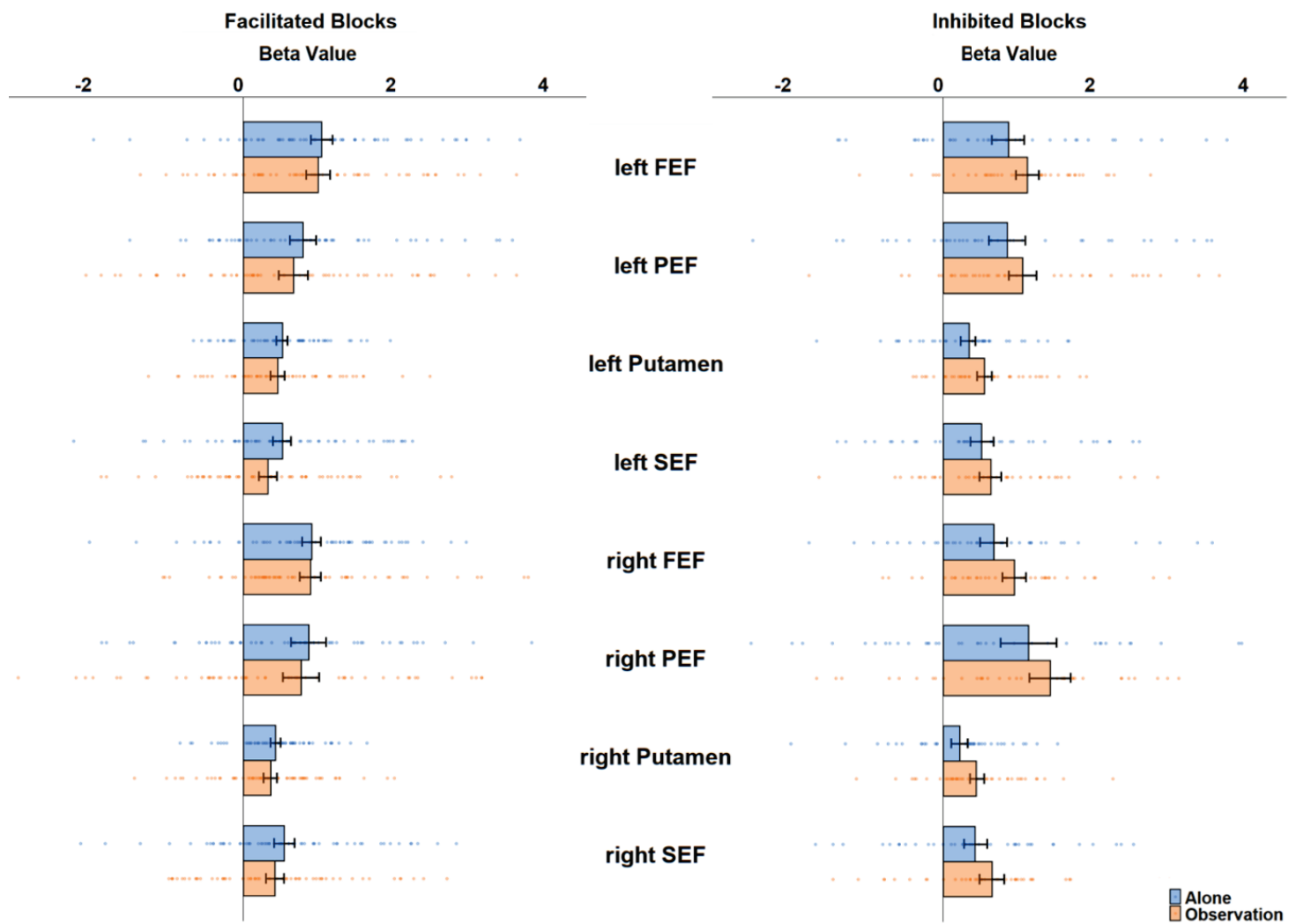


Figure 4: Condition effect (Alone in blue, Observation in orange) on several ROIs beta values. ROIs came from the Saccade > Fixation contrast. Left side: Facilitated sets. Right side: Inhibited sets. Bar plot = mean group, error bar = SEM, dots = individual data.

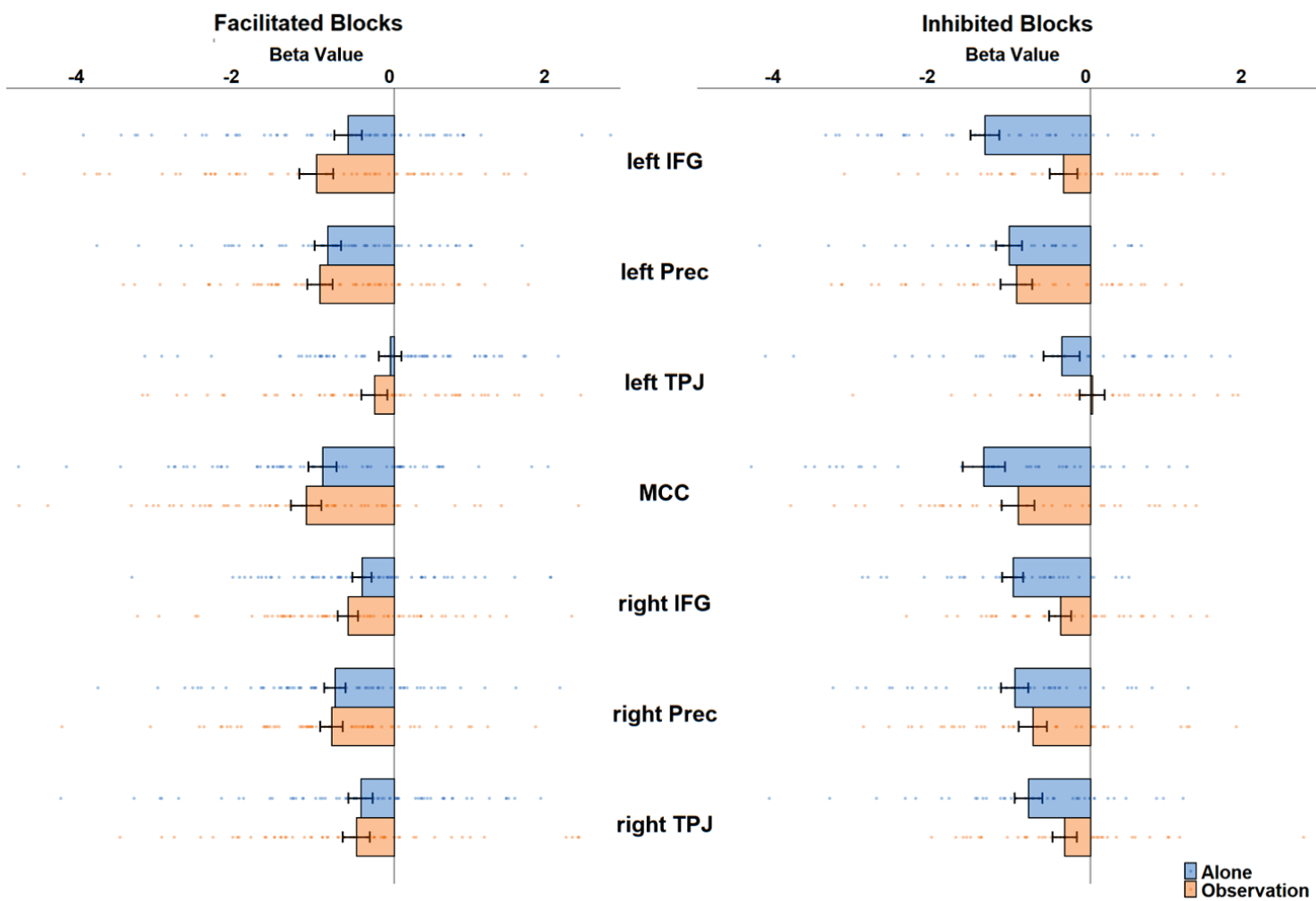


Figure 5: Condition effect (Alone in blue, Observation in orange) on several ROIs beta values. ROIs came from the Fixation > Saccade contrast. Left side: Facilitated sets. Right side: Inhibited sets. Bar plot = mean group, error bar = SEM, dots = individual data.

Discussion

In the current study we scanned participants while they performed a saccade task either alone or being observed by a familiar peer. We wanted to highlight whether both saccade-related and domain-general networks are involved in the SFI effect. We found a modulation of the entire frontoparietal network related to saccades, as well as a modulation of activity in the DMN, comprising areas related to ToM network. These two networks were modulated differently according to the direction of the SFI effect. We also showed a modulation in ventral areas of the attention network associated to social inhibition on RTs only. The only evidence for the implication of the motivation network was the modulation of activity in the anterior insula linked with pupil size increase under observation than alone. In the following paragraphs we will discuss in details each network's implication and their neural signature according to facilitation *versus* inhibition.

Social Facilitation versus Inhibition at behavioral level

We wanted to show that the task-specific and domain-general brain networks were modulated differently depending on whether peer presence leads to social facilitation or to social inhibition. To reach this objective, we used the same strategy as in our previous study where pro- and anti-saccades were presented either separately in different blocks of trials (simple runs) or randomly mixed together (complex runs) (Tricoche et al., 2020). However, our behavioral results did not replicate our previous findings of a social facilitation for simple runs and a social inhibition for complex runs disclosed both by the RT and peak velocity parameters at the group level. This difference with our previous study could be explained by changes in the experimental design made to comply with fMRI conditions, potentially leading to a decreased global difficulty of the task and to higher inter- and intra-individual variabilities of performance. In fact, previous studies indicated that to manipulate parameters of the task could change the saccadic performance (Antoniades et al., 2013; Chiau et al., 2011; Dyckman et al., 2007; Pierce & McDowell, 2016). Nonetheless, individual-level behavioral analyses allowed us to identify facilitated *versus* inhibited sets which led to meaningful neural signatures of SFI effects.

Implication of the frontoparietal network

The task-specific network involved in the present saccade task was the well-known oculomotor dorsal frontoparietal network mainly including FEF, PEF, SEF as well as basal ganglia (Coiner et al., 2019; M. H. Grosbras et al., 2005; Neggers et al., 2012). This network is mainly overlapped with the attention network (de Haan et al., 2008), but this latter also involves more ventral areas such as TPJ, SMG or IFG/MFG (Corbetta & Shulman, 2002).

At the whole-brain level, we found an increase of activity in frontoparietal regions under observation compared to alone for the inhibited sets only, for both RT and peak velocity parameters, involving respectively ventral areas (IFG, OFG, SMG) and dorsal areas (FEF, SEF). Ventral areas of the frontoparietal network have often been suggested to act as a “circuit breaker”, allowing to reorient attention toward new salient information relevant to the task (Corbetta et al., 2008; Painter et al., 2015; Poole et al., 2016) or irrelevant to the task but with high level of saliency or with reward/emotional component, like a social information (Wang et al., 2015; Frank&Sabatinelli2012, Klein 2009, Carretié 2014). Maybe the activity of the ventral areas for inhibited RTs reflects the treatment of the peer presence, which took the priority on the task-relevant stimuli and overloaded the attentional resources, leading to a social inhibition (Belletier, Normand, & Huguet, 2019; Pedale et al., 2019). The higher activity in FEF and SEF under observation than alone found for the inhibition of peak velocity is more surprising, as a positive relationship between eye-field regions and peak velocity was previously found to reflect expected reward, with a social component or not (Reppert et al., 2015). Then, when we expected a reward or when we make a saccade toward a social stimulus like a face, the activity of FEF increases as well as the velocity of the saccade increases (Glaser et al., 2016; Xu-Wilson et al., 2009). However, in our study the increases of FEF and SEF are associated with less saccade velocity under observation than alone. This suggests a different process when the distractor is endogenous and not linked to the performed saccade task (i.e. not a social visual stimulus, not a reward associated to the saccadic performance). In that case, the increase of activity in eye-field areas under observation is detrimental for the saccade velocity. We could have expected a trade-off, where less velocity could have been linked to better accuracy, but it was not the case in our experiment.

A specific neural signature of the saccade-related network according to the direction of the social effect.

As well found in a large literature of studies (Bender et al., 2013; Coiner et al., 2019; M. H. Grosbras et al., 2005; Lynch & Tian, 2006; Neggers et al., 2012), at whole-brain level the Saccade > Fixation contrast revealed the implication of frontoparietal regions including, PEF, FEF, SEF, superior and middle frontal gyrus, putamen as part of the basal ganglia and cerebellum. As expected this network was more extended for antisaccades than prosaccades and for complex than simple blocks of trials (Dyckman et al., 2007; Jamadar et al., 2013).

To better understand the effect of peer presence on the saccade-related network, we then conducted a ROI analysis based on the regions obtained by this Saccade > Fixation contrast of the whole-brain analysis. We also used the reverse contrast Fixation > Saccade in order to investigate the observation effect on the DMN. In our results the DMN was mainly composed by the TPJ, IFG, Prec/PCC, MCC, parahippocampal gyrus extending to fusiform gyrus, insula, and occipital regions. For both saccade and DMN regions, we found a significant condition effect, particularly on prosaccades, for both RT and peak velocity parameters, when ROIs were considered together. Pairwise comparisons for each ROI did not reveal significant effects. Together these results showed that all the network linked to the saccade task is modulated by the observation condition, homogeneously but at little extend for each area, with no regions more involved than others. As saccade-related network and attentional networks are intrinsically linked, we cannot clearly distinguish the implication part of each network, but because the entire saccade-network, encompassing the attentional one, seems modulated by peer presence, both domain-general attention network and task-specific saccadic network could be impacted by the social context.

Role of the DMN and attention regions to deal with peer presence

By looking at facilitated and inhibited sets separately, for both RT and peak velocity parameters, we showed a decrease of activity in saccades regions, associated with more deactivation in DMN regions for facilitated sets. The opposite pattern was found for the inhibited sets with an increase of activity in saccade regions, associated with less deactivation in DMN regions. Generally, increase of task-related regions, particularly attentional ones, is correlated with the strength of the deactivation in the DMN in order to adapt according to the difficulty of the task we perform and to succeed it (Corbetta et al., 2008). But here, both

networks are modulated in the same direction. It might be the modulation of one network due to peer presence which changed the activity of the other, and lead to either social facilitation or inhibition. In the next step, to investigate functional and effective connectivity between and within the two networks and the changes which occur due to peer presence could allow to explain why the standard anti-correlation between saccade and DMN networks moved toward a correlation. A change of connectivity in these networks during saccade task due to social stimuli was previously found by Salvia and collaborators. They showed a modulation of the functional connectivity between FEF and primary visual areas when participants should make saccades toward faces compared to cars stimuli (Salvia et al., 2016). A possible explanation is that peer presence divides attention and changes the attentional priority (more toward the social context or more toward the task). As this attention priority is defined at low-level of treatment (Normand et al., 2014) (i.e. visual areas), a change of connectivity occurs between occipital regions and other regions of high level of treatment like FEF.

Some evidences for ToM and motivation networks involvement

In a previous study where participants performed two cognitive tasks relating to education (numerosity and phonological comparisons), we found a modulation of TPJ, Prec/PCC and frontal regions (dmPFC) under observation than alone (Tricoche et al., 2022). These three regions are well known to being part of the ToM network, particularly involved when we think about the mental state of others (Fehlbaum et al., 2021; Frith & Frith, 2006; Preckel et al., 2018). In the present study, we cannot distinguish between DMN and pure ToM network, but again these regions were found modulated, suggesting a similar mechanism of peer presence for at least three different cognitive or motor tasks.

The last network we predicted to find was the motivation network. Particularly, we expected its implication because the partners evaluated the participants during the task, and this could have been a motivation for them to well perform. However, contrary to other studies, we did not find the implication of the Ventral Striatum, a region particularly involved for reward and motivation (Chein et al., 2011; Tricoche et al., 2022; Van Hoorn et al., 2016). We only found a modulation of the Insula activity, a region notably linked to emotional control in social contexts and sensitives to new salient stimuli (Finger et al., 2006; Liping Wang et al., 2015). A recent study showed that anterior insula was more activated in a social context compared to

a private context, but only when it was associated with a loss outcome (not for a win one), suggesting its implication particularly when individuals fail in a social context (Grygolec et al., 2012).

Pupil size is sensitive to peer presence

Our last main result was an increase of the pupil size under observation, although not seen at the group level, associated with higher activity in anterior insula and dorsal attentional areas, in particular in FEF and IPS which showed a correlation with the pupil size. The social modulation of the pupil size as already been found in previous studies (Cos et al., 2021; Liu & Yu, 2017), but its links to attention areas in social contexts was never investigated. Alnaes and collaborators indicated that pupil size signals mental effort, and is a predictor of dorsal attention network and locus coeruleus (LC) activities (Alnaes et al., 2015). In their study, Muller-Pinzler and collaborators showed that pupil size increased during public fail decisions and was associated with higher activation of anterior insula (Müller-Pinzler et al., 2015). Our results are in line with these results and suggest that pupil size increase in order to deal with the mental effort caused by peer presence and the apprehension to fail a task faced to the partner.

Pupil size is often linked to LC and referred as an indicator of vigilance or arousal (Joshi & Gold, 2020; Sara, 2009). One of the main theory of SFI developed by social psychology suggested that the simple presence of other changed the general level of arousal and potentiated the dominant response of the task (correct or fast response for simple task, incorrect or slow response for complex task) (R. Zajonc, 1965). Our results on pupil size could be in line with this hypothesis, even if we also found a decrease of pupil size under observation than alone in several sets, that was not considered in this theory. To confirm that pupil size modulation is linked to a change of arousal level, we should observe a modulation of LC activity. However, the parameters used for the fMRI acquisitions in our study did not allow us to detect the LC, a region particularly difficult to track in humans (Priovoulos et al., 2018).

Limitations of the present study

A limitation of our study is that we were not able to replicate the previous behavioral findings of Tricoche and collaborators, with a social facilitation for simple trials and a social inhibition for complex trials at group level. On the contrary, in our study we found a social facilitation on

antisaccades' RT only, at group level, but more importantly we showed a high intra-individual variability when we separated facilitated *versus* inhibited sets for each participant. This result, enables us to conduct most powerful analyses, but it also suggested that participants could be affected differently, and changed between facilitation and inhibition along the time-course of the task. It points the limitation of considering task difficulty as the main moderator of the peer presence effect and shows the need to better understand what are the other moderators involved (Uziel, 2007). Based on our results, these moderators may not be stable across time, and even switch regularly between blocks of trials. During the task, participants had feedbacks and could estimate their performance trial by trial. Their confidence to succeed the task could then had change across time according to their error's occurrence. Moreover, they knew they were observed and evaluated by their partner, and according to the change of their confidence, the partner could have evolved, switching from a positive motivator to a threatening evaluator, and then modulating the direction of the peer presence effect.

General conclusion

The aim of our study was to investigate peer presence effect on brain networks during a saccade task. In accordance with previous studies (Chein et al., 2011; Demolliens et al., 2017; Monfardini et al., 2015; Müller-Pinzler et al., 2015; Somerville, Jones, Ruberry, Dyke, Glover, & Casey, 2013; Tricoche et al., 2022; van Hoorn et al., 2018; Van Hoorn et al., 2016; Yoshie et al., 2016), we found several evidences for a modulation of both saccade-related network and domain-general networks (attention, ToM and motivation). The neural signature of these modulations was different according to the direction of the social effect: social facilitation on RTs led to a decrease of the saccade-related network associated with high deactivation of the DMN; whereas social inhibition on RTs led to an increase of the saccade-related network associated with low deactivation of the DMN, but also recruited ventral attention areas. Finally, peer presence modulated the pupil size, related to arousal state, activating both anterior insula and dorsal attention regions. Taken together, these results suggest that peer presence changes attention at different levels: a basic one related to arousal and a more cognitive one directly linked to task performance. Future studies should investigate the way these networks are interconnected to better understand how peer presence can make us better or worse during a task.

Bibliography

- Alnaes, D., Sneve, M. H., Richard, G., Skåtun, K. C., Kaufmann, T., Nordvik, J. E., Andreassen, O. A., Endestad, T., Laeng, B., & Westlye, L. T. (2015). Functional connectivity indicates differential roles for the intraparietal sulcus and the superior parietal lobule in multiple object tracking. *NeuroImage*, *123*, 129–137. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.08.029>
- Antoniades, C., Ettinger, U., Gaymard, B., Gilchrist, I., Kristjánsson, A., Kennard, C., John Leigh, R., Noorani, I., Pouget, P., Smyrnis, N., Tarnowski, A., Zee, D. S., & Carpenter, R. H. S. (2013). An internationally standardised antisaccade protocol. *Vision Research*, *84*, 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2013.02.007>
- Aron, A., Aron, E. N., & Smollan, D. (1992). Inclusion of Other in the Self Scale and the Structure of Interpersonal Closeness. *Journal of Personality and Social Psychology*, *63*(4). <https://doi.org/https://doi.org/10.1037/0022-3514.63.4.596>
- Baron, R. S. (1986). *DISTRACTION-CONFLICT THEORY: PROGRESS AND PROBLEMS*. 19.
- Belletier, C., Davranche, K., Tellier, I. S., Dumas, F., Vidal, F., Hasbroucq, T., & Huguet, P. (2015). Choking under monitoring pressure: being watched by the experimenter reduces executive attention. *Psychonomic Bulletin & Review*, *22*(5), 1410–1416. <http://link.springer.com/10.3758/s13423-015-0804-9>
- Belletier, C., Normand, A., & Huguet, P. (2019). Social-Facilitation-and-Impairment Effects: From Motivation to Cognition and the Social Brain. *Current Directions in Psychological Science*, *28*(3), 260–265. <https://doi.org/10.1177/0963721419829699>
- Bender, J., Tark, K. J., Reuter, B., Kathmann, N., & Curtis, C. E. (2013). Differential roles of the frontal and parietal cortices in the control of saccades. *Brain and Cognition*, *83*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2013.06.005>
- Buschman, T. J., & Kastner, S. (2015). From Behavior to Neural Dynamics: An Integrated Theory of Attention. *Neuron*, *88*(1), 127–144. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.017>
- Chang, S. W. C., Brentab, L. J. N., Adamsab, G. K., Kleinc, J. T., Pearson, J. M., Watsonab, K. K., & Platt, M. L. (2013). Neuroethology of primate social behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(SUPPL2), 10387–10394. <https://doi.org/10.1073/pnas.1301213110>
- Chein, J., Albert, D., Brien, L. O., Uckert, K., & Steinberg, L. (2011). Peers increase adolescent risk taking by enhancing activity in the brain's reward circuitry. *Developmental Science*, *14*(2), 1–10. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2010.01035.x>Peers
- Chiau, H. Y., Tseng, P., Su, J. H., Tzeng, O. J. L., Hung, D. L., Muggleton, N. G., & Juan, C. H. (2011). Trial type probability modulates the cost of antisaccades. *Journal of Neurophysiology*, *106*(2), 515–526. <https://doi.org/10.1152/jn.00399.2010>
- Claypoole, Victoria L, & Szalma, J. L. (2018a). Facilitating sustained attention: Is mere presence sufficient? *American Journal of Psychology*, *131*(4), 417–428. <https://doi.org/10.5406/amerjpsyc.131.4.0417>
- Claypoole, Victoria L, & Szalma, J. L. (2018b). Independent Coactors May Improve Performance and Lower Workload: Viewing Vigilance Under Social Facilitation. *Human Factors*, *60*(6), 822–832. <https://doi.org/10.1177/0018720818769268>
- Claypoole, Victoria Lynne, Neigel, A. R., Waldfofle, G. E., & Szalma, J. L. (2019). Evaluative social presence can improve vigilance performance, but vigilance is still hard work and is stressful. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *45*(5), 616–627. <https://doi.org/https://doi.org/10.1037/xhp0000635>
- Cohen, J. L. (1980). Social facilitation - Audience versus evaluation apprehension effects. *Motivation and Emotion*, *4*(1), 21–34. <https://doi.org/10.1007/BF00995927>
- Coiner, B., Pan, H., Bennett, M. L., Bodien, Y. G., Iyer, S., O'Neil-Pirozzi, T. M., Leung, L., Giacino, J. T., & Stern, E. (2019). Functional neuroanatomy of the human eye movement network: a review and atlas. *Brain Structure*

- and Function*, 224(8), 2603–2617.
<https://doi.org/10.1007/s00429-019-01932-7>
- Corbetta, M., Patel, G., & Shulman, G. L. (2008). The Reorienting System of the Human Brain: From Environment to Theory of Mind. *Neuron*, 58(3), 306–324.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.04.017>
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 201–215.
<https://doi.org/10.1038/nrn755>
- Cos, I., Deco, G., & Gilson, M. (2021). The Influence of Intrinsic Motivation on Decisions Between Actions. *Research Square*, 1–26.
https://www.researchsquare.com/article/rs-1111413/v1?utm_source=researcher_app&utm_medium=referral&utm_campaign=RESR_MRKT_Researcher_inbound
- de Haan, B., Morgan, P. S., & Rorden, C. (2008). Covert orienting of attention and overt eye movements activate identical brain regions. *Brain Research*.
- Demolliens, M., Isbaine, F., Takerkart, S., Huguet, P., & Boussaoud, D. (2017). Social and asocial prefrontal cortex neurons: a new look at social facilitation and the social brain. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 12(8), 1241–1248.
<https://doi.org/10.1093/scan/nsx053>
- Dumontheil, I., Wolf, L. K., & Blakemore, S.-J. (2016). Audience effects on the neural correlates of relational reasoning in adolescence. *Neuropsychologia*, 87, 85–95.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.05.001>
- Dyckman, K. A., Camchong, J., Clementz, B. A., & McDowell, J. E. (2007). An effect of context on saccade-related behavior and brain activity. *NeuroImage*, 36(3), 774–784.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.03.023>
- Ebitz, R. B., Pearson, J. M., & Platt, M. L. (2014). Pupil size and social vigilance in rhesus macaques. *Frontiers in Neuroscience*, 8(8 MAY), 1–13.
<https://doi.org/10.3389/fnins.2014.00100>
- Fehlbaum, L. V., Borbás, R., Paul, K., Eickhoff, S. b., & Raschle, N. m. (2021). Early and late neural correlates of mentalizing: ALE meta-analyses in adults, children and adolescents. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, July 2020, 1–16.
<https://doi.org/10.1093/scan/nsab105>
- Finger, E. C., Marsh, A. a, Kamel, N., Mitchell, D. G. V., & Blair, J. R. (2006). Caught in the act: the impact of audience on the neural response to morally and socially inappropriate behavior. *NeuroImage*, 33(1), 414–421.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.06.011>
- Frith, C. D., & Frith, U. (2006). The Neural Basis of Mentalizing. *Neuron*, 50(4), 531–534.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.05.001>
- Gächter, S., Starmer, C., & Tufano, F. (2015). Measuring the closeness of relationships: A comprehensive evaluation of the “inclusion of the other in the self” scale. *PLoS ONE*, 10(6), 1–19.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129478>
- Glaser, J. I., Wood, D. K., Lawlor, P. N., Ramkumar, P., Kording, K. P., & Segraves, M. A. (2016). Role of expected reward in frontal eye field during natural scene search. *Journal of Neurophysiology*, 116(2), 645–657.
<https://doi.org/10.1152/jn.00119.2016>
- Grosbras, M. H., Laird, A. R., & Paus, T. (2005). Cortical regions involved in eye movements, shifts of attention, and gaze perception. *Human Brain Mapping*, 25(1), 140–154.
<https://doi.org/10.1002/hbm.20145>
- Grygolec, J., Coricelli, G., & Rustichini, A. (2012). Positive interaction of social comparison and personal responsibility for outcomes. *Frontiers in Psychology*, 3(FEB), 1–13.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00025>
- Guerin, B. (2010). *Social facilitation*. Cambridge University Press.
- Huguet, P., Galvaing, M. P., Monteil, J., & Dumas, F. (1999). Social presence effects in the Stroop task: further evidence for an attentional view of social facilitation. *Journal of Personality and Social Psychology*, 77(5), 1011–1025.
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10573878>
- Jamadar, S. D., Fielding, J., & Egan, G. F. (2013). Quantitative meta-analysis of fMRI and PET studies reveals consistent activation in fronto-striatal-parietal regions and

- cerebellum during antisaccades and prosaccades. *Frontiers in Psychology*, 4(OCT), 1–15.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00749>
- Joshi, S., & Gold, J. I. (2020). Pupil Size as a Window on Neural Substrates of Cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 24(6), 466–480.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.03.005>
- Katsuki, F., & Constantinidis, C. (2014). Bottom-up and top-down attention: Different processes and overlapping neural systems. *Neuroscientist*, 20(5), 509–521.
<https://doi.org/10.1177/1073858413514136>
- Liu, N., & Yu, R. (2017). Influence of social presence on eye movements in visual search tasks. *Ergonomics*, 60(12), 1667–1681.
<https://doi.org/10.1080/00140139.2017.1342870>
- Liu, N., Yu, R., Yang, L., & Lin, X. (2017). Gender composition mediates social facilitation effect in co-action condition. *Scientific Reports*, 7(1), 15073.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-15437-y>
- Lynch, J. C., & Tian, J. R. (2006). Cortico-cortical networks and cortico-subcortical loops for the higher control of eye movements. *Progress in Brain Research*, 151, 461–501.
[https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(05\)51015-X](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(05)51015-X)
- McFall, S. R., Jamieson, J. P., & Harkins, S. G. (2009). Testing the mere effort account of the evaluation-performance relationship. *Journal of Personality and Social Psychology*, 96(1), 135–154.
<https://doi.org/10.1037/a0012878>
- Monfardini, E., Redoute, J., Hadj-Bouziane, F., Hynaux, C., Fradin, J., Huguet, P., Costes, N., Meunier, M., Redouté, J., Hadj-Bouziane, F., Hynaux, C., Fradin, J., Huguet, P., Costes, N., & Meunier, M. (2015). Others' Sheer Presence Boosts Brain Activity in the Attention (But Not the Motivation) Network. *Cerebral Cortex*, 1–13.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhv067>
- Müller-Pinzler, L., Gazzola, V., Keysers, C., Sommer, J., Jansen, A., Frässle, S., Einhäuser, W., Paulus, F. M., & Krach, S. (2015). Neural pathways of embarrassment and their modulation by social anxiety. *NeuroImage*, 119, 252–261.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.06.036>
- Murphy, P. R., Vandekerckhove, J., & Nieuwenhuis, S. (2014). Pupil-Linked Arousal Determines Variability in Perceptual Decision Making. *PLoS Computational Biology*, 10, e1003854.
- Neggers, S. F. W., van Diepen, R. M., Zandbelt, B. B., Vink, M., Mandl, R. C. W., & Gutteling, T. P. (2012). A functional and structural investigation of the human fronto-basal volitional saccade network. *PLoS ONE*, 7(1).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029517>
- Normand, A., Bouquet, C. A., & Croizet, J.-C. (2014). Does Evaluative Pressure Make You Less or More Distractible? Role of Top-Down Attentional Control Over Response Selection. *Journal of Experimental Psychology: General*, 143(3), 1097–1111.
<https://doi.org/10.1037/a0034985>
- Oliva, M., Niehorster, D. C., Jarodzka, H., & Holmqvist, K. (2017). Influence of coactors on saccadic and manual responses. *I-Perception*, 8(1), 1–23.
- Painter, D. R., Dux, P. E., & Mattingley, J. B. (2015). Neuropsychologia Distinct roles of the intraparietal sulcus and temporoparietal junction in attentional capture from distractor features : An individual differences approach. *Neuropsychologia*, 1–13.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.02.029>
- Patel, G. H., Sestieri, C., & Corbetta, M. (2019). The evolution of the temporoparietal junction and posterior superior temporal sulcus. *Cortex*, 118, 38–50.
<https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.01.026>
- Pedale, T., Macaluso, E., & Santangelo, V. (2019). Enhanced insular/prefrontal connectivity when resisting from emotional distraction during visual search. *Brain Structure and Function*, 224(6), 2009–2026.
<https://doi.org/10.1007/s00429-019-01873-1>
- Pierce, J. E., & McDowell, J. E. (2016). Modulation of cognitive control levels via manipulation of saccade trial-type probability assessed with event-related BOLD fMRI. *Journal of Neurophysiology*, 115, 763–772.
- Poole, V. N., Robinson, M. E., Singleton, O., DeGutis, J., Milberg, W. P., McGlinchey, R. E., Salat, D. H., & Esterman, M. (2016). Intrinsic functional connectivity predicts individual differences in distractibility. *Neuropsychologia*.

- <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.04.023>
- Preckel, K., Kanske, P., & Singer, T. (2018). On the interaction of social affect and cognition: empathy, compassion and theory of mind. *Current Opinion in Behavioral Sciences, 19*, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.07.010>
- Privououlos, N., Jacobs, H. I. L., Ivanov, D., Uludağ, K., Verhey, F. R. J., & Poser, B. A. (2018). High-resolution in vivo imaging of human locus coeruleus by magnetization transfer MRI at 3T and 7T. *NeuroImage, 168*, 427–436. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.07.045>
- Reppert, T. R., Lempert, K. M., Glimcher, P. W., & Shadmehr, R. (2015). Modulation of Saccade Vigor during Value-Based Decision Making. *Journal of Neuroscience*. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2621-15.2015>
- Salvia, E., Süß, M., Tivadar, R., Harkness, S., & Grosbras, M. H. (2016). Mirror neurons system engagement in late adolescents and adults while viewing emotional gestures. *Frontiers in Psychology, 7*(JUL), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01099>
- Sara, S. J. (2009). The locus coeruleus and noradrenergic modulation of cognition. *Nature Reviews Neuroscience, 10*(3), 211–223. <https://doi.org/10.1038/nrn2573>
- Schneider, M., Hathway, P., Leuchs, L., Sämann, P. G., Czisch, M., & Spoormaker, V. I. (2016). Spontaneous pupil dilations during the resting state are associated with activation of the salience network. *NeuroImage, 139*, 189–201. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.06.011>
- Somerville, L. H., Jones, R. M., Ruberry, E. J., Dyke, J. P., Glover, G., Casey, B. J., & Author, P. S. (2013). Medial prefrontal cortex and the emergence of self-conscious emotion in adolescence. *Psychol Sci, 24*(8), 1554–1562. <https://doi.org/10.1177/0956797613475633>
- Tricoche, L., Ferrand-Verdejo, J., Péliisson, D., & Meunier, M. (2020). Peer Presence Effects on Eye Movements and Attentional Performance. *Frontiers in Behavioral Neuroscience, 13*(January), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2019.00280>
- Tricoche, L., Péliisson, D., Longo, L., Koun, E., Poisson, A., Prado, J., & Meunier, M. (2022). Peer presence elicits task-independent changes within and beyond the mentalizing network across children and adults. *BioRxiv*.
- Uziel, L. (2007). Individual differences in the social facilitation effect: A review and meta-analysis. *Journal of Research in Personality, 41*(3), 579–601. <https://doi.org/10.1016/j.jrp.2006.06.008>
- van Hoorn, J., McCormick, E. M., Rogers, C. R., Ivory, S. L., & Telzer, E. H. (2018). Differential effects of parent and peer presence on neural correlates of risk taking in adolescence. *Social Cognitive and Affective Neuroscience, 13*(9), 945–955. <https://doi.org/10.1093/scan/nsy071>
- Van Hoorn, J., Van Dijk, E., Güroğlu, B., & Crone, E. A. (2016). Neural correlates of prosocial peer influence on public goods game donations during adolescence. *Social Cognitive and Affective Neuroscience, nsw013*. <https://doi.org/10.1093/scan/nsw013>
- Wang, L., Uhrig, L., Jarraya, B., & Dehaene, S. (2015). Representation of Numerical and Sequential Patterns in Macaque and Human Brains. *Current Biology, 25*(15), 1966–1974. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.06.035>
- Xu-Wilson, M., Zee, D. S., & Shadmehr, R. (2009). The intrinsic value of visual information affects saccade velocities. *Experimental Brain Research, 196*(4), 475–481. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1879-1>
- Yoshie, M., Nagai, Y., Critchley, H. D., & Harrison, N. A. (2016). Why I tense up when you watch me: Inferior parietal cortex mediates an audience's influence on motor performance. *Scientific Reports, 6*, 19305. <https://doi.org/10.1038/srep19305>
- Yu, R., & Wu, X. (2015). Working alone or in the presence of others : exploring social facilitation in baggage X-ray security screening tasks. *Ergonomics, January*, 37–41. <https://doi.org/10.1080/00140139.2014.993429>
- Zajonc, R. (1965). Social facilitation. *Science, 149*, 269–274. <https://doi.org/10.1126/science.149.3681.269>

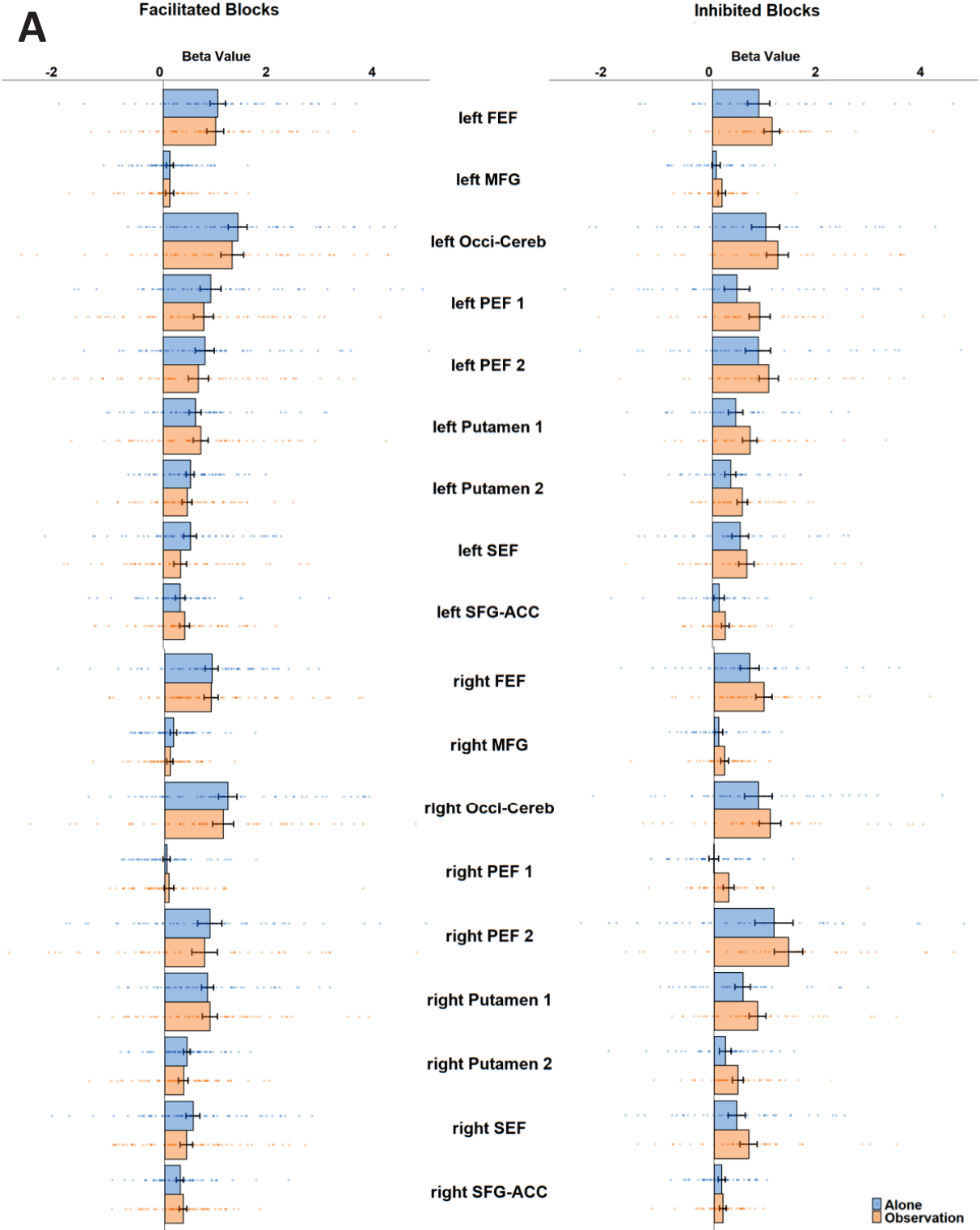
Supplementary Material 1: Participants' profile according to their delta score (a positive delta score indicated a social facilitation [green] whereas a negative delta score indicated a social inhibition [red]). Delta scores were measured on three parameters: (A) Reaction time, (B) Peak velocity and (C) Pupil diameter.

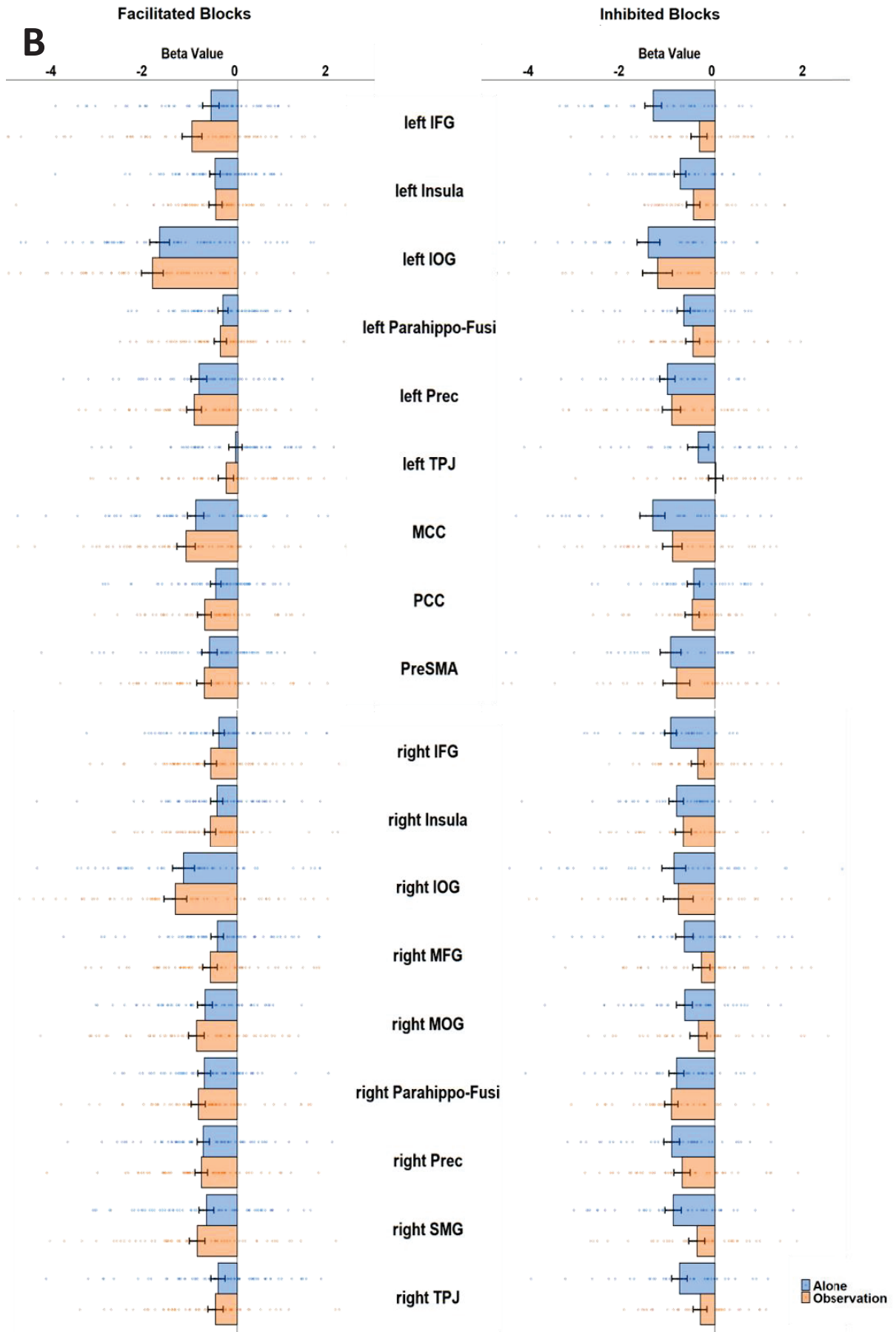
Reaction Time					Peak Velocity					Pupil Diameter				
Subject	Easy Prosaccades	Easy Antisaccades	Complex Prosaccades	Complex Antisaccades	Subject	Easy Prosaccades	Easy Antisaccades	Complex Prosaccades	Complex Antisaccades	Subject	Easy Prosaccades	Easy Antisaccades	Complex Prosaccades	Complex Antisaccades
Sub_1	-16.08	9.61	-23.96	6.97	Sub_1	15.12	4.58	-11.01	-5.59	Sub_1	107.50	-19.68	77.10	78.74
Sub_2	-1.62	9.83	14.63	-7.55	Sub_2	-35.16	-39.01	-33.55	-38.17	Sub_2	-7.56	13.45	33.79	29.11
Sub_3	-9.71	2.57	-8.78	-9.46	Sub_3	10.79	35.30	-12.68	4.59	Sub_3	144.96	165.76	195.96	184.98
Sub_4	2.10	-8.93	-1.35	8.92	Sub_4	-4.77	-12.21	-7.48	-5.74	Sub_4	-13.89	-22.01	-29.06	-30.55
Sub_5	7.63	-2.16	6.95	5.11	Sub_5	-11.88	-6.78	11.07	-10.10	Sub_5	24.05	24.55	12.24	10.37
Sub_6	1.36	16.62	7.16	13.56	Sub_6	-18.94	-45.38	-39.09	-43.27	Sub_6	-14.13	-19.67	-32.21	-28.16
Sub_7	-28.39	-1.87	-15.32	10.73	Sub_7	4.59	-1.31	2.49	12.27	Sub_7	99.77	129.61	124.07	126.29
Sub_8	1.46	-2.49	-6.64	-9.72	Sub_8	30.32	26.09	4.13	7.84	Sub_8	50.62	60.83	57.64	59.69
Sub_9	10.62	-9.71	-26.83	-14.27	Sub_9	96.28	29.23	23.20	19.41	Sub_9	-21.42	-19.62	-4.85	-6.70
Sub_10	-15.58	23.82	-14.85	10.51	Sub_10	8.34	2.64	2.43	13.34	Sub_10	65.72	103.17	103.03	111.23
Sub_11	5.48	4.95	-2.41	1.20	Sub_11	43.82	38.58	53.90	73.86	Sub_11	74.24	67.33	62.05	51.34
Sub_12	16.35	15.76	7.99	8.99	Sub_12	4.95	7.67	13.16	15.88	Sub_12	-44.52	-46.23	-46.50	-47.83
Sub_13	11.45	7.56	17.40	7.88	Sub_13	-16.07	-2.64	-10.16	-8.60	Sub_13	-34.80	-24.63	-24.31	-24.59
Sub_14	5.82	-3.75	0.38	1.19	Sub_14	4.52	1.33	2.01	5.43	Sub_14	30.44	13.44	23.39	20.80
Sub_15	10.80	-11.05	-14.70	-14.89	Sub_15	0.92	2.80	2.32	-1.77	Sub_15	-0.25	-5.21	-16.11	-17.28
Sub_16	4.20	-7.68	12.32	6.37	Sub_16	-51.19	-71.10	-29.56	-34.63	Sub_16	-20.39	-22.18	-9.63	-13.86
Sub_17	11.80	4.49	5.54	16.04	Sub_17	-8.62	-15.11	-8.31	-14.13	Sub_17	9.25	-3.50	-8.84	-10.63
Sub_18	-53.00	8.39	-34.36	5.17	Sub_18	119.11	102.15	83.47	76.30	Sub_18	-53.21	-44.51	-5.47	-13.50
Sub_19	17.19	11.37	10.80	20.23	Sub_19	54.70	20.56	83.91	58.06	Sub_19	-22.28	-21.89	-20.72	-21.04
Sub_20	11.41	16.79	4.18	20.38	Sub_20	-9.61	-3.48	-4.43	5.79	Sub_20	-39.28	-41.95	7.92	8.34
Sub_21	-27.49	-0.26	-17.58	-7.08	Sub_21	11.60	15.17	5.63	8.88	Sub_21	75.96	102.60	112.43	168.32
Sub_22	14.27	9.41	9.49	-2.86	Sub_22	15.27	6.72	3.37	9.76	Sub_22	-9.20	-8.13	-4.10	-6.47
Sub_23	-0.97	-13.42	-16.10	-23.36	Sub_23	1.19	-0.86	3.93	-2.10	Sub_23	-36.85	-38.67	-34.10	-34.79
Sub_24	-4.89	5.02	-2.35	9.66	Sub_24	1.87	72.28	23.42	25.28	Sub_24	41.04	36.43	29.80	34.03
Sub_25	1.43	3.15	13.41	29.07	Sub_25	81.13	140.98	136.46	182.68	Sub_25	23.75	14.72	2.42	0.88
Sub_26	3.85	9.32	8.61	22.56	Sub_26	88.54	61.23	74.79	52.82	Sub_26	-17.39	-24.86	-34.60	-34.80

Supplementary Results 1: Significant effects observed on ROIs beta-values for the four-way ANOVA ROI x Condition x Task difficulty x Saccade. Main effect and interactions concerning Condition factor are given in the main results of the manuscript. Main effects and interactions for the other three factors are given in the table below. Non-reported interactions in this table signify no significant effect.

Main and interaction significant effects	degree of freedom	F statistic	p-value
<i>Saccade > Fixation ROIs</i>			
Main effect of ROI	17	32.07	<0.001
Main effect of Task difficulty	1	734.83	<0.001
Main effect of Saccade	1	119.34	<0.001
Interaction ROI X Task difficulty	17	16.57	<0.001
Interaction ROI X Saccade	17	9.42	<0.001
Interaction ROI X Task difficulty X Saccade	17	2.09	0.005
<i>Fixation > Saccade ROIs</i>			
Main effect of ROI	17	14.14	<0.001
Main effect of Task difficulty	1	12.37	<0.001
Main effect of Saccade	1	3.01	0.08
Interaction ROI X Task difficulty	17	2.03	0.007
Interaction ROI X Saccade	17	3.15	<0.001
Interaction Task difficulty X Saccade	1	35.48	<0.001
Interaction ROI X Task difficulty X Saccade	17	3.20	<0.001

Supplementary Results 2: Condition effect (Alone in blue, Observation in orange) on ROIs beta values. ROIs came from the Saccade > Fixation contrast (A) and from the Fixation > Saccade contrast (B). Left side: Facilitated sets based on RT parameter. Right side: Inhibited sets based on RT parameter. Bar plot = mean group, error bar = SEM, dots = individual data.

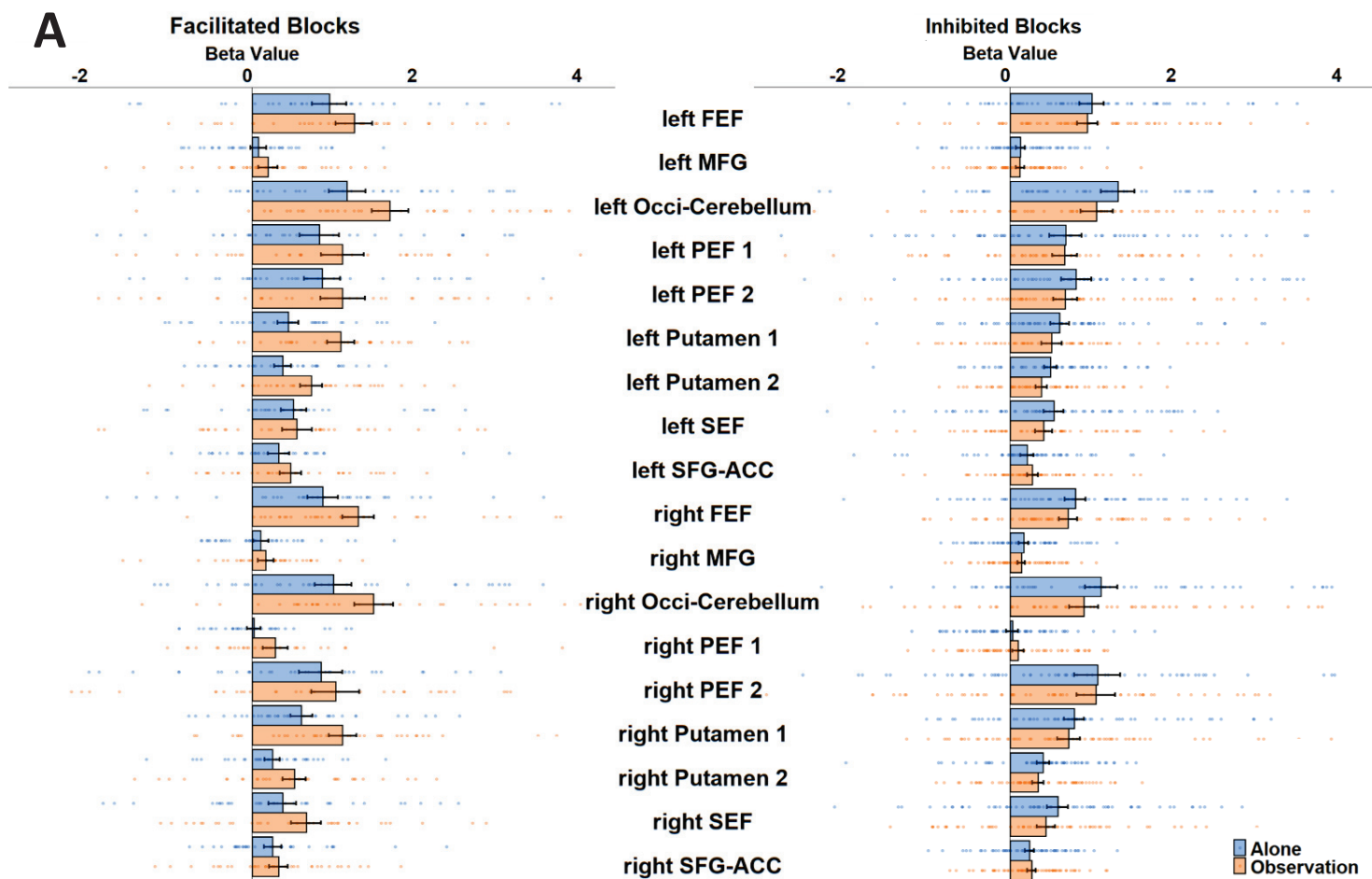


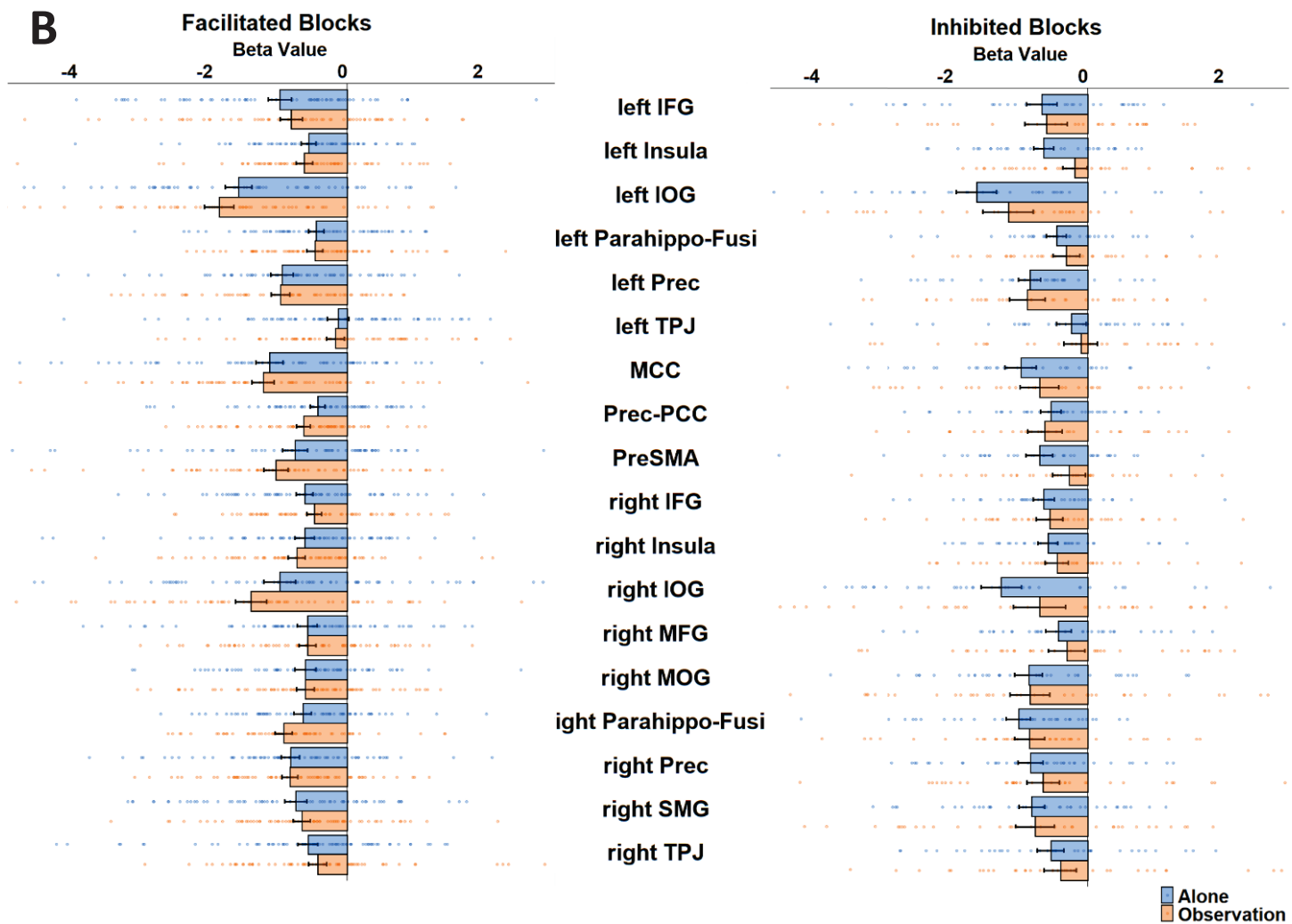


Supplementary Results 3: Significant Condition effect observed on ROIs, separately for facilitated *versus* inhibited sets based on the peak velocity parameter.

t-Student on beta values of observation vs alone conditions	degree of freedom	T statistic	p-value	% ROIs following the pattern
<i>Saccade > Fixation ROIs</i>				
Facilitated sets	17	-3.35	0.004	83%
Inhibited sets	17	7.02	<0.001	100%
<i>Fixation > Saccade ROIs</i>				
Facilitated sets	17	-1.83	0.08	78%
Inhibited sets	17	4.27	<0.001	89%

Supplementary Results 4: Condition effect (Alone in blue, Observation in orange) on ROIs beta values. ROIs came from the Saccade > Fixation contrast (A) and from the Fixation > Saccade contrast (B). Left side: Facilitated sets based on peak velocity parameter. Right side: Inhibited sets based on peak velocity parameter. Bar plot = mean group, error bar = SEM, dots = individual data.

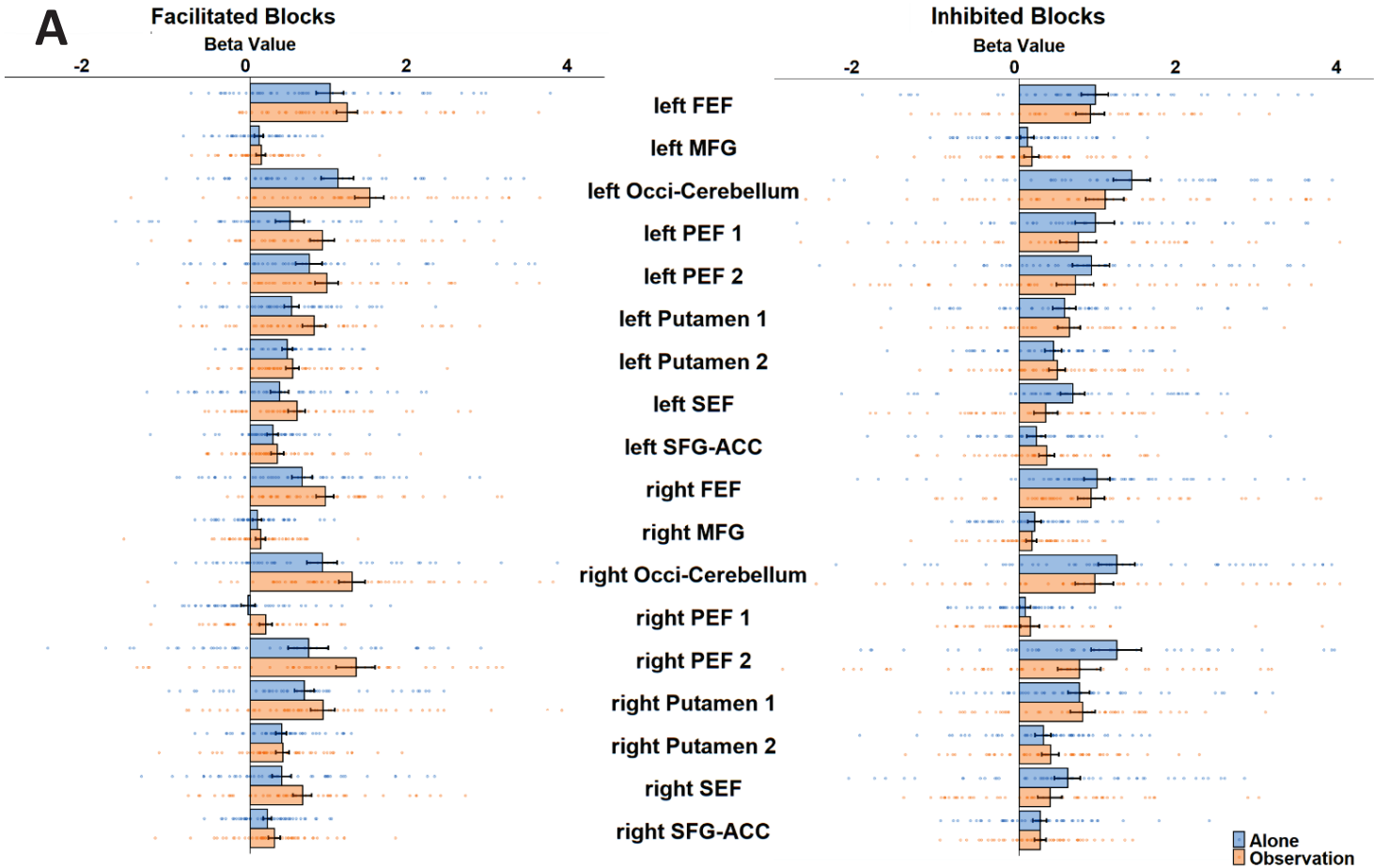


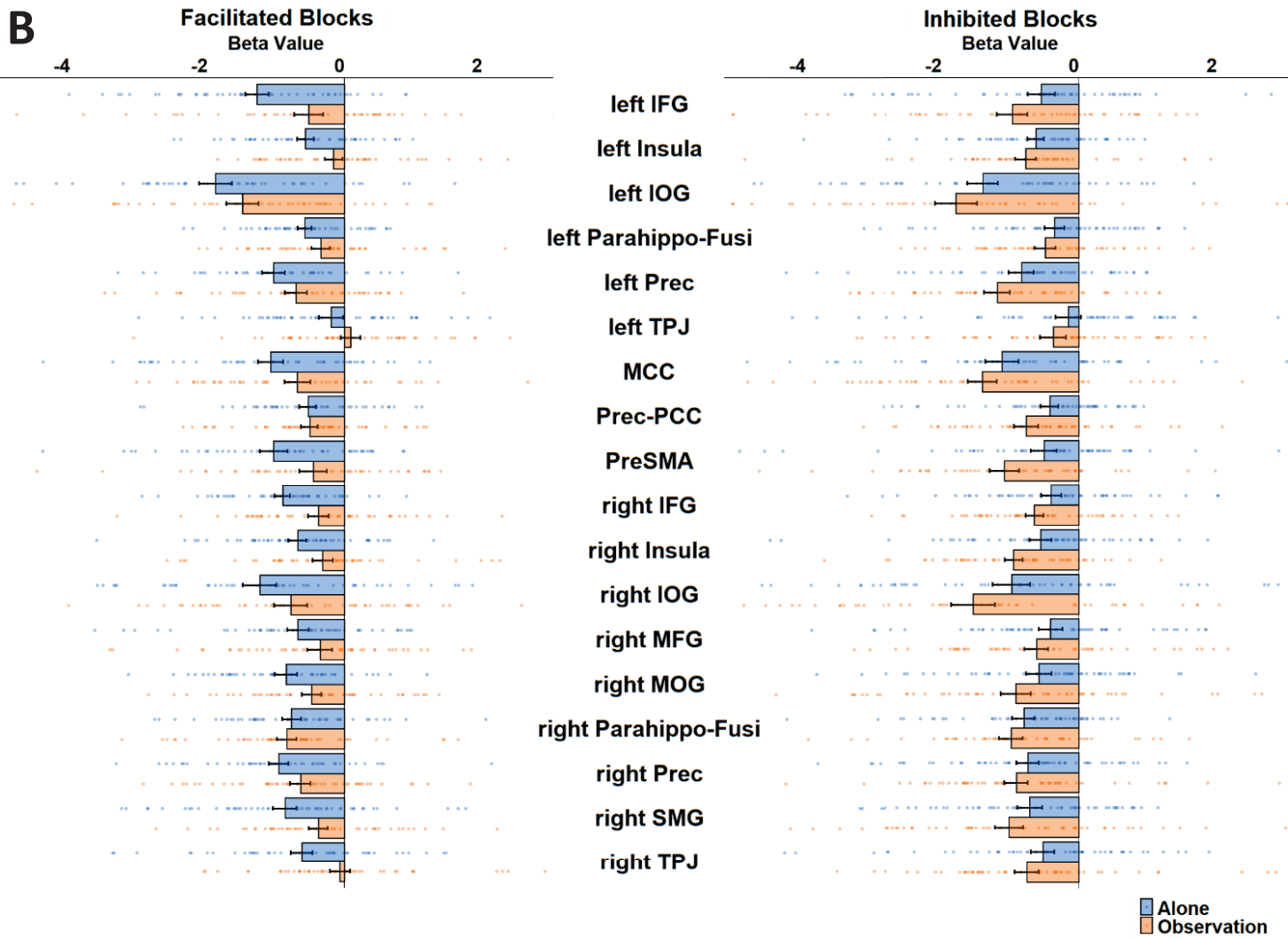


Supplementary Results 5: Significant Condition effect observed on ROIs, separately for facilitated vs inhibited sets based on the pupil diameter parameter.

t-Student on beta values of observation vs alone conditions	degree of freedom	T statistic	p-value	% ROIs following the pattern
<i>Saccade > Fixation ROIs</i>				
Facilitated sets	17	6.01	<0.001	100%
Inhibited sets	17	-2.27	0.04	61%
<i>Fixation > Saccade ROIs</i>				
Facilitated sets	17	8.33	<0.001	94%
Inhibited sets	17	-10.01	<0.001	100%

Supplementary Results 6: Condition effect (Alone in blue, Observation in orange) on ROIs beta values. ROIs came from the Saccade > Fixation contrast (A) and from the Fixation > Saccade contrast (B). Left side: Facilitated sets based on pupil diameter parameter. Right side: Inhibited sets based on pupil diameter parameter. Bar plot = mean group, error bar = SEM, dots = individual data.





Avant-propos au Chapitre ②

Les résultats obtenus dans la seconde étude du Chapitre ① montrent que le réseau attentionnel est impliqué dans le mécanisme de FIS, sans que l'on puisse conclure sur la nature tâche-spécifique ou domaine-général de ce réseau. Bien que nous n'ayons pas pu reproduire les résultats comportementaux de la première étude avec une facilitation pour les blocs de saccades simples et une inhibition pour les blocs de saccades complexes, nos analyses individuelles permettent de proposer l'existence d'une modulation des réseaux différente selon la direction de l'effet de FIS observé. En plus du réseau attentionnel, nos résultats montrent une modulation dans le réseau par défaut, incluant les régions du ToM, mais ne montrent pas d'implication forte du réseau motivationnel/émotionnel à l'exception de l'insula gauche.

Dans le Chapitre ②, nous allons utiliser deux tâches simples pertinentes pour l'éducation, et nous nous attendons à montrer globalement une facilitation sociale sur le groupe de sujets testés. Dans l'étude IRMf, les deux tâches vont être comparées afin d'apporter des preuves de l'implication des réseaux tâche-spécifique. Nous avons défini un protocole où les réseaux ToM, attentionnel et motivationnel/émotionnel ne sont pas/peu recrutés par ces tâches afin de bien les distinguer en tant que réseau domaine-général.

Le second objectif du Chapitre ② est d'apporter des preuves sur les différences développementales de l'effet de FIS et de son mécanisme sous-jacent, en recrutant et en comparant des enfants et des adultes. Nous allons tester les participants dans des tâches cognitives pertinentes pour l'éducation, mais néanmoins jusqu'à présent peu étudiées en contexte social chez l'enfant.

CHAPITRE ②

L'effet de la présence d'un pair sur des tâches de comparaisons de numérosité et de phonologie chez les enfants de 8 à 10 ans : quand travailler avec un camarade de classe rend les enfants plus adultes (article publié dans *Biology*)



Article

Peer Presence Effect on Numerosity and Phonological Comparisons in 4th Graders: When Working with a SchoolMate Makes Children More Adult-Like

Leslie Tricoche ¹, Elisabetta Monfardini ¹, Amélie J. Reynaud ¹, Justine Epinat-Duclos ², Denis Pélisson ¹, Jérôme Prado ^{2,*} and Martine Meunier ^{1,*} †

- ¹ IMPACT Team, Lyon Neuroscience Research Center, INSERM, U1028, CNRS, UMR5292, University Lyon, F-69000 Lyon, France; leslie.tricoche@etu.univ-lyon1.fr (L.T.); elisa.monfardini@inserm.fr (E.M.); amelie.reynaud@inserm.fr (A.J.R.); denis.pelisson@inserm.fr (D.P.)
- ² EDUWELL Team, Lyon Neuroscience Research Center, INSERM, U1028, CNRS, UMR5292, University Lyon, F-69000 Lyon, France; justine.epinat-duclos@inserm.fr
- * Correspondence: jerome.prado@univ-lyon1.fr (J.P.); martine.meunier@inserm.fr (M.M.)
- † These authors contributed equally to this work as co-last Authors.

Citation: Tricoche, L.; Monfardini, E.; Reynaud, A.J.; Epinat-Duclos, J.; Pélisson, D.; Prado, J.; Meunier, M. Peer Presence Effect on Numerosity and Phonological Comparisons in 4th Graders: When Working with a SchoolMate Makes Children More Adult-Like. *Biology* **2021**, *10*, 902. <https://doi.org/10.3390/biology10090902>

Academic Editor: Umberto Castiello

Received: 27 June 2021

Accepted: 9 September 2021

Published: 12 September 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Simple Summary: The presence of others helps us when we are good or an expert at something and hinders us when we are bad or novice. Such social facilitation or inhibition is well-documented in adults, but much less in children despite the omnipresence of peers throughout education. To explore potential peer presence effects on children's academic performance, fourth-graders performed basic numerical and language skills (typically mastered at their age) either alone or with a schoolmate. For comparison, the same was performed in adults. We found that a schoolmate's presence enabled children to perform more like adults, with a better response strategy and faster and less variable response times than children tested alone. This provides research-based evidence supporting pedagogical methods promoting collective practice of individually acquired knowledge. Future studies pursuing this hitherto neglected developmental exploration of peer presence effects on academic achievements might have the potential to help educators tailor their pedagogical choices to maximize peer presence when beneficial and minimize it when harmful. The present study also paves the way towards a neuroimaging investigation of how peer presence changes the way the child brain processes cognitive tasks relevant to education.

Abstract: Little is known about how peers' mere presence may, in itself, affect academic learning and achievement. The present study addresses this issue by exploring whether and how the presence of a familiar peer affects performance in a task assessing basic numeracy and literacy skills: numerosity and phonological comparisons. We tested 99 fourth-graders either alone or with a classmate. Ninety-seven college-aged young adults were also tested on the same task, either alone or with a familiar peer. Peer presence yielded a reaction time (RT) speedup in children, and this social facilitation was at least as important as that seen in adults. RT distribution analyses indicated that the presence of a familiar peer promotes the emergence of adult-like features in children. This included shorter and less variable reaction times (confirmed by an ex-Gaussian analysis), increased use of an optimal response strategy, and, based on Ratcliff's diffusion model, speeded up nondecision (memory and/or motor) processes. Peer presence thus allowed children to at least narrow (for demanding phonological comparisons), and at best, virtually fill in (for unchallenging numerosity comparisons) the developmental gap separating them from adult levels of performance. These findings confirm the influence of peer presence on skills relevant to education and lay the groundwork for exploring how the brain mechanisms mediating this fundamental social influence evolve during development.

Keywords: social facilitation; social presence; peer presence; children; literacy; numeracy; reaction times distribution; ex-Gaussian model; diffusion model

1. Introduction

An unvarying feature of schools worldwide is that children are educated in the constant presence of peers, yet scientific research does not always take this social aspect of learning into account. The cognitive literature traditionally ignores it. The educational literature did explore classrooms' peer compositions to determine the impact of peers' attributes: same- or other-sex, same- or other-ethnicity, same or different cognitive and academic abilities, etc., on academic achievements [1–5]. Whether this knowledge can reliably be used to implement policies that improve academic outcomes remains, however, a matter of debate [6]. Very little is known, by contrast, about how peers' mere presence, irrespective of their attributes, may, in itself affect academic learning and achievement. This is despite the fact that, contrary to children's individual characteristics, peer presence can be relatively easily manipulated (minimized or maximized) in a variety of amenable ways (e.g., by adapting pedagogical methods, modulating visual privacy through classroom arrangements, or improving auditory privacy via inexpensive devices such as noise-cancelling headphones).

A long history of social psychology studies showed that others' presence changes adults' performance, generally facilitating the expression of mastered responses while impairing the acquisition of novel ones [7]. This ubiquitous social influence, termed the social facilitation or inhibition phenomenon (SFI), occurs in humans and animals whenever others are executing the same task at the same time—coaction effect—but also when others are simply hovering nearby—mere presence or audience effect—[8,9]. SFI equally affects basic acts such as laughing or moving the eyes, physical skills such as running or dressing up, and cognitive functions such as memory or reasoning [9–12]. Strangers suffice to trigger SFI, but there is evidence that the effect increases with familiarity with the peer [13–16]. All the above findings hold, however, mostly for adults as only a small fraction of the extensive SFI literature concerns children. Children studies represent, for instance, 14/241 studies in Bond and Titus' 1983 meta-analysis, and about 25/800 studies in Guerin's 2010 book, i.e., 6% and 3%, respectively. Also, most of the available children SFI studies have focused on basic acts [17] and physical skills [18,19], thereby providing limited insights into the potential influence of the constant presence of peers on children's academic achievements. Interest for a developmental approach of peer presence effect recently emerged, however, in the adolescent literature. Studies notably aimed to understand the negative influence of peers on adolescents' reasoning [13,20] and decision-making [21–24]. Applying this approach to children could unveil both the positive and negative influences of peers' mere presence on education. This knowledge might ultimately provide useful insights to educators about when to minimize, or on the contrary, maximize peers' presence.

The present study's first aim was to measure the extent to which peer presence might affect skills that are relevant to fundamental education in elementary school children. To address this question, we measured the change in performance on literacy and numeracy tasks produced by the presence of a coacting classmate in 8 to 10-year-old fourth-graders. We designed a task tapping two skills, one (numerosity comparison) relevant to numeracy, and the other (phonological comparison) relevant to literacy. The reason for this choice was two-fold. Firstly, numerosity and phonological comparisons are simple skills typically mastered before 4th grade [25,26], and thus, should be facilitated by social presence. They should therefore provide insight into positive peer presence effects, which, unlike negative ones, remain poorly investigated in the developmental literature [27–29] despite their potential relevance to education. Secondly, numerosity and phonological compari-

sons possess distinct neural signatures [30,31]. The present study could thus lay the behavioral ground for a neuroimaging exploration of how peer presence can similarly facilitate two different cognitive processes controlled by distinct neural substrates.

The present study's second aim was to assess the development of the peer presence effect by comparing children to adults. To this aim, we tested college-aged young adults while they performed the same task, either alone or in the presence of a coacting familiar peer. We analyzed errors, reaction times (RTs) and effect sizes. RTs were also analyzed using (1) the ex-Gaussian model [32] to determine whether peer presence affected average performance, variability in performance, or extremes in performance, and (2) the diffusion model [33] to determine which, among the decision and nondecision (i.e., memory and motor) processes preceding a response, was affected by peer presence.

2. Materials and Methods

2.1. Participants

We recruited 111 4th-graders (in 3 schools from the Lyon, France area), and 100 college-aged young adults (via social network advertising). Adults were compensated for their participation (10€). Eight children were excluded from the analyses because they suffered from reading disability, attention deficit, or anxiety disorder. Data were entirely missing from four children and three adults due to recording problems. These were excluded from the analyses. Data were partially missing (for one of the two trial types; see below) from two adults and one child. These data were retained (without imputation). This resulted in a final sample size of 196 cases, including 99 children (40 females, mean age 9.25 years, SD = 0.46, range: 8–10 years) and 97 adults (57 females, mean age 21.7 years, SD = 2.33, range: 18–32 years). Based on an a priori power analysis conducted through G*Power 3.1.9.7 (www.gpower.hhu.de accessed on 10 September 2021) with $\alpha = 0.05$, an overall sample size of 82 cases was required to detect with adequate power ($1-\beta = 0.80$) the effect size of Wolf et al.'s (2015) Age \times Condition \times Difficulty interaction ($\eta_p^2 = 0.09$, $d = 0.6$), which revealed adolescents' greater social inhibition of difficult relational reasoning relative to adults. The present sample of 196 subjects thus represents more than twice as many subjects as required to detect such an effect size and provides a power of $1-\beta = 0.99$ to detect it.

2.2. Solitary Versus Social Testing

Testing took place in a quiet room, either at school for children, or in the laboratory for adults. Half of the subjects underwent solitary testing (alone condition: children $n = 48$, 17 females; adults $n = 48$, 26 females), and the other half was tested in pairs of coactors (social condition: children $n = 51$, 23 females; adults $n = 49$, 31 females). For children, pairs were formed by their teacher according to known affinities among classmates. For adults, half of the recruited subjects were same-age (± 2 years) pairs of friends, siblings, or significant others (data were pooled across the three types of partners, as preliminary analyses revealed no effect of this variable). In both conditions, the subject was facing the screen of a laptop computer with the two index fingers positioned over two keyboard response keys. When present, the familiar peer was seated next to the subject and performed the same task at the same time on a second computer. The experimenter always left the testing room after having instructed the subject(s) and started the appropriate computerized task. Each subject completed the experimental task plus a series of questionnaires as described in the next paragraphs.

2.3. Task

To assess social facilitation, we probed two skills present before the age of 8 [25,26], i.e., nonsymbolic numerosity comparison and phonological comparison. Nonsymbolic numerosity comparison involves comparing quantities using approximate representa-

tions of numbers without relying on counting or numerical symbols [34]; it is a skill detectable as early as 6 months of age and it was argued to predict children’s later mathematics achievement [26,35]. Phonological comparison involves comparing the sound structure of words [25]; it is a skill practiced early on in preschool in France and it is predictive of children’s later ability to read [36]. Using Presentation® (www.neurobs.com accessed on 10 September 2021), we programmed a task comprising 288 trials for adults. The task was downsized to 144 trials for children to minimize the duration of the interruption of their school day. For both adults and children, half of the trials involved numerosity comparison trials, the other half involved phonological comparison. Figure 1 illustrates the two trial types, and provides an overview of the measures and analyses included in the study.

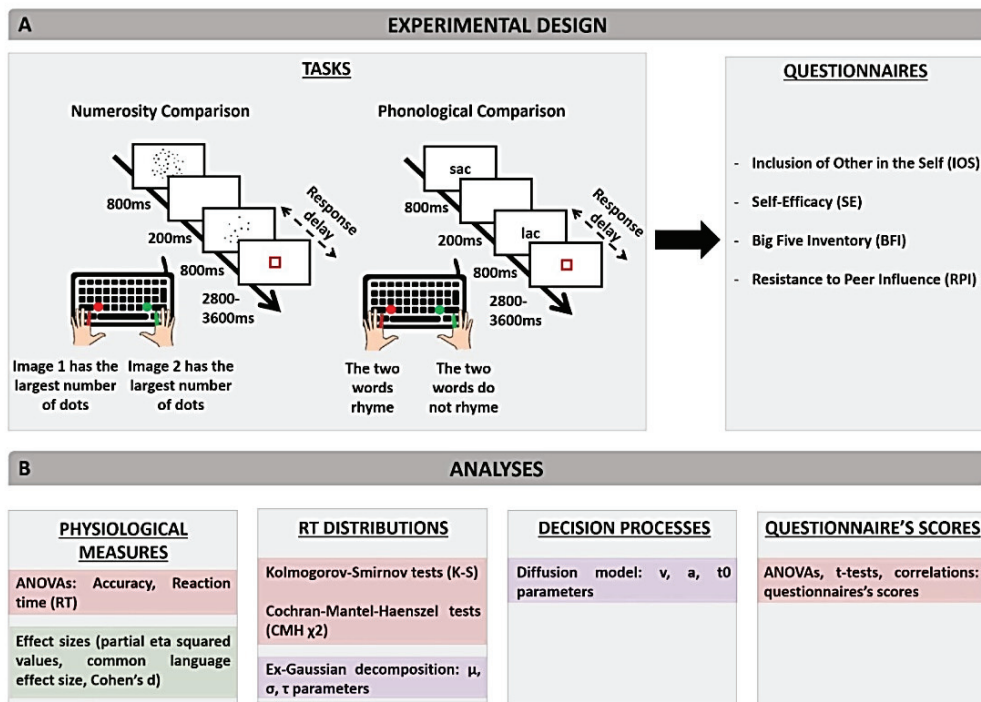


Figure 1. Schematic illustration of experimental design (A) and overview of conducted analyses (B). The task mixed two trial types (numerosity and phonological comparisons), and was followed by completion of 4 questionnaires. Statistics are given in red boxes, effect sizes in green boxes, and computational analyses in purple boxes.

In numerosity comparison trials, subjects were asked to decide which of two arrays of dots (presented one after the other) had the largest number of dots. Each dot array was presented for 800 ms, with a 200 ms white screen in between. The second dot array was then replaced by a red square for a duration varying randomly from 2800–3600 ms. Subjects were asked to respond as fast and as accurately as possible by pressing a keyboard key as soon as the second dot array appeared and before the red square turned off. One key was associated with “the first dot array has the largest number of dots” answer and another key with “the second dot array has the largest number of dots” answer (Figure 1A). In phonological comparison trials, subjects were asked to decide as fast and accurately as possible if two words presented one after the other rhymed or not. As in the numerosity comparison task, the two words were presented during 800 ms each and separated by a 200 ms white screen, and the subjects had to answer as soon as the second word appeared and before the red square turned off. One keyboard key was associated with “the two words rhyme” answer, whereas the other key was associated with “the two words do not rhyme” (Figure 1A).

As in Prado et al. (2011, 2014) [30,31], each trial type comprised four levels of difficulty. For numerosity comparison trials, these levels corresponded to four different ratios of number of dots between the two arrays: 0.33, 0.50, 0.67, or 0.75 for difficulty Levels 1–4, respectively. The higher the ratio, the greater the difficulty. For phonological comparison trials, difficulty was defined by the congruence (Levels 1 and 2) or incongruence (Levels 3 and 4) of the words' spelling and phonology. Easy Levels 1 and 2 respectively included pairs of words with identical orthography and phonology (o + p+, e.g., sac-lac [sak-lak]), or different orthography and phonology (o-p-, e.g., jeu-doux [ʒœ-du]). Difficult Levels 3 and 4 respectively included pairs of words with the same phonology but a different orthography (o-p +, e.g., dos-taux [do-to]), or the same orthography but a different phonology (o + p-, e.g., tapis-iris [tapi-iris]).

To avoid carryover effects (changes in performance on the 2nd experimental condition due to the specifics of the 1st experimental condition), trial types (numerosity and phonological), and difficulty levels (1–4) were not presented successively. Rather, each block of eight trials comprised four trials of each type, one per difficulty level, appearing in pseudorandom order with no more than three consecutive trials of the same type. This design mixing numerosity and phonological comparisons entails switch costs (slower responses for switch trials than for nonswitch trials within blocks mixing the two), but these specific costs were found to be stable across age when general development-related slowing is taken into account [37]. They thus should not reduce the validity of the present developmental inferences.

2.4. Stimuli

The dot arrays used for adults contained 12, 18, 24, or 36 dots and were created using the “multisensory condition” of Gebuis and Reynvoet's generator, which controls for differences in cumulative surface areas and distribution of dot sizes to ensure that subjects' response are based only on the number of dots [38]. The dot arrays used for children were simpler to obtain accuracy scores close to adult levels of performance. For approximately half of the children (n = 51), we used easier to discriminate arrays of 12, 18, 24, or 36 dots made with the less controlled “simple-sensory condition” of Dehaene et al.' 2005 generator (www.unicog.org accessed on 10/09/2021). For the other children (n = 48), we used tightly controlled arrays generated with Gebuis and Reynvoet's generator with half the number of dots used for adults, i.e., 6, 9, 12, or 18 dots. Children's data were pooled across the two types of stimuli as preliminary analyses revealed no effect of this variable. Words contained 1 or 2 syllables and 3–8 letters, as in earlier studies [39,40]. Their frequency in French language according to New and Pallier's dictionary [41] did not differ across the four levels of difficulty. Each word appeared only once during the task.

2.5. Accuracy, Reaction Times, and Effect Sizes

As summarized in Figure 1B, using R (RStudio, v.1.0.136) or SYSTAT (v13), accuracy (i.e., the proportion of correct key presses relative to the total number of key presses) and manual reaction time (RT, i.e., the time separating the appearance of the second stimulus from the key press) were entered in two $2 \times 2 \times 2 \times 4$ ANOVAs with the between-subject factors Condition (Social, Alone) and Age (Children, Adults), as well as the within-subject factors Trial type (Numerosity comparison, Phonological comparison) and Difficulty (Level 1, Level 2, Level 3, Level 4). Posthoc comparisons appropriate to factors that do not interact [42] were conducted through two-sample Student's t tests with the Bonferroni adjustment for multiple comparisons. For RTs, a supplementary $2 \times 2 \times 2$ ANOVA with the within-subject factor Switch (Yes, No), and the between-subject factors Age and Condition was performed to determine whether switch costs (the switch-minus-nonswitch trials difference in RT) were affected by age or peer presence. Effect sizes were reported as partial eta squared values (η_p^2) for each ANOVA. In addition, peer presence effect size in children and adults was compared using common language effect size (CL) and Cohen's d_s [43]. CL was calculated by dividing the difference between the means for the

Alone and Social conditions by the square root of the sum of their variances, and then determining the probability associated with the resulting z score. It gives the probability that a score selected randomly from one condition will be greater than a score selected randomly from the other condition. Cohen's d_s was calculated by dividing the difference between the means for the Alone and Social conditions by the standard deviation pooled across the two conditions. It converts the estimated effect to a standardized estimate in SD units. A commonly used interpretation is to refer to effect sizes as small for $d_s = 0.2$, medium for $d_s = 0.5$, and large for $d_s = 0.8$ [43].

2.6. RT Distributions

As empirical RT distributions are usually not normally distributed but rather positively skewed, mean and variance in these cases do not fully describe the distribution [44,45]. RStudio was therefore used to compute group RT distributions (compiling correct trials across all subjects and difficulty levels) for each condition, age, and trial type. As summarized in Figure 1B, we used Kolmogorov–Smirnov (K-S) tests to assess the Condition effect on the RT distributions, followed by two complementary analyses.

Firstly, because Condition did change RT distributions, an ex-Gaussian decomposition of individual RTs was performed using the 'retimes' package (v.0.1–2, 2013) of R to determine whether peer presence affected the subjects' average RT, variability in RT, or extremes in RT. The ex-Gaussian distribution results from the convolution of a Gaussian and exponential distribution, thereby generally providing excellent fits for skewed RT distributions [44,46]. It estimates three parameters, μ , the mean of the Gaussian component (μ models shorter/longer mean RT), σ , the standard deviation of the Gaussian component (σ models the symmetrical variability around μ), and τ , the mean and standard deviation of the exponential decay (τ models the tail of extremely long RTs). Changes in μ result in a left- or rightward shift of the distribution, changes in σ result in a widening or narrowing of the overall distribution, and changes in τ result in stretching of the right tail of the distribution [44]. The three parameters, calculated for each subject and trial type, are provided in Supplementary Material (Table S1). Individual plots of actual RT distribution superimposed with the model distribution of a sample of 1,000 RT values iteratively drawn based on the model estimated parameters are provided in Supplementary Material (Figure S1). The three parameters were then analyzed using 2 (Condition) \times 2 (Age) \times 2 (Trial type)

ANOVAs and Bonferroni adjusted Student's t tests.

Secondly, because the adults' group RT distribution took the form of a bimodal distribution, indicative of two discrete response strategies—a faster one and a slower one [47,48]—we examined individual RT distributions to classify subjects as either fast or slow responders. Cochran–Mantel–Haenszel tests (CMH χ^2 , with the continuity correction) were conducted for each age and trial type to determine peer presence effect on the proportions of fast and slow responders. In addition, two 2 (Responder type: fast, slow) \times 2 (Age) \times 2 (Condition) ANOVAs (one per trial type) were performed on percent correct responses averaged over difficulty levels to determine whether fast and slow responders differed in accuracy.

2.7. Diffusion Modeling

As summarized in Figure 1B, a diffusion model was then used to determine which decision process (among those leading to a response) was influenced by peer presence. Diffusion models were developed to explain simple, two-choice decision processes for which relatively rapid response decisions are required [33,49,50]. It assumes that information is accumulated via a noisy information accumulation process until a decision criterion is met, at which point a response is initiated. The diffusion model uses RT distributions of both correct and incorrect responses to estimate three parameters: (1) the drift rate (v ; an index of how quickly and efficiently an individual can accumulate information to inform his/her response decision, which is theoretically linked to neural signal-to-noise

ratio); (2) the boundary separation or threshold (a ; how “certain” a person needs to be before committing to a response, or their speed-accuracy tradeoff setting), and (3) the non-decision time (t_0 ; the time it takes to complete all other information processes, which, in our paradigm, mainly include the working memory process necessary to compare the two successively presented stimuli and the motor process necessary for the preparation of the response).

We fit the model to each individual’s RT data, as in previous studies [32,51]. We suppressed fast guesses by removing the first centile of the group distribution of RTs and extreme outliers by removing RTs exceeding four standard deviations. Such suppressions concerned one or a few trials in more than 70% of subjects and represented $4.24\% \pm 0.01$ to $10.88\% \pm 0.01$ of the data collected per age, condition, and trial type. The software *fast-dm* was used to estimate v , a , and t_0 , as well as their intertrial variability, szr , sv , and st_0 , respectively. The starting point (zr) remained constant at 0.5 due to the absence of decision bias in our task (the two responses were equally probable). The model was fit to each individual data using Kolmogorov–Smirnov criterion, as Chi-Square criterion was not applicable, particularly for children, who performed less than 200 trials [51,52]. Fitting indexes and estimated parameters values are provided in Supplementary Material (Table S2). They show that, overall, the data for each subject were well fitted. Individual distributions, superimposing actual data and model data, plotted using the ‘*rtdists*’ package (v.0.8–3, 2018) of R developed by Singmann and collaborators, are provided in Supplementary Material (Figure S2). For each task, 2 (Age) \times 2 (Condition) \times 2 (Responder type) ANOVAs were conducted on each of the 6 parameters estimated by the diffusion model (a , v , t_0 , szr , sv , st_0).

2.8. Questionnaires

As summarized in Figure 1B, subjects completed four questionnaires.

2.8.1. Pairs’ Relationship Quality.

The single-item, seven-point IOS (Inclusion of Other in the Self) scale was used to quantify the closeness of the relationship within each dyad of coactors [53]. The IOS scale presents seven pairs of circles (one labeled “self,” the second labeled “other”) whose overlap ranges from none to almost complete. The subjects selected the pair that best described their relationship with their coactor. Scores of four or more are considered as reflecting close relationships [54,55].

2.8.2. Personality and Self-Efficacy.

Earlier studies suggest that a positively oriented personality [56], or a high self-efficacy (i.e., a strong belief in one’s ability to perform a specific task, Sanna, 1992), may lead to greater sensitivity to peer presence. Therefore, we evaluated these two individual characteristics to control for their potential confounding effect on the differences observed with vs. without a peer. Self-efficacy (SE) was evaluated using the French version of the Skills Perceptions in Life Domains Scale [57], which evaluates adults’ SE in the leisure, interpersonal relations, education and general life contexts, or of its simplified version for children [58]. Personality was evaluated using the French versions of the Big Five Inventory for adults [59] and children [60]. These provide a self-assessment of the five basic personality dimensions of Extraversion/Energy, Agreeableness, Conscientiousness, Neuroticism/Emotional instability, and Openness/Intellect.

2.8.3. Resistance to Peer Influence.

As susceptibility to peer presence might be related to self-reported resistance to peer influence (RPI), all present subjects completed the French version (courtesy of T. Paus) of Steinberg and Monahan’s 2007 4-point RPI scale whose higher scores indicate greater RPI

[61]. Note that 9 subjects (8 adults, 1 child) were excluded from this analysis due to incorrect completion of the questionnaire (selection of two answers per item instead of only one).

Questionnaire scores were compared using Age \times Condition ANOVAs, Student's *t*-tests or correlation tests as appropriate. The significance level was set at $p < 0.05$ for all analyses.

3. Results

3.1. Age, Trial Type, and Difficulty Effects

Figure 2 illustrates accuracy and RTs as a function of Age, Condition, Trial type, and Difficulty. The $2 \times 2 \times 2 \times 4$ ANOVA on accuracy (Figure 2A) showed a main effect of Age ($F(1,189) = 98.75, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.34$), indicating higher accuracy in adults than in children. There was also a main effect of Trial type ($F(1, 189) = 10.45, p = 0.001, \eta_p^2 = 0.05$), reflecting higher accuracy for numerosity comparison than phonological comparison. As predicted, the main effect of Difficulty was significant as well ($F(3,567) = 291.88, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.61$). It was, however, qualified by a three-way Age \times Trial type \times Difficulty interaction ($F(3,567) = 22.40, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.11$), which indicated that only for phonological comparisons (where children were tested with the same stimuli as adults) was the accuracy decline accompanying increasing difficulty sharper in children than in adults. For numerosity comparisons (which used simpler stimuli in children than in adults), the accuracy declines accompanying increasing difficulty in children and adults were indistinguishable, suggesting that simplifying children's stimuli successfully equated task difficulty across the two age groups.

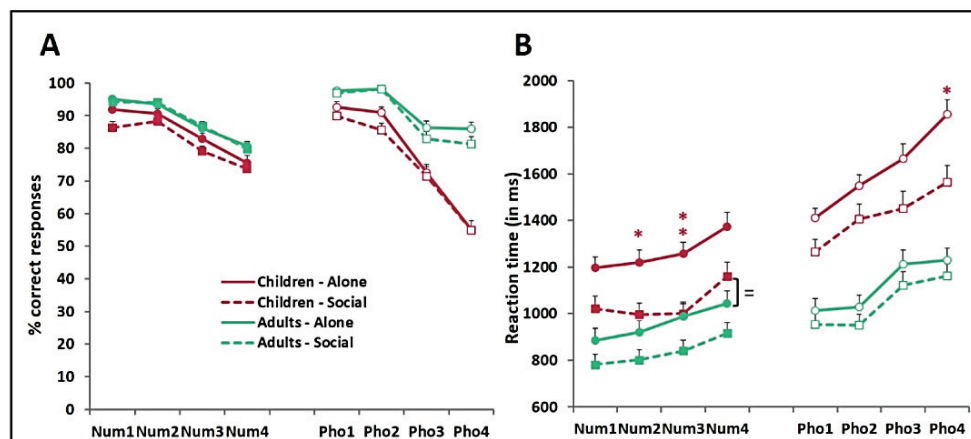


Figure 2. Accuracy (A) and reaction time (B) for numerosity (Num) and phonological (Pho) comparisons of increasing difficulty (Levels 1–4 for both Num and Pho) in children (pink) and adults (green) tested with (Social, dashed lines) vs. without (Alone, solid lines) a peer. Data points are means + SEM. Symbols denote results from Student's *t*-tests with the Bonferroni adjustment for multiple comparisons the asterisks indicate differences between the Social and Alone conditions (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$), the = sign underscores the lack of difference between the reaction times of children tested with a peer and those of adults tested alone for all four Num difficulty levels.

The same patterns were observed for RTs (Figure 2B); namely, the $2 \times 2 \times 2 \times 4$ ANOVA yielded a main effect of Age (with faster responses in adults than in children, $F(1,189) = 52.34, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.22$), a main effect of Trial type (with faster responses for numerosity than phonological comparison, $F(1, 189) = 273.94, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.59$), and a main effect of Difficulty ($F(3,567) = 187.86, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.50$) qualified by an Age \times Task \times Difficulty interaction, indicating that the RT slow-down accompanying increasing difficulty was greater in children than in adults for phonological, but not numerosity, comparisons ($F(3,567) = 7.54, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.04$).

3.2. Peer Presence Effect

The global $2 \times 2 \times 2 \times 4$ ANOVA on RTs yielded a main effect of Condition ($F(1,189) = 9.00, p = 0.003, \eta_p^2 = 0.05$) revealing a social facilitation, i.e., faster responses in the Social than in the Alone condition. There was no Age \times Condition interaction ($F(1,189) = 1.40, p = 0.24$), indicating that the overall magnitude of this RT speedup did not significantly differ across ages. Bonferroni adjusted Student's *t* tests unveiled, however, significant Alone-minus-Social differences only in children. These significant differences concerned difficulty levels 2 and 3 of numerosity comparisons and difficulty level 4 of phonological comparisons (mean and 95% CI: Num2 = 223 ms (86,360), Num3 = 257 ms (121,393), Pho4 = 292 ms (123,462); all *p* values < 0.05, see asterisks in Figure 2B).

Bonferroni-adjusted Student's *t* tests revealed, in addition, that, for phonological comparison, children's RTs in peer presence, however improved, generally remained below adult levels of performance (Children-Social minus Adults-Alone difference means and CI: Pho1 = 251 ms (111,391), *p* = 0.01; Pho2 = 377 ms (230,523), *p* < 0.001; Pho3 = 240 ms (60,419), *p* = 0.12; Pho4 = 333 ms (162,503), *p* = 0.005). For numerosity comparison, by contrast, children's improved RTs in peer presence fell within the range of adults' RTs in the alone condition (Children-Social minus Adults-Alone difference: Num1 = 135 ms, Num2 = 77 ms, Num3 = 11 ms, Num4 = 116 ms, all *p* values > 0.67; see the "=" sign in Figure 2B). This suggested that peer presence enabled children to at least partially fill up their developmental lag relative to adults (in the case of phonological comparisons more demanding for children than for adults), and at best, fully compensate their developmental lag (in the case of numerosity comparisons whose difficulty was successfully equated across age groups).

Note that peer presence improved RTs at minimal cost in accuracy. Compared to that of the Alone Condition, percent correct responses in the Social condition over the two trial types and four difficulty levels dropped by no more than 0.1 to 5.4% in children (mean 2.8%) and 0.0 to 4.7% in adults (mean 1.2%). Accordingly, the global $2 \times 2 \times 2 \times 4$ ANOVA on accuracy yielded a marginal main effect of Condition ($F(1,189) = 4.05, p = 0.046, \eta_p^2 = 0.02$) with no interaction between Condition and Age or other factors.

Finally, the supplementary 2 (Switch) $\times 2$ (Age) $\times 2$ (Condition) ANOVA showed an also marginal main effect of Switch ($F(1,192) = 4.01, p = 0.047, \eta_p^2 = 0.02$) with no interaction with Age or Condition. Switch costs (i.e., the additional time needed to respond when trial type changed) amounted to 23 ms in both children and adults tested alone, and to 24 and 21 ms in children and adults (respectively) tested with a peer. This confirmed the stability of these specific costs over development [37]. It indicated in addition that peer presence did not hasten (or impede) the flexibility process specific to switch trials.

3.3. Effect Sizes

Figure 3 illustrates the size of peer presence effects on reaction times averaged across difficulty levels. Effect sizes were greater in children than in adults for both trial types. For numerosity comparison, the average response of subjects tested with a peer was 217 ms (17%) faster in children and 124 ms (13%) faster in adults than the average response of subjects tested alone. The CL effect size indicated that, for each randomly selected pair, the chance that a subject tested with a peer responded faster than a subject tested alone was 67% for children and 60% for adults. Cohen's *d*s estimated peer presence effect as a medium effect of 0.61SD in children and a small effect of 0.38SD in adults (Figure 3). For phonological comparison, the average response in peer presence was 199 ms (12%) faster in children, and 74 ms (7%) faster in adults. The chance that a subject tested with a peer responded faster than a subject tested alone was 64% for children and 56% for adults. Cohen's *d*s reached a medium size of 0.51 in children and a small size of 0.21 in adults.

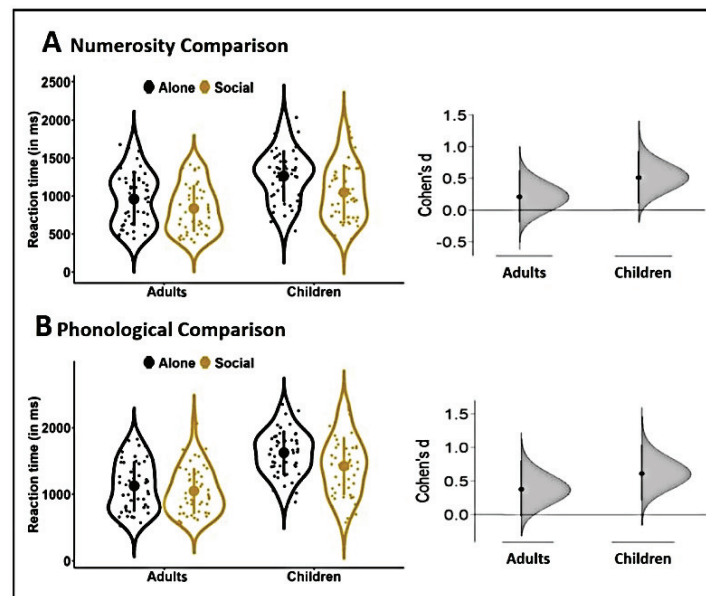


Figure 3. Average performance across difficulty levels for numerosity (A) and phonological (B) comparisons in adults and children tested without (Alone, black) vs. with (Social, yellow) a peer. For each trial type, reaction times are illustrated by the violin plots (left) with the large dot indicating the mean, the vertical line the standard deviation, the small dots the individual data, and the surrounding shape the density of the data. The corresponding effect sizes (Cohen's d s) are presented as bootstrap 95% confidence intervals (right).

3.4. Group RT Distributions

Figure 4 illustrates group RT distributions compiling correct trials across all subjects and difficulty levels. In both the Alone and Social conditions, children's distribution was unimodal, whereas adults' distribution was bimodal. For numerosity comparison, all adults taken together showed a 1st peak around 465 ms and a 2nd peak around 1,107 ms with a trough latency around 910 ms. For phonological comparison, they showed a 1st peak around 624 ms and a 2nd peak around 1,119 ms with a trough latency around 934 ms. K-S tests indicated that peer presence significantly modified group RT distribution for both numerosity and phonological comparison and in both children and adults (Children: numerosity comparison, $D = 0.2$, phonological comparison, $D = 0.16$; Adults, $D = 0.13$, and $D = 0.09$, respectively; all p values < 0.001).

Figure 5 illustrates the ex-Gaussian parameters, μ (average RT), σ (variability in RT), and τ (extremes in RT) obtained for each trial type. The 2 (Age) \times 2 (Trial type) \times 2 (Condition) ANOVAs yielded main effects of Age and Trial type for all three parameters (all $F_s(1, 190) \geq 7.91$, all $p_s \leq 0.005$, $\eta_p^2 \geq 0.20$) as μ , σ , and τ were longer in children than in adults, and longer for phonological than for numerosity comparisons. For μ , there was in addition a main effect of Condition ($F(1, 190) = 11.06$, $p = 0.001$, $\eta_p^2 = 0.06$) without interaction with other factors. For σ , there was a main effect of Condition ($F(1, 190) = 4.19$, $p = 0.04$, $\eta_p^2 = 0.02$) qualified by a Condition \times Age interaction ($F(1, 190) = 4.10$, $p = 0.04$, $\eta_p^2 = 0.02$). For τ , there was no effect of Condition, and no interaction.

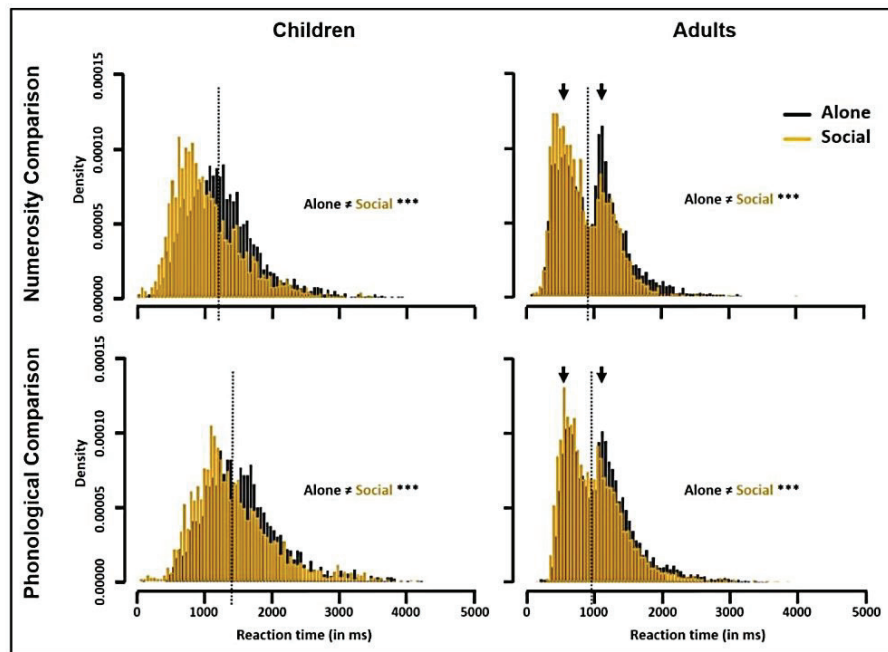


Figure 4. Group RT distribution in children (left) and adults (right) for numerosity (top) and phonological (bottom) comparisons in the Social (yellow) compared to the Alone (black) condition. *** denote differences between the Alone and Social conditions as revealed by K-S tests ($p < 0.001$). The arrows point to the 1st and 2nd peaks of the adults’ bimodal RT distribution. The dotted lines show the RT values used to separate fast from slow responders (see Figure 6).

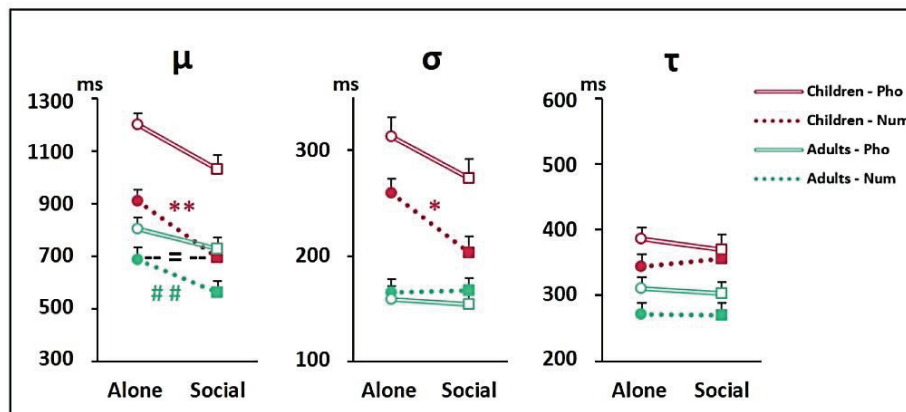


Figure 5. Ex-Gaussian decomposition of RTs into average performance (μ), variability in performance (σ), or extremes in performance (τ). Data points are means + SEM. Symbols denotes results from Student’s t-tests with the Bonferroni adjustment for multiple comparison: the asterisks indicate differences between the Social and Alone conditions (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$). The = sign underscores the lack of difference between children tested with a peer and adults tested alone for the μ parameter.

Together these findings indicated that, for both trial types, peer presence shortened adults’ average RT (i.e., produced a leftward shift of the distribution; see Figure 4) whereas, in children, it both shortened the average RT and reduced the variability in RT (i.e., produced a leftward shift plus a narrowing of the distribution; see Figure 4). At neither age did peer presence affect the right tail of the distribution; that is, peer presence did not change the frequency of the extremely slow RTs.

Bonferroni-adjusted Student’s t tests indicated that peer presence effects on μ and σ reached statistical significance only in children, and only for numerosity comparison (Alone-minus-social difference for children: μ -Num, 216 ms (90,342), $p = 0.003$; σ -Num, 56

ms (19,92), $p = 0.03$ see asterisks in Figure 5). Bonferroni-adjusted Student's t tests indicated, in addition, that, for numerosity comparison, children's average RT, μ , once improved by peer presence, no longer differed from the average RT of adults tested Alone (Children-Social minus Adults-Alone: 9 ms (-135,118), $p = 1.0$).

3.5. Individual RT Distributions

As illustrated in Figure 6, adults' individual RT distributions were unimodal indicating that the 1st and 2nd peaks of the adults' bimodal group distribution corresponded to different subjects favoring distinct response strategies (a fast or a slow one). Specifically, within the adults tested alone, half of the subjects (51%) were fast responders (i.e., with a RT peak < to the population trough latency; blue distributions in Figure 6), while the other half (49%) were slow responders (i.e., with a RT peak > to the population trough latency; orange distributions in Figure 6). For comparison, we similarly distinguished children whose peak latency was < vs. > to the adult trough latency plus the mean difference between adult and children RTs (that is, 1,166 ms for Numerosity comparison and 1,365 ms for phonological comparison; see Figure 4). In the Alone condition, children resembled the adults with about a half of fast responders (44% for Numerosity and 47% for phonological comparison). CMH χ^2 tests revealed that peer presence effect on the proportions of fast/slow responders differed with age (Numerosity: CMH $\chi^2(1) = 12.96$, $p < 0.001$; phonological comparison: CMH $\chi^2(1) = 5.19$, $p = 0.02$). Children showed sharp increases of the proportion of fast responders, up to 82% for Numerosity comparison ($\chi^2(1) = 13.81$, $p < 0.001$), and 70% for phonological comparison ($\chi^2(1) = 4.52$, $p = 0.03$), while adults showed only slight increases of fast responders up to 65% for Numerosity comparison and 61% for phonological comparison ($\chi^2(1) = 1.46$, $p = 0.23$, and $\chi^2(1) = 0.82$, $p = 0.36$, respectively).

Responder type \times Age \times Condition ANOVAs run on the average percent correct responses for each trial type showed no main effect of Responder type (Numerosity comparison: $F(1, 186) = 1.62$, $p = 0.20$; phonological comparison: $F(1, 186) = 0.33$, $p = 0.56$) with no interaction with the other factors. This indicated that accuracy was comparable in fast responders (who possibly anticipated part of the comparison process before the onset of the second stimulus) and slow responders (who possibly waited until the second stimulus onset to initiate the comparison process). Together, the above findings suggest that there were two equally efficient response strategies to solve the task, a fast one and a slow one. The two strategies were equally present in children or adults when they were tested alone, but not when they were tested with a peer. There, subjects favoring the fast response strategy over the slow one became the majority, and this strategy optimization produced by peer presence was more marked in children than in adults.

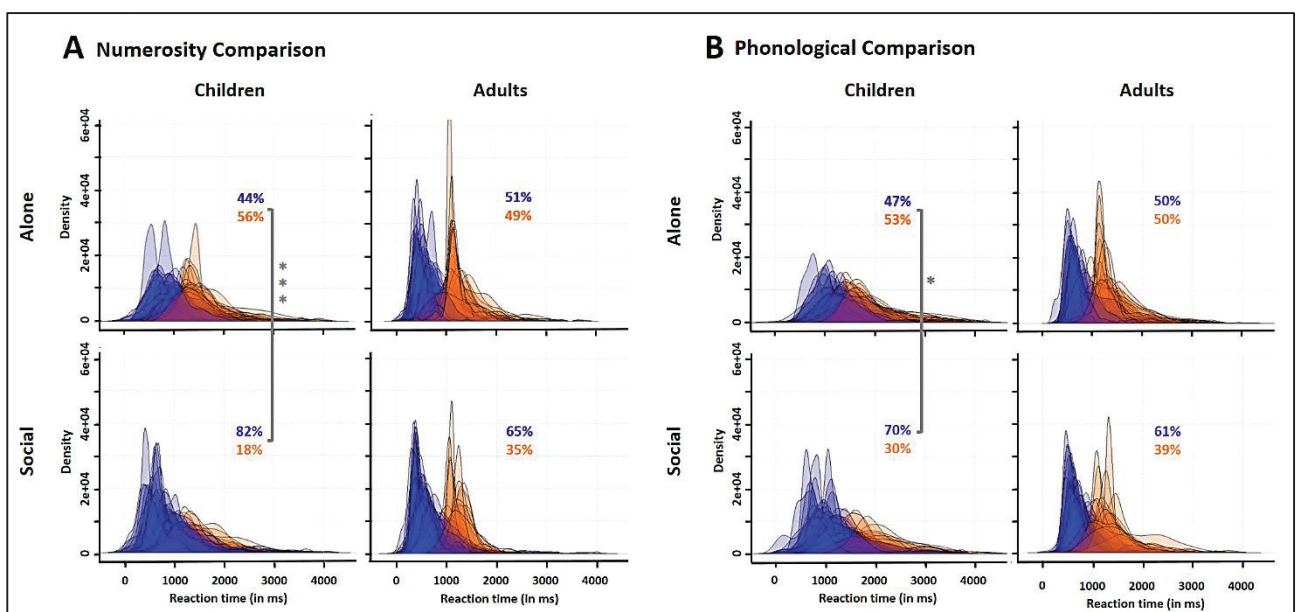


Figure 6. Superimposed individual RT distributions classifying children and adults into fast responders (with an early RT peak; blue) vs. slow responders (with a late RT peak; orange) for numerosity (A) and phonological (B) comparisons in the Social (bottom) compared to the Alone (top) condition. The proportion (in %) of both responder types are given on each graph. Peer presence increased the proportion of fast responders (blue percentages) in children more than it did in adults. Asterisks indicate differences between the Social and Alone conditions as revealed by CMH χ^2 tests: *** $\chi^2(1) = 13.81$, $p < 0.001$, * $\chi^2(1) = 4.52$, $p = 0.03$.

3.6. Diffusion Modeling

The main results are illustrated in Figure 7. Analyses of the diffusion model parameters using 2 (Age) \times 2 (Condition) \times 2 (Responder type) ANOVAs revealed a main effect of Age on all three modeled parameters. As illustrated in Figure 7A, relative to children, adults expectedly showed better decision parameters, with a faster drift rate v and a lower threshold a , as well as a better nondecision parameter, i.e., a lower t_0 (numerosity comparison: $F(1,186) = [16.5;32.58]$, p 's < 0.001 for a , v and t_0 , $\eta_p^2 = [0.08;0.15]$; phonological comparison: $F(1,188) = [121.62;163.78]$, p 's < 0.001 and $\eta_p^2 = [0.39;0.47]$ for v and t_0 , $p = 0.43$ for a). Trial-by-trial variability was also generally smaller in adults (Numerosity comparison: $F(1,186) = [3.76;18.52]$, $p = 0.05$ and $p < 0.001$ for sv and st_0 respectively, $\eta_p^2 = [0.02;0.09]$; phonological comparison: $F(1,188) = [4.33;42.47]$, $p = 0.04$ and $p < 0.001$ for s_{zr} and st_0 respectively, $\eta_p^2 = [0.02;0.18]$). Figure 7B shows, in addition, that fast responders differed from slow responders by their shorter and less variable nondecision time t_0 (for both trial types, Numerosity comparison: t_0 : $F(1,186) = 444.72$, $p < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.71$; st_0 : $F(1,186) = 38.37$, $p < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.17$; phonological comparison: t_0 : $F(1,188) = 490.2$, $p < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.72$; st_0 : $F(1,188) = 34.02$, $p < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.15$). Posthoc analyses revealed no other differences between fast and slow responders, whatever the age, trial type, or condition. Finally, Figures 7C and 7D show that nondecision time t_0 was the only parameter affected by Condition (Numerosity comparison: $F(1,186) = 40.4$, $p < 0.001$; phonological comparison: $F(1,188) = 24.59$, $p < 0.001$). t_0 was reduced in the Social relative to the Alone condition. There was no Condition \times Age effect on any parameter, indicating that the peer presence effect on t_0 was comparable in children and adults. This was confirmed by posthoc analyses of t_0 in the Alone vs. Social conditions (p 's ≤ 0.005 for both children and adults in both tasks). In addition, a correlation test between t_0 and the mean RT revealed a significant positive correlation for both children and adults across both trial types and both conditions (Pearson, $t = [12.18;19.27]$, all p 's < 0.001 for all r 's > 0.86).

The diffusion model analysis therefore suggests that peer presence did not affect the decision parameters v and a , respectively modeling how fast and confidently subjects make their decision. Peer presence selectively shortened the nondecision parameter t_0 , which models all other information processes including, in our paradigm, the memory process necessary to compare the two successively presented stimuli and the motor process necessary to prepare the response. This t_0 shortening enabled subjects to adopt the faster of the two response strategies adapted to solve the present task.

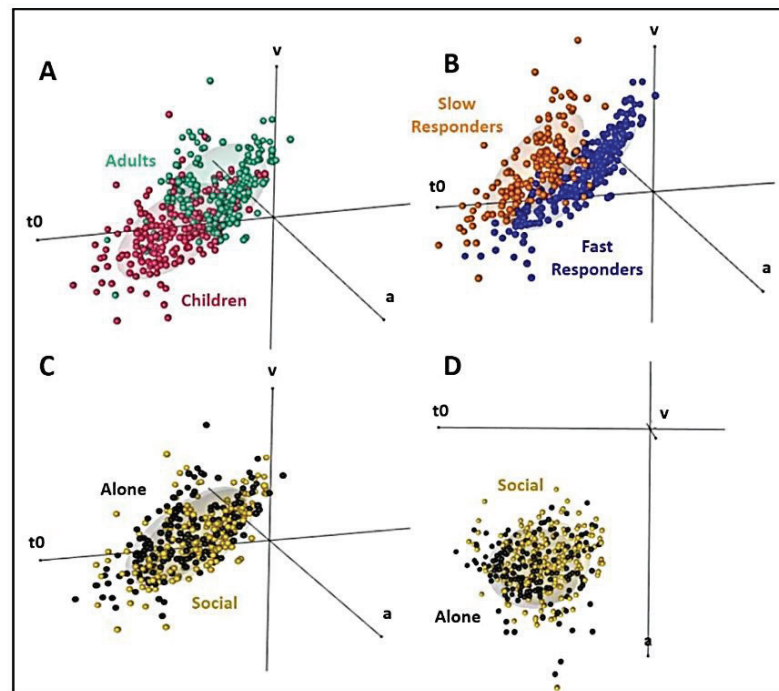


Figure 7. 3-D representation of the diffusion model parameters v (drift rate), a (threshold), and t_0 (non-decision time) Figure 3. axis representation. (A): Adults (green) vs. children (pink): v was higher, while a and t_0 were lower in adults than children. (B): Fast responders (blue) vs. slow responders (orange): Only t_0 changed, being lower and less variable in fast responders. (C) and (D): Alone (black) vs. Social (yellow) conditions illustrated from two different perspectives. Only t_0 changes, being lower in the Social than in the Alone condition.

3.7. Questionnaires

Both adult and children coactors reached IOS scores greater than the 4/7 score considered as reflecting close relationships (adults: 5.9 ± 0.1 ; children: 5.2 ± 0.3), thereby confirming that, as intended, the coactor was a familiar peer (rather than a stranger) for both age groups. IOS scores in the adult pairs of friends, siblings, or significant others did exceed, however, the IOS scores of the children pairs of classmates ($t = 2.39$, $df = 70.68$, $p = 0.02$). As familiarity was reported to exacerbate peer presence effects [13,14,62], this slightly greater closeness of the socially tested adults possibly maximized the social facilitation observed in adults.

T-tests on scores in the personality and self-efficacy questionnaires revealed no difference between the subjects tested in the Alone and Social conditions except for a slightly but significantly greater Extraversion/Energy score of the adults in the Social condition compared to that of the adults in the Alone condition (27.14 ± 0.79 vs. 24.63 ± 0.78 ; $t = -2.27$, $df = 92.98$, $p = 0.03$). As extraverted individuals tend to show greater peer presence effects [56], this slight bias of the socially tested adults towards extraversion possibly also maximized the social facilitation observed in adults.

Finally the Condition \times Age ANOVA on RPI scores did confirm earlier reports [61] of a lower (self-reported) resistance to peer influence in children (2.77 ± 0.04) than in adults (3.02 ± 0.04 , Age effect: $F(1,181) = 18.34$, $p < 0.001$), associated with a positive correlation between RPI scores and age (Pearson, $t = 4.42$, $p < 0.001$, $r = 0.31$). It ascertained, in addition, that there was no main effect of Condition on RPI scores (Alone vs. Social: ($F(1,181) = 0.74$, $p = 0.39$).

4. Discussion

Numerosity and phonological comparisons, two cognitive skills mastered early during education, were performed faster by 8 to 10-year-old 4th graders in the presence of a classmate than alone. This social facilitation was at least as important as that seen in adults. Ex-Gaussian decomposition of RTs revealed no peer presence effect on the extremely slow RTs thought to reflect lapses of attention [63]. Rather, peer presence reduced children's RTs average and variability. Longer and more variable RTs are two well-known markers of cognitive immaturity during development [33,64]. By reducing both RTs average and variability, peer presence enabled children to compensate for their developmental lag, virtually completely for unchallenging numerosity comparisons (which were equally difficult for children and adults), and partly for demanding phonological comparisons (which were more difficult for children than for adults). Peer presence seemed, in addition, to boost children's capacity to develop a response strategy. RT distributions in adults were indicative of two distinct response strategies [47,48], equally successful in terms of accuracy, although one was about 600 ms faster than the other. Based on debriefing, fast responders possibly optimized time by forming a preliminary opinion about their future response right from the 1st item onset, whereas slow responders possibly formed an opinion only after the 2nd item onset. The diffusion model analysis indicated that strategies did not change the decision processes determining how fast and confidently a decision is made. Rather, fast responders gained time by anticipating nondecision processes such as the comparison of the two items in working memory and/or preparation of the motor response. Unlike adults', children's RTs were not orderly organized into two well-defined strategies. Peer presence nevertheless allowed children to surpass adults' organization as 70–82% of socially tested children adopted the optimal fast response strategy compared to only 61–65% of the socially tested adults. The diffusion model analysis indicated that, there too, peer presence made children more closely resemble adults, this time, by speeding up their nondecision processes.

As evoked in the Introduction, the abilities to compare numerical quantities or language sounds are two early developing skills that are foundational to the growth of math and reading skills in children. Both are arguably mastered by 4th grade, so social psychology consensual rule that others' presence helps us execute mastered tasks predicted that both should be socially facilitated. We could not be certain, however, that this would be the case here, as our paradigm mixed trials of unequal difficulty. Indeed, whether a behavior is socially facilitated or inhibited eventually depends on the overall level of difficulty of the task it is embedded into. Bond showed as early as 1982 that an observer's presence impairs the learning of three simple items if they are mixed with 10 difficult ones, and does not impair the learning of three complex items if they are mixed with 10 easy ones [65]. Likewise, we found earlier that simple (pro-)saccades (to the target), which are socially facilitated when performed by themselves, are socially inhibited when mixed with difficult antisaccades (away from the target) [10], whereas we show here that difficult phonological comparisons are socially facilitated when mixed with easy numerosity comparisons. Together, the present and earlier [10] findings suggest that two (potentially related) factors might help predict the final, overall level of difficulty of mixed protocols: mixing costs and neural substrates. Mixing pro- and antisaccades indeed came at a higher cost than mixing numerosity and phonological comparisons. We observed an accuracy loss in mixed blocks (compared to separate blocks) of 14% for saccades [10], compared to only 3–6% for numerosity and phonological comparisons (Prado et al.' 2014 2nd to 7th graders compared to the present 4th graders: 3–4% loss; Prado et al.' 2011 adults compared to the present adults: 5–6% loss). Higher mixing costs might be linked to the fact that pro- and antisaccades compete for a unique neural resource (the brain eye fields [66]), whereas numerosity and phonological comparisons possess distinct neural substrates (the intraparietal sulcus and posterior superior parietal lobule for the former, and the inferior frontal and middle temporal gyri for the latter [30,31]). In any case, the present and earlier results converge to suggest that the benefits of peer presence could be exploited in the classroom

by embedding a low-to-substantial proportion of demanding items within unchallenging ones.

As also evoked earlier, the long history of social psychology SFI studies predominantly concerned adults. In children, available studies often highlighted the positive influences of peers on basic acts and physical activities. In adolescents, available studies rather emphasized the negative influences of peers on cognitive skills. The present findings provide evidence that peer presence effects extend to the cognitive domain not only in adolescents, but also in children. They also underscore that sensitivity to peer presence in the cognitive domain is not always a liability, and can, at times, be adaptive. To improve our understanding of peers influences on academic achievements, future studies will therefore need to encompass both their harmful and their beneficial consequences throughout the entire course of education, from childhood to early adulthood [67,68].

The developmental trajectory of SFI remains unknown, as few studies compared peer presence effects across different ages. One study compared completion of jigsaw puzzles in children aged 5 and 8 years, and early adolescents aged 11 years [69]. Only the oldest group showed a performance impairment in the presence of an unfamiliar peer. Another study compared nonverbal reasoning in 10-year-old children vs. 13-year-old early adolescents with behavioral difficulties [70]. Both groups were slower to complete the task in the presence of a classmate than when alone, but only the oldest group committed in addition more errors in peer presence. A more recent study compared relational reasoning in early adolescents aged 10–14, late adolescents aged 15–18, and young adults aged 22–35 [13]. Adolescents, but not adults, showed poorer performance in the presence of a friend than in the presence of the experimenter, and this impairment was the most consistent across task difficulty levels in late adolescents. These earlier findings therefore raise the possibility that cognitive performance sensitivity to peer presence may increase as children get older, peak during adolescence, a period of life in which peer relationships take on a heightened importance compared to childhood [71–73], and then stabilize in adulthood. In this hypothesis, SFI developmental trajectory could thus follow the same inverted U-shaped developmental pattern as that observed for reward-related behaviors [67]. Here, children experienced social facilitation, with no evidence of a quantitatively greater sensitivity to peer presence than adults (no Age \times Social condition interaction). Effect sizes were, however, larger in children than in adults. Cohen's d s, for example, reached medium effect sizes of 0.61 and 0.51 in children (for numerosity and phonological comparisons, respectively), compared to small effect sizes of 0.38 and 0.21 in adults. Testing the present paradigm in a greater variety of school ages is therefore needed to determine whether the present difference in effect size represents the very early stage of a developmental difference peaking during adolescence.

The past fifteen years or so saw a tremendous interest in using findings from neuroscience and cognitive psychology to inform the practice of education [74]. It was argued that, within certain limits, neuroscience can be used to guide cognitive psychology, which, in turn, can be used to guide education [75]. The present study is part of this ongoing effort. Its results are not sufficient to make any pedagogical recommendation, but they hold out hope that a comprehensive understanding of when peers' mere presence benefits or, on the opposite, interferes with education could ultimately find real-life applications in the classroom. We show here that a familiar peer's presence improves the way 4th-graders deal with mastered tasks. This finding provides some support to pedagogical methods dedicating collective, in-class time to the practice of already learned skills [76]. It also raises the possibility, to be tested in future studies, that the positive experience of outperforming peers in mastered tasks could have spill-over benefits on other tasks by enhancing pupils' self-confidence [77]. Education, however, is mainly about developing new skills to master novel tasks. It is therefore highly vulnerable to the negative effects of peers' presence. Such negative influence was already demonstrated for complex (relational) reasoning [13], and is likely to affect other complex cognitive skills. Fraction learning, for example, is a notoriously difficult mathematical skill to master [78]. To what extent

does a peer's mere presence make understanding fractions even more difficult? Peer presence often goes together with social comparison [79,80]. Comparing oneself to a slightly better coactor can improve cognitive performance when one feels close to the coactor and believes in one's ability to achieve the task [81,82]. Could creating the conditions of a beneficial social comparison counteract social inhibition and ease fraction learning? These are but a few examples of the questions that can be addressed experimentally to gain knowledge potentially useful to educators. Meanwhile, though, the present behavioral study, based on a paradigm easily transferable to the scientific context of a MRI scanner, paves the way towards a neuroscience investigation of the mechanisms mediating peer presence effects in education and their evolution across development.

5. Conclusions

We found that a schoolmate's presence enabled children to perform mastered numerosity and phonological comparisons more like adults, with a better response strategy and faster and less variable response times than children tested alone. These findings confirm the influence of peer presence on skills relevant to education and stress the need for additional studies including older individuals and nonmastered tasks. They also lay the groundwork for exploring how the brain mechanisms mediating this fundamental social influence evolve during development.

Supplementary Materials: The following are available online at www.mdpi.com/article/10.3390/biology10090902/s1, Table S1: Individual estimated Ex-Gaussian parameters, Figure S1: Individual estimated Ex-Gaussian distributions, Table S2: Individual estimated Diffusion model parameters, Figure S2: Individual estimated Diffusion model distributions.

Author Contributions: Conceptualization, E.M., J.P. and M.M.; data curation, L.T.; formal analysis, L.T., A.J.R. and M.M.; funding acquisition, J.P. and M.M.; investigation, L.T., J.P. and M.M.; Methodology, L.T., E.M., A.J.R., J.E.-D., D.P., J.P. and M.M.; project administration, M.M.; resources, A.J.R., J.E.-D., D.P., J.P. and M.M.; software, L.T., E.M., A.J.R. and J.P.; supervision, D.P.; validation, L.T.; visualization, L.T.; writing—original draft, L.T.; writing—review & editing, E.M., A.J.R., J.E.-D., D.P., J.P. and M.M. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was funded by the Fondation Neurodis and by the Agence Nationale de la Recherche (ANR-20-CE37-0021 to M. Meunier and ANR-17-CE28-0014 to J. Prado).

Institutional Review Board Statement: The study was conducted according to the guidelines of the Declaration of Helsinki, and approved by the Institutional Review Board of INSERM (protocol code 15-282-ter, date of approval: 19 December 2018).

Informed Consent Statement: Informed consent was obtained from all subjects involved in the study or their parents.

Data Availability Statement: Data supporting reported results can be found on the Open Science Framework website at <https://osf.io/pj5r6/>.

Acknowledgments: We warmly thank all the teachers and children that took part in the study, as well as all the interns who helped to collect the data.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

1. Jahanshahi, B. Separating gender composition effects from peer effects in education. *Educ. Econ.* **2017**, *25*, 112–126, doi:10.1080/09645292.2016.1199661.
2. Oosterbeek, H.; Van Ewijk, R. Gender peer effects in university: Evidence from a randomized experiment. *Econ. Educ. Rev.* **2014**, *38*, 51–63, doi:10.1016/j.econedurev.2013.11.002.
3. Choi, J.Y.; Castle, S.; Burchinal, M.; Horm, D.; Guss, S.; Bingham, G.E. Peer effects on low-income children's learning and development. *J. Sch. Psychol.* **2018**, *71*, 1–17, doi:10.1016/j.jsp.2018.10.002.
4. Justice, L.M.; Logan, J.A.R.; Lin, T.J.; Kaderavek, J.N. Peer Effects in Early Childhood Education: Testing the Assumptions of Special-Education Inclusion. *Psychol. Sci.* **2014**, *25*, 1722–1729, doi:10.1177/0956797614538978.

5. Chiu, M.M.; Chow, B.W.Y.; Joh, S.W. Streaming, tracking and reading achievement: A multilevel analysis of students in 40 countries. *J. Educ. Psychol.* **2017**, *109*, 915–934, doi:10.1037/edu0000188.
6. Sacerdote, B. Experimental and Quasi-Experimental Analysis of Peer Effects: Two Steps Forward? *Annu. Rev. Econom.* **2014**, *6*, 253–272, doi:10.1146/annurev-economics-071813-104217.
7. Zajonc, R. Social facilitation. *Science* **1965**, *149*, 269–274, doi:10.1126/science.149.3681.269.
8. Reynaud, A.J.; Guedj, C.; Hadj-Bouziane, F.; Meunier, M.; Monfardini, E. Social Facilitation of Cognition in Rhesus Monkeys: Audience Vs. Coaction. *Front. Behav. Neurosci.* **2015**, *9*, 1–5, doi:10.3389/fnbeh.2015.00328.
9. BBond, C.F.; Titus, L.J. Social facilitation: A meta-analysis of 241 studies. *Psychol. Bull.* **1983**, *94*, 265–292, doi:doi:10.1037/0033-2909.94.2.265.
10. Tricoche, L.; Ferrand-Verdejo, J.; Péliisson, D.; Meunier, M. Peer Presence Effects on Eye Movements and Attentional Performance. *Front. Behav. Neurosci.* **2020**, *13*, doi:10.3389/fnbeh.2019.00280.
11. Belletier, C.; Normand, A.; Huguet, P. Social-Facilitation-and-Impairment Effects: From Motivation to Cognition and the Social Brain. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* **2019**, *28*, 260–265, doi:10.1177/0963721419829699.
12. Guerin, B. *Social Facilitation*; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2010; ISBN 0521119790.
13. Wolf, L.K.; Bazargani, N.; Kilford, E.J.; Dumontheil, I.; Blakemore, S.J. The audience effect in adolescence depends on who's looking over your shoulder. *J. Adolesc.* **2015**, *43*, 5–14, doi:10.1016/j.adolescence.2015.05.003.
14. Monfardini, E.; Reynaud, A.J.; Prado, J.; Meunier, M. Social modulation of cognition: Lessons from rhesus macaques relevant to education. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **2017**, *82*, 45–57, doi:10.1016/j.neubiorev.2016.12.002.
15. De Castro, J.M. Family and friends produce greater social facilitation of food intake than other companions. *Physiol. Behav.* **1994**, *56*, 445–5.
16. Lomi, A.; Snijders, T.A.B.; Steglich, C.E.G.; Torló, V.J. Why are some more peer than others? Evidence from a longitudinal study of social networks and individual academic performance. *Soc. Sci. Res.* **2011**, *40*, 1506–1520, doi:10.1016/j.ssresearch.2011.06.010.
17. Addyman, C.; Fogelquist, C.; Levakova, L.; Rees, S. Social facilitation of laughter and smiles in preschool children. *Front. Psychol.* **2018**, *9*, 1–9, doi:10.3389/fpsyg.2018.01048.
18. Barkley, J.E.; Salvy, S.J.; Sanders, G.J.; Dey, S.; Von Carlowitz, K.P.; Williamson, M.L. Peer influence and physical activity behavior in young children: An experimental study. *J. Phys. Act. Health* **2014**, *11*, 404–409, doi:10.1123/jpah.2011-0376.
19. Gonzales, T.; Jackson, M.L.; Nicolson, A. The Effects of Peer Presence on Variables Maintaining Moderate-to-Vigorous Physical Activity in Children. *Behav. Modif.* **2019**, doi:10.1177/0145445519850748.
20. Dumontheil, I.; Wolf, L.K.; Blakemore, S.-J. Audience effects on the neural correlates of relational reasoning in adolescence. *Neuropsychologia* **2016**, *87*, 85–95, doi:10.1016/j.neuropsychologia.2016.05.001.
21. Breiner, K.; Li, A.; Cohen, A.O.; Steinberg, L.; Bonnie, R.J.; Scott, E.S.; Taylor-Thompson, K.; Rudolph, M.D.; Chein, J.; Richeson, J.A.; et al. Combined effects of peer presence, social cues, and rewards on cognitive control in adolescents. *Dev. Psychobiol.* **2018**, *60*, 292–302, doi:10.1002/dev.21599.
22. Chein, J.; Albert, D.; Brien, L.O.; Uckert, K.; Steinberg, L. Peers increase adolescent risk taking by enhancing activity in the brain's reward circuitry. *Dev. Sci.* **2011**, *14*, 1–10, doi:10.1111/j.1467-7687.2010.01035.x.Peers.
23. Van Hoorn, J.; Van Dijk, E.; Güroğlu, B.; Crone, E.A. Neural correlates of prosocial peer influence on public goods game donations during adolescence. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* **2016**, *11*, 923–933, doi:10.1093/scan/nsw013.
24. Somerville, L.H.; Haddara, N.; Sasse, S.F.; Skwara, A.C.; Moran, J.M.; Figner, B. Dissecting “Peer Presence” and “Decisions” to Deepen Understanding of Peer Influence on Adolescent Risky Choice. *Child Dev.* **2019**, *90*, 2086–2103, doi:10.1111/cdev.13081.
25. Phillips, B.M.; Clancy-Menchetti, J.; Lonigan, C.J. Successful Phonological Awareness Instruction With Preschool Children: Lessons From the Classroom. *Top. Early Child. Spec. Educ.* **2008**, *28*, 3–17, doi:10.1177/0271121407313813.
26. Starr, A.; Libertus, M.E.; Brannon, E.M. Number sense in infancy predicts mathematical abilities in childhood. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2013**, *110*, 18116–18120. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302751110>.
27. Reiter, A.M.F.; Suzuki, S.; O'doherty, J.P.; Li, S.-C.; Eppinger, B. Supplemental Material for Risk Contagion by Peers Affects Learning and Decision-Making in Adolescents. *J. Exp. Psychol. Gen.* **2019**, doi:10.1037/xge0000512.supp.
28. Van Hoorn, J.; Crone, E.A.; Van Leijenhorst, L. Hanging Out With the Right Crowd: Peer Influence on Risk-Taking Behavior in Adolescence. *J. Res. Adolesc.* **2017**, *27*, 189–200, doi:10.1111/jora.12265.
29. Telzer, E.H.; Rogers, C.R.; Van Hoorn, J. Neural Correlates of Social Influence on Risk Taking and Substance Use in Adolescents. *Curr. Addict. Reports* **2017**, *4*, 333–341, doi:10.1007/s40429-017-0164-9.
30. Prado, J.; Mutreja, R.; Zhang, H.; Mehta, R.; Desroches, A.S.; Minas, J.E.; Booth, J.R. Distinct representations of subtraction and multiplication in the neural systems for numerosity and language. *Hum. Brain Mapp.* **2011**, *32*, 1932–1947, doi:10.1002/hbm.21159.
31. Prado, J.; Mutreja, R.; Booth, J.R. Developmental dissociation in the neural responses to simple multiplication and subtraction problems. *Dev. Sci.* **2014**, *17*, 537–552, doi:10.1111/desc.12140.
32. Schuch, S.; Konrad, K. Investigating task inhibition in children versus adults: A diffusion model analysis. *J. Exp. Child Psychol.* **2017**, *156*, 143–167, doi:10.1016/j.jecp.2016.11.012.
33. RRatcliff, R.; Love, J.; Thompson, C.A.; Opfer, J.E. Children are not like older adults: A diffusion model analysis of developmental changes in speeded responses. *Child Dev.* **2012**, *83*, 367–381, doi:10.1111/j.1467-8624.2011.01683.x.
34. Dehaene, S. Précis of the number sense. *Mind Language* **2001**, *16*, 16–36, doi:10.1111/j.1468-0017.1986.tb00086.x.
35. Hyde, D.C.; Khanum, S.; Spelke, E.S. Brief non-symbolic, approximate number practice enhances subsequent exact symbolic arithmetic in children. *Cognition* **2014**, *131*, 92–107, doi:10.1016/j.cognition.2013.12.007.

36. Ehri, L.C.; Nunes, S.R.; Willows, D.M.; Schuster, B.V.; Yaghoub-Zadeh, Z.; Shanahan, T. Phonemic Awareness Instruction Helps Children Learn to Read: Evidence From the National Reading Panel's Meta-Analysis. *Read. Res. Q.* **2001**, *36*, 250–287, doi:10.1598/rrq.36.3.2.
37. Reimers, S.; Maylor, E.A. Task switching across the life span: Effects of age on general and specific switch costs. *Dev. Psychol.* **2005**, *41*, 661–671, doi:10.1037/0012-1649.41.4.661.
38. Gebuis, T.; Reynvoet, B. Generating nonsymbolic number stimuli. *Behav. Res. Methods* **2011**, *43*, 981–986, doi:10.3758/s13428-011-0097-5.
39. D'Hondt, M.; Leybaert, J. Lateralization effects during semantic and rhyme judgement tasks in deaf and hearing subjects. *Brain Lang.* **2003**, *87*, 227–240, doi:10.1016/S0093-934X(03)00104-4.
40. Aparicio, M.; Demont, E.; Metz-Lutz, M.N.; Leybaert, J.; Alegria, J. Why do deaf participants have a lower performance than hearing participants in a visual rhyming task: A phonological hypothesis. *Read. Writ.* **2014**, *27*, 31–54, doi:10.1007/s11145-013-9432-9.
41. New, B.; Pallier, C.; Ferrand, L.; Matos, R. Une base de données lexicales du français contemporain sur internet: LEXIQUE. *Annee. Psychol.* **2001**, *101*, 447–462.
42. Wei, J.; Carroll, R.J.; Harden, K.K.; Wu, G. Comparisons of treatment means when factors do not interact in two-factorial studies. *Amino Acids* **2012**, *42*, 2031–2035, doi:10.1007/s00726-011-0924-0.
43. Lakens, D. Calculating and reporting effect sizes to facilitate cumulative science: A practical primer for t-tests and ANOVAs. *Front. Psychol.* **2013**, *4*, 1–12, doi:10.3389/fpsyg.2013.00863.
44. Wang, C.; Ding, M.; Kluger, B.M. Change in intraindividual variability over time as a key metric for defining performance-based cognitive fatigability. *Brain Cogn.* **2014**, *85*, 251–258, doi:10.1016/j.bandc.2014.01.004.
45. Osmon, D.C.; Kazakov, D.; Santos, O.; Kassel, M.T. Non-Gaussian Distributional Analyses of Reaction Times (RT): Improvements that Increase Efficacy of RT Tasks for Describing Cognitive Processes. *Neuropsychol. Rev.* **2018**, *28*, 359–376, doi:10.1007/s11065-018-9382-8.
46. Heathcote, A.; Popiel, S.J.; Mewhort, D.J.K. Analysis of response time distributions: An example using the stroop task. *Psychol. Bull.* **1991**, *109*, 340–347, doi:10.1037/0033-2909.109.2.340.
47. Onagawa, R.; Shinya, M.; Ota, K.; Kudo, K. Risk aversion in the adjustment of speed-accuracy tradeoff depending on time constraints. *Sci. Rep.* **2019**, *9*, doi:10.1038/s41598-019-48052-0.
48. Adam, R.; Bays, P.M.; Husain, M. Rapid decision-making under risk. *Cogn. Neurosci.* **2012**, *3*, 52–61, doi:10.1080/17588928.2011.613988.
49. Ratcliff, R.; Thompson, C.A.; McKoon, G. Modeling individual differences in response time and accuracy in numeracy. *Cognition* **2015**, *137*, 115–136, doi:10.1016/j.cognition.2014.12.004.
50. Ratcliff, R.; McKoon, G. The Diffusion Decision Model: Theory and Data for Two-Choice Decision Tasks. *Neural Comput.* **2008**, doi:10.1162/neco.2008.12-06-420.
51. Voss, A.; Voss, J.; Lerche, V. Assessing cognitive processes with diffusion model analyses: A tutorial based on fast-dm-30. *Front. Psychol.* **2015**, *6*, doi:10.3389/fpsyg.2015.00336.
52. Voss, A.; Voss, J. A fast numerical algorithm for the estimation of diffusion model parameters. *J. Math. Psychol.* **2008**, *52*, 1–9, doi:10.1016/j.jmp.2007.09.005.
53. Aron, A.; Aron, E.N.; Smollan, D. Inclusion of Other in the Self Scale and the Structure of Interpersonal Closeness. *J. Pers. Soc. Psychol.* **1992**, *63*, 596–612, doi:10.1037/0022-3514.63.4.596.
54. Gächter, S.; Starmer, C.; Tufano, F. Measuring the closeness of relationships: A comprehensive evaluation of the “inclusion of the other in the self” scale. *PLoS ONE* **2015**, *10*, 1–19, doi:10.1371/journal.pone.0129478.
55. Cameron, L.; Rutland, A.; Brown, R.; Douch, R. Changing children's intergroup attitudes toward refugees: Testing different models of extended contact. *Child Dev.* **2006**, *77*, 1208–1219, doi:10.1111/j.1467-8624.2006.00929.x.
56. Uziel, L. Individual differences in the social facilitation effect: A review and meta-analysis. *J. Res. Pers.* **2007**, *41*, 579–601, doi:10.1016/j.jrp.2006.06.008.
57. Losier, G.F.; Vallerand, R.J.; Blais, M.R. Construction et validation de l'Échelle des Perceptions de Compétence dans les Domaines de Vie (EPCDV). *Sci. Comport.* **1993**, *23*, 1–16.
58. Bouffard, T.; Seidah, A.; McIntyre, M.; Boivin, M.; Vezeau, C.; Cantin, S. Mesure de l'estime de soi à l'adolescence: Version canadienne-française du Self-Perception Profile for Adolescents de Harter. *Can. J. Behav. Sci.* **2002**, *34*, 158–162, doi:10.1037/h0087167.
59. Plaisant, O.; Courtois, R.; Réveillère, C.; Mendelsohn, G.A.; John, O.P. Validation par analyse factorielle du Big Five Inventory français (BFI-Fr). Analyse convergente avec le NEO-PI-R. In *Annales Médico-Psychologiques, Revue Psychiatrique*; Elsevier Masson: Paris, France, **2010**; Volume 168, pp. 97–106, doi:10.1016/j.amp.2009.09.003.
60. Olivier, M.; Herve, M. The Big Five Questionnaire for Children (BFQ-C): A French validation on 8- to 14-year-old children. *Pers. Individ. Dif.* **2015**, *87*, 55–58, doi:10.1016/j.paid.2015.07.030.
61. Steinberg, L.; Monahan, K.C. Age Differences in Resistance to Peer Influence. *Dev Psychol.* **2007**, *43*, 1531–1543, doi:10.1037/0012-1649.43.6.1531.Age.
62. Herman, C.P. The social facilitation of eating. A review. *Appetite* **2015**, *86*, 61–73, doi:10.1016/j.appet.2014.09.016.
63. Van Belle, J.; Van Raalten, T.; Bos, D.J.; Zandbelt, B.B.; Oranje, B.; Durston, S. Capturing the dynamics of response variability in the brain in ADHD. *NeuroImage Clin.* **2015**, *7*, 132–141, doi:10.1016/j.nicl.2014.11.014.

64. Tamnes, C.K.; Fjell, A.M.; Westlye, L.T.; Østby, Y.; Walhovd, K.B. Becoming consistent: Developmental reductions in intraindividual variability in reaction time are related to white matter integrity. *J. Neurosci.* **2012**, *32*, 972–982, doi:10.1523/JNEUROSCI.4779-11.2012.
65. Bond, C. Social facilitation: A self-presentational view. *J. Pers. Soc. Psychol.* **1982**, *42*, 1042–1050, doi:10.1037/0022-3514.42.6.1042.
66. Gerardin, P.; Miquée, A.; Urquizar, C.; Péliesson, D. Functional activation of the cerebral cortex related to sensorimotor adaptation of reactive and voluntary saccades. *Neuroimage* **2012**, *61*, 1100–1112, doi:10.1016/j.NEUROIMAGE.2012.03.037.
67. Telzer, E.H. Dopaminergic reward sensitivity can promote adolescent health: A new perspective on the mechanism of ventral striatum activation. *Dev. Cogn. Neurosci.* **2016**, *17*, 57–67, doi:10.1016/j.dcn.2015.10.010.
68. Van Duijvenvoorde, A.C.K.; Peters, S.; Braams, B.R.; Crone, E.A. What motivates adolescents? Neural responses to rewards and their influence on adolescents' risk taking, learning, and cognitive control. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **2016**, *70*, 135–147, doi:10.1016/j.neubiorev.2016.06.037.
69. Newman, A.; Dickstein, R.; Gargan, M. Developmental effects in social facilitation and in being a model. *J. Psychol. Interdiscip. Appl.* **1978**, *99*, 143–150, doi:10.1080/00223980.1978.9921454.
70. Bevington, J.; Wishart, J.G. The influence of classroom peers on cognitive performance in children with behavioural problems. *Br. J. Educ. Psychol.* **1999**, *69*, 19–32, doi:10.1348/000709999157545.
71. Foulkes, L.; Blakemore, S.J. Is there heightened sensitivity to social reward in adolescence? *Curr. Opin. Neurobiol.* **2016**, *40*, 81–85, doi:10.1016/j.conb.2016.06.016.
72. Knoll, L.J.; Magis-Weinberg, L.; Speekenbrink, M.; Blakemore, S.J. Social Influence on Risk Perception During Adolescence. *Psychol. Sci.* **2015**, *26*, 583–592, doi:10.1177/0956797615569578.
73. Somerville, L.H. Sensitivity to social evaluation. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* **2013**, *22*, 121–127, doi:10.1177/0963721413476512.
74. Ansari, D.; De Smedt, B.; Grabner, R.H. Neuroeducation—A critical overview of an emerging field. *Neuroethics* **2012**, *5*, 105–117, doi:10.1007/s12152-011-9119-3.
75. Horvath, J.C.; Donoghue, G.M. A bridge too far-revisited: Reframing Bruer's Neuroeducation Argument for Modern Science of Learning Practitioners. *Front. Psychol.* **2016**, *7*, 377, doi:10.3389/fpsyg.2016.00377.
76. Rotellar, C.; Cain, J. Research, Perspectives, and Recommendations on Implementing the Flipped Classroom. *Am. J. Pharm. Educ.* **2016**, *80*, 34, doi:10.5688/ajpe80234.
77. Sanna, L.J. Self-efficacy theory: Implications for social facilitation and social loafing. *J. Pers. Soc. Psychol.* **1992**, *62*, 774–786, doi:10.1037/0022-3514.62.5.774.
78. Bhatia, P.; Delem, M.; Léone, J.; Boisoin, E.; Cheylus, A.; Gardes, M.L.; Prado, J. The ratio processing system and its role in fraction understanding: Evidence from a match-to-sample task in children and adults with and without dyscalculia. *Q. J. Exp. Psychol.* **2020**, *73*, 2158–2176, doi:10.1177/1747021820940631.
79. Huguet, P.; Galvaing, M.P.; Monteil, J.; Dumas, F. Social presence effects in the Stroop task: Further evidence for an attentional view of social facilitation. *J. Pers. Soc. Psychol.* **1999**, *77*, 1011–1025.
80. Huguet, P.; Barbet, I.; Belletier, C.; Monteil, J.; Fagot, J. Cognitive control under social influence in baboons. *J. Exp. Psychol. Gen.* **2014**, *143*, 2067–2073.
81. Normand, A.; Croizet, J.-C. Upward Social Comparison Generates Attentional Focusing When the Dimension of Comparison is Self-Threatening. *Soc. Cogn.* **2013**, *31*, 336–348, doi:10.1521/soco_2013_1004.
82. Tesser, A.; Millar, M.; Moore, J. Some Affective Consequences of Social Comparison and Reflection Processes: The Pain and Pleasure of Being Close. *J. Personal. Soc. Psychol.* **1988**, *54*, 49–61, doi:10.1037//0022-3514.54.1.49.

Avant-propos à la seconde étude du Chapitre ②

Cette première étude comportementale chez l'enfant et l'adulte nous a permis de vérifier que l'effet de FIS est bien retrouvé chez les enfants de 8 à 10 ans sur des tâches cognitives liées à l'éducation et que la force de cet effet est similaire à celle observée chez les adultes. Le contexte social apporte néanmoins un effet supplémentaire dans le groupe d'enfants, en les rendant moins variables dans leur vitesse de réponse, et en leur faisant adopter une stratégie similaire à celle des adultes, ce qui rattrape en partie leur retard développemental. Les résultats du modèle de Diffusion suggèrent aussi que la présence du partenaire affecte des processus mnésiques ou de planification motrice, et non des processus directement liés à la prise de décision.

Dans notre dernière étude IRMf nous utilisons les deux mêmes tâches de numérosité et de phonologie, adaptées aux conditions de l'IRMf. Nous voulons montrer l'implication à la fois des réseaux tâche-spécifique et des réseaux domaine-général, et identifier de potentielles différences d'activité ou de connectivité fonctionnelle au sein ou à travers ces réseaux, entre les enfants et les adultes, afin de mettre en évidence certaines spécificités développementales.

La présence d'un pair induit des changements d'activité dans des réseaux indépendants à la tâche, c'est-à-dire au sein des réseaux domaine-général chez les enfants et les adultes (article déposé dans *BioRxiv* et soumis à *NeuroImage*)

1 **Peer presence elicits task-independent changes within and**
2 **beyond the mentalizing network across children and adults**

3

4 **Leslie Tricoche¹, Denis Pélisson¹, Léa Longo², Eric Koun¹, Alice Poisson³, Jérôme**
5 **Prado^{2,*†} and Martine Meunier^{1,*†}**

6 IMPACT team, Lyon Neuroscience Research Center, INSERM, U1028; CNRS,
7 UMR5292; University Lyon, F-69000, France

8 ² EDUWELL team, Lyon Neuroscience Research Center, INSERM, U1028; CNRS,
9 UMR5292; University Lyon, F-69000, France

10 ³ Unité des pathologies du sommeil et équipe de recherche AESIO Santé unité de Saint
11 Etienne, Clinique médico chirurgicale mutualiste, Saint Etienne, France

12 † These authors contributed equally to this work as co-last authors.

13

14 * To whom correspondence may be addressed: martine.meunier@inserm.fr or
15 jerome.prado@univ-lyon1.fr

16

17 **Author Contributions:** D.P, M.M. and J.P. conceptualization; L.T., L.L., E.K. and A.P.
18 investigation; L.T., M.M. and J.P. formal analysis; M.M. and J.P. funding acquisition; and L.T.,
19 D.P., M.M. and J.P. writing.

20 **Competing Interest Statement:** The authors declare no competing interest.

21 **Classification:** Biological Sciences; Neuroscience

22 **Keywords:** peer influence; audience effect; children; literacy; numeracy.

23 **This PDF file includes:**

24 Main Text

25 Figures 1 to 6 (in color)

26 Tables 1 to 3

27

28 **Highlight**

- 29 • Basic math and reading skills were measured in children and adults.
30 • Participants were alternately observed and unobserved by a familiar peer.
31 • Behavior showed that children were as facilitated by peer observation as adults.
32 • fMRI data showed task-independent, observation-driven changes in mentalizing, attention,
33 and reward brain regions.
34 • All adults' neural changes were also found in children, except one located in right temporo-
35 parietal junction.

36 **Abstract**

37

38 There is ample behavioral evidence that others' mere presence can affect any behavior in human
39 and non-human animals, generally facilitating the expression of mastered responses while
40 impairing the acquisition of novel ones. Much less is known about i) how the brain orchestrates the
41 modulation of such a wide array of behaviors by others' presence and ii) when these neural
42 underpinnings mature during development. To address these issues, fMRI data were collected in
43 children and adults alternately observed and unobserved by a familiar peer. Subjects performed
44 two tasks. One, numerosity comparison, depends on number-processing brain areas, the other,
45 phonological comparison, on language-processing areas. Consistently with previous behavioral
46 findings, peer observation facilitated both tasks, and children's improvement was comparable to
47 adults'. Regarding brain activation, we found virtually no evidence of observation-driven changes
48 within the number- or language-related areas specific to each task. Rather, we observed the same
49 task-independent changes for both numerosity and phonological comparisons. This unique neural
50 signature encompassed a large brain network of domain-general areas involved in social cognition,
51 especially mentalizing, attention, and reward. It was also largely shared by children and adults. The
52 one exception was children's right temporoparietal junction, which failed to show the observation-
53 driven lesser deactivation seen in adults. These findings indicate that social facilitation of some
54 human education-related skills is i) primarily orchestrated by domain-general brain networks, rather
55 than by task-selective substrates, and ii) relatively mature early in the course of education, thus
56 having a protracted impact on academic achievements that may have heretofore been
57 underestimated.

58 1. Introduction

59 The presence of an observer affects behavior. Generally, it facilitates simple or mastered
60 responses while impairing complex or novel ones (Zajonc). A long history of psychology research
61 has demonstrated the ubiquity of this social facilitation-inhibition phenomenon across species,
62 observers, and behaviors (Bond and Titus; Guerin; van Meurs et al.). We share this fundamental
63 form of social influence with many -if not all- other animal species, including other primates such
64 as macaques (Reynaud et al.), but also songbirds (Vignal, Mathevon, et al.) or drosophilas
65 (Chabaud et al.). Actual observers embodied by friends (Ruddock et al.), strangers (Guerin), or
66 humanized robots (Woods et al.) trigger social facilitation-inhibition, but virtual observers
67 (Miyazaki), or even imagined ones (Hazem et al.), can induce it as well. All behaviors can be
68 changed by others' presence (positively or negatively, depending on the difficulty of the task they
69 are embedded into), including, in particular, the very eye movements and attention mechanisms
70 that guide vision, our primary window to the world (Liu and Yu; Tricoche, Ferrand-Verdejo, et al.;
71 Huguet et al.; Wykowska et al.). In contrast with this wealth of behavioral data, there is limited
72 knowledge on the neural mechanisms orchestrating others' presence effects on such a wide variety
73 of behaviors in so many species (Belletier et al.; Monfardini, Reynaud, et al.). Even less is known
74 about the emergence of the neural correlates of social facilitation-inhibition in children, although
75 others, especially peers, might be particularly important during development (Somerville;
76 Steinberg).

77 Social facilitation-inhibition is a lifelong phenomenon detectable as early as one year of age in
78 humans (Pearcey and Castro). Therefore, understanding the neural correlates of social facilitation-
79 inhibition during development has potential relevance to several domains including childhood
80 obesity (Higgs and Thomas), adolescent risk-taking (Telzer, Rogers, et al.), and education (van
81 Duijvenvoorde et al.). Because peers' influences can have staggering dramatic consequences on
82 adolescents' health and life, much of the effort has heretofore focused on understanding the neural
83 correlates of peers' influences on adolescent decision making (Hartley and Somerville). Interest is
84 nevertheless emerging for the exploration of peers' influences on cognitive skills relevant to
85 education (Dumontheil et al.). Given peers omnipresence at school, a better understanding of peer
86 presence effects on cognition could provide useful insights to educators about when to minimize,
87 or on the contrary, maximize peers' presence during learning in order to improve academic
88 achievements.

89 At least two different neural mechanisms may explain social facilitation-inhibition remarkable
90 ubiquity across ages, behaviors and species. One is that others' presence might modify neural
91 activity in task-specific networks. All animals having congeners, it could indeed be adaptive for

92 evolution to endow every neural system, whether sensory, motor or cognitive, immature or mature,
93 with some capacity to process relevant social information (Ferrari et al.). Several lines of evidence
94 from research in non-human animals support this hypothesis. In monkeys, for example, a
95 congener's presence changes activity in the fronto-parietal network subserving an attentional task
96 (Monfardini, Redoute, et al.), but also in the dorsolateral prefrontal neurons encoding a visuo-motor
97 task (Demolliens et al.). In songbirds, a congener's presence affects early gene activation in
98 auditory areas when the bird is listening and in motor areas when the bird is singing (Woolley et
99 al.; Ritters et al.; Vignal, Andru, et al.; Menardy et al.; Hessler and Doupe; Woolley). Some human
100 neuroimaging data are also compatible with the idea that peer presence affects task-specific
101 regions. Being observed changes activity in the (adult's) inferior parietal region controlling object
102 grasping during a fine grip motor task (Yoshie et al.), whereas it affects the (adult's and
103 adolescent's) dorsolateral prefrontal region controlling relational integration during a complex
104 reasoning task (Dumontheil et al.). In adolescents, being observed by a peer enhances the
105 pleasure of risk-taking and the associated activity in the ventral striatal region controlling reward
106 processing (Albert et al.; Chein et al.; Van Hoorn et al.). Thus, several studies in human and non-
107 human animals support the hypothesis that peer-presence effects on behavior might be mediated
108 by task-specific neural systems.

109 Another possibility, however, is that others' presence exerts its influence via one or several domain-
110 general neural systems irrespective of the task. This could especially hold for primates, whose
111 brain is thought to include several domain-general networks dedicated to processing social
112 information (Rogier B Mars et al.). Specifically, social presence effects in humans have been
113 associated with our species' outstanding mentalizing abilities (Hamilton and Lind). Mentalizing is
114 the ability to infer others' states-of-mind, such as their desires, intentions, or beliefs (Frith and Frith;
115 Blakemore). Explicit mentalizing is generally considered to mature at around 4 years of age, but
116 implicit mentalizing is present by 15 months of age (Kovács et al.). The core mentalizing network
117 identified in the brain across a variety of tasks and stimuli includes four regions: the medial
118 prefrontal cortex (mPFC), the temporo-parietal junction (TPJ), the precuneus/posterior cingulate
119 cortex (PreC/PCC) and the middle temporal gyrus (MTG) (Preckel et al.; van Veluw and Chance).
120 This network is developing early in life, before school age, and is relatively stable across late
121 childhood, adolescence, and adulthood (Fehlbaum et al.; Richardson et al.). Changes in one or
122 more nodes of this network have been reported in several neuroimaging studies that investigated
123 the effects of peer-presence on various behaviors. This holds true for adolescents observed while
124 taking risks (van Hoorn et al.; Chein et al.; Telzer, Ichien, et al.), making prosocial decisions (Van
125 Hoorn et al.), or engaging in complex reasoning (Dumontheil et al.), as well as for adults observed
126 during risk-taking (Beyer et al.), skilled motor performance (Chib et al.) or embarrassing failures
127 (Müller-Pinzler et al.). It is therefore possible that humans mentalize about the thoughts of the

128 observer, even when such mentalizing is not explicitly required. This would be associated with the
129 systematic recruitment of the brain mentalizing network, irrespective of the task at hand. It is
130 interesting to note that some animal data are also compatible with the idea that neural changes
131 produced by a congener's presence extend beyond task-specific substrates. Chicks, for example,
132 show a dissociation of the brain regions controlling foraging vs. the social facilitation of foraging
133 (Xin et al.). Also, despite its 100,000-neuron brain, the drosophila's uses two distinct brain networks
134 to encode long-lasting olfactory memories, one when flies are tested alone, the other when they
135 are tested in the presence of other flies (Muria et al.). Overall, studies in humans and non-human
136 animals may also support the hypothesis that peer-presence effects on behavior are mediated by
137 a domain-general neural system such as the mentalizing network.

138 Critically, the two possible neural accounts of social facilitation-inhibition make different predictions
139 when different tasks have non-overlapping neural substrates. According to the task-specific theory,
140 the effect of peer presence on brain activity depends on the task at hand and is localized in task-
141 specific brain regions. According to the domain-general theory, the effect of peer presence on brain
142 activity is independent of the task at hand and is localized in a domain-general network (such as
143 the mentalizing network). To the best of our knowledge, such a paradigm with two different tasks
144 was used in only one previous neuroimaging study of peer presence effects (Smith et al.).
145 Adolescents (15 to 17-year-old) alternatively performed a gambling, risk-taking task, and a go/no-
146 go, response inhibition task, either unobserved or under the belief that an anonymous peer was
147 watching. The go/no-go task did not activate, however, the typical brain substrates of response
148 inhibition, making a cross-task comparison difficult. So, a successful two-task comparison of peer
149 presence effects neural underpinnings is still lacking.

150 To test between the task-specific and domain-general accounts of social facilitation-inhibition, we
151 used here functional magnetic resonance imaging (fMRI) to measure the effect of peer presence
152 on the neural mechanisms underlying two basic tasks in children and adults: numerosity
153 comparison and phonological comparison. Both tasks are foundational to humans' math and
154 reading skills (Phillips et al.; Starr et al.). Numerosity comparison consists in comparing quantities
155 using approximate representations of numbers without relying on counting or numerical symbols
156 (Dehaene). It is an early-developing numerical skill, detectable as early as 6 months of age, that
157 has been found to predict mathematics achievement (Starr et al.; Hyde et al.). Phonological
158 comparison consists in comparing the sound structure of words (Phillips et al.). It is an early-
159 acquired language skill, taught in preschool (Qi and O'Connor), that predicts reading achievement
160 (Ehri et al.). In both the developing and the mature brain, numerosity comparisons involve brain
161 areas supporting the representation of magnitudes in the intraparietal sulcus and posterior superior
162 parietal lobule, while phonological comparison involves language-related areas in the inferior

163 frontal and the middle temporal gyri (Prado, Mutreja, Zhang, et al.; Prado, Mutreja, and Booth). In
164 addition, these two types of comparison are at least as much facilitated by the presence of a peer
165 in 8 to 10-year-old fourth-graders as in adults (Tricoche, Monfardini, et al.).

166 The fact that both numerosity and phonological comparisons are sensitive to peer presence,
167 despite distinct neural substrates, makes them well suited to test between the task-specific and
168 domain-general accounts of social facilitation-inhibition. Furthermore, testing children and adults
169 provides us with the opportunity to evaluate whether the neural mechanism underlying effects of
170 peer presence change with age and expertise with the task. Here we compare 10 to 13-year-olds
171 to young adults to determine whether the neural correlates of peer presence effects are already
172 mature during the pivotal period between elementary and middle school, i.e., between the end of
173 childhood and the beginning of adolescence. Neural changes elicited by familiar peer presence
174 were analyzed across tasks and ages using regions-of-interest (ROI) analyses to assess changes
175 within task-specific substrates, as well as whole-brain analyses to assess changes in domain-
176 general networks, especially those dedicated to mentalizing (Amft et al.; Frith and Frith;
177 Blakemore).

178 2. Materials and Methods

179

180 2.1. Participants

181 Participants were pairs of familiar, non-kin, agemates (± 2 years), recruited via web posting. They
182 included 17 pairs of children (15/34 females) with a mean age of 11 years (range: 10-13 years) and
183 12 pairs of adults (16/24 females) with a mean age of 23 years (range: 20-29 years). Standardized
184 Intellectual Quotient (IQ) was as assessed by the Nouvelle Echelle Métrique de l'Intelligence
185 (Cognet and Bachelier) in children and by the average of the matrix reasoning and similarities
186 subtests of the Wechsler Abbreviated Scale of Intelligence (*WAIS-IV Wechsler Adult Intelligence*
187 *Scale 4th Edition*) in adults. IQs were in the normal to superior range (children, mean: 114.3, range:
188 76-141; adults, mean: 99.8, range: 83-115). Closeness scores, as assessed by the 7-point,
189 Inclusion of Other in the Self scale (Aron et al.), reached scores ≥ 4 (children, mean: 5.94, range:
190 3-7; adults: mean: 5.54, range: 3-7), typical of close partners such as best friends (Gächter et al.;
191 Myers and Hodges).

192 Nine children and one adult were discarded due to claustrophobia, sleepiness, joystick malfunction,
193 misunderstood instructions, or excessive motion in the scanner. One of the remaining children had
194 missing fMRI data and one of the remaining adult had missing behavioral data due to recording
195 issues. The final samples of subjects therefore comprised 25 children and 22 adults for behavioral
196 analyses, and 24 children and 23 adults for fMRI analyses. All participants were native French

197 speakers, had no visual deficit, no MRI contra-indications and no history of neurological and
198 psychiatric disorder. The study was conducted according to the guidelines of the Declaration of
199 Helsinki, and approved by the CPP Sud Est II Ethics Committee on November 7, 2018
200 (ClinicalTrials.gov Identifier: NCT03453216). Informed consent was obtained from all subjects
201 involved in the study or their parents. Each participant received a 20€-per-hour compensation for
202 her/his time.

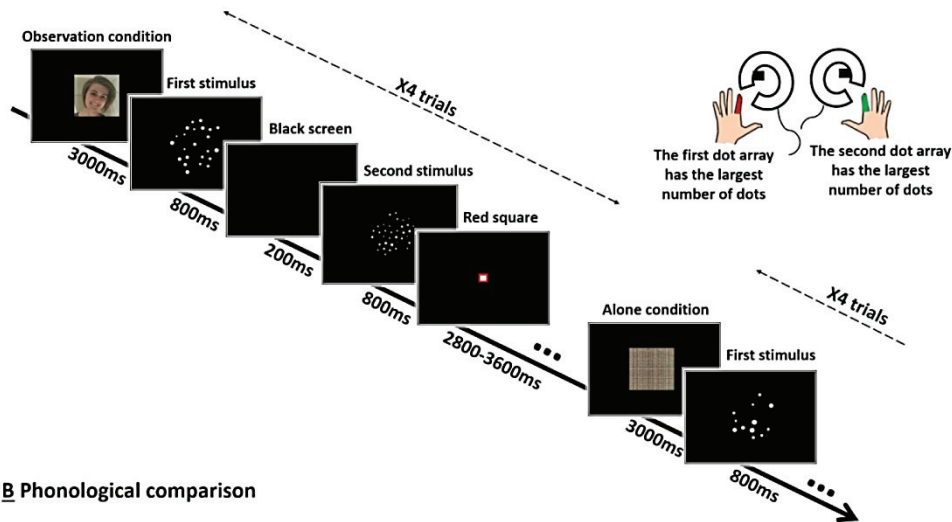
203 **2.2. Session timeline**

204 During the scanning session, participants first performed the numerosity comparison task (Figure
205 1A), and then the phonological comparison task (Figure 1B), in two successive functional runs of
206 approximately 12 minutes each. A pause was provided halfway through each functional run,
207 which the participant ended at her/his convenience by pressing a button on one of the joysticks.
208 The two functional runs were separated by an 8-minute anatomical T1 scan, and followed by a 9-
209 minute resting state scan that is not analyzed in the present paper. Eight blocks of fixation, during
210 which participants had to look at a fixation cross for 16,800ms, were randomly interspersed among
211 the task blocks of each functional run.

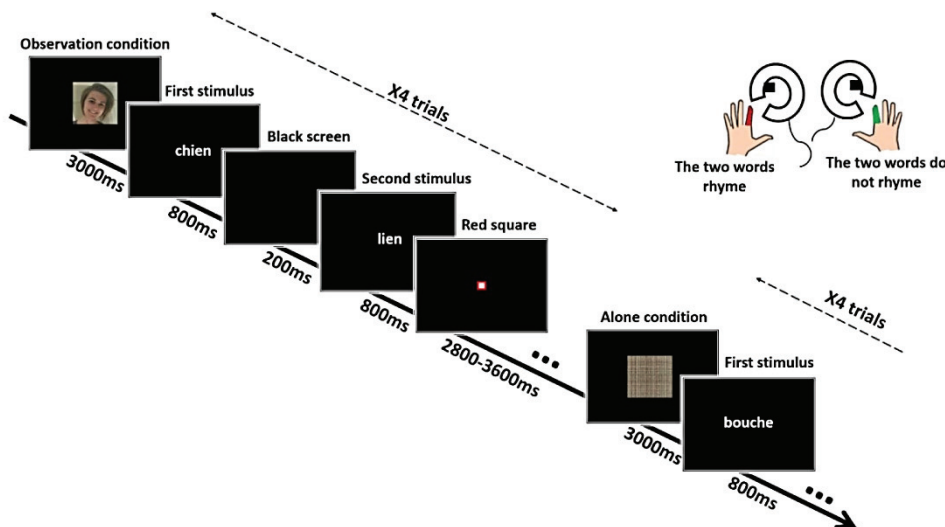
212 **2.3. Trial sequence**

213 Both tasks were programmed using the Presentation® software (www.neurobs.com accessed on
214 15 December 2021). The stimuli were projected onto a screen viewed by the participant through a
215 mirror attached to the head coil. For each trial, two stimuli (two dot arrays for numerosity
216 comparisons; two words for phonological comparisons) appeared one after the other for 800ms
217 each, with a 200ms delay in between. A red square then appeared for a randomly varying duration
218 of 2,800ms, 3,200ms or 3,600ms. Participants had to decide which array contained the largest
219 number of dots (numerosity comparison; Figure 1A) or whether the two words rhymed or not
220 (phonological comparison; Figure 1B). They were asked to respond as fast and accurately as
221 possible as soon as the second stimulus appeared and before the red square turned off.
222 Participants pressed a button of the joystick in their left hand if the first dot array had the largest
223 number of dots or if the two words rhymed. They pressed a button of the joystick in their right hand
224 if the second dot array had the largest number of dots, or if the two words did not rhyme.

A Numerosity comparison



B Phonological comparison



225

226 **Figure 1: Experimental tasks.** Trial time course (from top to bottom) was the same for numerosity
227 (A) and phonological comparisons (B). At the beginning of each block of 4 trials, an original or
228 scrambled version of a headshot of the observer indicated the condition for the block: observation
229 or alone condition, respectively. Two stimuli were successively presented for 800ms each,
230 separated by a 200ms-interval. Participants had to decide which of the dot arrays had the largest
231 number of dots (A) or whether the two words rhymed or not (B), and to respond as fast and

8

232 accurately as possible, using either the left or the right index finger, as soon as the second stimulus
233 appeared and before the red square turned off.

234

235 **2.4. Stimuli**

236 Dot arrays were created while controlling for differences in the cumulative surface area and in the
237 distribution of dot sizes (Gebuis and Reynvoet). An array could contain 12, 18, 24 or 36 dots.
238 Comparison difficulty varied with the ratio of the number of dots between the two arrays. The higher
239 the ratio, the greater the difficulty. Comparisons involved a 0.33 ratio (12 dots vs. 36 dots), a 0.5
240 ratio (18 dots vs. 36 dots or 12 dots vs. 24 dots), a 0.67 ratio (24 dots vs. 36 dots or 12 dots vs. 18
241 dots), or a 0.75 ratio (18 dots vs. 24 dots). The task was divided into 24 blocks of 4 trials each, for
242 a total of 96 trials. There were 12 easy blocks involving small ratios (i.e., 0.33 and 0.5) and 12
243 difficult blocks involving large ratios (i.e., 0.67 and 0.75), pseudo-randomly ordered during the task.
244 The first dot array contained the larger number of dots in half of the trials, while in the other half of
245 the trials it contained the smaller number of dots. A given pair of stimuli was presented only once.
246 The task began with 8 practice trials (4 per ratio) that were not included in the analyses.

247 Words contained 3 to 8 letters. Comparison difficulty varied with the congruence or incongruence
248 of the spelling and phonology of the two successively presented words. In half of the trials, the two
249 words had congruent orthography and phonology, i.e., they had identical spelling and sounded the
250 same (e.g., sac-lac [sak-lak]), or they had a different spelling and sounded different (e.g., jeu-doux
251 [ʒœ-du]). In the other half of the trials, the two words had incongruent orthography and phonology,
252 i.e., they had a different spelling and sounded the same (e.g., dos-taux [do-to]), or they had identical
253 spelling and sounded different (e.g., tapis-iris [tapi-iris]). The phonological comparison task was,
254 like the numerosity comparison task, divided in 24 blocks of 4 trials each, for a total of 96 trials.
255 There were 12 easy blocks involving congruent trials and 12 difficult blocks involving incongruent
256 trials, pseudo-randomly ordered during the task. Each word was presented only once during the
257 task. Words presented over two successive trials could not have the same phonology, orthography
258 or be semantically related. The two words rhymed in half of the trials, while they did not rhyme in
259 the other half of the trials. As for numerosity comparison, the task began with 8 practice trials (4
260 congruent, 4 incongruent) that were not included in the analyses.

261 **2.5. Observation versus Alone conditions**

262 For each pair, each subject alternatively took the actor and the observer roles. While the actor was
263 lying inside the MR scanner, the observer was sitting in an adjacent room, facing a computer
264 screen. The observer's computer screen displayed filler videos (Alone condition) or the live video
265 streams of three cameras placed inside the scanner: one filming the actor's body, one filming the

266 actor's eyes, and one filming what the actor saw on her/his screen (Observation condition). The
267 two conditions alternated every other 4-trial block, always starting with the Alone condition, up to a
268 total of 24 blocks (96 trials) per task.

269 The actor was informed about the forthcoming condition at the beginning of each 4-trial block by
270 displaying the observer's picture for 3,000ms, either in a scrambled version (Alone condition), or in
271 its original form (Observation condition). During the 8-minute anatomical T1 scan in between the
272 two tasks, actor and observer could see each other via video cameras as a reminder for the actor
273 of the observer's actual presence in the adjacent room. During acquisition, the experimenters
274 remained out of sight in the scanner's monitoring room (whose window overlooking the scanner
275 was obstructed by a curtain) and refrained from any unnecessary verbal contact with either the actor
276 or the observer during the scanning session in order to minimize third-party presence.

277 **2.6. Behavioral analyses**

278 R (RStudio, v.1.0.136) and SYSTAT (v13) were used to analyze the subjects' accuracy (% of
279 correct responses) and their speed during correct responses (reaction times, RTs, calculated as
280 the time separating the appearance of the second stimulus from the button press). Scores for each
281 task were averaged across all 24 blocks of four trials. These averages were then analyzed using
282 three-way ANOVAs with the between-subject factor Age (Children, Adults) and the within-subject
283 factors Condition (Observation, Alone) and Task (Numerosity comparison, Phonological
284 comparison). We also calculated, for each subject and each task, the performance gain produced
285 by observation in accuracy and speed relative to the alone condition ($(\text{Observation} - \text{Alone}) / \text{Alone} * 100$). We then used one-tailed Student's t-tests to determine whether the group mean
287 gain was significantly greater than 0, i.e., reflected the expected social facilitation. Peer presence
288 effect size was estimated as earlier (Tricoche, Monfardini, et al.), using Cohen's d (d_z for dependent
289 samples) and common language effect size (CL).

290 **2.7. MRI data acquisition**

291 MRI scans were obtained from a MAGNETOM Prisma 3.0 T scanner (Siemens Healthcare,
292 Erlangen, Germany) at the Lyon Primage neuroimaging platform (CERMEP, Imagerie du vivant,
293 Lyon, France). The fMRI blood oxygenation level-dependent (BOLD) signal was measured with a
294 susceptibility weighted single-shot echo planar imaging (EPI) sequence. The following parameters
295 were used: TR = 2,000 ms, TE = 24 ms, flip angle = 80°, matrix size = 128 x 120, field of view =
296 220 x 206 mm, voxel size = 1.72 x 1.72 mm, slice thickness = 3 mm (0.48 mm gap), number of
297 slices = 32. Between the two functional runs, a high resolution T1-weighted 3D structural image
298 was acquired for each participant (TR = 3,000 ms, TE = 2.93 ms, flip angle = 8°, matrix size = 320
299 x 280 mm, field of view = 280 x 320 mm, slice thickness = 0.8 mm, number of slices = 160).

300 **2.8. fMRI data analyses**

301 *2.8.1. Preprocessing*

302 Data analysis was performed using SPM12 (www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm accessed on 15 September
303 2021). Functional images were corrected for slice acquisition delays, spatially realigned to the first
304 image of the first run to correct for head movements, and spatially smoothed with a Gaussian filter
305 equal to twice the voxel size (4 x 4 x 7 mm³ full width at half maximum). Functional image runs
306 were inspected using ArtRepair ([cibsr.stanford.edu/tools/human-brain-project/artrepair-
307 software.html](http://cibsr.stanford.edu/tools/human-brain-project/artrepair-software.html) accessed on 15 September 2021); functional volumes with a global mean intensity
308 greater than 3 standard deviations from the average of the run or a volume-to-volume motion
309 greater than 2 mm were identified as outliers and substituted by the interpolation of the 2 nearest
310 non-repaired volumes. Finally, functional images were coregistered with the segmented anatomical
311 image and normalized into the standard Montreal Neurological Institute (MNI) space (normalized
312 voxel size: 2 x 2 x 3.5 mm³).

313 *2.8.2. Processing*

314 Event-related statistical analysis was conducted using the general linear model (GLM). Activation
315 was modeled as epochs with onset time locked to the presentation of the first stimulus in each trial
316 and with a duration of 2 seconds. Fixation periods were modeled as 16 seconds blocks. All trials
317 (including correct, incorrect and miss trials) were sorted according to Task, Condition and trial type
318 (e.g., ratio for numerosity comparison, congruency for phonological comparison). Fixation blocks
319 were modeled in a separate regressor for each task. Finally, two regressors of no-interest (one per
320 task, including instructions, breaks, and picture display of the observation/alone conditions) were
321 added in the model. All epochs were convolved with a canonical hemodynamic response function
322 (HRF). The time series data were high-pass filtered (1/128 Hz), and serial correlations were
323 corrected using an autoregressive AR (1) model.

324 *2.8.3. Whole-brain analyses*

325 Voxel-wise parameter estimates obtained for each subject were entered into random effect (RFX)
326 analyses in order to identify regions exhibiting main effects and interactions involving the Age, Task,
327 and/or Condition factors. Group-wise statistical maps were thresholded for significance using a
328 voxel-wise probability threshold of $p < 0.001$ (uncorrected) and a cluster-wise probability threshold
329 of $p < 0.05$ (FWE corrected for multiple comparisons).

330 *2.8.4. ROI analyses of the task-specific substrates*

331 Task-specific ROIs were defined across groups and condition based on the main effect of task at
332 the whole-brain level. Specifically, numerosity ROIs were defined using the contrast of numerosity
333 comparison versus phonological comparison, while phonology ROIs were defined using the

334 contrast of numerosity comparison versus phonological comparison. For each map, we excluded
335 voxels for which task-related activity was not also significantly greater than activity during fixation.
336 ROIs were defined as the intersection of 10 mm radius spheres centered on the local maximum of
337 each cluster (using the SPM toolbox Marsbar) with the corresponding thresholded statistical map.
338 Activity (calculated with respect to the fixation baseline) was averaged across all voxels of each
339 ROI. These average values were then analyzed using four-way ANOVAs to assess the effects on
340 task-specific neural activity of the between-subject factor Age (Children, Adults) and the within-
341 subject factors Task (Numerosity comparison, Phonological comparison), Condition (Observation,
342 Alone) and ROI. Statistical significance was set at $p < 0.05$.

343 *2.8.5. Complementary psychophysiological interaction (PPI) analysis*

344 Our main analyses identified a right TPJ cluster as the only area that was more activated in adults
345 than children under peer observation (see Results section). Thus, we performed a whole-brain
346 psycho-physiological interaction (PPI) analysis to identify brain regions whose coupling with this
347 region was modulated as a function of Condition (Observation/Alone). The seed was defined as
348 the entire cluster found in the Age x Condition interaction of the whole-brain analysis (coordinates
349 of the peak: 58, -26, 10; Table 3). We estimated a GLM that included 3 regressors for each task: a
350 physiological regressor corresponding to the entire time series of the cluster over the whole task,
351 a psychological regressor for the Observation > Alone contrast, and the PPI regressor reflecting
352 the interaction between the psychological and physiological regressors. The model also included
353 two regressors of no interest (one per task).

354 **3. Results**

355

356 **3.1. Behavioral data: Task and Age effects**

357 Making phonological comparisons took longer than making numerosity comparisons
358 ($F(1,45)=177.3$, $p < 0.001$, $\eta_p^2=0.80$), but accuracy was comparable in the two tasks ($F(1,45)=0.2$,
359 n.s.). Children's expectedly performed worse than adults. Their responses were less accurate
360 ($F(1,45)=5.22$, $p=0.03$, $\eta_p^2=0.10$) and slower ($F(1,45)=10.9$, $p=0.002$, $\eta_p^2=0.19$) than adults'.
361 Children's developmental lag behind adults was more pronounced for phonological than for
362 numerosity comparisons (Age x Task interaction: RTs, $F(1,45)=7.73$, $p=0.008$, $\eta_p^2=0.15$; percent
363 correct responses, $F(1,45)=6.22$, $p=0.02$, $\eta_p^2=0.12$).

364 **3.2. Behavioral data: Condition effect**

365 For accuracy, we found a main effect of Condition ($F(1,45)=7.31$, $p=0.01$, $\eta_p^2=0.14$), indicating that
366 observation improved accuracy. This effect was qualified by a Condition x Age x Task interaction

367 (F(1,45)=4.04, $p=0.05$, $\eta_p^2=0.08$), as this social facilitation was detectable (at least marginally) in
368 all cases, i.e., children's numerosity comparisons (Alone: 90%, Observation: 92%, gain 2%,
369 $t(24)=2.29$, $p=0.03$), children's phonological comparisons (Alone: 88%, Observation: 90%, gain 2%,
370 $t(24)=1.41$, $p=0.08$), and adults' phonological comparisons (Alone: 93%, Observation: 96%, gain
371 4%, $t(21)=3.01$, $p=0.007$), except adults' numerosity comparisons (Alone: 93%, Observation: 91%).
372 Cohen's d_z respectively estimated the three positive peer presence effects as medium- and small-
373 sized effects of 0.52 and 0.28 for children, and as a medium-sized effect of 0.65 for adults. The
374 corresponding CL effect sizes, which give the probability for a score randomly selected from the
375 observed condition to be better than a score randomly selected from the unobserved condition,
376 were: 70% and 61% for children, and 74% for adults.

377 For RTs, we found a Condition x Task interaction (F(1,45)=8.05, $p=0.007$, $\eta_p^2=0.15$). Peer
378 observation had no effect on phonological comparisons (Children: Alone 1324ms, Observation
379 1381ms; Adults: Alone 988ms, Observation 986ms), but did fasten numerosity comparisons. This
380 held true in both children (Alone 894ms, Observation 862ms, gain 3%, $t(24)=1.71$, $p=0.05$) and
381 adults (Alone 689ms, Observation 664ms, gain 3%, $t(21)=3.24$, $p=0.002$). Cohen's d_z estimated
382 these peer presence effects as a small-sized effect of 0.14 for children and a medium-sized effect
383 of 0.73 for adults. The corresponding CL effect sizes amounted to 55% for children and 77% for
384 adults.

385 To summarize, behavioral data showed the expected social facilitation during observed relative to
386 unobserved trials. Irrespective of age, the improvement under peer observation took the form of
387 faster numerosity comparisons and more accurate phonological comparisons. Children additionally
388 showed more accurate numerosity comparisons.

389 **3.3. fMRI data: ROI analyses**

390 The ROI analyses identified seven clusters as task-specific neural substrates (all F 's(1,135)>40,
391 all p 's<0.001, $\eta_p^2>0.23$; Table 1, Figure 2). These clusters were consistent with earlier fMRI data
392 obtained using the same tasks (Prado, Mutreja, Zhang, et al.; Prado, Mutreja, and Booth).

393 There were four numerosity ROIs (see Methods): the right IPS/SPL, the right and left posterior
394 Insula, the left STG, and the left postcentral gyrus. There were two phonological ROIs (see
395 Methods): one in the left IFG, the other in the left ITG. A main effect of Condition was found on
396 ROIs (F(1,1215)=4.43, $p=0.03$), but without any interaction with Task, Age or ROI. Yet, post-hoc

397 tests revealed a significant Condition effect only on the left IFG ($p=0.04$) and a marginal effect on
 398 the left postcentral gyrus ($p=0.07$).

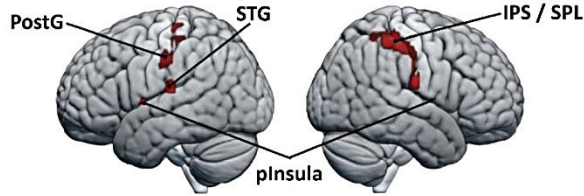
399 To summarize, ROI analyses provided little support to the task-specific account of peer presence
 400 effect. Considered together, ROIs showed an increase in activation under observation, but post-
 401 hoc tests revealed that this effect was significant only for one neural substrate of phonological
 402 comparisons, the left IFG. In absence of Condition x Task interaction, this increase could not be
 403 considered as reliably task-selective, i.e., as significantly greater for phonological than numerosity
 404 comparisons.

405

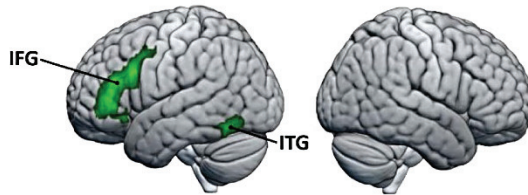
Table 1. MNI (Montreal Neurological Institute) coordinates of the seven brain regions showing a main Task effect.

Anatomical location	MNI coordinates (mm)			Z score	Cluster size (voxels)
	x	y	z		
<i>Numerosity comparison > Phonological comparison</i>					
Right Superior Parietal Lobule / Intra Parietal Sulcus	32	-40	34	4.94	616
Right Posterior Insula	46	-4	13	4.55	108
Left Posterior Insula	-44	-2	10	5.45	207
Left Superior Temporal Gyrus	-58	-24	13	4.64	199
Left Postcentral Gyrus	-38	-26	55	3.93	94
<i>Phonological comparison > Numerosity comparison</i>					
Left Inferior Frontal Gyrus	-48	36	2	6.93	1244
Left Inferior Temporal Gyrus	-50	-56	-15	7.06	317

A Numerosity comparison > Phonological comparison



B Phonological comparison > Numerosity comparison



406

407

408 **Figure 2.** Task-specific substrates selectively activated by (A) numerosity comparisons *versus*
409 (B) phonological comparisons.

410

411 **3.4. fMRI data: Whole-brain analyses, Condition effect**

412 Across both groups and both tasks, no main of effect of Condition was observed in the Alone >
413 Observation contrast. Rather, the neural correlates of peer presence effects were revealed by the
414 whole-brain Observation > Alone contrast, which identified eleven clusters (Table 2, Figure 3A).
415 Associated Beta values (Figure 3B) showed that the most frequent change took the form of a lesser
416 deactivation in the observation than in the alone condition. This concerned the three nodes of the
417 mentalizing network, the mPFC, the TPJ, and the Prec/PCC region, as well as the left MTG, right
418 precentral gyrus PreG, and right posterior occipital gyrus (POG). Greater activation in the
419 observation compared to the alone condition was also observed. This pattern was found in the right
420 VS, the left IFG, the Middle Cingulate Gyrus (MCC), and a cluster involving the left frontal eye field
421 (FEF) and extending into the precentral gyrus (PreG).

422

423

424

425

426

427

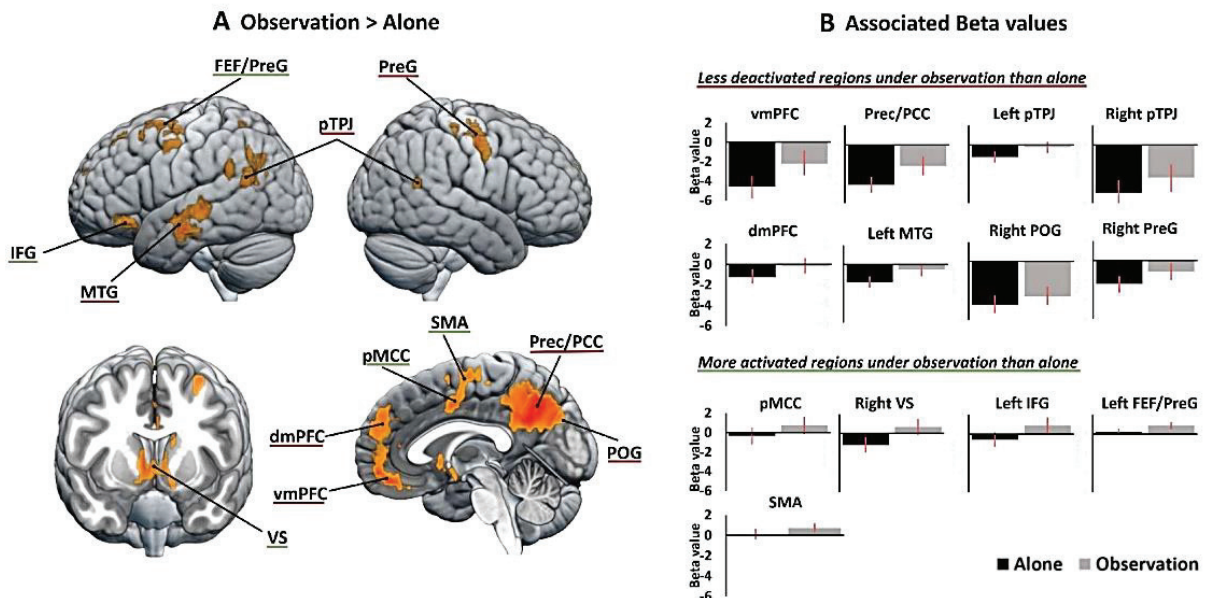
15

428 **Table 2.** MNI coordinates of the brain regions showing a main Condition effect

429

Anatomical location	MNI coordinates (mm)			Z score	Cluster size (voxels)
	x	y	z		
<i>Observation > Alone</i>					
Ventro-Medial Prefrontal Cortex	-2	54	-15	4.93	975
Dorso-Medial Prefrontal Cortex	10	60	24	4.43	
Right Precentral Gyrus	48	-6	52	4.77	403
Precuneus and Posterior Cingulate Cortex	-12	-52	34	5.42	2549
Left posterior Temporo-Parietal Junction	-46	-48	30	4.43	654
Right posterior Temporo-Parietal Junction	56	-50	16	3.87	146
Left Middle Temporal Gyrus	-62	-14	-18	4.92	379
Right Posterior Occipital Gyrus	22	-82	30	3.87	111
Left Inferior Frontal Gyrus	-48	36	-15	4.10	75
Left Frontal Eye Field / Precentral Gyrus	-28	-2	41	4.50	741
Posterior Middle Cingulate Gyrus	-2	0	41	4.33	570
Supplementary Motor Area	10	0	62	4.24	
Right Ventral Striatum	8	6	2	4.47	264

430



16

431

432

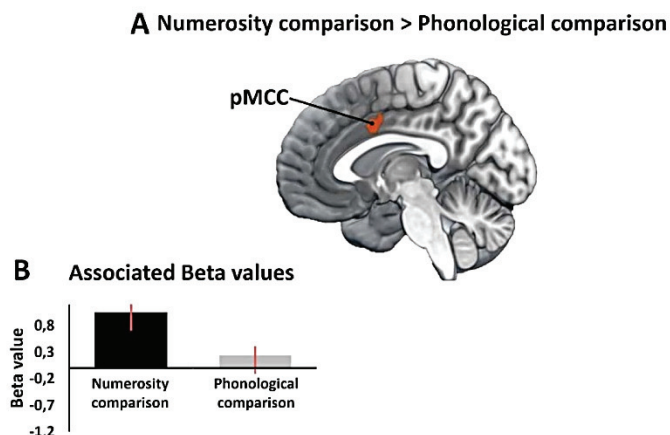
433 **Figure 3:** Brain regions activated in the Observation > Alone contrast across Age and Task. (A)
434 Location of activated brain regions. (B) Associated Beta values of less deactivated regions
435 (vmPFC, dmPFC, Prec/PCC, pTPJ, left MTG, right POG and right PreG) and more activated
436 regions (pMCC, SMA, right VS, left IFG and left FEF/PreG) during observed relative to unobserved
437 trials.

438

439 3.5. fMRI data: Whole-brain analyses, Condition x Task interaction

440 Only one cluster of the large network modulated by peer observation showed a Condition x Task
441 interaction (Figure 4). Located in the posterior part of the MCC ([2 2 41], Z=3.92), it displayed
442 increased activation under observation for numerosity but not phonological comparisons.

443



444

445

446 **Figure 4.** Brain activation in the Observation > Alone contrast interacting with Task. A single area
447 (posterior MCC) showed increased activation under observation for numerosity but not
448 phonological comparisons.

449

450

451 **3.6. fMRI data: Whole-brain analyses, Condition x Age interaction**

452 When adults were considered separately (Table 3), the brain regions identified by the Observation
 453 > Alone were the same as those described above for all subjects taken together. When children
 454 were considered separately, only one cluster survived the threshold: the Prec and nearby SPL
 455 (Figure 5B). This was also the sole cluster revealed by a conjunction analysis across adults and
 456 children for the Observation > Alone contrast (Figure 5B). However, all but one of the adults'
 457 clusters were observed in children with a lower ($p=0.005$) and uncorrected statistic level (Figure
 458 5C).

459 The one exception to the close resemblance between children and adults was a cluster located
 460 close to the right pSTS, in a region defined by Mars et al. in 2012 (Rogier B. Mars, Sallet, et al.) as
 461 the anterior part of TPJ (aTPJ, [58 -26 10], $Z=4.79$). This region stood out as the only node of the
 462 large network modulated by peer observation showing a significant Condition x Age interaction.
 463 Associated Beta values showed that the right aTPJ was less deactivated in observed than
 464 unobserved trials in adults, but not in children (Figure 5A). There was no Condition x Age x Task
 465 interaction, indicating that this developmental difference held for both tasks.

466

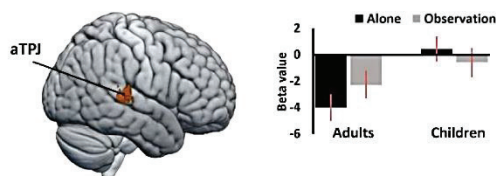
Table 3. MNI coordinates of the brain regions showing a main Condition effect in analyses conducted separately for Adults and Children

Anatomical location	MNI coordinates (mm)			Z score	Cluster size (voxels)
	x	y	z		
<i>Observation > Alone & Adults > Children</i>					
Right posterior Superior Temporal Sulcus (incl. anterior Temporo-Parietal Junction)	58	-26	10	4.79	126
<i>Observation > Alone in Adults only</i>					
Bilateral Superior Frontal cortex	0	44	30	4.31	235
(incl. medial Prefrontal Cortex) (two clusters)	10	60	24	4.07	54
Left Inferior Frontal Gyrus	-46	18	20	4.01	152
Left Precentral Gyrus	-50	-10	48	3.73	73

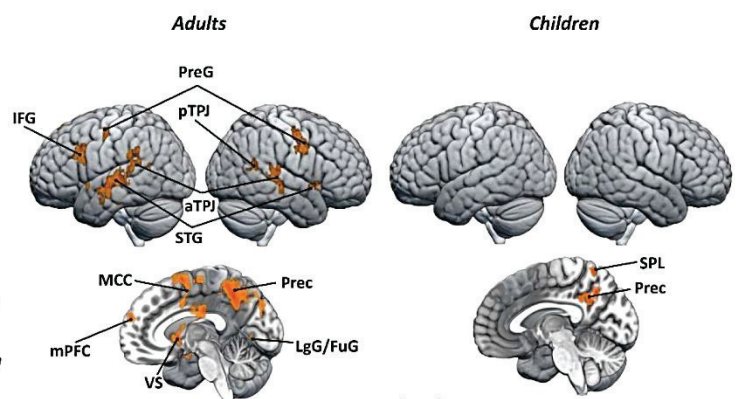
18

Right Precentral Gyrus	40	-22	38	4.39	366
Middle Cingulate Gyrus	0	-6	30	4.37	449
Precuneus	-14	-52	38	4.40	1131
Right posterior Temporo-Parietal Junction	56	-50	16	4.19	109
Left anterior Temporo-Parietal Junction	-66	-24	-1	4.02	568
Right anterior Temporo-Parietal Junction	60	-26	13	4.39	212
Left Superior Temporal Gyrus	-50	0	-4	4.02	122
Right Superior Temporal Gyrus	46	4	-15	3.70	56
Left Lingual Gyrus / Fusiform Gyrus (two clusters)	-6	-70	-1	4.35	54
	-24	-70	-4	4.35	61
Right Ventral Striatum	6	6	-5	4.62	230
<i>Observation > Alone in Children only</i>					
Precuneus	-6	-62	41	4.29	260
Left Superior Parietal Lobule	-14	-56	62	4.03	114

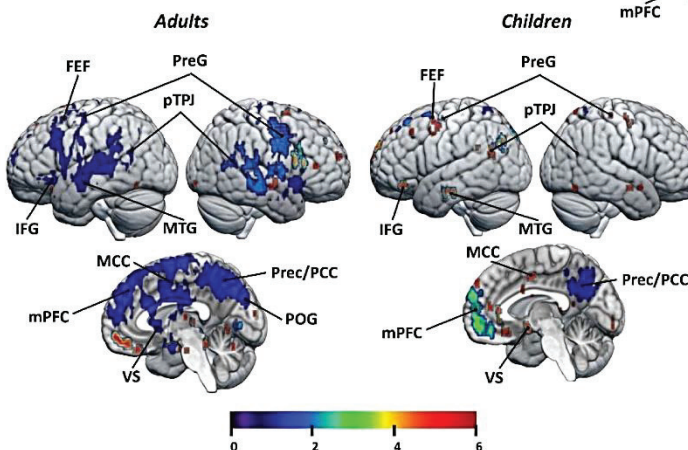
A Observation > Alone & Adults > Children



B Observation > Alone, $p=0.001$ uncorrected voxel-wise probability threshold ($p<0.05$ corrected cluster-wise probability threshold)



C Observation > Alone, $p=0.005$ uncorrected voxel-wise probability threshold



479

480

481

482

483 **Figure 5:** Brain activation in the Observation > Alone contrast interacting with Task (A) Brain region
484 showing greater activity for the Observation > Alone contrast in adults than children, with associated
485 beta values. (B) Brain regions showing greater activity for the Observation > Alone contrast in adults
486 and children separately using a $p=0.001$ uncorrected voxel-wise probability threshold ($p<0.05$
487 corrected cluster-wise probability threshold). The conjunction analysis between adults and children
488 for the Observation > Alone contrast is shown at the bottom of the figure. (C) Brain regions showing
489 greater activity for the Observation > Alone contrast in adults and children separately using a
490 $p=0.005$ uncorrected voxel-wise probability threshold.

490

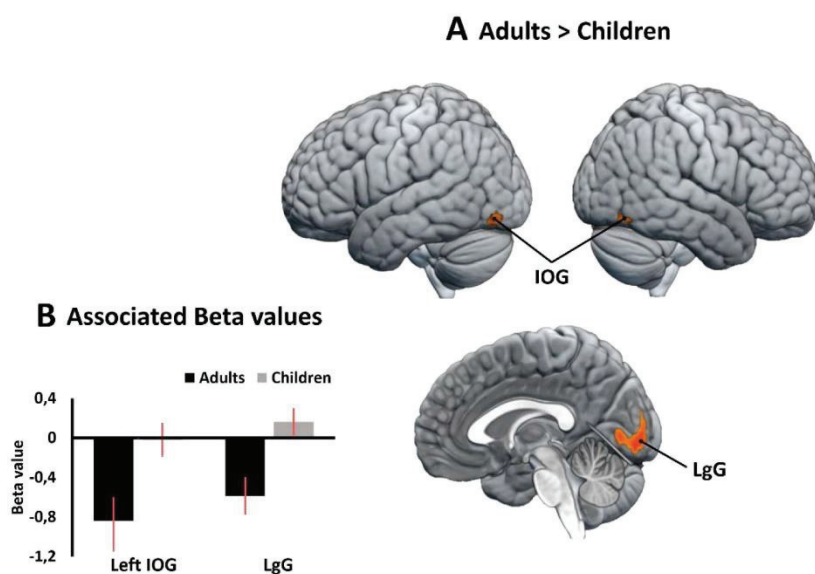
491

492

493 3.7. fMRI data: PPI analysis of right aTPJ connectivity

494 The PPI analysis showed that peer observation decreased the connectivity of the right aTPJ
495 cluster identified above with two visual-information-processing areas in adults, but not in children
496 (Figure 6). These regions were the lingual gyrus (LgG, [10 -82 -8], $Z=4.74$) and the right [26 -70 -
497 12, $Z=4.32$] and left IOG [-34 -80 -15], $Z=4.22$).

498



20

499

500 **Figure 6:** PPI analysis of the right aTPJ for the Observation > Alone contrast. (A) Brain regions
501 showing a greater decrease of functional connectivity with the right aTPJ for the Observation than
502 Alone condition in adults as compared to children. (B) Associated beta values (Observation > Alone
503 contrast) measured at the peak of these regions as a function of age.

504

505

506

507

508

509 **4. Discussion**

510

511 The present study aimed to uncover the neural mechanisms underlying peer presence effects on
512 human behavior. We investigated adults and children, alternately observed and unobserved by a
513 familiar peer, while they compared either the number of dots in two arrays or the sounds of two
514 written words. Behavioral findings confirmed the social facilitation of these basic skills, which are
515 foundational to humans' math and reading abilities. ROI analyzes revealed virtually no observation-
516 driven change within the numerical and language brain areas forming the task-specific neural
517 substrates of numerosity and phonological comparisons. Rather, whole-brain analyses revealed a
518 unique neural signature of observation, similar for non-symbolic numerosities and words, and
519 largely shared by children and adults. This task-independent signature entailed widespread
520 changes in several brain networks known for their domain-general involvement in social cognition
521 (especially mentalizing), attention, and reward. Children's pattern of observation-driven neural
522 changes largely resembled adults', with one exception, the anterior portion of the right TPJ area.
523 Only in adults did this area show a lesser deactivation in observed relative to unobserved trials,
524 associated with decreased connectivity with visual-information-processing areas.

525

526 Caution should be used in generalizing the above conclusions to all peers as, here and earlier
527 (Tricoche, Monfardini, et al.), we chose to test pairs of familiar peers. First, familiar peers are more
528 representative of daily life as they are more frequent at school or at work than unknown ones.
529 Second, close others capture attention (Chauhan et al.), elicit pleasure (Fareri et al.) and induce
530 social facilitation (Herman; Sugimoto et al.; Monfardini, Reynaud, et al.) more than strangers,
531 accordingly playing a more preeminent role in social cognition (Smith and Mackie). Notwithstanding
532 this limitation, the present behavioral findings provide further proof of the remarkable ubiquity of

21

533 social facilitation across situations and ages. First, they demonstrate that the social facilitation of
534 numerosity and phonological comparisons reported earlier in the presence of a nearby coactor
535 (Tricoche, Monfardini, et al.) also occurred in the less natural conditions of a live, but remote (via
536 video) and sporadic (every other 4-trial block), observation. In our former paradigm testing
537 numerical and phonological comparisons simultaneously, the improvement concerned speed only
538 whereas, in the present paradigm testing numerical and phonological comparisons successively,
539 the improvement concerned speed and accuracy. Second, the present behavioral findings show
540 that 10 to 13-year-olds are as sensitive to social facilitation as adults, as were 8 to 10-year-olds in
541 our previous study (Tricoche, Monfardini, et al.). Across the two studies, the magnitude of the
542 behavioral changes produced by peer presence or peer observation in children amounted to small-
543 to medium-sized effects (Cohen's d : 0.14 to 0.61) not quite matching, but closely resembling those
544 observed in adults (Cohen's d : 0.21 to 0.73). Testing numerical and phonological comparisons in
545 adolescents is now needed so as to unveil the full developmental trajectory of peer presence effects
546 on these education-related skills. Being observed by a peer induces more self-conscious emotions
547 and greater autonomic arousal in adolescents than in children and adults (Somerville et al.), and
548 adolescence is generally viewed as the period of life with the highest susceptibility to peer influence
549 (Albert et al.). Greater social facilitation of numerical and phonological comparisons in adolescence
550 would indicate that peers' influence on education-related skills follow the same inverted U-shaped
551 trajectory as that reported for peers' influence on reward-related behaviors (Telzer).

552 As detailed in the Introduction, previous studies in both human and non-human animals did
553 describe neural changes in others' presence in the very brain areas underlying the task at hand
554 (Monfardini, Redoute, et al.; Dumontheil et al.; Yoshie et al.). In addition, the changes driven by
555 peer presence in the ventral striatum, orbitofrontal cortex, and amygdala during risk-taking in
556 adolescents can be viewed as a social modulation of the brain areas specialized in processing
557 rewards and emotions (Chein et al.; Hoffmann et al.; Van Hoorn et al.). Yet, as most of these studies
558 rested their conclusions on a single task, proofs of truly task-selective changes (occurring for one
559 task but not the other) were still needed. The present study addressed this issue by using two tasks,
560 respectively dependent on the brain numerical- and language-related areas. The regions
561 selectively engaged by each task were consistent with earlier children's and adults' fMRI data
562 collected with the same tasks (Prado, Mutreja, Zhang, et al.; Prado, Mutreja, and Booth), including,
563 in particular, the right parietal IPS/SPS region for numerosity comparisons, and the left IFG region
564 for phonological comparisons. ROI analyses of these clusters revealed, however, an observation-
565 driven increase in activation in all ROIs when considered together, but with a significant effect only
566 in the left IFG, and no observation \times task interaction in any ROI. In other words, we found only weak
567 evidence of observation-driven changes in task-specific substrates and no evidence of truly task-
568 selective changes in support of the task-specific neural account of peer presence effects. Caution

569 is required, however, in interpreting these negative findings. There is evidence from single-cell
570 recordings that the primate brain harbors intertwined populations of "asocial" and "social" neurons
571 in different brain areas. In the monkey dorsolateral prefrontal cortex, the very same task events are
572 coded by duplicate sets of neurons: one firing when the monkey is alone, the other firing when a
573 congener is present (Demolliens et al.). In the human dorsomedial prefrontal cortex, true and false
574 beliefs are coded by two distinct neuronal populations, one selective for our own beliefs, the other
575 for others' beliefs (Jamali et al.). The local category of neurons responsible for the BOLD response
576 being invisible to fMRI, the relative lack of evidence in support of the task-specific account of peer
577 presence effects, including the present negative findings, might stem from limitations inherent to
578 neuroimaging.

579 The present study provides, by contrast, compelling evidence in support of a domain-general neural
580 account of peer presence effects in humans. The observation-driven changes shared across tasks
581 and ages involved i) the right and left TPJ, a region thought to serve as a hub integrating mentalizing
582 and higher-order attentional control (Patel et al.), together with ii) three regions known for their
583 involvement in mentalizing: the mPFC, Prec/PCC, and left MTG (Fehlbaum et al.), and iii) three
584 regions known for their contribution to higher-order attentional control: the left IFG, MCC, and left
585 and right PreG/FEF (Dosenbach et al.). Observation-driven changes in the Prec/PCC cluster
586 extended into the visual areas of the medial occipital cortex, perhaps due to our use of the peer's
587 picture to signal observed trials. The only other observation-driven changes shared across tasks
588 and ages was found in the VS, a major node of the brain reward system (Haber and Knutson). In
589 the mPFC, Prec/PCC, left MTG, and right and left TPJ, the associated beta values were negative
590 during unobserved trials relative to the fixation baseline, and peer observation lessened this
591 deactivation. This agrees with the fact that these four nodes of the mentalizing network overlap with
592 the default mode network (DMN), whose trademark is to be deactivated during cognitive tasks,
593 presumably to quiet our "default" flow of self-generated thoughts (W. Li et al.; Amft et al.; Hyatt et
594 al.; Rogier B. Mars, Neubert, et al.). The magnitude of such task-induced deactivations tends to
595 increase with task demands, suggesting that DMN deactivation contributes to successful task
596 performance via an efficient reallocation of processing resources from "default" to task-relevant
597 processes (Daselaar et al.). Lessening the magnitude of DMN deactivation necessary to achieve
598 successful task performance could thus be one of the neural mechanisms contributing to social
599 facilitation under peer observation. Attention studies have established that when task demands are
600 too low, the brain becomes vulnerable to task-irrelevant stimuli; increasing task demands, in this
601 case, improves performance by reducing or even eliminating the brain response to distractors
602 (Lavie). Peer presence during easy tasks such as numerosity and phonological comparisons might
603 likewise capture the resources that are left unused by the task, and dedicate them to the observer

604 (e.g. to thoughts about her/his opinion of our performance), thereby protecting the brain from any
605 other task-interfering distraction.

606 As a corollary, task-relevant stimuli might be more efficiently processed. Consistent with this
607 hypothesis, peer observation increased activation in the dorsal frontal gyrus along the precentral
608 sulcus, near or at the FEF, as well as in the IFG, two key nodes contributing to attentional control,
609 usually with a predominant role of the right hemisphere (Corbetta et al.). Here, the increase
610 concerned predominantly the left hemisphere, whose role has been less investigated. One previous
611 study, however, showed that the left FEF and IFG form, together with the left TPJ, a pathway by
612 which a salient contextual (task-irrelevant) cue can be translated into an attentional control signal
613 that facilitates performance in a simple target detection task (DiQuattro and Geng). The
614 engagement of the left FEF-IFG-TPJ pathway in the present study could reflect a similar beneficial
615 effect of the (task-irrelevant) observer's presence on simple responses. The increase in activation
616 observed in a MCC cluster (extending dorsally into the SMA) might concur to improve attentional
617 control as the MCC has been postulated as a hub implementing the higher-order attentional
618 processes necessary for the online monitoring of responses (Procyk et al.), both our own and
619 others' (Apps et al.). Increasing the attentional resources dedicated to task-related information
620 could thus be a second neural mechanism contributing to social facilitation under peer observation.
621 Still another mechanism could be a modulation of affective valuation via the VS. Increased activity
622 in the VS has been associated with enhanced positive valuation in others' presence of, e.g., risk
623 taking in adolescents (Albert et al.), or monetary gain in adults (Fareri et al.). In the present study,
624 no feedback was provided to participants about their accuracy and no reward (praise or money)
625 was given for correct responses. The VS increase in activation under peer observation might
626 therefore reflect an enhancement of the reward intrinsic to live social interactions (Pfeiffer et al.).

627 Overall, the present study provides evidence that peer observation (remote, and episodic, but live),
628 in absence of any reward (save the presence of a friend) and any explicit mentalizing demands,
629 nevertheless triggers widespread neural changes combining attenuated deactivation of
630 mentalizing/DMN nodes with enhanced activation of attentional control and reward-related regions.
631 These findings are consistent with earlier descriptions of the remarkable power of live social
632 interaction on our brain. Specifically, extensive neural changes reminiscent of the present ones,
633 i.e., also including mentalizing, attention, and reward regions, have been reported previously in
634 both adults and children who are (or believe they are) engaged in a real-time interaction with a
635 social (unknown) partner, instead of either watching a recorded version of the same social
636 interaction, or having the same real-time interaction with a computer (Redcay et al.; Rice Warnell
637 et al.; Rice et al.). The engagement of the mentalizing network during peer observation and live
638 social interaction might result, in both cases, from spontaneous mentalizing, that is, from wondering

639 about the observer's thoughts, or a readiness to do so at any moment (Merchant et al.; Hamilton
640 and Lind). Yet, the present observation-driven changes extend beyond the mentalizing network,
641 and live social interaction was previously shown to elicit more extensive activation, both within and
642 outside the mentalizing network, than tasks explicitly requiring to infer another's mental state (Alkire
643 et al.; Rice and Redcay). So, spontaneous conscious mentalizing alone seems insufficient to
644 explain the widespread changes produced by peer observation or live social interaction. Evidence
645 is growing that, starting from infancy, others' representations of the world are automatically coded
646 by our brain, even when irrelevant to our goal, and influence our responses without our awareness
647 (Kampis and Southgate; Steinmetz and Pfattheicher; Smith and Mackie). The resources taken up
648 by such automatic coding inevitably alters the balance between task-dedicated and default mode
649 networks, as well as the distribution of attentional resources to vs. away from the task. This could
650 explain why the mere presence of a social partner can simultaneously affect multiple networks
651 including, in humans, social cognition, attention, and reward, simply by forcing the brain to change
652 the way it harnesses its limited resources.

653 Regarding development, the present study provides new insights into children's peer presence
654 effects, which have been much less investigated than adults'. A conjunction analysis identified the
655 Prec/PCC as the region presenting the most robust observation-driven change shared by children
656 and adults. This region is a core mentalizing node (Schurz et al.). It stands out, in addition, as a
657 unique hub distinguishing between task and rest states in both the developing and adult human
658 brain (R. Li et al.). Its engagement in the present 10 to 13-year-olds is in agreement with previous
659 findings demonstrating that precuneal mentalizing and DMN networks are already present and
660 functional by the time children reach school age (R. Li et al.). The conjunction analysis did not
661 identify the other observation-driven changes identified in adults at the $p < 0.001$ corrected level
662 (TPJ, mPFC, Prec/PCC, MTG, IFG, MCC, and PreG/FEF) as shared with children. None of these
663 clusters showed, however, a reliable Age x Condition interaction. In fact, all of them were present
664 in children at a more lenient $p < 0.005$ uncorrected statistical threshold, likely resulting from the
665 development noisiness that typically makes children's behavior more variable and neural networks
666 less functional specialized than adults' (Richardson et al.). Thus, although development likely
667 sharpens them thereafter (see below), brain changes mediating peer presence effects are already
668 present and functional by 10-13 years of age. This neural resemblance of children and adults
669 parallels the comparable behavioral magnitude of peer presence effects that we observed here and
670 earlier (Tricoche, Monfardini, et al.) across childhood and adulthood.

671 An abundant developmental literature has established that children's mentalizing capacities,
672 despite their early presence in life, do undergo continuous refinement over development, evolving
673 from relatively simple insights into others' perceptions and goals in infants and toddlers to a

674 sophisticated understanding of others' sarcasm and irony in early adolescence (Richardson et al.).
675 Given its dependence upon the brain mentalizing networks, response to others' presence likely
676 undergoes similar refinement over development. This hypothesis is corroborated by the results of
677 the present Age x Condition interaction analysis, which did identify one reliable age-dependent
678 difference in observation-driven neural changes. It concerned the right TPJ, a region associated
679 with attention and social cognition (Carter and Huetzel), two intertwined functions as early
680 attentional capacities predict later social cognition abilities during development (Mundy and
681 Newell). In adults, there is evidence that the right TPJ harbors two functional entities: a posterior
682 region exclusively dedicated to social cognition, especially mentalizing, and an anterior region,
683 bridging attention and social cognition through its role in shifting attention between both stimuli and
684 mental states (Krall et al.; Rogier B. Mars, Sallet, et al.). In the present study, observation-driven
685 changes encompassed both TPJ regions, but the cluster identified by the interaction analysis as a
686 specifically adult change seem to more closely correspond to the anterior portion of rTPJ. This
687 raises the possibility that, because of its sophisticated integrative functions, the anterior portion of
688 rTPJ stands out as having not yet reached its mature role in the control of peer presence effects
689 by late childhood.

690

691 **5. Conclusions**

692 The present study tested the hypothesis that peer presence effects rely on a neural combination of
693 task-selective changes and domain-general modulations using a developmental approach
694 comparing children to adults. The results did not reveal any reliable task-selective changes, but the
695 possibility remains that such changes occur at levels invisible to fMRI. They did, by contrast,
696 provide compelling evidence for widespread task-independent changes in domain-general brain
697 networks that are already in place in late childhood. Putting together phylogenetic and ontogenetic
698 perspectives is the challenge awaiting future studies in order to explain the neural implementation
699 of all social presence effects, from the rudimentary ones shared by infants and animals to the most
700 sophisticated ones that are the privilege of healthy human adults.

701 **Acknowledgments**

702 We thank the CERMEP Primage MRI engineers Franck Lambertson, and Danielle Ibarrola for
703 invaluable help in data collection. We thank the Centre Hospitalier le Vinatier for the promotion of
704 this study. We thank Jérôme Redouté for his support throughout the study and his comments on
705 the manuscript, and Fadila Hadj-Bouziane for helpful discussions. We extend our thanks to all the
706 volunteers who took part in the study, with special thanks to the children.

707

708 **Data Availability**

709 Data supporting the results will be available on the Open Science Framework website at
710 <https://osf.io/nspkx/>.

711

712 **Funding:** This research was funded by the Fondation Neurodis and by the Agence Nationale de
713 la Recherche (ANR-20-CE37-0021 to M. Meunier and ANR-17-CE28-0014 to J. Prado).

714

715

716 **References**

717

718 Albert, Dustin, et al. "The Teenage Brain: Peer Influences on Adolescent Decision Making."
719 *Current Directions in Psychological Science*, vol. 22, no. 2, 2013, pp. 114–20,
720 doi:10.1177/0963721412471347.

721 Alkire, Diana, et al. "Social Interaction Recruits Mentalizing and Reward Systems in Middle
722 Childhood." *Human Brain Mapping*, vol. 39, no. 10, 2018, pp. 3928–42,
723 doi:10.1002/hbm.24221.

724 Amft, Maren, et al. "Definition and Characterization of an Extended Social-Affective Default
725 Network." *Brain Structure and Function*, vol. 220, no. 2, 2015, pp. 1031–49,
726 doi:10.1007/s00429-013-0698-0.

727 Apps, Matthew A. J., et al. "The Role of the Midcingulate Cortex in Monitoring Others' Decisions."
728 *Frontiers in Neuroscience*, vol. 7, no. 7 DEC, 2013, pp. 1–7, doi:10.3389/fnins.2013.00251.

729 Aron, A., et al. "Inclusion of Other in the Self Scale and the Structure of Interpersonal Closeness."
730 *Journal of Personality and Social Psychology*, vol. 63, no. 4, 1992,
731 doi:<https://doi.org/10.1037/0022-3514.63.4.596>.

732 Belletier, Clément, et al. "Social-Facilitation-and-Impairment Effects: From Motivation to Cognition
733 and the Social Brain." *Current Directions in Psychological Science*, vol. 28, no. 3, June
734 2019, pp. 260–65, doi:10.1177/0963721419829699.

735 Beyer, Frederike, et al. "Losing Control in Social Situations: How the Presence of Others Affects
736 Neural Processes Related to Sense of Agency." *Eneuro*, vol. 5, no. 1, 2018, p.
737 ENEURO.0336-17.2018, doi:10.1523/ENEURO.0336-17.2018.

738 Blakemore, Sarah Jayne. "Development of the Social Brain in Adolescence." *Self-Regulation in
739 Adolescence*, 2015, pp. 193–211, doi:10.1017/CBO9781139565790.010.

740 Bond, and Linda J. Titus. "Social Facilitation: A Meta-Analysis of 241 Studies." *Psychological
741 Bulletin*, vol. 94, no. 2, Sept. 1983, pp. 265–92, doi:[https://doi.org/10.1037/0033-
742 2909.94.2.265](https://doi.org/10.1037/0033-2909.94.2.265).

743 Carter, R. Mc Kell, and Scott A. Huettel. "A Nexus Model of the Temporal-Parietal Junction."

- 744 *Trends in Cognitive Sciences*, vol. 17, no. 7, Elsevier Ltd, 2013, pp. 328–36,
745 doi:10.1016/j.tics.2013.05.007.
- 746 Chabaud, Marie-Ange, et al. "Social Facilitation of Long-Lasting Memory Retrieval in *Drosophila*."
747 *Current Biology : CB*, vol. 19, no. 19, Elsevier Ltd, Oct. 2009, pp. 1654–59,
748 doi:10.1016/j.cub.2009.08.017.
- 749 Chauhan, Vassiki, et al. "Social Saliency of the Cue Slows Attention Shifts." *Frontiers in*
750 *Psychology*, vol. 8, no. MAY, 2017, pp. 1–11, doi:10.3389/fpsyg.2017.00738.
- 751 Chein, Jason, et al. "Peers Increase Adolescent Risk Taking by Enhancing Activity in the Brain's
752 Reward Circuitry." *Developmental Science*, vol. 14, no. 2, 2011, pp. 1–10,
753 doi:10.1111/j.1467-7687.2010.01035.x.Peers.
- 754 Chib, Vikram S., et al. "Neural Substrates of Social Facilitation Effects on Incentive-Based
755 Performance." *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, vol. 13, no. 4, 2018, pp. 391–
756 403, doi:10.1093/scan/nsy024.
- 757 Cagnet, Georges, and Delphine Bachelier. *NEMI-2 Nouvelle Échelle Métrique de l'intelligence –*
758 *Deuxième Version*. Edited by « Les outils du psychologue », Dunod, 2017,
759 [https://www.cairn.info/clinique-de-l-examen-psychologique-de-l-enfant--9782100763658-](https://www.cairn.info/clinique-de-l-examen-psychologique-de-l-enfant--9782100763658-page-331.htm)
760 [page-331.htm](https://www.cairn.info/clinique-de-l-examen-psychologique-de-l-enfant--9782100763658-page-331.htm).
- 761 Corbetta, Maurizio, et al. "The Reorienting System of the Human Brain: From Environment to
762 Theory of Mind." *Neuron*, vol. 58, no. 3, 2008, pp. 306–24,
763 doi:10.1016/j.neuron.2008.04.017.
- 764 Daselaar, S. M., et al. "When Less Means More: Deactivations during Encoding That Predict
765 Subsequent Memory." *NeuroImage*, vol. 23, no. 3, 2004, pp. 921–27,
766 doi:10.1016/j.neuroimage.2004.07.031.
- 767 Dehaene, Stanislas. "Précis of ' The Number Sense .'" *Mind and Language*, vol. Wiley Onli, 2001,
768 pp. 1–24, doi:10.1111/j.1468-0017.1986.tb00086.x.
- 769 Demolliens, Marie, et al. "Social and Asocial Neurons in the Prefrontal Cortex : A New Look on
770 Social Facilitation and the Social Brain ." *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, vol.
771 12, no. 8, 2017, pp. 1241–48, doi:10.1093/scan/nsx053.
- 772 DiQuattro, Nicholas E., and Joy J. Geng. "Contextual Knowledge Configures Attentional Control
773 Networks." *Journal of Neuroscience*, vol. 31, no. 49, 2011, pp. 18026–35,
774 doi:10.1523/JNEUROSCI.4040-11.2011.
- 775 Dosenbach, Nico U. F., et al. "A Core System for the Implementation of Task Sets." *Neuron*, vol.
776 50, no. 5, 2006, pp. 799–812, doi:10.1016/j.neuron.2006.04.031.
- 777 Dumontheil, Iroise, et al. "Audience Effects on the Neural Correlates of Relational Reasoning in
778 Adolescence." *Neuropsychologia*, vol. 87, Elsevier, 2016, pp. 85–95,
779 doi:10.1016/j.neuropsychologia.2016.05.001.

- 780 Ehri, Linnea C., et al. "Phonemic Awareness Instruction Helps Children Learn to Read: Evidence
781 From the National Reading Panel's Meta-Analysis." *Reading Research Quarterly*, vol. 36,
782 no. 3, 2001, pp. 250–87, doi:10.1598/rrq.36.3.2.
- 783 Fareri, Dominic S., et al. "Social Network Modulation of Reward-Related Signals." *The Journal of*
784 *Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, vol. 32, no. 26, June
785 2012, pp. 9045–52, doi:10.1523/JNEUROSCI.0610-12.2012.
- 786 Fehlbauer, Lynn V., et al. "Early and Late Neural Correlates of Mentalizing: ALE Meta-Analyses in
787 Adults, Children and Adolescents." *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, no. July
788 2020, 2021, pp. 1–16, doi:10.1093/scan/nsab105.
- 789 Ferrari, Pier F., et al. "Mirror Neurons through the Lens of Epigenetics." *Trends in Cognitive*
790 *Sciences*, vol. 17, no. 9, 2013, pp. 450–57, doi:10.1016/j.tics.2013.07.003.
- 791 Frith, Chris D., and Uta Frith. "The Neural Basis of Mentalizing." *Neuron*, vol. 50, no. 4, 2006, pp.
792 531–34, doi:10.1016/j.neuron.2006.05.001.
- 793 Gächter, Simon, et al. "Measuring the Closeness of Relationships: A Comprehensive Evaluation
794 of the 'inclusion of the Other in the Self' Scale." *PLoS ONE*, vol. 10, no. 6, 2015, pp. 1–19,
795 doi:10.1371/journal.pone.0129478.
- 796 Gebuis, Titia, and Bert Reynvoet. "Generating Nonsymbolic Number Stimuli." *Behavior Research*
797 *Methods*, vol. 43, no. 4, 2011, pp. 981–86, doi:10.3758/s13428-011-0097-5.
- 798 Guerin, Bernard. *Social Facilitation*. Cambridge University Press, 2010.
- 799 Haber, Suzanne N., and Brian Knutson. "The Reward Circuit: Linking Primate Anatomy and
800 Human Imaging." *Neuropsychopharmacology: Official Publication of the American College*
801 *of Neuropsychopharmacology*, vol. 35, no. 1, Nature Publishing Group, Jan. 2010, pp. 4–26,
802 doi:10.1038/npp.2009.129.
- 803 Hamilton, Antonia F. de C., and Frida Lind. "Audience Effects: What Can They Tell Us about
804 Social Neuroscience, Theory of Mind and Autism?" *Culture and Brain*, vol. 4, no. 2, Springer
805 Berlin Heidelberg, 2016, pp. 159–77, doi:10.1007/s40167-016-0044-5.
- 806 Hartley, Catherine A., and Leah H. Somerville. "The Neuroscience of Adolescent Decision-
807 Making." *Current Opinion in Behavioral Sciences*, vol. 5, 2015, pp. 108–15,
808 doi:10.1016/j.cobeha.2015.09.004.
- 809 Hazem, Nesrine, et al. "I Know You Can See Me: Social Attention Influences Bodily Self-
810 Awareness." *Biological Psychology*, vol. 124, Elsevier B.V., Mar. 2017, pp. 21–29,
811 doi:10.1016/j.biopsycho.2017.01.007.
- 812 Herman, C. Peter. "The Social Facilitation of Eating. A Review." *Appetite*, vol. 86, Elsevier Ltd,
813 2015, pp. 61–73, doi:10.1016/j.appet.2014.09.016.
- 814 Hessler, N. A., and A. J. Doupe. "Social Context Modulates Singing-Related Neural Activity in the
815 Songbird Forebrain." *Nature Neuroscience*, vol. 2, no. 3, 1999, pp. 209–11,

- 816 doi:10.1038/6306.
- 817 Higgs, Suzanne, and Jason Thomas. "Social Influences on Eating." *Current Opinion in Behavioral*
818 *Sciences*, vol. 9, Elsevier Ltd, 1 June 2016, pp. 1–6, doi:10.1016/j.cobeha.2015.10.005.
- 819 Hoffmann, Ferdinand, et al. "Risk-Taking, Peer-Influence and Child Maltreatment: A
820 Neurocognitive Investigation." *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, vol. 13, no. 1,
821 Oxford University Press, Jan. 2018, pp. 124–34, doi:10.1093/scan/nsx124.
- 822 Huguët, Pascal, et al. "Cognitive Control under Social Influence in Baboons." *Journal of*
823 *Experiment Psychology: General*, vol. 143, no. 6, 2014, pp. 2067–73,
824 <http://psycnet.apa.org/journals/xge/143/6/2067/>.
- 825 Hyatt, Christopher J., et al. "Specific Default Mode Subnetworks Support Mentalizing as Revealed
826 through Opposing Network Recruitment by Social and Semantic fMRI Tasks." *Human Brain*
827 *Mapping*, vol. 36, no. 8, 2015, pp. 3047–63, doi:10.1002/hbm.22827.
- 828 Hyde, Daniel C., et al. "Brief Non-Symbolic, Approximate Number Practice Enhances Subsequent
829 Exact Symbolic Arithmetic in Children." *Cognition*, vol. 131, no. 1, Elsevier B.V., 2014, pp.
830 92–107, doi:10.1016/j.cognition.2013.12.007.
- 831 Jamali, Mohsen, et al. "Single-Neuronal Predictions of Others' Beliefs in Humans." *Nature*, vol.
832 591, no. 7851, Nature Research, Mar. 2021, pp. 610–14, doi:10.1038/s41586-021-03184-0.
- 833 Kamps, Dora, and Victoria Southgate. "Altercentric Cognition: How Others Influence Our
834 Cognitive Processing." *Trends in Cognitive Sciences*, vol. 24, no. 11, 2020, pp. 945–59,
835 doi:10.1016/j.tics.2020.09.003.
- 836 Kovács, Ágnes Melinda, et al. "Can Infants Adopt Underspecified Contents into Attributed
837 Beliefs? Representational Prerequisites of Theory of Mind." *Cognition*, vol. 213, 2021,
838 doi:10.1016/j.cognition.2021.104640.
- 839 Krall, S. C., et al. "The Role of the Right Temporoparietal Junction in Attention and Social
840 Interaction as Revealed by ALE Meta-Analysis." *Brain Structure and Function*, vol. 220, no.
841 2, 2015, pp. 587–604, doi:10.1007/s00429-014-0803-z.
- 842 Lavie, N. "Attention, Distraction, and Cognitive Control Under Load." *Current Directions in*
843 *Psychological Science*, vol. 19, no. 3, June 2010, pp. 143–48,
844 doi:10.1177/0963721410370295.
- 845 Li, Rosa, et al. "Developmental Maturation of the Precuneus as a Functional Core of the Default
846 Mode Network." *Journal of Cognitive Neuroscience*, vol. 31, no. 10, 2019, pp. 1506–19,
847 doi:https://doi.org/10.1162/jocn_a_01426 G.
- 848 Li, Wanqing, et al. "The Default Mode Network and Social Understanding of Others: What Do
849 Brain Connectivity Studies Tell Us." *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 8, no. 1 FEB,
850 2014, pp. 1–15, doi:10.3389/fnhum.2014.00074.
- 851 Liu, Na, and Ruifeng Yu. "Influence of Social Presence on Eye Movements in Visual Search

- 852 Tasks." *Ergonomics*, vol. 60, no. 12, Taylor & Francis, 2017, pp. 1667–81,
853 doi:10.1080/00140139.2017.1342870.
- 854 Mars, Rogier B., Jérôme Sallet, et al. "Connectivity-Based Subdivisions of the Human Right
855 'Temporoparietal Junction Area': Evidence for Different Areas Participating in Different
856 Cortical Networks." *Cerebral Cortex*, vol. 22, no. 8, 2012, pp. 1894–903,
857 doi:10.1093/cercor/bhr268.
- 858 Mars, Rogier B., et al. "On the Relationship between the 'Default Mode Network' and the 'Social
859 Brain.'" *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 6, no. June, 2012, pp. 1–9,
860 doi:10.3389/fnhum.2012.00189.
- 861 Mars, Rogier B., Franz Xaver Neubert, et al. "On the Relationship between the 'Default Mode
862 Network' and the 'Social Brain.'" *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 6, no. JUNE 2012,
863 2012, pp. 1–9, doi:10.3389/fnhum.2012.00189.
- 864 Menardy, F., et al. "The Presence of an Audience Modulates Responses to Familiar Call Stimuli
865 in the Male Zebra Finch Forebrain." *European Journal of Neuroscience*, no. April, 2014, pp.
866 1–13, doi:10.1111/ejn.12696.
- 867 Merchant, Junaid S., et al. "Neural Similarity between Mentalizing and Live Social Interaction."
868 *Preprint*, 2021.
- 869 Miyazaki, Yuki. "Influence of Being Videotaped on the Prevalence Effect during Visual Search."
870 *Frontiers in Psychology*, vol. 6, no. May, 2015, pp. 1–7, doi:10.3389/fpsyg.2015.00583.
- 871 Monfardini, Elisabetta, J. Redoute, et al. "Others' Sheer Presence Boosts Brain Activity in the
872 Attention (But Not the Motivation) Network." *Cerebral Cortex*, 2015, pp. 1–13,
873 doi:10.1093/cercor/bhv067.
- 874 Monfardini, Elisabetta, Amélie J. Reynaud, et al. "Social Modulation of Cognition: Lessons from
875 Rhesus Macaques Relevant to Education." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol.
876 82, 2017, pp. 45–57, doi:10.1016/j.neubiorev.2016.12.002.
- 877 Müller-Pinzler, L., et al. "Neural Pathways of Embarrassment and Their Modulation by Social
878 Anxiety." *NeuroImage*, vol. 119, Elsevier B.V., 2015, pp. 252–61,
879 doi:10.1016/j.neuroimage.2015.06.036.
- 880 Mundy, Peter, and Lisa Newell. *Attention, Social Joint Cognition Attention*, no. 5, 2013, pp.
881 269–74.
- 882 Muria, Aurélie, et al. "Social Facilitation of Long-Lasting Memory Is Mediated by CO₂ in
883 *Drosophila*." *Current Biology*, vol. 31, no. 10, 2021, pp. 2065–2074.e5,
884 doi:10.1016/j.cub.2021.02.044.
- 885 Myers, Michael W., and Sara D. Hodges. "The Structure of Self-Other Overlap and Its
886 Relationship to Perspective Taking." *Personal Relationships*, vol. 19, no. 4, 2012, pp. 663–
887 79, doi:10.1111/j.1475-6811.2011.01382.x.

- 888 Patel, Gaurav H., et al. "The Evolution of the Temporoparietal Junction and Posterior Superior
889 Temporal Sulcus." *Cortex*, vol. 118, 2019, pp. 38–50, doi:10.1016/j.cortex.2019.01.026.
- 890 Pearcey, Sharon M., and John M. D. E. Castro. "Food Intake and Meal Patterns of One Year Old
891 Infants." *Appetite*, vol. 29, 1997, pp. 201–12.
- 892 Pfeiffer, Ulrich J., et al. "Why We Interact: On the Functional Role of the Striatum in the
893 Subjective Experience of Social Interaction." *NeuroImage*, vol. 101, 2014, pp. 124–37,
894 doi:10.1016/j.neuroimage.2014.06.061.
- 895 Phillips, Beth M., et al. "Successful Phonological Awareness Instruction With Preschool Children:
896 Lessons From the Classroom." *Topics in Early Childhood Special Education*, vol. 28, no. 1,
897 2008, pp. 3–17, doi:10.1177/0271121407313813.
- 898 Prado, Jérôme, Rachna Mutreja, and James R. Booth. "Developmental Dissociation in the Neural
899 Responses to Simple Multiplication and Subtraction Problems." *Developmental Science*, vol.
900 17, no. 4, 2014, pp. 537–52, doi:10.1111/desc.12140.
- 901 Prado, Jérôme, Rachna Mutreja, Hongchuan Zhang, et al. "Distinct Representations of
902 Subtraction and Multiplication in the Neural Systems for Numerosity and Language." *Human
903 Brain Mapping*, vol. 32, no. 11, 2011, pp. 1932–47, doi:10.1002/hbm.21159.
- 904 Preckel, Katrin, et al. "On the Interaction of Social Affect and Cognition: Empathy, Compassion
905 and Theory of Mind." *Current Opinion in Behavioral Sciences*, vol. 19, Elsevier Ltd, Feb.
906 2018, pp. 1–6, doi:10.1016/j.cobeha.2017.07.010.
- 907 Procyk, Emmanuel, et al. "Midcingulate Motor Map and Feedback Detection: Converging Data
908 from Humans and Monkeys." *Cerebral Cortex*, vol. 26, no. 2, 2016, pp. 467–76,
909 doi:10.1093/cercor/bhu213.
- 910 Qi, Sharon, and Rollanda O'Connor. "Comparison of Phonological Training Procedures in
911 Kindergarten Classrooms." *Journal of Educational Research*, vol. 93, no. 4, 2000, pp. 226–
912 33, doi:10.1080/00220670009598711.
- 913 Redcay, Elizabeth, et al. "Live Face-to-Face Interaction during fMRI: A New Tool for Social
914 Cognitive Neuroscience." *NeuroImage*, 2010, doi:10.1016/j.neuroimage.2010.01.052.
- 915 Reynaud, Amélie J., et al. "Social Facilitation of Cognition in Rhesus Monkeys: Audience Vs.
916 Coaction." *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, vol. 9, no. December, 2015, pp. 1–5,
917 doi:10.3389/fnbeh.2015.00328.
- 918 Rice, Katherine, et al. "Perceived Live Interaction Modulates the Developing Social Brain." *Social
919 Cognitive and Affective Neuroscience*, vol. 11, no. 9, 2016, pp. 1354–62,
920 doi:10.1093/scan/nsw060.
- 921 Rice, Katherine, and Elizabeth Redcay. "Interaction Matters: A Perceived Social Partner Alters
922 the Neural Processing of Human Speech." *NeuroImage*, vol. 129, 2016,
923 doi:10.1016/j.neuroimage.2015.11.041.

- 924 Rice Warnell, Katherine, et al. "Let's Chat: Developmental Neural Bases of Social Motivation
925 during Real-Time Peer Interaction." *Developmental Science*, vol. 21, no. 3, 2018, pp. 1–14,
926 doi:10.1111/desc.12581.
- 927 Richardson, Hilary, et al. "Development of the Social Brain from Age Three to Twelve Years."
928 *Nature Communications*, vol. 9, no. 1, Springer US, 2018, pp. 1–12, doi:10.1038/s41467-
929 018-03399-2.
- 930 Ritters, Lauren V., et al. "Vocal Production in Different Social Contexts Relates to Variation in
931 Immediate Early Gene Immunoreactivity within and Outside of the Song Control System."
932 *Behavioural Brain Research*, vol. 155, no. 2, 2004, pp. 307–18,
933 doi:10.1016/j.bbr.2004.05.002.
- 934 Ruddock, Helen K., et al. "A Systematic Review and Meta-Analysis of the Social Facilitation of
935 Eating." *American Journal of Clinical Nutrition*, vol. 110, no. 4, 2019, pp. 842–61,
936 doi:10.1093/ajcn/nqz155.
- 937 Schurz, Matthias, et al. "Fractionating Theory of Mind: A Meta-Analysis of Functional Brain
938 Imaging Studies." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 42, Elsevier Ltd, 2014, pp.
939 9–34, doi:10.1016/j.neubiorev.2014.01.009.
- 940 Smith, Ashley R., et al. "Peers Influence Adolescent Reward Processing, but Not Response
941 Inhibition." *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, vol. 18, no. 2, Springer New
942 York LLC, Apr. 2018, pp. 284–95, doi:10.3758/s13415-018-0569-5.
- 943 Smith, Eliot R., and Diane M. Mackie. "Influence from Representations of Others' Responses:
944 Social Priming Meets Social Influence." *Current Opinion in Psychology*, vol. 12, Elsevier Ltd,
945 2016, pp. 22–25, doi:10.1016/j.copsyc.2016.04.012.
- 946 Somerville, Leah H. "Sensitivity to Social Evaluation." *Current Directions in Psychological
947 Science*, vol. 22, no. 2, 2013, pp. 121–27, doi:10.1177/0963721413476512.
- 948 ---. "The Medial Prefrontal Cortex and the Emergence of Self-Conscious Emotion in
949 Adolescence." *Psychol Sci*, vol. 24, no. 8, 2013, pp. 1554–62,
950 doi:10.1177/0956797613475633.
- 951 Starr, Ariel, et al. "Number Sense in Infancy Predicts Mathematical Abilities in Childhood."
952 *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 110,
953 no. 45, 2013, pp. 18116–20, doi:10.1073/pnas.1302751110.
- 954 Steinberg, Laurence. "Risk Taking in Adolescence: New Perspectives from Brain and Behavioral
955 Science." *Current Directions in Psychological Science*, vol. 16, no. 2, 2007, pp. 55–59,
956 doi:10.1111/j.1467-8721.2007.00475.x.
- 957 Steinmetz, Janina, and Stefan Pfattheicher. "Beyond Social Facilitation: A Review of the Far-
958 Reaching Effects of Social Attention." *Social Cognition*, vol. 35, no. 5, 2017, pp. 585–99,
959 doi:10.1521/soco.2017.35.5.585.

- 960 Sugimoto, Hikaru, et al. "Competing against a Familiar Friend: Interactive Mechanism of the
961 Temporo-Parietal Junction with the Reward-Related Regions during Episodic Encoding."
962 *NeuroImage*, Elsevier B.V., 2016, doi:10.1016/j.neuroimage.2016.02.020.
- 963 Telzer, Eva H. "Dopaminergic Reward Sensitivity Can Promote Adolescent Health: A New
964 Perspective on the Mechanism of Ventral Striatum Activation." *Developmental Cognitive
965 Neuroscience*, vol. 17, Elsevier Ltd, Feb. 2016, pp. 57–67, doi:10.1016/j.dcn.2015.10.010.
- 966 Telzer, Eva H., Nicholas T. Ichien, et al. "Mothers Know Best: Redirecting Adolescent Reward
967 Sensitivity toward Safe Behavior during Risk Taking." *Social Cognitive and Affective
968 Neuroscience*, vol. 10, no. 10, Oxford University Press, Feb. 2015, pp. 1383–91,
969 doi:10.1093/scan/nsv026.
- 970 Telzer, Eva H., Christina R. Rogers, et al. "Neural Correlates of Social Influence on Risk Taking
971 and Substance Use in Adolescents." *Current Addiction Reports*, vol. 4, no. 3, Springer
972 Nature, Sept. 2017, pp. 333–41, doi:10.1007/s40429-017-0164-9.
- 973 Tricoche, Leslie, Elisabetta Monfardini, et al. "Peer Presence Effect on Numerosity and
974 Phonological Comparisons in 4th Graders: When Working With a Schoolmate Makes
975 Children More Adult-Like." *Biology*, vol. 10, no. 902, 2021, doi:10.3390/biology10090902.
- 976 Tricoche, Leslie, Johan Ferrand-Verdejo, et al. "Peer Presence Effects on Eye Movements and
977 Attentional Performance." *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, vol. 13, no. January, 2020,
978 pp. 1–13, doi:10.3389/fnbeh.2019.00280.
- 979 van Duijvenvoorde, Anna C. K., et al. "What Motivates Adolescents? Neural Responses to
980 Rewards and Their Influence on Adolescents' Risk Taking, Learning, and Cognitive
981 Control." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 70, 2016, pp. 135–47,
982 doi:10.1016/j.neubiorev.2016.06.037.
- 983 van Hoorn, Jorien, et al. "Differential Effects of Parent and Peer Presence on Neural Correlates of
984 Risk Taking in Adolescence." *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, vol. 13, no. 9,
985 Oxford University Press, 2018, pp. 945–55, doi:10.1093/scan/nsy071.
- 986 Van Hoorn, Jorien, et al. "Neural Correlates of Prosocial Peer Influence on Public Goods Game
987 Donations during Adolescence." *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 2016, p.
988 nsw013, doi:10.1093/scan/nsw013.
- 989 van Meurs, Edda, et al. "Moving in the Presence of Others – a Systematic Review and Meta-
990 Analysis on Social Facilitation." *PsyArXiv Preprints*, vol. 3, no. 2, 2021, p. 6.
- 991 van Veluw, Susanne J., and Steven A. Chance. "Differentiating between Self and Others: An ALE
992 Meta-Analysis of fMRI Studies of Self-Recognition and Theory of Mind." *Brain Imaging and
993 Behavior*, vol. 8, no. 1, 2014, pp. 24–38, doi:10.1007/s11682-013-9266-8.
- 994 Vignal, Clémentine, Nicolas Mathevon, et al. "Audience Drives Male Songbird Response to
995 Partner's Voice." *Nature*, vol. 430, no. 6998, 2004, pp. 448–51, doi:10.1038/nature02645.

Discussion générale

I) Rappel des objectifs de ces travaux de thèse

Par quelles modifications -comportementales et cérébrales- la présence d'autrui exerce-t-elle, dès l'enfance, son omnipotence à aider ou, au contraire, entraver n'importe lequel de nos comportements, du plus simple au plus sophistiqué ? Ces travaux de thèse ont été consacrés à apporter de nouveaux éléments de réponse. Sur la base des questions laissées en suspens par la littérature et résumées dans le Tableau 2 de l'introduction, nous voulions plus spécifiquement :

- Montrer que la présence d'autrui produit des changements d'activité à la fois dans les réseaux tâche-spécifique et dans les réseaux domaine-général du cerveau, dont les variations prédisent l'effet comportemental observé, facilitation ou inhibition.
- Commencer à tracer la trajectoire développementale de cette influence sociale susceptible d'influencer toute notre éducation en comparant les enfants aux adultes.
- Chercher des modérateurs susceptibles d'expliquer la variabilité interindividuelle des effets de la présence d'autrui.

Pour cela, mes travaux se sont divisés en deux Chapitres, composés chacun de deux études, l'une comportementale et l'autre en imagerie fonctionnelle.

1. Objectif un : montrer que le mécanisme de FIS fait intervenir plusieurs réseaux à la fois tâche-spécifique et domaine-général, modulés différemment selon qu'il s'agisse d'une facilitation ou d'une inhibition sociale

En nous basant sur les données de la littérature, nous avons développé deux hypothèses, non mutuellement-exclusives, du mécanisme de FIS. La première est que la présence d'autrui modifie l'activité neuronale des substrats spécifiques à la tâche que l'individu est en train de réaliser, c'est l'hypothèse d'un mécanisme tâche-spécifique. La seconde prédit que la présence d'autrui module un ou plusieurs réseaux généraux, quelle que soit la tâche en cours, c'est l'hypothèse d'un mécanisme domaine-général ; et trois candidats émergent des études

antérieures en neuroscience sociales : le réseau cérébral de l'attention, celui de la théorie de l'esprit, et celui contrôlant motivation et émotions.

Pour mettre en évidence, l'un, l'autre, ou ces deux types de mécanisme, nous avons réalisé deux études en IRMf. Le Chapitre ① était plus particulièrement centré sur le réseau cérébral de l'attention dont l'implication a été supposée par plusieurs des théories développées par la psychologie sociale, mais manque encore de preuves empiriques. Le Chapitre ② avait pour but de corroborer les résultats obtenus par le Chapitre ①, en confirmant l'implication du réseau attentionnel, mais aussi de tester une possible implication du réseau motivationnel/émotionnel même quand la tâche ne comporte ni récompense, ni risque, ni pression évaluative, ni retour sur le taux de réussite. Les deux Chapitres ont en outre permis de tester l'idée, évoquée dans plusieurs études antérieures, d'une implication d'un troisième réseau domaine-général, le réseau ToM, qui génère nos représentations des états mentaux d'autrui. Enfin, le Chapitre ② nous a permis de tester plus particulièrement l'hypothèse d'un mécanisme tâche-spécifique, en comparant les mêmes sujets dans deux tâches aux substrats cérébraux bien distincts, l'une dépendante des régions dédiées aux nombres, l'autre des régions dédiées au langage.

Comme la présence d'autrui mène soit à une facilitation sociale, soit à une inhibition sociale, en partie due au niveau de difficulté de la tâche réalisée par le participant, il doit exister des variations d'activité dans les réseaux impliqués dans le mécanisme de FIS. Pour le vérifier, le Chapitre ① avait pour but d'identifier une tâche menant soit à une facilitation sociale, soit à une inhibition sociale, selon le niveau de difficulté global associé à la tâche. Dans une étude comportementale nous avons testé l'effet de FIS sur trois tâches attentionnelles distinctes avec chacune des niveaux de difficulté simple et complexe. La tâche de saccades, qui a montré un effet de FIS qui variait comme attendu avec la difficulté, a donc été ensuite choisie pour étudier la modulation de l'activité des réseaux cérébraux impliqués selon la direction de l'effet de FIS.

2. Objectif deux : explorer la trajectoire développementale de l'effet de FIS en comparant enfants et adultes

L'effet de FIS d'un point de vue comportemental et son mécanisme cérébral sous-jacent (via des études en imagerie) n'ont été que peu étudiés chez l'enfant et les comparaisons inter-âges sont encore plus rares. A ce jour, elles comptent seulement trois études qui ont toutes comparé les réseaux impliqués chez l'adolescent et l'adulte (Breiner et al., 2018; Chein et al., 2011; Dumontheil et al., 2016). Pour répondre à ce second objectif, nous avons testé à la fois des enfants (8-13 ans) et des adultes dans les études du Chapitre ②. L'étude comportementale avait pour objectif de vérifier que la présence d'un pair modifie les performances des enfants dans des tâches mesurant des compétences basiques, mathématiques et langagières, importantes pour l'éducation. Elle a également eu pour but d'identifier via des modèles computationnels de potentielles différences dans les processus de prise de décision influencés par la présence d'autrui chez l'enfant et l'adulte. L'étude en IRMf a utilisé les deux mêmes tâches, et a comparé la modulation des réseaux cérébraux et de leur connectivité fonctionnelle à travers les deux populations d'âge. Nous avons envisagé trois possibilités différentes : 1) celle d'une maturation tardive de l'effet de FIS, et de ses substrats neuronaux, se traduisant par un effet de FIS et des changements neuronaux moindres chez l'enfant par rapport à l'adulte. 2) celle d'une maturation précoce, avant l'âge de 10 ans, se traduisant par des changements comportementaux et neuronaux identiques chez l'enfant et l'adulte. 3) celle d'une hypersensibilité des fonctions cognitives de l'enfant à la présence d'un pair, réminiscence de l'hypersensibilité décrite pour les comportements liés à la récompense chez l'adolescent, se traduisant par des effets plus importants chez l'enfant.

3. Objectif complémentaire : identifier les modérateurs de l'effet de FIS, responsables de la variabilité interindividuelle

La difficulté de la tâche ne peut pas à elle seule expliquer les variabilités retrouvées dans l'effet de FIS. D'autres modérateurs jouent un rôle et permettraient d'expliquer les variations interindividuelles décrites dans la littérature depuis l'étude fondatrice de Triplett. Nous avons exploré trois modérateurs potentiels : les traits de personnalité, la résistance à la pression des pairs (RPI) et la confiance que l'individu a dans sa capacité à réussir la tâche (self-efficacy). Sur

l'ensemble des études décrites dans les Chapitres ① et ②, nous avons tenté d'établir si ces différents candidats permettaient ou non d'expliquer une partie des variations interindividuelles observées. Pour répondre à cet objectif, les participants ont systématiquement rempli une batterie de questionnaires portant sur les différents modérateurs, et les scores obtenus ont été corrélés avec la taille de l'effet de FIS chez chaque sujet. En considérant qu'un individu est parfois socialement facilité, parfois socialement inhibé, par exemple en fonction de la difficulté de la tâche, les traits de personnalité ne nous semblaient pas être le meilleur candidat pour expliquer les variations individuelles, puisque les traits de personnalité sont globalement stables au cours du temps (Harris et al., 2016). Nous avons donc plutôt prédit un effet de la RPI et/ou du sentiment d'efficacité.

II) Le mécanisme de FIS chez l'Homme sollicite plusieurs réseaux

1. Les réseaux domaine-général sont impliqués

Les résultats obtenus au cours des deux Chapitres indiquent que les réseaux domaine-général sont impliqués dans le mécanisme de FIS. Nous avons mis en évidence à la fois les réseaux ToM, attentionnel, et motivationnel/émotionnel. Le réseau ToM, considéré comme sous-composant du DMN, a montré des modulations d'activité par la présence du partenaire dans nos deux études d'imagerie. En particulier, les trois régions majeures du ToM : TPJ/pSTS, Precuneus/PCC et mPFC, sont moins désactivées en contexte social que seul dans le Chapitre ②. Ce pattern est retrouvé dans le Chapitre ①, en plus d'autres régions du DMN, mais pour les blocs inhibés uniquement (les blocs facilités montrent, à l'inverse, une plus grande désactivation de ces aires en contexte social que seul). Nos résultats valident ceux obtenus dans les études antérieures, dans des tâches de prise de décision (Beyer et al., 2018; Somerville, Jones, Ruberry, Dyke, Glover, & Casey, 2013; Telzer et al., 2015; van Hoorn et al., 2018, 2019), de raisonnement (Müller-Pinzler et al., 2015), prosociales (Rice Warnell et al., 2018; Van Hoorn et al., 2016), ou motrices (Chib et al., 2018; Yoshie et al., 2016), bien que ces deux dernières études rapportent une plus forte activation dans des régions non-désactivées en contexte seul, contrairement aux autres études. Habituellement, la désactivation du DMN est nécessaire afin d'être efficace dans la tâche en cours (de Dreu et al., 2019; Gonçalves et al., 2017). La moindre désactivation retrouvée dans nos études suggère soit 1) que la tâche est perçue comme moins difficile en contexte social, et qu'une forte désactivation du DMN n'est plus nécessaire pour réussir, soit 2) que la présence d'un pair perturbe l'équilibre entre les régions liées à la tâche et les régions du DMN, ce qui peut devenir délétère pour la performance du participant. Or nos résultats comportementaux suggèrent que les deux interprétations sont possibles. Dans le Chapitre ①, une moindre désactivation du DMN est associée à une inhibition sociale, alors que dans le Chapitre ②, les participants sont globalement socialement facilités. Une interprétation de ces deux formes d'effet sera proposée dans la partie II.4 de cette discussion. Ensemble, nos données et celles des études antérieures suggèrent que nous mentalisons les pensées d'autrui, au moins de façon implicite, même si cela n'est pas pertinent pour la tâche que nous sommes en train de réaliser, et même si autrui n'est pas physiquement présent avec nous, ni actif dans la tâche, comme cela était le

cas dans nos études IRMf. Allons-nous jusqu'à expliciter cette mentalisation ? C'est-à-dire la verbaliser intérieurement avec des questions telles que : « que pense mon partenaire de ma performance ? » ou « qu'aurait-il répondu à ma place ? ». Plusieurs études en imagerie suggèrent que les deux formes de mentalisation recrutent le réseau ToM, mais avec des temporalités différentes où la mentalisation implicite précède l'explicite qui n'est pas nécessairement mise en jeu selon la tâche effectuée (Van Overwalle & Vandekerckhove, 2013). Cela suggère que les deux formes de mentalisation pourraient être mises en jeu lorsque nous sommes observés par nos pairs, avec à minima la forme implicite de celle-ci. Il est possible qu'en ajoutant une forme explicite de mentalisation, les participants aient des pensées parasites verbales qui altèrent le focus sur la tâche et donc la performance associée. Pour savoir si dans notre étude les deux formes de mentalisations sont présentes, il faudrait pouvoir évaluer les pensées du participant lorsqu'il réalise la tâche. En ce sens, Gonçalves et collaborateurs ont utilisé une tâche d'identification des pensées qui a permis de déterminer, entre chaque bloc d'essais d'une autre tâche attentionnelle, les pensées du participant selon 4 catégories : pensées relatives à la tâche et nécessaires (penser aux stimuli pour réussir la tâche), pensées relatives à la tâche mais non nécessaires (penser à ses erreurs, sa performance), pensées non relatives à la tâche mais concernant l'environnement actuel (penser aux personnes présentes, à la température de la pièce...) et pensées non relatives à la tâche et indépendantes de l'environnement (penser à ce que l'on va faire plus tard, à un souvenir...). Ils montrent en particulier que les pensées concernant la performance ou l'environnement sont délétères pour la réussite de la tâche attentionnelle (Gonçalves et al., 2017). Si nous transcrivons ces résultats à nos études, cela suggère bien que les pensées parasites de présence sociale ou la pression pour réussir engendrée par cette présence, peuvent être néfastes pour la performance.

Nos résultats montrent également l'implication du réseau attentionnel dans le mécanisme de FIS. Un ensemble d'aires fronto-pariétales est modulé par le contexte social dans nos deux études IRMf. Dans le Chapitre ②, le FEF et l'IFG sont particulièrement représentés et apportent respectivement des preuves de l'implication du réseau attentionnel dit « dorsal » et du réseau attentionnel dit « ventral » (Corbetta & Shulman, 2002). Dans le Chapitre ①, le réseau modulé est plus global, puisqu'il regroupe l'ensemble des champs oculomoteurs guidant les saccades et contrôlant l'attention spatiale qu'elles dirigent (de Haan et al., 2008).

Au sein de ce réseau, l'ensemble des régions est modulé avec une intensité comparable, modérée mais néanmoins suffisante pour être statistiquement détectable. Par ailleurs, les résultats obtenus chez les participants inhibés, aux temps de réaction allongés par la présence d'un pair, révèlent la mise en jeu additionnelle du réseau attentionnel ventral. Ceci suggère que plusieurs traitements attentionnels peuvent opérer simultanément, et que cela pourrait être prédictif de l'effet comportemental facilitateur ou inhibiteur (voir partie II.4 suivante). Nos résultats apportent donc des preuves empiriques de l'implication du réseau attentionnel dans l'implémentation neuronale de l'effet de FIS, ce qui n'avait été mis en avant que dans de rares études antérieures chez l'humain (Dumontheil et al., 2016; Liu et al., 2017; Yoshie et al., 2016) et le primate non-humain (Monfardini et al., 2015). Ils remettent en avant les théories proposées par la psychologie sociale postulant un mécanisme attentionnel où autrui joue le rôle de distracteur.

Enfin, le réseau motivationnel/émotionnel, en particulier le VS, est également plus activé en contexte social que seul. Étonnamment, nous avons mis en évidence l'implication du VS uniquement dans l'étude IRMf du Chapitre ②. Dans notre première étude IRMf, l'indicateur principal allant dans le sens d'une modulation motivationnelle ou émotionnelle est le diamètre pupillaire (Alnæs et al., 2014; Sara, 2009) qui varie avec la condition d'observation, mais qui, dans notre cas, est plutôt lié à une variation d'activité dans les régions attentionnelles dorsales, que dans les régions motivationnelles/émotionnelles. Pourtant, contrairement au Chapitre ② pour lequel nous avons supprimé les notions d'évaluation, de récompense ou de retour de performance, l'étude IRMf du Chapitre ① a testé des participants avec à la fois un retour de performance essai à essai et une forme d'évaluation par le partenaire familial. Contrairement à nos prédictions le VS peut 1) s'activer même si aucun traitement émotionnel ni motivationnel n'est demandé par la tâche, et 2) ne pas s'activer même si les conditions de réalisation de la tâche impliquent logiquement ces traitements émotionnel ou motivationnel. Ces résultats pourraient être liés au design expérimental de chacune des deux études, où la condition sociale n'a pas été implémentée de la même façon. Dans l'étude IRMf du Chapitre ①, les participants ont réalisé deux sessions distinctes, l'une seuls, l'autre en présence de leur partenaire. Les participants se sont vus par écrans interposés à chaque pause entre deux runs d'essais, c'est-à-dire toutes les 7 minutes environ. Le sentiment d'évaluation a donc pu s'estomper au cours du temps, allant même

jusqu'à un sentiment de présence minimal, qui s'est réactivé seulement au moment des pauses. De plus, de par les conditions d'acquisition de l'IRM, le partenaire évaluateur ne se trouvait pas dans la même pièce que le participant, comme cela est souvent le cas dans les études comportementales (voir notamment Bouhours et al., 2021; Camarda et al., 2021; Tian et al., 2015; Wolf et al., 2015). Enfin, le participant ne savait pas non plus quel avis avait son partenaire sur lui, ce qui est l'approche souvent choisie dans les études d'IRMf (Chib et al., 2018; Prévost et al., 2018; Van Hoorn et al., 2016). Ces trois aspects expérimentaux peuvent être à l'origine de la perte du sentiment d'évaluation par les participants. A l'inverse dans l'étude IRMf du Chapitre ②, les participants ne sont venus qu'une fois et ont alterné entre des blocs d'essais « observés » et des blocs d'essais « seul », un bloc ne durant que 30 secondes environ. Le sentiment de présence a donc été réactivé très fréquemment, via la présentation des photos du partenaire avant chaque bloc d'observation. Dans ce cas les participants ont peut-être été plus motivés à réussir et ont ressenti une forme d'évaluation implicite de leur partenaire, bien que rien n'ait été suggéré dans ce sens aux participants lorsque leurs rôles ont été décrits par les expérimentateurs. Il semble que ce ne soit pas la réalité de l'évaluation ou des récompenses attribuées qui soit importante, mais plutôt le sentiment d'une évaluation possible et une motivation interne non liées au design de la tâche, qui mobilisent le VS en présence du partenaire. Pour le vérifier, au moins subjectivement, à la fin de chaque passation nous avons demandé aux participants de nous dire s'ils avaient ressenti un effet de leur partenaire (positif ou négatif), et ce tout au long de l'expérience. Dans le Chapitre ①, plus de 30% des participants ont rapporté avoir oublié la présence de leur partenaire au cours de temps, alors qu'ils n'étaient qu'environ 10% dans le Chapitre ②, ce qui va dans le sens de notre interprétation.

2. Quelques preuves pour l'implication des réseaux tâche-spécifique

Le Chapitre ① avait pour objectif d'établir une implication du réseau attentionnel fronto-pariétal codant l'attention visuo-spatiale dans l'implémentation neuronale de l'effet de FIS. Les résultats ont confirmé que l'activité de ce réseau pendant l'exécution de saccades est bien modifiée par la simple présence d'un pair. La modulation de ce réseau peut s'interpréter soit comme l'implication d'un réseau domaine-général, attentionnel, soit comme l'implication

d'un réseau tâche-spécifique, oculomoteur. Notre tâche saccadique ne nous permet pas de trancher avec certitude entre ces deux interprétations car, si l'attention peut bouger dans l'espace sans mouvement des yeux, l'inverse n'est pas possible ; toute saccade déplace obligatoirement l'attention avec elle. Sans ou avec saccades, l'attention visuo-spatiale recrute les mêmes aires corticales, l'exécution de saccades augmente seulement l'étendue de leur activation (Beauchamp et al., 2001). L'exécution de saccades augmente également le recrutement de régions sous-corticales, dont les ganglions de la base qui sont associés aux mouvements plutôt qu'à l'attention (de Haan et al., 2008) . Dans notre étude, le Putamen montre une variation d'activité en présence d'un pair similaire à celle observée dans le réseau cortical fronto-pariétal. Ceci plaide en faveur d'une modulation sociale des régions tâche-spécifique des saccades. Pour étudier avec plus de certitude les réseaux tâche-spécifique, le Chapitre ② a utilisé deux tâches, une de numérosité et une de phonologie, qui recrutent des réseaux distincts bien identifiés dans la littérature (Prado et al., 2011, 2014). Lorsque considérées ensemble, les régions spécifiques de la numérosité (CentralOper/Insula bilatéral, PostG gauche, STG gauche et IPS droit) ainsi que les régions spécifiques de la phonologie (ITG gauche et IFG gauche), ont montré un effet significatif de la condition avec une augmentation systématique de l'activité en condition d'observation par rapport à la condition "seul", suggérant que les deux réseaux tâche-spécifique sont modulés par la présence sociale. Cependant, cet effet principal n'est pas accompagné d'une interaction entre la condition et la tâche, ne permettant pas de prouver que la présence d'un pair module les régions associées au langage exclusivement pendant la tâche de phonologie, et celles associées aux nombres exclusivement pendant la tâche de numérosité. Ceci ne permet toutefois pas d'exclure avec certitude l'hypothèse tâche-spécifique car la résolution spatiale de l'IRM n'est pas suffisante pour distinguer des sous-populations de neurones au sein d'une même région (Ruff & Fehr, 2014). Or, les enregistrements unitaires chez le macaque montrent l'entremêlement dans le cerveau des neurones "asociaux" et "sociaux" (Demolliens et al., 2017) Des enregistrements unitaires réalisés chez des patients épileptiques ont mis en évidence un entremêlement similaire au sein du dmPFC des neurones asociaux qui encodent nos propres pensées et croyances, et des neurones sociaux qui encodent celles d'autrui (Jamali et al., 2021).

3. Interdépendance des réseaux sous-tendant l'effet de FIS

L'ensemble de nos résultats, utilisant une tâche oculomotrice et deux tâches cognitives, indiquent qu'un seul réseau, qu'il soit domaine-général ou tâche-spécifique, n'est pas suffisant pour expliquer le mécanisme de FIS. Au contraire, le mécanisme de FIS doit impliquer différents réseaux qui communiquent entre eux, avec différents degrés d'interdépendance. Il convient donc de les considérer collectivement comme un mécanisme unique. Cette logique n'est pas nouvelle, et se retrouve dans les théories du cerveau social (Chang et al., 2013; Patel et al., 2019; Stanley & Adolphs, 2013). **La présence d'autrui activerait donc le réseau ToM en conduisant le participant à se placer dans la perspective d'autrui et à mentaliser ses pensées, générant des pensées parasites qui *in fine* induisent une distraction dans le réseau attentionnel. Cet effet pourrait être accentué si la présence induit en plus un sentiment d'évaluation ou une motivation interne chez les participants, activant alors le VS du réseau motivationnel/émotionnel. Il résulterait de la balance entre ces trois réseaux domaine-général, une modulation d'activité au niveau du réseau tâche-spécifique, mais possiblement seulement au sein des sous-populations de neurones sociaux.** Comment la balance entre ces réseaux se ferait-elle ? Quels seraient les grands axes de communication ? Dans le Chapitre ②, nous avons commencé à explorer comment la connectivité fonctionnelle entre les réseaux est modulée lorsque le participant est observé par son partenaire. Les résultats indiquent une baisse de connectivité fonctionnelle entre la aTPJ droite (attentionnelle) et les aires visuelles primaires. Nous avons effectué des analyses complémentaires, et cette baisse de connectivité fonctionnelle est également retrouvée entre les aires visuelles primaires et le Prec (ToM) ainsi que le VS (motivationnel). Le désengagement vis-à-vis des aires visuelles de régions provenant de trois réseaux distincts pourrait s'interpréter comme une moindre perturbation du traitement visuel des stimuli pertinents pour la tâche par les régions codant la présence sociale, considérée comme un distracteur, ou à l'inverse comme une modification des priorités attentionnelles envers le "stimulus" social. Torralbo et collaborateurs disposent d'arguments intéressants en faveur de la première possibilité : ils expliquent en effet que lorsque la charge cognitive augmente, l'activité du réseau lié à la tâche augmente, mais celle liée au distracteur diminue, et ce dès les premières étapes de traitement au niveau des aires visuelles primaires (Torralbo et al., 2016). Concernant la deuxième possibilité, il a également été mis en évidence que les priorités attentionnelles sont définies à de très bas niveaux de

traitement de l'information (Normand et al., 2014). Ainsi une modulation de la connectivité fonctionnelle au niveau des aires visuelles permettrait efficacement de prioriser l'information sociale, qui a été montrée comme étant la plus saillante parmi les différents objets de l'environnement. En effet ce biais attentionnel envers les informations sociales existe chez de nombreuses espèces, y compris les ultra-sociales comme le primate (Ischebeck et al., 2021). D'autres analyses, utilisant la méthode du « Dynamic causal modelling » (DCM) par exemple, pourraient nous permettre de mieux comprendre les relations qui existent entre les réseaux ToM, attentionnel et motivationnel/émotionnel. Dans la Figure 9, nous proposons un exemple de modèle à tester avec le DCM où les régions majeures des trois réseaux sont représentées : Prec, pTPJ/pSTS et dmPFC pour le ToM ; FEF, aTPJ et les aires visuelles primaires pour l'attention ; et le VS pour la motivation. D'après ce modèle, le VS et le dmPFC seraient les aires d'entrée et traiteraient en parallèle le signal social (Klein et al., 2009). Le dmPFC communiquerait en intra-réseau avec le Prec et la pTPJ/pSTS, tandis que le VS serait à la fois connecté aux régions du ToM et de l'attention et modulerait sa connectivité fonctionnelle en fonction du traitement du signal social (Chib et al., 2018; van Hoorn et al., 2018). Le Prec et la pTPJ/pSTS pourraient aussi moduler l'activité des régions attentionnelles via des projections sur les aires visuelles primaires notamment (Decety & Lamm, 2007; Yoshie et al., 2016). Au sein du circuit fronto-pariétal la modulation du signal atteindrait le FEF, aire de sortie de ce circuit qui modulerait à son tour les régions tâche-spécifique (Klein et al., 2009), et en particulier les populations neuronales sensibles au contexte social (Demolliens et al., 2017; Ruff & Fehr, 2014).

Enfin, si la composante sociale est à ce point privilégiée par les individus et traitée en priorité même lorsque cela peut être délétère pour la tâche (E. R. Smith & Mackie, 2016), alors il est possible que les réseaux décrits ci-dessus soient également modulés lorsque l'individu n'est engagé dans aucune tâche. Des études antérieures ont déjà mis en avant des modulations d'activité cérébrale chez le marmoset (Yokoyama et al., 2013) ou d'expression génique chez le poisson (Weitekamp et al., 2017) lors de contextes sociaux où l'individu n'est engagé dans aucune tâche. Avec une seule preuve existante dans la littérature actuellement (Somerville et al., 2013), l'analyse de ce mécanisme de FIS au repos pourrait montrer des modulations dans la connectivité fonctionnelle des réseaux, et nous apporter des réponses supplémentaires sur l'interdépendance entre ces réseaux. Dans ce but, nous avons intégré dans nos deux études

IRMf une session de resting-state (avec fixation de croix centrale) dans laquelle les participants étaient soit observés, soit non-observés par leur partenaire. Ces données sont en cours d'analyse et nous voulons en particulier étudier les modulations de connectivité fonctionnelle entre le DMN, le réseau attentionnel dorsal, le réseau attentionnel ventral, le réseau visuel primaire, et le réseau motivationnel/émotionnel.

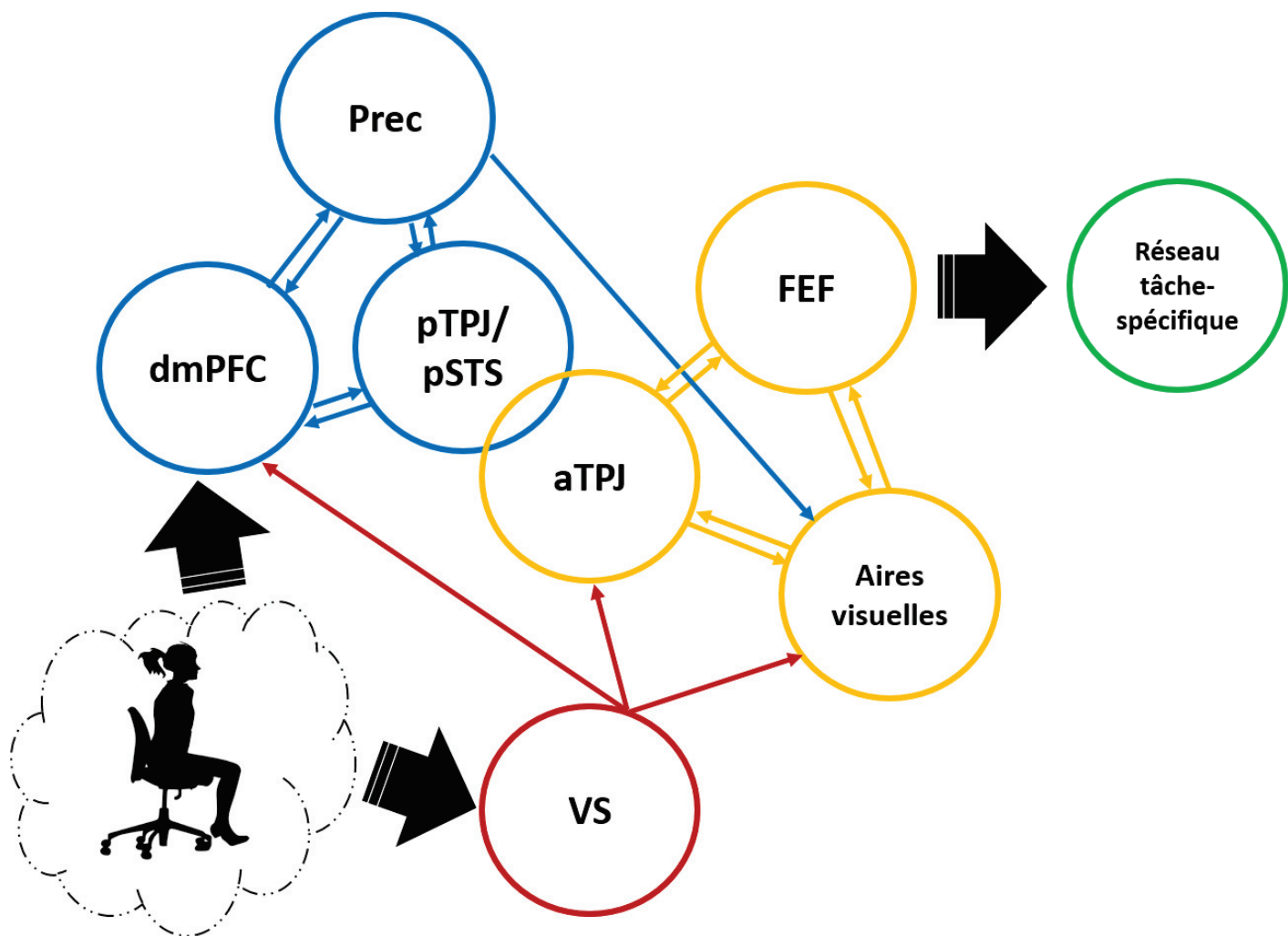


Figure 9 : Proposition de modèle (à tester via des analyses DCM) afin d’expliquer la relation entre les trois réseaux domaine-général ToM, attentionnel et motivationnel/émotionnel et le réseau tâche-spécifique, en condition de présence du partenaire. Le réseau motivationnel/émotionnel composé du VS (rouge) ainsi que le dmPFC faisant partie du réseau ToM (bleu) sont les aires d’entrée du signal social. Le réseau ToM, composé du dmPFC, du Prec et de la pTPJ/pSTS (bleu), communique avec le réseau attentionnel composé des aires visuelles primaires, de la aTPJ et du FEF (jaune). Le VS communique également avec les deux autres réseaux. L’aire de sortie proposée est le FEF qui projette à son tour sur le réseau tâche-spécifique (vert).

4. Une modulation différenciée entre la facilitation et l'inhibition sociale

Selon la tâche que les individus réalisent, l'effet de la présence d'un partenaire mène soit à une facilitation sociale, soit à une inhibition sociale. Nous supposons donc qu'il existe des modulations au sein des réseaux identifiés et décrits ci-dessus, qui vont modifier le sens de l'effet social observé au niveau comportemental. Pour tester notre hypothèse, dans le Chapitre (1), nous avons voulu développer une tâche qui selon la façon de présenter les essais est soit simple soit complexe et donc mènerait à un effet de FIS différent. Nous avons ensuite utilisé cette tâche de saccades à l'IRM afin d'observer l'activité différenciée des réseaux. Nous avons effectué des analyses individuelles, en distinguant pour chaque participant les blocs d'essais facilités *versus* inhibés, et non pas les données de groupe. Cette analyse s'explique par le fait que nous n'avons pas pu répliquer, au niveau du groupe, les résultats obtenus dans l'étude comportementale avec une facilitation systématique pour les essais simples et une inhibition pour les essais complexes. Nos analyses montrent une augmentation d'activité du réseau attentionnel dorsal/tâche-spécifique associée à une moindre désactivation du ToM/DMN lors d'une inhibition sociale, et à l'inverse une réduction de l'activité du réseau attentionnel dorsal/tâche-spécifique associée à une plus grande désactivation du ToM/DMN lors d'une facilitation sociale. Pour les blocs inhibés uniquement, un réseau attentionnel plus ventral est également modulé positivement par la condition d'observation. Aucune modulation du réseau motivationnel/émotionnel n'a été montrée, excepté, lors de l'inhibition sociale de l'insula gauche (postérieur), qui est notamment lié au contrôle émotionnel en contexte social et à la saillance des stimuli (Finger et al., 2006; Pedale et al., 2019; Lihui Wang et al., 2015).

L'échec dans la réplique des résultats comportementaux de groupe peut s'expliquer par les modifications de protocole que nous avons effectuées entre l'étude comportementale et l'étude IRMf. Il est possible que le degré de difficulté de la tâche complexe ait été réduit. Cela montre qu'opérationnaliser la distinction entre tâche simple et complexe reste un défi. Pour expliquer l'effet de FIS Zajonc suggérait une augmentation de la réponse dominante qui est une réponse correcte ou rapide pour les tâches simples menant à la facilitation sociale et une réponse incorrecte ou lente pour les tâches complexes menant à l'inhibition sociale. Or nos résultats montrent que le niveau final de complexité d'une tâche dépend de la façon dont les différents types d'essais sont concaténés, plus que la difficulté de chaque type d'essai. Des essais a priori

difficiles (induisant des réponses majoritairement incorrectes ou lentes, ex : antisaccades) peuvent mener à une facilitation sociale, s'ils ne sont pas mélangés avec des essais a priori simples (induisant des réponses majoritairement correctes ou rapides, ex : prosaccades). L'inverse est aussi vrai puisque des essais simples peuvent mener à une inhibition sociale lorsqu'ils sont mélangés à des essais complexes (Charles F Bond, 1982). Ainsi, la notion de réponse dominante doit être utilisée avec précaution et ne s'applique que dans le cas où les essais sont homogènes. Pour les autres tâches, il serait utile de disposer 1) d'un indicateur fiable et objectif de mesure de la difficulté de la tâche et 2) d'un indicateur fiable mais subjectif mesurant la façon dont les sujets perçoivent la difficulté de la tâche.

Dans le Chapitre ②, nous avons pu nous focaliser sur une seule direction de la FIS, la facilitation sociale, en utilisant des tâches maîtrisées par les participants, donc a priori identifiées comme simples. Nos résultats indiquent un effet social de groupe, montrant que les participants ont bien été globalement facilités. Actuellement, nous développons une nouvelle étude avec un protocole similaire à celui du Chapitre ②, mais cette fois les participants effectueront une tâche mathématique de comparaison de deux fractions (Figure 10), tâche considérée comme difficile car non maîtrisée par les participants, en particulier les enfants. Nous prédisons une inhibition sociale chez la majorité de nos participants, ce qui nous permettra de comparer directement la modulation d'activité des réseaux cérébraux par le contexte social lors de la tâche de fractions avec ceux obtenus lors de la tâche de numérosité.

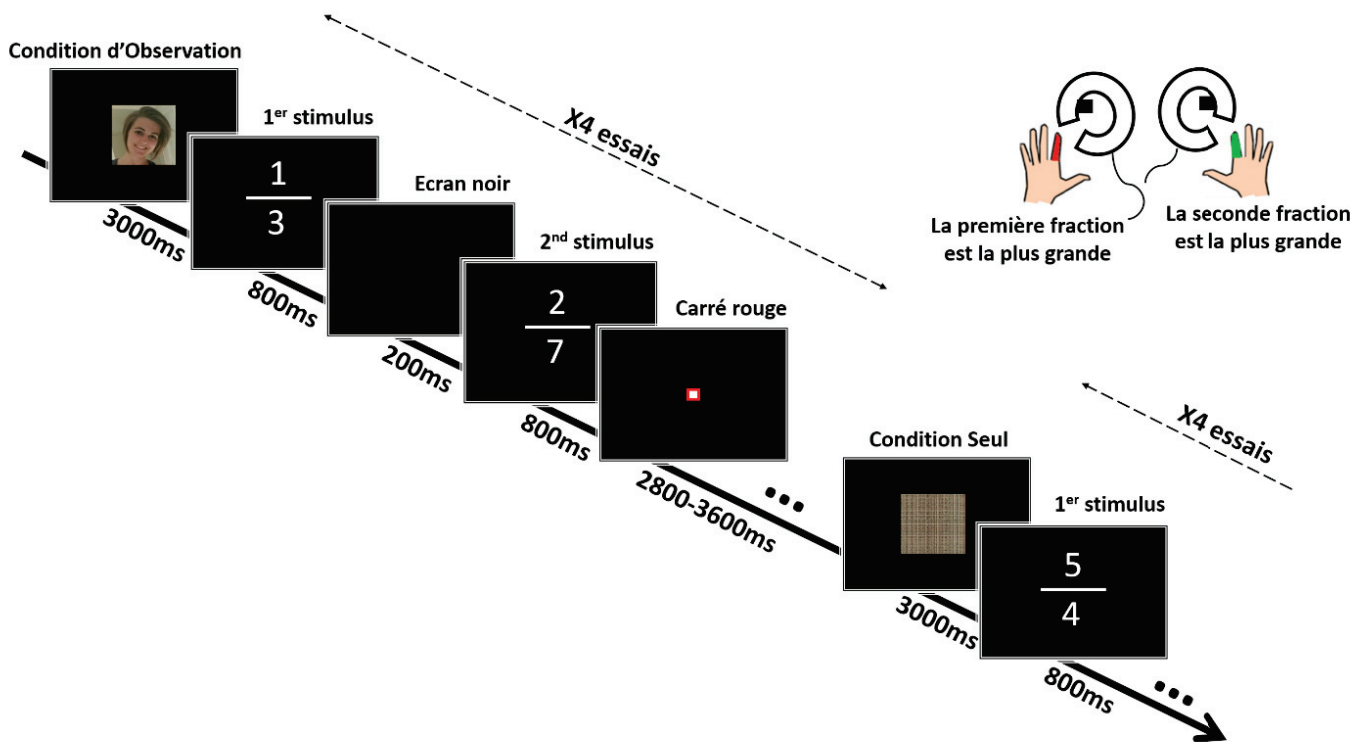


Figure 10 : Déroulement des essais dans la tâche de fractions. A chaque essai, le participant doit déterminer parmi deux fractions successivement présentées, laquelle donne le résultat le plus grand.

Le participant alterne tous les 4 essais entre condition d'observation et condition de non-observation.

Quoi qu'il en soit, les tâches de numérosité et de phonologie menant à une facilitation sociale sont associées à une plus grande activation des réseaux attentionnels dorsal et ventral, et à une moindre désactivation du ToM/DMN. De façon surprenante ces résultats sont donc similaires à ceux obtenus dans le Chapitre ① pour les blocs inhibés. La seule différence est qu'il y a en plus une activation du VS pour la seconde étude IRMf utilisant les tâches de numérosité et de phonologie. Comment expliquer ces modulations ? Je propose que l'effet de FIS dépende de notre capacité à inhiber la distraction que procure la présence sociale. Reprenons l'exemple de Lina et Arya. La majorité du temps, Lina ne peut s'empêcher de se mettre dans la perspective d'Arya et d'avoir des pensées parasites lorsqu'elle court. Elle va donc **traiter en parallèle les stimuli pertinents pour réussir sa tâche (la course) et le stimulus social (Arya) et donc les pensées parasites qui en résultent (cas A)**. Il se peut que parfois, Lina soit tellement concentrée sur sa course, qu'elle réussisse à **inhiber ses pensées parasites dues à la présence d'Arya, et se dédie totalement à la réussite de sa tâche (cas B)**. Ces deux situations se traduiraient au niveau cérébral de la façon suivante :

- ✂ **Dans le cas A** (Figure 11A), l'information sociale est traitée par le dmPFC (voire le VS, si la présence d'Arya génère un sentiment d'évaluation ou une motivation supplémentaire). Le dmPFC projette ensuite sur les autres régions du ToM, ce qui conduit à une moindre désactivation de ce réseau. Le réseau ToM, ainsi que le VS projettent sur les réseaux attentionnels dorsal et ventral, ce qui dirige l'attention en priorité sur l'information sociale distractive (Poole et al., 2016). Normalement, le réseau ventral ne traite pas les distracteurs non pertinents pour la tâche, mais dans ce cas précis le distracteur social est saillant avec une composante émotionnelle, ce qui le met en priorité et permet son traitement (Frank & Sabatinelli, 2012; Lihui Wang et al., 2015). Une autre structure qui peut également intervenir pour augmenter la saillance du distracteur social est l'insula (son implication est montrée dans la première étude IRMf), notamment par le biais de projections sur l'IPS et l'IFG (Lihui Wang et al., 2015). La conséquence est donc une activation accrue du réseau attentionnel, ce qui n'est pas surprenant puisque le réseau fronto-pariétal est connu pour s'activer plus avec l'augmentation de la charge de traitement (Ischebeck et al., 2021). Cependant l'activation de ce même circuit peut mener à deux résultantes comportementales. Si la tâche ne nécessite qu'une partie des ressources attentionnelles (exemple : Lina maîtrise la course, et peut faire autre chose en même temps comme regarder ce qu'il

se passe sur le terrain d'à côté ou réfléchir à son repas du soir), alors le "boost" d'activité du réseau attentionnel engendré par le distracteur social mène à un meilleur recrutement attentionnel et donc un meilleur focus, positif pour réussir la tâche (Lavie et al., 2004). Par contre, si la tâche recrute déjà toutes les ressources attentionnelles (exemple : Lina vient tout juste de commencer à apprendre l'espagnol et doit se concentrer sur chaque mot lorsqu'elle lit), alors l'ajout du traitement du distracteur sature les capacités attentionnelles, ce qui est délétère pour la performance (Esterman et al., 2014). Dans nos études, les tâches de numérosité et de phonologie sont simples et maîtrisées, ce qui peut expliquer la facilitation sociale. A l'inverse, la tâche de saccades nécessite beaucoup plus de ressources attentionnelles, puisque cette tâche recrute directement le réseau attentionnel, ce qui conduit à une inhibition sociale.

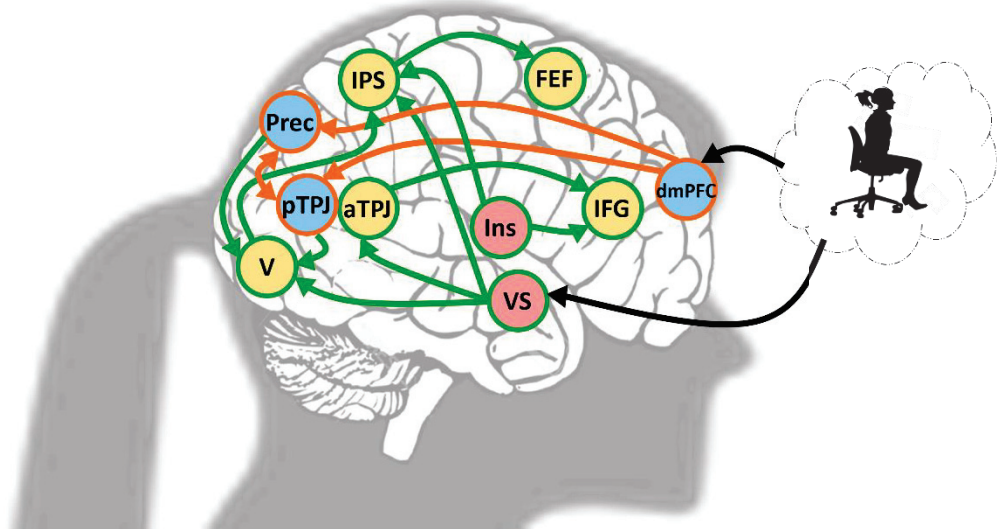
✘ **Dans le cas B** (Figure 11B), Lina a un engagement dans la tâche initialement plus important et va être capable d'inhiber ses pensées parasites. L'information sociale qui arrive par le dmPFC et le VS pourrait être rapidement bloquée par les réseaux attentionnels, via des aires comme le FEF ou l'IPS par exemple (Fagioli & Macaluso, 2011; Frank & Sabatinelli, 2012; Painter et al., 2015; Poole et al., 2016). Une étude a en effet récemment montré que lors de présentations de stimuli multimodaux, le stimulus distracteur est bloqué précocement grâce à l'activation de régions attentionnelles dorsales, et à des modulations de connectivité, notamment avec les régions attentionnelles ventrales (liées au traitement du stimulus visuel distracteur en question) (Solís-Vivanco et al., 2021). Dans notre cas, le stimulus distracteur social étant traité par le réseau ToM, la modulation de connectivité a pu se faire entre le réseau attentionnel dorsal et le réseau ToM en faveur d'une inhibition. Cette inhibition précoce de ce distracteur social induit alors une plus grande désactivation de l'ensemble du réseau ToM et une non-activation du réseau motivationnel/émotionnel, qui ainsi ne modulent plus les réseaux attentionnels. L'activité du réseau attentionnel est donc diminuée, mais reste suffisante pour réussir la tâche (K. Kobayashi et al., 2020). Dans ce cas, peu importe que la tâche nécessite peu ou beaucoup de ressources attentionnelles, elles sont disponibles et exclusivement réservées au traitement des stimuli de la tâche. La résultante comportementale est donc une facilitation sociale. La raison pour laquelle dans cette situation Lina est capable d'inhiber le traitement social pourrait s'expliquer par exemple par une plus grande résistance à la pression de ses

pairs ou par un sentiment d'auto-efficacité (self-efficacy) très bas qui met la réussite de la tâche au centre de ses priorités. Ces hypothèses suggèrent en tout cas qu'un modérateur serait le levier nous faisant basculer du cas A au cas B.

Les Figures 11A et 11B illustrent ces deux modèles, en représentant seulement les régions principales des 3 réseaux domaine-général : ToM, attentionnel et motivationnel/émotionnel, bien que les autres régions composant ces réseaux soient également impliquées.

A

Lina traite la présence d'Arya en tant que distracteur social et a des pensées parasites



Tâche ne nécessitant pas toutes les ressources attentionnelles

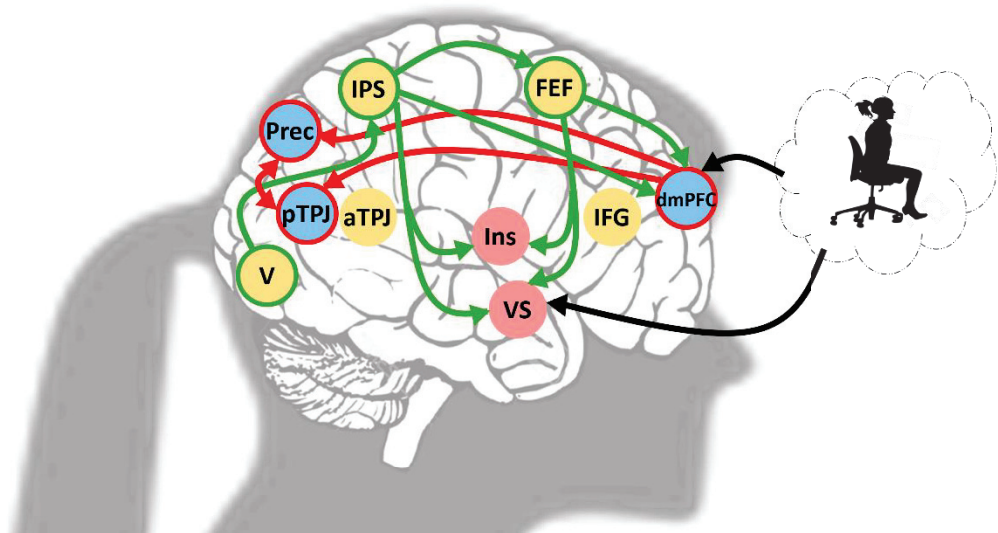
Facilitation sociale

Tâche nécessitant toutes les ressources attentionnelles

Inhibition sociale

B

Lina réussit à se focaliser sur la tâche, et à inhiber précocement ses pensées parasites vis-à-vis d'Arya



Tâche ne nécessitant pas toutes les ressources attentionnelles

Facilitation sociale

Tâche nécessitant toutes les ressources attentionnelles

Facilitation sociale

Figure 11 : Proposition de deux modèles expliquant la connectivité entre les réseaux, selon que le stimulus social associé à des pensées parasites soit traité (A) ou non (B). Le cas A représente la majorité des situations, et selon si la tâche recrute toutes les ressources attentionnelles ou non, la résultante comportementale est soit une inhibition sociale, soit une facilitation sociale. Les régions représentées en bleu font partie du réseau ToM, celles en jaune font partie du réseau attentionnel et celles en rouge du réseau motivationnel/émotionnel. Les flèches vertes et les régions entourées en vert indiquent soit plus forte activation ou une plus forte connectivité fonctionnelle (vert foncé, cas A), soit une plus faible activité ou connectivité fonctionnelle (vert clair, cas B). Les flèches rouges ou régions entourées en rouge indiquent une plus forte désactivation ou réduction de connectivité fonctionnelle (cas B). Les flèches oranges ou régions entourées en orange indiquent une moindre désactivation ou moindre réduction de connectivité fonctionnelle (cas A).

5. Qu'en est-il des autres espèces animales ?

L'une de questions présentée en introduction dans le Tableau 2 était : La FIS est-elle conservée à travers les espèces ou existe-t-il des variations phylogénétiques ? Dans ces travaux, nous nous sommes focalisés sur l'humain, mais appréhender le mécanisme de FIS chez les autres espèces animales nous permettrait d'en comprendre l'évolution. Pourrions-nous généraliser les résultats de nos travaux aux autres espèces animales ? Les connaissances actuelles nous font dire que non. Concernant le réseau ToM en particulier, il est probable qu'il soit apparu assez tardivement dans l'évolution. La littérature n'a d'ailleurs démontré des formes de mentalisation que chez le primate, humain et non-humain (Brüne & Brüne-Cohrs, 2006) ; et une capacité à résoudre des tâches de fausses croyances seulement chez l'humain (Wittmann et al., 2018). Ainsi, il devrait exister un mécanisme de FIS phylogénétiquement ancien, auquel le réseau ToM s'est ajouté chez les primates pour répondre aux besoins sociaux élevés de leur environnement, et donc moduler l'effet de FIS. Mais quel est dans ce cas le mécanisme primaire de la FIS ? Un mécanisme qui serait généralisable à l'ensemble des espèces animales ? L'attention pourrait être un candidat mais dans une forme simple d'éveil ou de vigilance, les formes plus cognitives de l'attention n'étant pas accessibles à certaines espèces telles que les insectes. Cette proposition reprend et combine celles de Zajonc et Baron dans leurs théories respectives où Zajonc suggérait un mécanisme basique d'éveil universel, tandis que Baron défendait un mécanisme plus cognitif en le restreignant volontairement aux primates. L'activité du locus coeruleus (LC), liée au niveau de vigilance (Sara, 2009), pourrait en particulier nous donner de premiers indices de l'implication de cette forme d'attention dans le mécanisme de FIS. Le LC est cependant difficile à mettre en évidence par les techniques d'imagerie car il demande une résolution spatiale importante due à sa petite taille, ne représentant que quelques voxels (Priovoulos et al., 2018). Un autre indicateur souvent associé à la vigilance (et à l'activité du LC) est le diamètre pupillaire (Alnæs et al., 2014; Joshi & Gold, 2020; Sara, 2009; Unsworth & Robison, 2017) qui, selon une étude antérieure chez le macaque rhésus, est modulé par la distraction sociale dans une tâche de saccades (Ebitz et al., 2014). Dans le Chapitre ①, nous avons mis en évidence des modulations du diamètre pupillaire par la condition d'observation, nous permettant d'avancer quelques arguments en faveur d'un système attentionnel primaire. Néanmoins plusieurs limites doivent être prises en compte : 1) une variation pupillaire ne reflète pas forcément le niveau de vigilance car elle est

connue pour être également associée à des variations émotionnelles ou à la mémoire (Alnæs et al., 2014; Sara, 2009). 2) Même si nous avons mis en évidence une modulation du LC cela n'aurait pas impliqué pour autant qu'il en est de même pour les autres espèces. 3) A contrario, si nous n'avions pas pu mettre en évidence une modulation du LC, cela n'aurait pas signifié que ce n'est pas le cas pour d'autres espèces animales. Un mécanisme basique a pu se développer, puis évoluer et être remplacé par d'autres, plus optimaux, chez des espèces comme les primates.

Quoi qu'il en soit, si nous supposons que l'éveil est le mécanisme primaire commun à l'ensemble des espèces via une modulation du LC, alors le LC pourrait être l'une ou l'unique voie d'entrée du signal social et s'ajouterait au modèle proposé dans la Figure 11.

Outre la vigilance ou l'éveil, le réseau tâche-spécifique pourrait également être le mécanisme commun à l'ensemble des espèces animales. Ce sont d'ailleurs les preuves que l'on retrouve le plus souvent chez les espèces animales, notamment les insectes. Le cerveau se serait donc adapté aux contextes sociaux, nécessaires pour la survie, en modulant l'ensemble de ses réseaux pour en coder la composante sociale. La question qui reste ouverte est de déterminer si différentes populations neuronales au sein d'une même structure codent spécifiquement soit les comportements sociaux, soit ceux qui ne le sont pas, ou si une même population neuronale a un pattern d'activité différent selon le contexte social *versus* seul (Fernández et al., 2017). Certains comportements comme l'empathie ou l'imitation, liés aux neurones miroirs, semblent être en faveur d'une seule population codant pour les deux types de contexte (réaliser un mouvement soit même ou observer quelqu'un d'autre l'effectuer). Il pourrait cependant en être autrement pour l'effet de FIS, comme décrit précédemment dans la partie II.2 de cette discussion.

III) Le mécanisme de FIS est déjà en place chez l'enfant

1. L'effet de FIS chez l'enfant

Dans le Chapitre ②, nous nous sommes particulièrement intéressés à la FIS chez l'enfant. Dans notre étude comportementale chez l'enfant de 8-10 ans, nous avons montré un effet de facilitation sociale dans deux tâches cognitives, importantes pour l'éducation, la numérosité et la phonologie. La taille de cet effet est comparable à celle mesurée chez l'adulte. La seule différence entre les deux populations concerne la variabilité dans la vitesse de réponse : lorsque le partenaire est présent les enfants deviennent moins variables, et rattrapent leur retard développemental sur l'adulte. Ces résultats indiquent qu'il y a un réel effet bénéfique du pair qui pourrait s'étendre sur d'autres compétences mathématiques et langagières. En utilisant le modèle de Diffusion, nous avons également montré un processus similaire de l'effet de FIS où les deux populations montrent une modulation des paramètres de non-décision, c'est-à-dire des processus liés à l'encodage des stimuli ou à la planification motrice pour répondre. Ces résultats montrent que dès 8 ans, l'effet de la présence d'un pair est le même que chez l'adulte. Par contre ils ne nous permettent pas de savoir ce qu'il se passe avant cet âge, ni de savoir si l'effet reste le même durant la période très particulière de l'adolescence. Chez le jeune enfant ou le nourrisson, les études sont rares. Pourtant, savoir si la présence d'un pair a le même effet que chez les enfants plus âgés, permettrait de mieux comprendre la part innée *versus* acquise de ce phénomène. Nous savons par exemple que le nourrisson est capable de discriminer des objets sociaux dans son environnement (Guellaï et al., 2020; Striano & Reid, 2006), et possède donc déjà un réseau neuronal social au moins en partie fonctionnel. Si comme le montrent ces études, nous sommes intrinsèquement sociaux, alors l'effet de FIS pourrait aussi s'observer dans cette population d'âge, mais possiblement avec une taille d'effet moindre. Pour pouvoir tracer l'ensemble de la trajectoire développementale de l'effet de FIS, il est également nécessaire d'étudier la tranche d'âge des adolescents, entre 13 et 18 ans. Actuellement, nous recrutons des adolescents qui réalisent les deux mêmes tâches de numérosité et de phonologie que les enfants et les adultes. Nous envisageons deux possibilités : La première est que les adolescents vont montrer un effet supérieur aux enfants et aux adultes, puisqu'il existe durant cette période de développement une sensibilité accrue à l'influence sociale et aux stimuli sociaux considérés comme une

récompense (Foulkes & Blakemore, 2016; Schreuders et al., 2018). Dans ce cas l'effet de FIS suivra une courbe en U inversé, augmentant entre l'enfance et l'adolescence, puis diminuant jusqu'à l'âge adulte. La seconde possibilité est que les adolescents montreront un effet de taille supérieure à celui des enfants mais comparable à celui des adultes, puisque la résistance à la pression des pairs augmente avec l'âge puis se stabilise à la fin de la puberté (Steinberg & Monahan, 2007). Néanmoins comme nos résultats préliminaires ne montrent pas de différence entre l'enfant et l'adulte, nous privilégions désormais la première hypothèse. Quels que soient leurs résultats définitifs, ces études auront un rôle à jouer dans le champ éducatif. Durant toute leur scolarité les enfants et les adolescents apprennent entourés de leurs pairs, camarades de classe. Minimiser cette présence lors des apprentissages, et à l'inverse la maximiser lors des phases de restitution ou de consolidation des connaissances, pourraient être de bonnes stratégies pour optimiser la réussite scolaire. Le système de classe inversée par exemple, permet à l'enfant d'apprendre seul chez lui, puis de pratiquer ses connaissances en classe avec ses camarades.

2. Un mécanisme mature mais qui continue de se raffiner

Avoir montré un effet de FIS comparable entre les enfants et les adultes, ne nous permet pas d'affirmer que les réseaux impliqués sont les mêmes ou modulés de la même façon. Il se pourrait que différentes modulations de l'activité cérébrale mènent à la même résultante comportementale. Les résultats de notre seconde étude IRMf montrent que les réseaux cérébraux sont similairement impliqués entre l'adulte et l'enfant (de 10-13 ans), même si les cartes cérébrales analysées séparément dans chaque population suggèrent que les enfants sont plus hétérogènes et variables. Mais dans l'ensemble ces résultats indiquent que non seulement les trois réseaux domaine-général sont matures, mais qu'ils communiquent également déjà de façon optimale entre eux afin de mener à un effet de FIS. Les seules différences que nous avons observées entre les deux populations portent sur l'activité de la aTPJ droite et sur la connectivité entre cette région et les aires visuelles primaires, qui sont moindres ou absentes chez l'enfant par rapport à l'adulte. Cette même différence de connectivité est également retrouvée entre les aires primaires et le VS, ainsi que le Prec. La régulation du système attentionnel associé aux comportements sociaux n'est donc pas

complètement mature, chez l'enfant de 10 à 13 ans. Nous n'avons pas non plus montré de régions plus activées chez l'enfant que chez l'adulte. Notamment, les régions du réseau motivationnel/émotionnel, et en particulier le VS ou l'OFC, ne sont pas sur-recrutées, comme cela a pu être montré chez l'adolescent entre 13 et 18 ans dans des études (Breiner et al., 2018; Chein et al., 2011). Pourtant la population que nous avons testée comprend la phase de pré-adolescence qui débute aux alentours de 11 ans, ce qui aurait pu nous mener à des résultats similaires à ces études antérieures. La différence entre ces études et la nôtre réside surtout dans les tâches utilisées. Les auteurs ont testé les adolescents dans des tâches avec prise de risque associée à une récompense ou des tâches d'inhibition avec valence émotionnelle. Dans les deux cas, le réseau motivationnel/émotionnel a pu être modulé en tant que réseau tâche-spécifique et non pas domaine-général. En effet, lorsque les adolescents sont testés dans une tâche qui par défaut n'implique pas ce réseau, celui-ci n'est pas plus recruté chez l'adolescent que chez l'adulte (Dumontheil et al., 2016). Une autre explication possible est que le sur-recrutement du réseau n'existe qu'après 13 ans, et ne s'observe donc pas dans notre échantillon. Des études supplémentaires seront nécessaires afin de bien déterminer le rôle du réseau motivationnel/émotionnel dans l'effet de FIS chez l'adolescent. Des études futures en IRMf chez l'adolescent nous permettront par ailleurs de continuer à déterminer la trajectoire développementale des bases cérébrales de l'effet de FIS.

IV) Modulations inter- et intra-individuelles

Tout au long de ces travaux de thèse nous avons étudié les modérateurs qui pouvaient expliquer les variabilités interindividuelles observées dans l'effet de FIS. Pour cela les participants ont systématiquement rempli une batterie de questionnaires portant sur leur personnalité, leur relation avec leur partenaire et leur confiance dans la tâche ou plus généralement dans leurs comportements du quotidien. Nos premières analyses ne nous ont pas permis de mettre en avant d'association entre l'un ou l'autre de ces modérateurs potentiels et l'effet de FIS, et nous ne pouvons pas proposer aujourd'hui de candidat sérieux qui viendrait, en supplément de la difficulté de la tâche, moduler l'effet de la présence d'un pair. Cette absence d'effet pourrait s'expliquer par l'hétérogénéité des designs expérimentaux entre nos différentes études, qui rend difficile une analyse globale intégrant l'ensemble des participants. La solution alternative est d'effectuer des analyses pour chaque étude séparément mais nous nous heurtons alors à une trop faible puissance statistique pour détecter une relation entre les mesures de chaque modérateur et la force de l'effet de FIS. L'objectif futur sera donc d'accumuler des données sur un grand échantillon testé dans les mêmes conditions expérimentales. Il sera également nécessaire d'envisager d'autres modérateurs, non encore explorés jusqu'ici. Par exemple, une étude a montré que les adolescents qui ont connu de forts conflits familiaux prennent plus de risques en présence de leur mère que ceux qui ont grandi dans un cadre plus serein (Guassi Moreira & Telzer, 2018). Les environnements sociaux et familiaux de l'individu pourraient donc être des candidats pour expliquer les variations de l'effet de FIS.

Dans le Chapitre ①, en plus des variabilités interindividuelles nous avons montré des variabilités intra-individuelles. Les résultats suggèrent qu'au cours d'une même tâche, les participants alternent parfois entre facilitation et inhibition sociales. Ces alternances pourraient être le reflet de fluctuations « naturelles » de la performance et donc indépendantes du contexte social. Néanmoins, comme nos analyses indiquent des effets de la condition sociale sur les contrastes d'IRMf, il est peu probable que ce soit le cas. Si ces variabilités intra-individuelles existent bien, il n'est alors pas surprenant de ne pas détecter d'effet des modérateurs, puisque les questionnaires utilisés sont adaptés pour un effet de FIS stable au cours de la tâche. Cette variabilité intra-individuelle donne aussi des pistes sur les

modérateurs qui pourraient être impliqués ou non. En particulier, il ne nous paraît pas probable que les traits de personnalité puissent jouer un rôle, puisqu'ils sont en général d'une grande stabilité au cours de la vie d'un individu et donc non pertinents pour des changements d'effets de FIS au sein d'une même tâche. Par contre, le sentiment de "self-efficacy", qui mesure notre confiance dans nos capacités à réussir la tâche, peut être pertinent dans ce cas. Les participants pourraient tout à fait moduler leur niveau de confiance au cours de la tâche, et donc montrer des effets de FIS fluctuants. Selon que le participant réussisse ou non les essais, ce sentiment pourrait varier et induire une modification du contenu de nos pensées parasites. Ainsi, la perception d'autrui pourrait alterner entre menace et stimulation.

Conclusion

Ainsi lorsque Lina court en présence d'Arya, elle alloue une partie de ses ressources au traitement de ce stimulus social, pertinent pour elle. La présence d'Arya active l'ensemble du réseau ToM, et cela pourrait ou non mener à des pensées parasites explicites telles que « Qu'est-ce qu'Arya pense de ma performance ? ». Ce changement d'activité dans le réseau ToM module l'activité du réseau attentionnel, ce qui *in fine* permet à Lina de diriger une partie de son attention sur Arya. Si Arya représente une menace ou au contraire une source de motivation positive, une modulation d'activité s'opère également dans des régions motivationnelles/émotionnelles comme le VS, potentialisant d'autant plus le traitement du stimulus social. Or, Lina effectue une autre tâche, courir, et selon la quantité de ressources attentionnelles que cette tâche lui demande, la présence d'Arya pourrait ne pas avoir les mêmes conséquences. Si courir recrute déjà toutes les ressources attentionnelles de Lina (exemple : se concentrer pour ne pas tomber, courir sur un terrain nouveau ou glissant à cause de la neige tombée la veille...) alors la mobilisation de certaines ressources pour Arya serait délétère pour Lina et sa capacité à battre son record de temps de course. A l'inverse, si les conditions de la course ne nécessitent pas de recruter l'ensemble des ressources attentionnelles (connaissances parfaites du terrain et des obstacles potentiels), alors la présence d'Arya augmenterait les capacités attentionnelles de Lina, sans les saturer, et cela serait bénéfique pour la tâche. Dans certains cas, il est possible que Lina soit tellement focalisée sur sa course (exemple : demain Lina a une compétition et doit être au maximum de sa performance), que la présence d'Arya va être filtrée précocement hors de son réseau attentionnel. Par ailleurs, les modulations dues à la présence d'Arya pourraient se retrouver dans un autre réseau : le réseau moteur, spécifiquement lié à la course, avec des populations neuronales sensibles à la simple présence. **Ainsi, la simple présence d'Arya module différents réseaux, ce qui modifie l'équilibre général des activités cérébrales liées à la tâche, et mène soit à une facilitation, soit à une inhibition des performances. L'âge de Lina n'est pas un facteur important, puisque ce mécanisme est déjà en place chez l'enfant dès 10 ans, mais semble s'affiner entre l'enfance et l'âge adulte. Enfin, la présence d'Arya n'affecte pas de la même façon les performances de Lina et de Liam, suggérant que d'autres modérateurs, non liés à la difficulté de la tâche effectuée, sont impliqués dans l'effet de FIS.**

Remerciements

En premier lieu je remercie l'ensemble des **membres du jury** d'avoir accepté de lire ce manuscrit et de discuter mes travaux avec moi le 27 juin prochain en apportant leur expertise. Je remercie en particulier **Jérôme P.**, qui en plus de faire partie de mon jury, a joué le rôle d'un 3^{ème} encadrant durant ces années de thèse. Merci de m'avoir formé aux rudiments de l'IRM avec patience, et d'avoir été disponible pour répondre à chacune de mes questions.

A **Denis et Martine**, mes chefs, qui ont fait confiance à une jeune poitevine expatriée bordelaise, voulant faire ses premiers pas dans la recherche sur les terres lyonnaises. Ils ont été présents à chacune des étapes, de mes premiers stages à faire des saccades sociales jusqu'à la défense de ce projet au concours, puis tout au long de ces 4 années qui ont finalement menées à ce manuscrit. Merci pour leur confiance, leur soutien, leur enseignement, toutes les discussions du mardi où j'ai pu développer mon esprit critique dans une ambiance à la fois studieuse et détendue, leurs conseils et la chance qu'ils m'ont donné de participer à plusieurs congrès à l'international. On sait que la route du doctorant est semée d'embûches, mais grâce à eux je n'ai jamais eu de doutes sur le fait d'arriver au bout du chemin.

A **Eric, Clément, Roméo et Grégoire**, qui m'ont aidé à plusieurs reprises lors de l'élaboration des manip' et qui avec moi ont fait la chasse aux écrans et autres matériels afin que VAMOS et SOFEE voient le jour. Merci aussi pour les off, en terrasse ou autour d'une table devant un jeu.

A **Sonia, Jean-Louis et Cécile** pour leur aide administrative extrêmement appréciée, afin d'éviter des migraines à répétition. Un merci particulier pour Sonia et Roméo, avec qui nous avons formé une team aquagym hyper sympa, malgré l'arrêt forcé imposé par la pandémie.

A l'ensemble des **chercheurs des équipes ImpAct et Trajectoire**, pour tous nos échanges, formels ou non, pour leur bienveillance et le bon vivre que nous ressentons en travaillant à ImpAct. Une mention spéciale à **Eric C. et Valérie** qui m'ont donné l'opportunité d'enseigner et que je remercie vivement pour cette chance.

A **Céline et Andréa**, les deux membres de mon CSID, pour avoir partagé leur expertise et m'avoir conseillée afin que ce projet évolue dans le bon sens.

A **Franck et Danielle**, pour leur soutien dans les projets à l'IRM et pour leur précieuse expertise. Merci en particulier à Franck pour m'avoir formé au monitoring de cette machine parfois capricieuse qu'est l'IRM, pour nous avoir aidé à développer des setup complexes jusqu'à devoir faire passer des câbles dans le plafond, et merci pour la confiance donnée qui nous a permis de scanner en autonomie les weekends afin d'optimiser les sessions de scan.

A **Jérôme R.**, pour son soutien dans les projets, et sa fidélité aux réunions mensuelles de SOFEE.

A **Léa**, ma camarade d'IRM, qui m'a énormément épaulée dans le recrutement et la passation des participants à l'IRM. Je la remercie pour avoir fait de ces heures de scan de bons moments d'échanges, et m'avoir fait garder le moral même quand les galères s'enchaînaient.

A **Amélie**, qui est repartie avec nous dans les méandres de SOFEE afin de mener nos projets jusqu'au bout.

A **Marion, Clémentine, Dounia, Mathilde, Lisa, Ulrich, Jessie, Sirine et Marianne**, qui ont effectué leur stage avec nous, et qui m'ont aidé à avancer sur les différents projets. Un merci spécial à Marion qui continue à suivre l'avancée de nos études et pour qui j'aurais toujours un plaisir immense à trinquer en discutant recherche.

Aux collègues et bien plus, à **Simon, Clara, Audrey, Audrey, Alexis, Camille, François, Bertrand, Clément, Vincent, Marion, Samy et Lisa**.

A Simon, pour tout ce qu'il m'a apporté dans le cadre de la thèse et en dehors. Pour avoir été mon pilier au quotidien, et pour toutes nos parties de Takenoko qu'il aimait temps.

A Clara, ma collègue de bureau et super cops', qui a été d'une présence réconfortante dans les derniers mois de cette thèse et d'un soutien illimité à tel point qu'elle a rédigé ses propres remerciements. « Je la remercie donc du plus profond de mon cœur pour toute la bonne humeur qu'elle a apportée ».

Aux copains, une bande unique, farfelue, désorganisée, aux cellules grises en ébullition, qui se reconnaitrons dans ces quelques mots. Merci pour les moments studieux que nous avons partagé au labo, pour les pauses thé-potin, pour nos barbecues au Vinat' chez Nico - le

meilleur des hôtes, pour nos soirées à l'Etoile et ailleurs, pour notre séjour inoubliable à Europapark (ou qui le deviendra un jour), pour nos brunchs réconfortants, pour leurs personnalités singulières et "attachantes", et pour tous ces autres bons souvenirs que j'embarque avec moi. Merci de m'avoir montré la voie de la réussite, à moi la petite dernière. A Bertrand, pour nos désaccords à répétition, pour ces instants Random, et la sympathie endogène que l'on se porte. Merci pour son soutien qui n'a jamais failli, surtout sur la fin de la rédac'.

A Clément et Vincent, des voisins de labo à l'imagination débordante, avec qui je n'ai pas passé un seul instant sans sourire.

A **Pauline**, qui a été avec moi au tout premier jour, le plus important, lorsque nous avons reçu un coup de téléphone dans les rues de Bellecour. Merci d'être encore là 4 ans plus tard, et pour longtemps encore.

A **mes copines**, les seules et uniques. Parce qu'avec elles, chacun de mes retours aux sources était une vraie bouffée d'air frais, avec des instants simples, réconfortants, beaucoup de rires et de retours en enfance. Je les remercie car grâce à elles et à nos deux petites étoiles – bientôt trois – adorées, je remontais toujours dans le train remotivée et d'attaque pour cette thèse. Un merci particulier à Lisa, ma psy' préférée, qui a pris le temps de relire la partie introductive de ce manuscrit.

A **Béné**, ma partenaire de vadrouille, avec qui je suis partie au Canada avant de me lancer dans le grand bain du doctorat, et avec qui je vais partir au Pérou à la fin de cette aventure.

Aux bordelaises, **toutes les femmes de ta vie**, avec qui j'ai découvert le monde des sciences co' et qui m'ont vu dériver doucement vers la recherche. Chaque moment que j'ai eu la chance de passer avec elles durant ces dernières années a été du pur bonheur, et je suis pressée de les retrouver après le 27 juin pour l'Apéroooo.

A **Romain et Yann**, grâce à qui je n'ai jamais oublié que plusieurs options sont possibles.

Et bien sur un immense merci à **mes parents** et à **Maélie**, qui ont suivi ma folie étudiante depuis plus de 25 ans lorsque j'ai franchi pour la première fois les grilles de l'école. Ils m'ont suivi dans chaque moment de mon parcours, m'ont soutenue dans mes échecs et ont fêté avec moi les réussites. Une grande page va se tourner, mais je sais qu'ils seront avec moi pour ce qui arrivera ensuite peu importe où le vent me mènera. Merci de tout cœur.

A l'ensemble de **ma famille** qui a suivi l'avancée de cette thèse avec intérêt. Un merci particulier à la coloc', **Maud et Julie**, Julie et Maud, qui sont mes repères ici à Lyon, et avec qui j'ai pu tout partager chaque soir autour d'une soupe, une branche de céleri à la main.

A **Neurone**, qui est à lui tout seul un mystère de la science. Et à **Tépala, Météou, Air et AlCapone** pour leurs chants mélodieux.

Enfin, pour information, et après des analyses poussées, voici les conclusions majeures de mon **deuxième projet de thèse** : pour 40% des votants environ Lucas est un prénom Bleu, Gaël est Bleu-Vert, Etienne est Vert (retiré des analyses car biais évident), Pierre est Gris (également retiré pour les mêmes raisons), Julie est Jaune, Vanessa est Violette, Justine est Jaune, Aurore est Jaune, Roxane est Rouge (tout lien avec la chanson de Police est fortuit), Eve est mi-Rouge mi-Blanche, Oléane et Sophie sont mi-Bleue mi-Jaune, Tatiana est Rouge, Maéva est Violette, et Samantha est Violette.

Bibliographie

- Addyman, C., Fogelquist, C., Levakova, L., & Rees, S. (2018). Social facilitation of laughter and smiles in preschool children. *Frontiers in Psychology, 9*(JUN).
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01048>
- Aiello, J., & Douthitt, E. (2001). Social facilitation from Triplett to electronic performance monitoring. *Group Dynamics: Theory, Research, and Practice, 5*(3), 163–180.
<http://psycnet.apa.org/journals/gdn/5/3/163/>
- Albert, D., Chein, J., & Steinberg, L. (2013). The Teenage Brain: Peer Influences on Adolescent Decision Making. *Current Directions in Psychological Science, 22*(2), 114–120.
<https://doi.org/10.1177/0963721412471347>
- Alkire, D., Levitas, D., Rice Warnell, K., & Redcay, E. (2018). Social interaction recruits mentalizing and reward systems in middle childhood. *Human Brain Mapping, 39*(10), 3928–3942.
<https://doi.org/10.1002/hbm.24221>
- Allen, H. A., Chambers, A., Blissett, J., Chechlacz, M., Barrett, T., Higgs, S., & Nouwen, A. (2016). Relationship between parental feeding practices and neural responses to food cues in adolescents. *PLoS ONE, 11*(8), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157037>
- Allport, F. H. (1924). Social Psychology as a Science of Individual Behavior and Consciousness. *Social Psychology, 1*, 1–13.
- Allport, G. (1954). *The nature of prejudice* (Addison-We).
- Alnæs, D., Sneve, M. H., Espeseth, T., Endestad, T., van de Pavert, S. H. P., & Laeng, B. (2014). Pupil size signals mental effort deployed during multiple object tracking and predicts brain activity in the dorsal attention network and the locus coeruleus. *Journal of Vision, 14*(4), 1–20.
<https://doi.org/10.1167/14.4.1>
- Alnaes, D., Sneve, M. H., Richard, G., Skåtun, K. C., Kaufmann, T., Nordvik, J. E., Andreassen, O. A., Endestad, T., Laeng, B., & Westlye, L. T. (2015). Functional connectivity indicates differential roles for the intraparietal sulcus and the superior parietal lobule in multiple object tracking. *NeuroImage, 123*, 129–137. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.08.029>
- Amabile, T. M., Goldfarb, P., & Brackfield, S. C. (1990). Social Influences on Creativity: Evaluation, Coaction, and Surveillance. *Creativity Research Journal, 3*(1), 6–21.
<https://doi.org/10.1080/10400419009534330>
- Amft, M., Bzdok, D., Laird, A. R., Fox, P. T., Schilbach, L., & Eickhoff, S. B. (2015). Definition and characterization of an extended social-affective default network. *Brain Structure and Function, 220*(2), 1031–1049. <https://doi.org/10.1007/s00429-013-0698-0>
- Amodio, D. M., & Frith, C. D. (2006). Meeting of minds: The medial frontal cortex and social cognition. *Nature Reviews Neuroscience, 7*(4), 268–277. <https://doi.org/10.1038/nrn1884>
- Anderson-Hanley, C., Arciero, P., Snyder, J. P., & Arciero, P. J. (2011). Social facilitation in virtual reality-enhanced exercise: competitiveness moderates exercise effort of older adults. *Clinical Interventions in Aging, 6*, 275. <https://doi.org/10.2147/CIA.S25337>
- Antoniades, C., Ettinger, U., Gaymard, B., Gilchrist, I., Kristjánsson, A., Kennard, C., John Leigh, R., Noorani, I., Pouget, P., Smyrnis, N., Tarnowski, A., Zee, D. S., & Carpenter, R. H. S. (2013). An internationally standardised antisaccade protocol. *Vision Research, 84*, 1–5.
<https://doi.org/10.1016/j.visres.2013.02.007>
- Arbib, M. A. (2017). Toward the Language-Ready Brain: Biological Evolution and Primate Comparisons. *Psychonomic Bulletin and Review, 24*(1), 142–150.
<https://doi.org/10.3758/s13423-016-1098-2>
- Arioli, M., & Canessa, N. (2019). Neural processing of social interaction: Coordinate-based meta-analytic evidence from human neuroimaging studies. *Human Brain Mapping, 40*(13), 3712–3737. <https://doi.org/10.1002/hbm.24627>
- Aron, A., Aron, E. N., & Smollan, D. (1992). Inclusion of Other in the Self Scale and the Structure of Interpersonal Closeness. *Journal of Personality and Social Psychology, 63*(4).
<https://doi.org/https://doi.org/10.1037/0022-3514.63.4.596>

- Atzil, S., Gao, W., Fradkin, I., & Barrett, L. F. (2018). Growing a social brain. *Nature Human Behaviour*, 2(9), 624–636. <https://doi.org/10.1038/s41562-018-0384-6>
- Barkley, J. E., Salvy, S. J., Sanders, G. J., Dey, S., Von Carlowitz, K. P., & Williamson, M. L. (2014). Peer influence and physical activity behavior in young children: An experimental study. *Journal of Physical Activity and Health*, 11(2), 404–409. <https://doi.org/10.1123/jpah.2011-0376>
- Baron-Cohen, S., Lombardo, M., & Tager-Flusberg, H. (2013). *Understanding Other Minds: Perspectives from developmental social neuroscience* (OXFORD, Un). <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199692972.001.0001>
- Baron, R. S. (1986). *DISTRACTION-CONFLICT THEORY: PROGRESS AND PROBLEMS*. 19.
- Baron, R. S., Moore, D., & Sanders, G. S. (1978). Distraction as a source of drive in social facilitation research. *Journal of Personality and Social Psychology*, 36(8), 816–824. <https://doi.org/10.1037//0022-3514.36.8.816>
- Bateson, M., Nettle, D., & Roberts, G. (2006). Cues of being watched enhance cooperation in a real-world setting. *Biology Letters*, 2(3), 412–414. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0509>
- Battistich, V., Solomon, D., Kim, D., Watson, M., & Schaps, E. (1995). Schools as Communities, Poverty Levels of Student Populations, and Students' Attitudes, Motives, and Performance: A Multilevel Analysis. *American Educational Research Journal*, 32(3), 627–658. <https://doi.org/10.3102/00028312032003627>
- Bauer, K. W., Larson, N. I., Nelson, M. C., Story, M., & Neumark-sztainer, D. (2009). Fast food intake among adolescents : Secular and longitudinal trends from 1999 to 2004. *Preventive Medicine*, 48(3), 284–287. <https://doi.org/10.1016/j.ypmed.2008.12.021>
- Beauchamp, M. S. (2015). The social mysteries of the superior temporal sulcus. *Trends in Cognitive Sciences*, 19(9), 489–490. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.07.002>
- Beauchamp, M. S., Petit, L., Ellmore, T. M., Ingeholm, J., & Haxby, J. V. (2001). A parametric fMRI study of overt and covert shifts of visuospatial attention. *NeuroImage*, 14(2), 310–321. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0788>
- Becht, A. I., Wierenga, L. M., Mills, K. L., Meuwese, R., van Duijvenvoorde, A., Blakemore, S. J., Güroğlu, B., & Crone, E. A. (2021). Beyond the average brain: individual differences in social brain development are associated with friendship quality. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 16(3), 292–301. <https://doi.org/10.1093/scan/nsaa166>
- Bell, P. A., & Yee, L. A. (1989). Skill level and audience effects on performance of a karate drill. *Journal of Social Psychology*, 129(2), 191–200. <https://doi.org/10.1080/00224545.1989.9711720>
- Belletier, C., & Camos, V. (2018). Does the experimenter presence affect working memory? *Annals of the New York Academy of Sciences, March*, 1–9. <https://doi.org/10.1111/nyas.13627>
- Belletier, C., Davranche, K., Tellier, I. S., Dumas, F., Vidal, F., Hasbroucq, T., & Huguet, P. (2015). Choking under monitoring pressure: being watched by the experimenter reduces executive attention. *Psychonomic Bulletin & Review*, 22(5), 1410–1416. <http://link.springer.com/10.3758/s13423-015-0804-9>
- Belletier, C., Normand, A., Camos, V., Barrouillet, P., & Huguet, P. (2019). Choking under experimenter's presence: Impact on proactive control and practical consequences for psychological science. *Cognition*, 189(March), 60–64. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2019.03.018>
- Belletier, C., Normand, A., & Huguet, P. (2019). Social-Facilitation-and-Impairment Effects: From Motivation to Cognition and the Social Brain. *Current Directions in Psychological Science*, 28(3), 260–265. <https://doi.org/10.1177/0963721419829699>
- Bender, J., Tark, K. J., Reuter, B., Kathmann, N., & Curtis, C. E. (2013). Differential roles of the frontal and parietal cortices in the control of saccades. *Brain and Cognition*, 83(1), 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2013.06.005>
- Berezkei, T., Birkas, B., & Kerekes, Z. (2010). Altruism towards strangers in need: costly signaling in an industrial society. *Evolution and Human Behavior*, 31(2), 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2009.07.004>
- Berry, S. L., Beatty, W. W., & Klesges, R. C. (1985). Sensory and social influences on ice cream consumption by males and females in a laboratory setting. *Appetite*, 6(1), 41–45. [https://doi.org/10.1016/S0195-6663\(85\)80049-0](https://doi.org/10.1016/S0195-6663(85)80049-0)
- Berwick, R. C., Friederici, A. D., Chomsky, N., & Bolhuis, J. J. (2013). Evolution, brain, and the

- nature of language. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(2), 89.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.12.002>
- Bethell, J., Aelick, K., Babineau, J., Ba, M. B., Edwards, C., Ba, J. G., Hewitt, D., Rn, C., Iaboni, A., Lender, D., Schon, D., & Rn, K. S. M. (2021). Social Connection in Long-Term Care Homes : A Scoping Review of Published Research on the Mental Health Impacts and Potential Strategies During COVID-19. *Journal of the American Medical Directors Association*, 22(2), 228-237.e25.
<https://doi.org/10.1016/j.jamda.2020.11.025>
- Bevelander, K. E., Lichtwarck-aschoff, A., Anschütz, D. J., Hermans, R. C. J., & Engels, R. C. M. E. (2013). Imitation of snack food intake among normal-weight and overweight children. *4(December)*, 1–7. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00949>
- Bevelander, K. E., Meiselman, H. L., Anschütz, D. J., & Engels, R. C. M. E. (2013). Television watching and the emotional impact on social modeling of food intake among children q. *Appetite*, 63, 70–76. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2012.12.015>
- Beyer, F., Sidarus, N., Fleming, S., & Haggard, P. (2018). Losing Control in Social Situations: How the Presence of Others Affects Neural Processes Related to Sense of Agency. *Eneuro*, 5(1), ENEURO.0336-17.2018. <https://doi.org/10.1523/eneuro.0336-17.2018>
- Blascovich, J., Mendes, W. B., Hunter, S. B., & Salomon, K. (1999). Social “facilitation” as challenge and threat. *Journal of Personality and Social Psychology*, 77(1), 68–77.
<https://doi.org/10.1037/0022-3514.77.1.68>
- Bond, C F, & Titus, L. J. (1983). Social facilitation: a meta-analysis of 241 studies. *Psychological Bulletin*, 94(2), 265–292. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/6356198>
- Bond, Charles F. (1982). Social facilitation: A self-presentational view. *Journal of Personality and Social Psychology*, 42(6), 1042–1050. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.42.6.1042>
- Bonini, L., & Ferrari, P. F. (2011). Evolution of mirror systems: a simple mechanism for complex cognitive functions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1225(1), 166–175.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06002.x>
- Bouffard, T. R., Lie, A., Lina, M., Montral, Q., Boivin, M., Laval, U., Vezeau, C., Montral, Q., Phane, S., & Laval, U. (2002). *aise du Self-Perception Profile for Adolescents de Harter*. July, 158–162.
- Bouhours, L., Camarda, A., Ernst, M., Osmont, A., Borst, G., & Cassotti, M. (2021). How does social evaluation influence Hot and Cool inhibitory control in adolescence? *PLoS ONE*, 16(9 September), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257753>
- Bourgeois, A., Chelazzi, L., & Vuilleumier, P. (2016). How motivation and reward learning modulate selective attention. In *Motivation: Theory, Neurobiology and Applications* (1st ed.). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2016.06.004>
- Braams, B. R., & Crone, E. A. (2017). Longitudinal Changes in Social Brain Development: Processing Outcomes for Friend and Self. *Child Development*, 88(6), 1952–1965.
<https://doi.org/10.1111/cdev.12665>
- Brechwald, W. A., & Prinstein, M. J. (2011). Beyond homophily: A decade of advances in understanding peer influence processes. *Journal of Research on Adolescence*, 21(1), 166–179.
<https://doi.org/10.1111/j.1532-7795.2010.00721.x>
- Breiner, K., Li, A., Cohen, A. O., Steinberg, L., Bonnie, R. J., Scott, E. S., Taylor-Thompson, K., Rudolph, M. D., Chein, J., Richeson, J. A., Dellarco, D. V., Fair, D. A., Casey, B. J., & Galván, A. (2018). Combined effects of peer presence, social cues, and rewards on cognitive control in adolescents. *Developmental Psychobiology*, 60(3), 292–302. <https://doi.org/10.1002/dev.21599>
- Brüne, M., & Brüne-Cohrs, U. (2006). Theory of mind-evolution, ontogeny, brain mechanisms and psychopathology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 30(4), 437–455.
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.08.001>
- Bshary, R., Gingsins, S., & Vail, A. L. (2014). Social cognition in fishes. *Trends in Cognitive Sciences, Box 1*, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.04.005>
- Buschman, T. J., & Kastner, S. (2015). From Behavior to Neural Dynamics: An Integrated Theory of Attention. *Neuron*, 88(1), 127–144. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.017>
- Cacioppo, J. T., Berntson, G. G., & Decety, J. (2010). Social Neuroscience and its Relationship to Social Psychology. *Social Cognition*, 28(6), 675–685.
<https://doi.org/10.1521/soco.2010.28.6.675>
- Caine, N. G. (1990). Unrecognized Anti-predator Behaviour Can Bias Observational Data. *Animal*

Behaviour, 39(1), 195–196.

- Camarda, A., Bouhours, L., Osmont, A., Le Masson, P., Weil, B., Borst, G., & Cassotti, M. (2021). Opposite Effect of Social Evaluation on Creative Idea Generation in Early and Middle Adolescents. *Creativity Research Journal*, 33(4), 399–410. <https://doi.org/10.1080/10400419.2021.1902174>
- Caouette, J. D., & Ewing, S. W. F. (2017). *Four Mechanistic Models of Peer Influence on Adolescent Cannabis Use*. 90–99. <https://doi.org/10.1007/s40429-017-0144-0>
- Cardoso-Júnior, C. A. M., Eyer, M., Dainat, B., Hartfelder, K., & Dietemann, V. (2018). Social context influences the expression of DNA methyltransferase genes in the honeybee. *Scientific Reports*, 8(1), 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29377-8>
- Carpenter, R. H. S. (2012). Analysing the detail of saccadic reaction time distributions. *Biocybernetics and Biological Engineering*, 32, 49–63.
- Carpenter, R. H. S., & Williams, M. L. L. (1995). Neural computation of log likelihood in control of saccadic eye movements. *Nature*, 377(6544), 59–62. <https://doi.org/10.1038/377059a0>
- Carter, R. M. K., & Huettel, S. A. (2013). A nexus model of the temporal-parietal junction. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(7), 328–336. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.05.007>
- Carver, C. S., & Scheier, M. F. (1981). The self-attention-induced feedback loop and social facilitation. *Journal of Experimental Social Psychology*, 17(6), 545–568. [https://doi.org/10.1016/0022-1031\(81\)90039-1](https://doi.org/10.1016/0022-1031(81)90039-1)
- Cattaneo, L., & Rizzolatti, G. (2009). The Mirror Neuron System. *Arch Neurol*, 66(5), 557–560.
- Chang, S. W. C., Brentab, L. J. N., Adamsab, G. K., Kleinc, J. T., Pearson, J. M., Watsonab, K. K., & Platt, M. L. (2013). Neuroethology of primate social behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(SUPPL2), 10387–10394. <https://doi.org/10.1073/pnas.1301213110>
- Chapman, A. J. (1973). Social facilitation of laughter in children. *Journal of Experimental Social Psychology*, 9(6), 528–541. [https://doi.org/10.1016/0022-1031\(73\)90035-8](https://doi.org/10.1016/0022-1031(73)90035-8)
- Chapman, A. J. (1974). an Electromyographic Study of Social Facilitation: a Test of the ‘Mere Presence’ Hypothesis. *British Journal of Psychology*, 65(1), 123–128. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1974.tb02777.x>
- Chapman, A. J., & Wright, D. S. (1976). Social enhancement of laughter: An experimental analysis of some companion variables. *Journal of Experimental Child Psychology*, 21(2), 201–218. [https://doi.org/10.1016/0022-0965\(76\)90034-5](https://doi.org/10.1016/0022-0965(76)90034-5)
- Chein, J., Albert, D., Brien, L. O., Uckert, K., & Steinberg, L. (2011). Peers increase adolescent risk taking by enhancing activity in the brain’s reward circuitry. *Developmental Science*, 14(2), 1–10. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2010.01035.x>Peers
- Chen, C., Martínez, R. M., & Cheng, Y. (2020). The key to group fitness: The presence of another synchronizes moral attitudes and neural responses during moral decision-making. *NeuroImage*, 213, 116732. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116732>
- Chen, P., & Hong, W. (2018). Neural Circuit Mechanisms of Social Behavior. *Neuron*, 98(1), 16–30. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.02.026>
- Chen, S. C. (1937). Social Modification of the Activity of Ants in Nest-Building. *Physiological Zoology*, 10(4), 420–436. <https://doi.org/10.1086/physzool.10.4.30151428>
- Chevallier, C., Parish-Morris, J., Tonge, N., Le, L., Miller, J., & Schultz, R. T. (2014). Susceptibility to the audience effect explains performance gap between children with and without autism in a theory of mind task. *Journal of Experimental Psychology: General*, 143(3), 972–979. <https://doi.org/10.1037/a0035483>
- Chiau, H. Y., Tseng, P., Su, J. H., Tzeng, O. J. L., Hung, D. L., Muggleton, N. G., & Juan, C. H. (2011). Trial type probability modulates the cost of antisaccades. *Journal of Neurophysiology*, 106(2), 515–526. <https://doi.org/10.1152/jn.00399.2010>
- Chib, V. S., Adachi, R., & O’Doherty, J. P. (2018). Neural substrates of social facilitation effects on incentive-based performance. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 13(4), 391–403. <https://doi.org/10.1093/scan/nsy024>
- Chierchia, G., Piera Pi-Sunyer, B., & Blakemore, S. J. (2020). Prosocial Influence and Opportunistic Conformity in Adolescents and Young Adults. *Psychological Science*, 31(12), 1585–1601. <https://doi.org/10.1177/0956797620957625>

- Chiu, M. M., Chow, B. W. Y., & Joh, S. W. (2017). Streaming, tracking and reading achievement: A multilevel analysis of students in 40 countries. *Journal of Educational Psychology, 109*(7), 915–934. <https://doi.org/10.1037/edu0000188>
- Choi, J. Y., Castle, S., Burchinal, M., Horm, D., Guss, S., & Bingham, G. E. (2018). Peer effects on low-income children's learning and development. *Journal of School Psychology, 71*(March 2017), 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.jsp.2018.10.002>
- Choukas-Bradley, S., Giletta, M., Cohen, G. L., & Prinstein, M. J. (2015). Peer Influence, Peer Status, and Prosocial Behavior: An Experimental Investigation of Peer Socialization of Adolescents' Intentions to Volunteer. *Journal of Youth and Adolescence, 44*(12), 2197–2210. <https://doi.org/10.1007/s10964-015-0373-2>
- Christakis, N. A., & Fowler, J. H. (2007). *The Spread of Obesity in a Large Social Network over 32 Years*.
- Chu, C. H., Donato-woodger, S., & Dainton, C. J. (2020). Competing Crises: COVID-19 Countermeasures and Social Isolation among Older Adults in Long Term Care. *Journal of Advanced Nursing, 111*(1), 144–153. <https://doi.org/10.1111/jan.14467>
- Claypoole, Victoria L., & Szalma, J. L. (2018a). Facilitating sustained attention: Is mere presence sufficient? *American Journal of Psychology, 131*(4), 417–428. <https://doi.org/10.5406/amerjpsyc.131.4.0417>
- Claypoole, Victoria L., & Szalma, J. L. (2018b). Independent Coactors May Improve Performance and Lower Workload: Viewing Vigilance Under Social Facilitation. *Human Factors, 60*(6), 822–832. <https://doi.org/10.1177/0018720818769268>
- Claypoole, Victoria Lynne, Neigel, A. R., Waldfofle, G. E., & Szalma, J. L. (2019). Evaluative social presence can improve vigilance performance, but vigilance is still hard work and is stressful. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 45*(5), 616–627. <https://doi.org/https://doi.org/10.1037/xhp0000635>
- Claypoole, Victoria Lynne, & Szalma, J. L. (2017). Examining social facilitation in vigilance: a hit and a miss. *Ergonomics, 60*(11), 1485–1499. <https://doi.org/10.1080/00140139.2017.1308563>
- Cohen, J. L. (1980). Social facilitation - Audience versus evaluation apprehension effects. *Motivation and Emotion, 4*(1), 21–34. <https://doi.org/10.1007/BF00995927>
- Coiner, B., Pan, H., Bennett, M. L., Bodien, Y. G., Iyer, S., O'Neil-Pirozzi, T. M., Leung, L., Giacino, J. T., & Stern, E. (2019). Functional neuroanatomy of the human eye movement network: a review and atlas. *Brain Structure and Function, 224*(8), 2603–2617. <https://doi.org/10.1007/s00429-019-01932-7>
- Connolly, K. (1968). The social facilitation of preening behaviour in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour, 16*(2–3), 385–391. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(68\)90023-7](https://doi.org/10.1016/0003-3472(68)90023-7)
- Coppinger, T., Jeanes, Y. M., Dabinett, J., Vögele, C., & Reeves, S. (2010). Physical activity and dietary intake of children aged 9–11 years and the influence of peers on these behaviours: A 1-year follow-up. *European Journal of Clinical Nutrition, 64*(8), 776–781. <https://doi.org/10.1038/ejcn.2010.63>
- Corbetta, M., Patel, G., & Shulman, G. L. (2008). The Reorienting System of the Human Brain: From Environment to Theory of Mind. *Neuron, 58*(3), 306–324. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.04.017>
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience, 3*(3), 201–215. <https://doi.org/10.1038/nrn755>
- Cos, I., Deco, G., & Gilson, M. (2021). The Influence of Intrinsic Motivation on Decisions Between Actions. *Research Square, 1–26*. https://www.researchsquare.com/article/rs-1111413/v1?utm_source=researcher_app&utm_medium=referral&utm_campaign=RESR_MRK_T_Researcher_inbound
- Cottrell, N. B., Wack, D. L., Sekerak, G. J., & Rittle, R. H. (1968). Social Facilitation of Dominant Responses By the Presence of an Audience and the Mere Presence of Others. *Journal of Personality and Social Psychology, 9*(3), 245–250. <https://doi.org/10.1037/h0025902>
- Dagher, A., Owen, A. M., Boecker, H., & Brooks, D. J. (1999). *Mapping the network for planning: a correlational PET activation study with the Tower of London task*. 1973–1987.
- Dambacher, F., Sack, A. T., Lobbestael, J., Arntz, A., Brugmann, S., & Schuhmann, T. (2011). *The Role of Right Prefrontal and Medial Cortex in Response Inhibition: Interfering with Action*

- Restraint and Action Cancellation Using Transcranial Magnetic Brain Stimulation*. 1775–1784. <https://doi.org/10.1162/jocn>
- Dashiell, J. F. (1930). An experimental analysis of some group effects. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, 25(2), 190–199. <https://doi.org/10.1037/h0075144>
- Davidson, P. O., & Kelley, W. R. (1973). Social facilitation and coping with stress. *British Journal of Social and Clinical Psychology*, 12(2), 130–136. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8260.1973.tb00858.x>
- de Castro, J. M., & Brewer, E. M. (1992). The amount eaten in meals by humans is a power function of the number of people present. *Physiology and Behavior*, 51(1), 121–125. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(92\)90212-K](https://doi.org/10.1016/0031-9384(92)90212-K)
- de Dreu, M. J., Schouwenaars, I. T., Rutten, G. J. M., Ramsey, N. F., & Jansma, J. M. (2019). Brain Activity Associated With Expected Task Difficulty. *Frontiers in Human Neuroscience*, 13(August), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2019.00286>
- de Haan, B., Morgan, P. S., & Rorden, C. (2008). Covert orienting of attention and overt eye movements activate identical brain regions. *Brain Research*.
- Decety, J., & Lamm, C. (2007). The role of the right temporoparietal junction in social interaction: How low-level computational processes contribute to meta-cognition. *Neuroscientist*, 13(6), 580–593. <https://doi.org/10.1177/1073858407304654>
- Defoe, I. N., Dubas, J. S., Figner, B., & Van Aken, M. A. G. (2015). A meta-analysis on age differences in risky decision making: Adolescents versus children and adults. *Psychological Bulletin*, 141(1), 48–84. <https://doi.org/10.1037/a0038088>
- Dehaene, S., & Cohen, L. (2007). Cultural recycling of cortical maps. *Neuron*, 56(2), 384–398. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2007.10.004>
- Demolliens, M., Isbaine, F., Takerkart, S., Huguet, P., & Boussaoud, D. (2017). Social and asocial prefrontal cortex neurons: a new look at social facilitation and the social brain. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 12(8), 1241–1248. <https://doi.org/10.1093/scan/nsx053>
- Den Ouden, H. E. M., Frith, U., Frith, C., & Blakemore, S. J. (2005). Thinking about intentions. *NeuroImage*, 28(4), 787–796. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.05.001>
- Dickerson, S. S., Mycek, P. J., & Zaldivar, F. (2008). Negative social evaluation, but not mere social presence, elicits cortisol responses to a laboratory stressor task. *Health Psychology*, 27(1), 116–121. <https://doi.org/10.1037/0278-6133.27.1.116>
- Dindo, M., Whiten, A., & De Waal, F. (2009). Social facilitation of exploratory foraging behavior in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 71(5), 419–426. <https://doi.org/10.1002/ajp.20669>
- Donlea, J. M., Ramanan, N., & Shaw, P. J. (2009). *Use-Dependent Plasticity in Clock Neurons Regulates Sleep Need in Drosophila*. *April*.
- Dosso, J. A., Roberts, K. H., DiGiacomo, A., & Kingstone, A. (2018). The influence of co-action on a simple attention task: A shift back to the status quo. *Frontiers in Psychology*, 9(JUN), 1–8. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00874>
- Drewett, R. F. (2007). The social facilitation of food intake. *Archives of Disease in Childhood*, 92(5), 377. <https://doi.org/10.1136/adc.2006.108332>
- Dube, S. K., & Tatz, S. J. (1991). *Audience effects in tennis performance*. 844–846.
- Dumontheil, I. (2014). Development of abstract thinking during childhood and adolescence: The role of rostral lateral prefrontal cortex. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 10, 57–76. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2014.07.009>
- Dumontheil, I., Wolf, L. K., & Blakemore, S.-J. (2016). Audience effects on the neural correlates of relational reasoning in adolescence. *Neuropsychologia*, 87, 85–95. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.05.001>
- Dunbar, R. I. M. (2009). *The social brain hypothesis and its implications for social evolution*. 36(October), 562–572. <https://doi.org/10.1080/03014460902960289>
- Dyckman, K. A., Camchong, J., Clementz, B. A., & McDowell, J. E. (2007). An effect of context on saccade-related behavior and brain activity. *NeuroImage*, 36(3), 774–784. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.03.023>
- Eban-rothschild, A., & Bloch, G. (2014). *The colony environment modulates sleep in honey bee workers*. December. <https://doi.org/10.1242/jeb.110619>

- Eban-Rothschild, A., & Bloch, G. (2012). Social Influences on Circadian Rhythms and Sleep in Insects. In *Advances in Genetics* (1st ed., Vol. 77). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387687-4.00001-5>
- Ebitz, R. B., Pearson, J. M., & Platt, M. L. (2014). Pupil size and social vigilance in rhesus macaques. *Frontiers in Neuroscience*, 8(8 MAY), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fnins.2014.00100>
- Engelmann, J. M., Herrmann, E., & Tomasello, M. (2015). The effects of being watched on resource acquisition in chimpanzees and human children. *Animal Cognition*. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0920-y>
- Ernest-Jones, M., Nettle, D., & Bateson, M. (2011). Effects of eye images on everyday cooperative behavior: A field experiment. *Evolution and Human Behavior*, 32(3), 172–178. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2010.10.006>
- Esteban, O., Markiewicz, C. J., Blair, R. W., Moodie, C. A., Isik, A. I., Erramuzpe, A., Kent, J. D., Goncalves, M., DuPre, E., Snyder, M., Oya, H., Ghosh, S. S., Wright, J., Durnez, J., Poldrack, R. A., & Gorgolewski, K. J. (2019). fMRIPrep: a robust preprocessing pipeline for functional MRI. *Nature Methods*, 16(1), 111–116. <https://doi.org/10.1038/s41592-018-0235-4>
- Esterman, M., Rosenberg, M. D., & Noonan, S. K. (2014). *Intrinsic Fluctuations in Sustained Attention and Distractor Processing*. 34(5), 1724–1730. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2658-13.2014>
- Fagioli, S., & Macaluso, E. (2011). *Neural Correlates of Divided Attention in Natural Scenes*. 1–14. <https://doi.org/10.1162/jocn>
- Fareri, D. S., Gabard-Durnam, L., Goff, B., Flannery, J., Gee, D. G., Lumian, D. S., Caldera, C., & Tottenham, N. (2015). Normative development of ventral striatal resting state connectivity in humans. *NeuroImage*, 118, 422–437. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.06.022>
- Fareri, D. S., Martin, L. N., & Delgado, M. R. (2008). Reward-related processing in the human brain: Developmental considerations. *Development and Psychopathology*, 20(4), 1191–1211. <https://doi.org/10.1017/S0954579408000576>
- Fehlbaum, L. V., Borbás, R., Paul, K., Eickhoff, S. b., & Raschle, N. m. (2021). Early and late neural correlates of mentalizing: ALE meta-analyses in adults, children and adolescents. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, July 2020, 1–16. <https://doi.org/10.1093/scan/nsab105>
- Fernández, M., Mollinedo-gajate, I., & Peñagarikano, O. (2017). Neural circuits for social cognition : Implications for Autism. *Neuroscience*, July. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.07.013>
- Ferrari, P. F., Tramacere, A., Simpson, E. A., & Iriki, A. (2013). Mirror neurons through the lens of epigenetics. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(9), 450–457. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.07.003>
- Finger, E. C., Marsh, A. a, Kamel, N., Mitchell, D. G. V., & Blair, J. R. (2006). Caught in the act: the impact of audience on the neural response to morally and socially inappropriate behavior. *NeuroImage*, 33(1), 414–421. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.06.011>
- Fitzgerald, A., Fitzgerald, N., & Aherne, C. (2012). Do peers matter? A review of peer and/or friends' influence on physical activity among American adolescents. *Journal of Adolescence*, 35(4), 941–958. <https://doi.org/10.1016/j.adolescence.2012.01.002>
- Flagan, T., & Beer, J. S. (2013). Three ways in which midline regions contribute to self-evaluation. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7(JUL), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00450>
- Flavell, J. H., Everett, B. A., Croft, K., & Flavell, E. R. (1981). Young children's knowledge about visual perception: Further evidence for the Level 1-Level 2 distinction. *Developmental Psychology*, 17(1), 99–103. <https://doi.org/10.1037/0012-1649.17.1.99>
- Flavell, J. H., Shipstead, S. G., & Croft, K. (1978). *Young Children 's Knowledge about Visual Perception : Hiding Objects from Others Brief Reports Young Children 's Knowledge about Visual Perception : Hiding Objects from Others*. 49(4), 1208–1211.
- Foulkes, L., & Blakemore, S. J. (2016). Is there heightened sensitivity to social reward in adolescence? *Current Opinion in Neurobiology*, 40, 81–85. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2016.06.016>
- Foulkes, L., Leung, J. T., Fuhrmann, D., Knoll, L. J., & Blakemore, S. J. (2018). Age differences in the prosocial influence effect. *Developmental Science*, 21(6), 1–9. <https://doi.org/10.1111/desc.12666>
- Frank, D. W., & Sabatinelli, D. (2012). *Stimulus-driven reorienting in the ventral frontoparietal attention network : the role of emotional content*. 6(May), 1–5.

- <https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00116>
- Freiwald, W. A. (2020). Social interaction networks in the primate brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 65, 49–58. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2020.08.012>
- Frisch, B., & Koeniger, N. (1994). *Social synchronization of the activity rhythms of honeybees within a colony*. 91–98.
- Frith, C. D., & Frith, U. (2006). The Neural Basis of Mentalizing. *Neuron*, 50(4), 531–534. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.05.001>
- Fukuda, H., Ma, N., Suzuki, S., Harasawa, N., Ueno, K., Gardner, J. L., Ichinohe, N., Haruno, M., Cheng, K., & Nakahara, H. (2019). Computing social value conversion in the human brain. *Journal of Neuroscience*, 39(26), 5153–5172. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3117-18.2019>
- Gabard-Durnam, L. J., O’Muircheartaigh, J., Dirks, H., Dean, D. C., Tottenham, N., & Deoni, S. (2018). Human amygdala functional network development: A cross-sectional study from 3 months to 5 years of age. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 34, 63–74. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2018.06.004>
- Gächter, S., Starmer, C., & Tufano, F. (2015). Measuring the closeness of relationships: A comprehensive evaluation of the “inclusion of the other in the self” scale. *PLoS ONE*, 10(6), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129478>
- Gallant, N. L., & Hadjistavropoulos, T. (2017). Experiencing Pain in the Presence of Others: A Structured Experimental Investigation of Older Adults. *Journal of Pain*, 18(4), 456–467. <https://doi.org/10.1016/j.jpain.2016.12.009>
- Gallese, V., & Gallese, V. (2008). *Mirror neurons and the social nature of language : The neural exploitation hypothesis*. *September 2014*, 37–41. <https://doi.org/10.1080/17470910701563608>
- Ganguly-Fitzgerald, I., Donlea, J., & Shaw, P. J. (2006). Waking experience affects sleep need in *Drosophila*. *Science*, 313(5794), 1775–1781. <https://doi.org/10.1126/science.1130408>
- Garbarini, F., Boero, R., Agata, F. D., Bravo, G., Mosso, C., Cauda, F., Duca, S., Geminiani, G., & Sacco, K. (2014). *Neural Correlates of Gender Differences in Reputation Building*. 9(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106285>
- Gardner, M., & Steinberg, L. (2005). Peer influence on risk taking, risk preference, and risky decision making in adolescence and adulthood: An experimental study. *Developmental Psychology*, 41(4), 625–635. <https://doi.org/10.1037/0012-1649.41.4.625>
- Geen, R. G. (1973). Effects of being observed on short- and long-term recall. *Journal of Experimental Psychology*, 100(2), 395–398. <https://doi.org/10.1037/h0035494>
- Geen, R. G. (1983). Evaluation apprehension and the social facilitation/inhibition of learning. *Motivation and Emotion*, 7(2), 203–212. <https://doi.org/10.1007/BF00992903>
- Geng, J. J., & Vossel, S. (2013). Re-evaluating the role of TPJ in attentional control: Contextual updating? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37(10), 2608–2620. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.08.010>
- Glaser, J. I., Wood, D. K., Lawlor, P. N., Ramkumar, P., Kording, K. P., & Segraves, M. A. (2016). Role of expected reward in frontal eye field during natural scene search. *Journal of Neurophysiology*, 116(2), 645–657. <https://doi.org/10.1152/jn.00119.2016>
- Gonçalves, Ó. F., Rêgo, G., Oliveira-silva, P., Leite, J., Carvalho, S., Fregni, F., Amaro, E., & Boggio, P. S. (2017). Acta Psychologica Mind wandering and the attention network system. *ACTPSY*, 172, 49–54. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2016.11.008>
- Gonzales, T., Jackson, M. L., & Nicolson, A. (2019). The Effects of Peer Presence on Variables Maintaining Moderate-to-Vigorous Physical Activity in Children. *Behavior Modification*, 014544551985074. <https://doi.org/10.1177/0145445519850748>
- Gottlieb, B. W. (1982). Social facilitation influences on the oral reading performance of academically handicapped children. *American Journal of Mental Deficiency*, 87(2), 153–158. <https://europepmc.org/article/MED/7124826>
- Gottlieb, B. W. (1984). Effects of relative competence on learning disabled children’s oral reading performance. *Learning Disability Quarterly*, 7(1), 108–112. <https://doi.org/10.2307/1510267>
- Gottlieb, J. (1969). Attitudes Toward Retarded Children: Effects of Evaluator’s Psychological Adjustment and Age. *Pedagogisk Forskning*, 13(1), 170–182.

- <https://doi.org/10.1080/0031383690130109>
- Grant, T., & Dajee, K. (2003). Types of task, types of audience, types of actor: Interactions between mere presence and personality type in a simple mathematical task. *Personality and Individual Differences*, 35(3), 633–639. [https://doi.org/10.1016/S0191-8869\(02\)00241-6](https://doi.org/10.1016/S0191-8869(02)00241-6)
- Greene, D. J., Mooshagian, E., Kaplan, J. T., Zaidel, E., & Iacoboni, M. (2009). The neural correlates of social attention: Automatic orienting to social and nonsocial cues. *Psychological Research*, 73(4), 499–511. <https://doi.org/10.1007/s00426-009-0233-3>
- Griffin, M. (2001). The phenomenology of the alone condition: More evidence for the role of aloneness in social facilitation. *Journal of Psychology: Interdisciplinary and Applied*, 135(1), 125–127. <https://doi.org/10.1080/00223980109603685>
- Grosbras, M.-H., Jansen, M., Leonard, G., McIntosh, a., Osswald, K., Poulsen, C., Steinberg, L., Toro, R., & Paus, T. (2007). Neural Mechanisms of Resistance to Peer Influence in Early Adolescence. *Journal of Neuroscience*, 27(30), 8040–8045. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1360-07.2007>
- Grosbras, M. H., Laird, A. R., & Paus, T. (2005). Cortical regions involved in eye movements, shifts of attention, and gaze perception. *Human Brain Mapping*, 25(1), 140–154. <https://doi.org/10.1002/hbm.20145>
- Grygolec, J., Coricelli, G., & Rustichini, A. (2012). Positive interaction of social comparison and personal responsibility for outcomes. *Frontiers in Psychology*, 3(FEB), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00025>
- Guassi Moreira, J. F., & Telzer, E. H. (2016). Mother still knows best: Maternal influence uniquely modulates adolescent reward sensitivity during risk taking. *Developmental Science*, 21(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/desc.12484>
- Guassi Moreira, J. F., & Telzer, E. H. (2018). Family conflict is associated with longitudinal changes in insular-striatal functional connectivity during adolescent risk taking under maternal influence. *Developmental Science*, 21(5), 1–10. <https://doi.org/10.1111/desc.12632>
- Guellaï, B., Hausberger, M., Chopin, A., & Streri, A. (2020). Premises of social cognition: Newborns are sensitive to a direct versus a faraway gaze. *Scientific Reports*, 10(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66576-8>
- Guerin, B. (2010). *Social facilitation*. Cambridge University Press.
- Habib, M., Borst, G., Poirel, N., Houdé, O., Moutier, S., & Cassotti, M. (2013). Socio-emotional context and adolescents' decision making: The experience of regret and relief after social comparison. *Journal of Research on Adolescence*, 25(1), 81–91. <https://doi.org/10.1111/jora.12092>
- Hackel, L. M., & Amodio, D. M. (2018). Computational neuroscience approaches to social cognition. *Current Opinion in Psychology*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2018.09.001>
- Haddad, A. D. M., Harrison, F., Norman, T., & Lau, J. Y. F. (2014). Adolescent and adult risk-taking in virtual social contexts. *Frontiers in Psychology*, 5(DEC), 1–7. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01476>
- Hallinger, P., & Murphy, J. F. (1986). The Social Context of Effective Schools. *American Journal of Education*, 94(3), 328–355. <https://doi.org/10.1086/443853>
- Hamilton, A. F. de C., & Lind, F. (2016). Audience effects: what can they tell us about social neuroscience, theory of mind and autism? *Culture and Brain*, 4(2), 159–177. <https://doi.org/10.1007/s40167-016-0044-5>
- Harkins, S. G. (2006). Mere effort as the mediator of the evaluation-performance relationship. *Journal of Personality and Social Psychology*, 91(3), 436–455. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.91.3.436>
- Harris, M. A., Brett, C. E., Johnson, W., & Deary, I. J. (2016). Personality stability from age 14 to age 77 years. *Psychology and Aging*, 31(8), 862–874. <https://doi.org/10.1037/pag0000133>
- Hartley, C. A., & Somerville, L. H. (2015). The neuroscience of adolescent decision-making. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 5, 108–115. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.09.004>
- Heathcote, A., Popiel, S. J., & Mewhort, D. J. K. (1991). Analysis of response time distributions: an example using the stroop task. *Psychological Bulletin*, 109(2), 340–347. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.109.2.340>
- Henchy, T., & Glass, D. C. (1968). Evaluation apprehension and the social facilitation of dominant

- and subordinate responses. *Journal of Personality and Social Psychology*, 10(4), 446–454. <https://doi.org/10.1037/h0026814>
- Herman, C. P. (2015). The social facilitation of eating. A review. *Appetite*, 86, 61–73. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2014.09.016>
- Hessler, N. A., & Doupe, A. J. (1999). Social context modulates singing-related neural activity in the songbird forebrain. *Nature Neuroscience*, 2(3), 209–211. <https://doi.org/10.1038/6306>
- Hills, A. P., Andersen, L. B., & Byrne, N. M. (2011). Physical activity and obesity in children. *British Journal of Sports Medicine*, 45(11), 866–870. <https://doi.org/10.1136/bjsports-2011-090199>
- Hoffmann, F., Puetz, V. B., Viding, E., Sethi, A., Palmer, A., & McCrory, E. J. (2018). Risk-taking, peer-influence and child maltreatment: A neurocognitive investigation. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 13(1), 124–134. <https://doi.org/10.1093/scan/nsx124>
- Hosey, G. R., Wood, M., Thompson, R. J., & Druck, P. L. (1985). Social facilitation in a “non-social” animal, the centipede *Lithobius forficatus*. *Behavioral Processes*, 10, 123–130.
- Howland, M., Hunger, J. M., & Mann, T. (2012). Friends don ’ t let friends eat cookies : Effects of restrictive eating norms on consumption among friends q. *APPETITE*, 59(2), 505–509. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2012.06.020>
- Huguet, P., Barbet, I., Belletier, C., Monteil, J. M., & Fagot, J. (2014). Cognitive control under social influence in baboons. *Journal of Experimental Psychology: General*, 143(6), 2067–2073. <https://doi.org/10.1037/xge0000026>
- Huguet, P., Dumas, F., Monteil, J. M., & Genestoux, N. (2001). Social comparison choices in the classroom: further evidence for students’ upward comparison tendency and its bene@cial impact on performance. *European Journal of Social Psychology Eur. J. Soc. Psychol*, 31, 557–578. <https://doi.org/10.1002/ejsp.81>
- Huguet, P., Galvaing, M. P., Monteil, J., & Dumas, F. (1999). Social presence effects in the Stroop task: further evidence for an attentional view of social facilitation. *Journal of Personality and Social Psychology*, 77(5), 1011–1025. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10573878>
- Humphrey, G., & Dumontheil, I. (2016). Development of Risk-Taking, Perspective-Taking, and Inhibitory Control During Adolescence. *Developmental Neuropsychology*, 41(1–2), 59–76. <https://doi.org/10.1080/87565641.2016.1161764>
- Hurter, S., Paloyelis, Y., Amanda, A. C., & Fotopoulou, A. (2014). Partners’ empathy increases pain ratings: Effects of perceived empathy and attachment style on pain report and display. *Journal of Pain*, 15(9), 934–944. <https://doi.org/10.1016/j.jpain.2014.06.004>
- Hyatt, C. J., Calhoun, V. D., Pearlson, G. D., & Assaf, M. (2015). Specific default mode subnetworks support mentalizing as revealed through opposing network recruitment by social and semantic fMRI tasks. *Human Brain Mapping*, 36(8), 3047–3063. <https://doi.org/10.1002/hbm.22827>
- Hyde, D. C., Khanum, S., & Spelke, E. S. (2014). Brief non-symbolic, approximate number practice enhances subsequent exact symbolic arithmetic in children. *Cognition*, 131(1), 92–107. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2013.12.007>
- Iacoboni, M. (2009). Imitation, empathy, and mirror neurons. *Annual Review of Psychology*, 60, 653–670. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.60.110707.163604>
- Igelström, K. M., Webb, T. W., Kelly, Y. T., & Graziano, M. S. A. (2016). Topographical organization of attentional, social, and memory processes in the human temporoparietal cortex. *ENeuro*, 3(2), 1363–1377. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0060-16.2016>
- Ischebeck, A., Hiebel, H., Miller, J., Margit, H., Gilchrist, I. D., & Korner, C. (2021). *Target processing in overt serial visual search involves the dorsal attention network: A fixation-based event-related fMRI study*. 153(January). <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2021.107763>
- Isik, L., Koldewyn, K., Beeler, D., & Kanwisher, N. (2017). Perceiving social interactions in the posterior superior temporal sulcus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(43), E9145–E9152. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714471114>
- Isoda, M. (2021). Socially relative reward valuation in the primate brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 68, 15–22. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2020.11.008>
- Izuma, K., Matsumoto, K., Camerer, C. F., & Adolphs, R. (2011). *Insensitivity to social reputation in autism*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107038108/-/DCSupplemental>. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1107038108
- Jamadar, S. D., Fielding, J., & Egan, G. F. (2013). Quantitative meta-analysis of fMRI and PET

- studies reveals consistent activation in fronto-striatal-parietal regions and cerebellum during antisaccades and prosaccades. *Frontiers in Psychology*, 4(OCT), 1–15.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00749>
- Jamali, M., Grannan, B. L., Fedorenko, E., Saxe, R., Báez-mendoza, R., & Williams, Z. M. (2021). Single-neuronal predictions of others' beliefs in humans. *Nature*, 591(March).
<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03184-0>
- Jamieson, J. P., & Harkins, S. G. (2007). Mere Effort and Stereotype Threat Performance Effects. *Journal of Personality and Social Psychology*, 93(4), 544–564. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.93.4.544>
- Jarcho, J. M., Tanofsky-Kraff, M., Nelson, E. E., Engel, S. G., Vannucci, A., Field, S. E., Romer, A. L., Hannallah, L., Brady, S. M., Demidowich, A. P., Shomaker, L. B., Courville, A. B., Pine, D. S., & Yanovski, J. A. (2015). Neural activation during anticipated peer evaluation and laboratory meal intake in overweight girls with and without loss of control eating. *NeuroImage*, 108, 343–353. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.12.054>
- Jones, D. T., & Graff-Radford, J. (2021). Executive Dysfunction and Prefrontal Cortex. *Continuum (Minneapolis, Minn)*, 7(6), 1586–1601. <https://doi.org/10.1212/CON.0000000000001009>
- Joshi, S., & Gold, J. I. (2020). Pupil Size as a Window on Neural Substrates of Cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 24(6), 466–480. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.03.005>
- Justice, L. M., Logan, J. A. R., Lin, T. J., & Kaderavek, J. N. (2014). Peer Effects in Early Childhood Education: Testing the Assumptions of Special-Education Inclusion. *Psychological Science*, 25(9), 1722–1729. <https://doi.org/10.1177/0956797614538978>
- Kaczmarek, C., Schmidt, A., Emperle, A. S., & Schaefer, S. (2022). The Influence of Social Contexts on Motor and Cognitive Performance: Performing Alone, in Front of Others, or Coacting With Others. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, 44(2), 77–85.
<https://doi.org/10.1123/jsep.2021-0101>
- Kampis, D., & Southgate, V. (2020). Altercentric Cognition: How Others Influence Our Cognitive Processing. *Trends in Cognitive Sciences*, 24(11), 945–959.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.09.003>
- Kasprzyk, L., Defossez, P. A., & Miotto, B. (2013). Contrôle de la différenciation et de la plasticité neuronale par la méthylation de l'ADN. *Biologie Aujourd'hui*, 207(1), 1–17.
<https://doi.org/10.1051/jbio/2013001>
- Katsuki, F., & Constantinidis, C. (2014). Bottom-up and top-down attention: Different processes and overlapping neural systems. *Neuroscientist*, 20(5), 509–521.
<https://doi.org/10.1177/1073858413514136>
- Kawamichi, H., Sasaki, A. T., Matsunaga, M., & Yoshihara, K. (2013). Medial Prefrontal Cortex Activation Is Commonly Invoked by Reputation of Self and Romantic Partners. 8(9), 1–10.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074958>
- Keating, D. P., & Halpern-Felsher, B. L. (2008). Adolescent Drivers. A Developmental Perspective on Risk, Proficiency, and Safety. *American Journal of Preventive Medicine*, 35(3 SUPPL.), 272–277. <https://doi.org/10.1016/j.amepre.2008.06.026>
- Kieffer, L. F. (1977). The Relationship of Trait Anxiety, Peer Presence, Task Difficulty, and Skill Acquisition of Sixth Grade Boys. *Middle School Research Selected Studies*, 1–3(1), 107–115.
<https://doi.org/10.1080/08851700.1977.11670190>
- Kingsbury, L., & Hong, W. (2020). A Multi-Brain Framework for Social Interaction. *Trends in Neurosciences*, 43(9), 651–666. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2020.06.008>
- Klein, J. T., Shepherd, S. V., & Platt, M. L. (2009). Social attention and the brain. *Current Biology : CB*, 19(20), R958-62. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.08.010>
- Knoll, L. J., Leung, J. T., Foulkes, L., & Blakemore, S. (2017). *This is a repository copy of Age-related differences in social influence on risk perception depend on the direction of influence . White Rose Research Online URL for this paper : Version : Published Version Article : Age-related differences in social in f.*
- Kobayashi, C., Glover, G. H., & Temple, E. (2007). Children's and adults' neural bases of verbal and nonverbal "theory of mind." *Neuropsychologia*, 45(7), 1522–1532.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.11.017>
- Kobayashi, K., Oishi, N., Yoshimura, S., Ueno, T., & Miyagi, T. (2020). *Relationship between media*

- multitasking and functional connectivity in the dorsal attention network.* 1–10.
- Kovács, Á. M., Téglás, E., & Csibra, G. (2021). Can infants adopt underspecified contents into attributed beliefs? Representational prerequisites of theory of mind. *Cognition*, 213. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2021.104640>
- Krakowiak, P. A., & Cross, H. J. (1979). A social-learning approach to student marijuana use. *Substance Use and Misuse*, 14(6), 789–796. <https://doi.org/10.3109/10826087909041909>
- Labrague, L. J., De Los Santos, J. A., & Falguera, C. C. (2021). Social and emotional loneliness among college students during the COVID - 19 pandemic : The predictive role of coping behaviors , social support , and personal resilience. *Perspectives in Psychiatric Care*, December 2020, 1–7. <https://doi.org/10.1111/ppc.12721>
- LaCaille, L. J., Nichols Dauner, K., Krambeer, R. J., & Pedersen, J. (2011). Psychosocial and Environmental Determinants of Eating Behaviors, Physical Activity, and Weight Change Among College Students: A Qualitative Analysis. *Journal of American College Health*, 59(6), 37–41. <https://doi.org/10.1080/07448481.2010.523855>
- Larson, N. I., Neumark-sztainer, D., Hannan, P. J., & Story, M. (2007). *Trends in Adolescent Fruit and Vegetable Consumption, 1999–2004*. 32(2), 147–150. <https://doi.org/10.1016/j.amepre.2006.10.011>
- Lavie, N., Hirst, A., De Fockert, J. W., & Viding, E. (2004). Load theory of selective attention and cognitive control. *Journal of Experimental Psychology: General*, 133(3), 339–354. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.133.3.339>
- Lee, C., Bobko, P., & Lee, T. (1994). Self-Efficacy Beliefs: Comparison of Five Measures. *Journal of Applied Psychology*, 79(3), 364–369. <http://content.ebscohost.com/ContentServer.asp?EbscoContent=dGJyMNLr40Seqa44yNfsOLCmr1CeprZSsq64SLSWxWXS&ContentCustomer=dGJyMOzpsE2xqK5IuePfgexy9Yvf5ucA&T=P&P=AN&S=L&D=pdh&K=1994-35764-001>
- Leimgruber, K. L., Shaw, A., Santos, L. R., & Olson, K. R. (2012). Young Children Are More Generous when Others Are Aware of Their Actions. *PLoS ONE*, 7(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048292>
- Lenroot, R. K., & Giedd, J. N. (2006). Brain development in children and adolescents: Insights from anatomical magnetic resonance imaging. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 30(6), 718–729. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2006.06.001>
- Lewis, F. C., Reeve, R. A., & Johnson, K. A. (2018). A longitudinal analysis of the attention networks in 6- to 11-year-old children. *Child Neuropsychology*, 24(2), 145–165. <https://doi.org/10.1080/09297049.2016.1235145>
- Li, W., Mai, X., & Liu, C. (2014). The default mode network and social understanding of others: What do brain connectivity studies tell us. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8(1 FEB), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00074>
- Liu, N., & Yu, R. (2017). Influence of social presence on eye movements in visual search tasks. *Ergonomics*, 60(12), 1667–1681. <https://doi.org/10.1080/00140139.2017.1342870>
- Liu, N., Yu, R., Yang, L., & Lin, X. (2017). Gender composition mediates social facilitation effect in co-action condition. *Scientific Reports*, 7(1), 15073. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15437-y>
- Lockwood, P. L., Apps, M. A. J., & Chang, S. W. C. (2020). Is There a ‘Social’ Brain? Implementations and Algorithms. *Trends in Cognitive Sciences*, 24(10), 802–813. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.06.011>
- Lockwood, P. L., & Wittmann, M. K. (2018). Ventral anterior cingulate cortex and social decision-making. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 92, 187–191. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.05.030>
- Lockwood, P. L., Wittmann, M. K., Apps, M. A. J., Klein-Flügge, M. C., Crockett, M. J., Humphreys, G. W., & Rushworth, M. F. S. (2018). Neural mechanisms for learning self and other ownership. *Nature Communications*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07231-9>
- Logue, S., Chein, J., Gould, T., Holliday, E., & Steinberg, L. (2014). Adolescent mice, unlike adults, consume more alcohol in the presence of peers than alone. *Developmental Science*, 17(1), 79–85. <https://doi.org/10.1111/desc.12101>
- Losier, G. F., Vallerand, R. J., & Blais, M. R. (1993). Construction et validation de l'Échelle des Perceptions de Compétence dans les Domaines de Vie (EPCDV). *Science et Comportement*, 23,

1–16.

- Lumeng, J. C., & Hillman, K. H. (2007). Eating in larger groups increases food consumption. *Archives of Disease in Childhood*, *92*(5), 384–387. <https://doi.org/10.1136/adc.2006.103259>
- Lunn, J., Wilcockson, T., Donovan, T., Dondelinger, F., Perez Algorta, G., & Monaghan, P. (2021). The role of chronotype and reward processing in understanding social hierarchies in adolescence. *Brain and Behavior*, *11*(5), 1–14. <https://doi.org/10.1002/brb3.2090>
- Lynch, J. C., & Tian, J. R. (2006). Cortico-cortical networks and cortico-subcortical loops for the higher control of eye movements. *Progress in Brain Research*, *151*, 461–501. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(05\)51015-X](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(05)51015-X)
- Maccracken, M. J., & Stadulis, R. E. (1985). Social Facilitation of Young Children ' s Dynamic Balance Performance. *Journal of Sport Psychology*, *7*, 150–165.
- Magis-Weinberg, L., Custers, R., & Dumontheil, I. (2019). Rewards enhance proactive and reactive control in adolescence and adulthood. *Preprint*, 16.
- Manski, C. F. (1993). *Identification of Endogenous Social Effects : The Reflection Problem*. 531–542.
- Markus, H. (1978). The effect of mere presence on social facilitation: An unobtrusive test. *Journal of Experimental Social Psychology*, *14*(4), 389–397. [https://doi.org/10.1016/0022-1031\(78\)90034-3](https://doi.org/10.1016/0022-1031(78)90034-3)
- Mars, R. B., Neubert, F. X., Noonan, M. A. P., Sallet, J., Toni, I., & Rushworth, M. F. S. (2012). On the relationship between the “default mode network” and the “social brain.” *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*(JUNE 2012), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00189>
- Mars, R. B., Sallet, J., Neubert, F. X., & Rushworth, M. F. S. (2013). Connectivity profiles reveal the relationship between brain areas for social cognition in human and monkey temporoparietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(26), 10806–10811. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302956110>
- Mars, R. B., Sallet, J., Schüffelgen, U., Jbabdi, S., Toni, I., & Rushworth, M. F. S. (2012). Connectivity-based subdivisions of the human right “temporoparietal junction area”: Evidence for different areas participating in different cortical networks. *Cerebral Cortex*, *22*(8), 1894–1903. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhr268>
- Masten, C. L., Juvonen, J., & Spatzier, A. (2009). Relative Importance of Parents and Peers. Differences in Academic and Social Behaviors at Three Grade Levels Spanning Late Childhood and Early Adolescence. *Journal of Early Adolescence*, *29*(6), 773–799. <https://doi.org/10.1177/0272431608325504>
- Mayer, A. V, Mu, L., & Allee, R. (2020). *ScienceDirect Spinach in the teeth : How ego- and allocentric perspectives modulate neural correlates of embarrassment in the face of others ' public mishaps*. July, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2020.06.001>
- Mazerolle, M., Régner, I., Morisset, P., Rigalleau, F., & Huguet, P. (2012). Stereotype Threat Strengthens Automatic Recall and Undermines Controlled Processes in Older Adults. *Psychological Science*, *23*(7), 723–727. <https://doi.org/10.1177/0956797612437607>
- McCormick, E. M., van Hoorn, J., Cohen, J., & Telzer, E. H. (2018). *Functional Connectivity in the Social Brain across Childhood and Adolescence*. <https://doi.org/10.1093/scan/nsy064/5063829>
- McEwen, B. S., & Akil, H. (2011). Introduction to Social Neuroscience: Gene, environment, brain, body. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1231*(1). <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06154.x>
- McFall, S. R., Jamieson, J. P., & Harkins, S. G. (2009). Testing the mere effort account of the evaluation-performance relationship. *Journal of Personality and Social Psychology*, *96*(1), 135–154. <https://doi.org/10.1037/a0012878>
- Meddock, T. D., Parsons, J. A., & Hill, K. T. (1971). Effects of an adult's presence and praise on young children's performance. *Journal of Experimental Child Psychology*, *12*(2), 197–211. [https://doi.org/10.1016/0022-0965\(71\)90004-X](https://doi.org/10.1016/0022-0965(71)90004-X)
- Menardy, F., Giret, N., & Del Negro, C. (2014). The presence of an audience modulates responses to familiar call stimuli in the male zebra finch forebrain. *European Journal of Neuroscience*, *40*(9), 3338–3350. <https://doi.org/10.1111/ejn.12696>
- Merchant, J. S., Alkire, D., & Redcay, E. (2021). Neural similarity between mentalizing and live social interaction. *Preprint*.
- Moessnang, C., Otto, K., Bilek, E., Schäfer, A., Baumeister, S., Hohmann, S., Poustka, L., Brandeis, D., Banaschewski, T., Tost, H., & Meyer-Lindenberg, A. (2017). Differential responses of the

- dorsomedial prefrontal cortex and right posterior superior temporal sulcus to spontaneous mentalizing. *Human Brain Mapping*, 38(8), 3791–3803. <https://doi.org/10.1002/hbm.23626>
- Molnar-szakacs, I., & Uddin, L. Q. (2013). *Self-processing and the default mode network : interactions with the mirror neuron system*. 7(September), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00571>
- Monfardini, E., Redoute, J., Hadj-Bouziane, F., Hynaux, C., Fradin, J., Huguet, P., Costes, N., Meunier, M., Redouté, J., Hadj-Bouziane, F., Hynaux, C., Fradin, J., Huguet, P., Costes, N., & Meunier, M. (2015). Others' Sheer Presence Boosts Brain Activity in the Attention (But Not the Motivation) Network. *Cerebral Cortex*, 1–13. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhv067>
- Monfardini, E., Reynaud, A. J., Prado, J., & Meunier, M. (2017). Social modulation of cognition: Lessons from rhesus macaques relevant to education. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 82, 45–57. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.12.002>
- Montgomery, S. C., Donnelly, M., Bhatnagar, P., Carlin, A., Kee, F., & Hunter, R. F. (2020). Peer social network processes and adolescent health behaviors: A systematic review. *Preventive Medicine*, 130, 105900. <https://doi.org/10.1016/j.ypmed.2019.105900>
- Moor, B. G., van Leijenhorst, L., Rombouts, S. A. R. B., Crone, E. A., & van der Molen, M. W. (2010). Do you like me? Neural correlates of social evaluation and developmental trajectories. *Social Neuroscience*, 5(5), 461–482. <https://doi.org/10.1080/17470910903526155>
- Moriguchi, Y., Ohnishi, T., Mori, T., Matsuda, H., & Komaki, G. (2007). Changes of brain activity in the neural substrates for theory of mind during childhood and adolescence. *Psychiatry and Clinical Neurosciences*, 61(4), 355–363. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1819.2007.01687.x>
- Morris, S., Dumontheil, I., & Farran, E. K. (2021). Responses to Navon tasks differ across development and between tasks with differing attentional demands. *Vision Research*, 185(September 2020), 17–28. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2021.03.008>
- Müller-Pinzler, L., Gazzola, V., Keysers, C., Sommer, J., Jansen, A., Frässle, S., Einhäuser, W., Paulus, F. M., & Krach, S. (2015). Neural pathways of embarrassment and their modulation by social anxiety. *NeuroImage*, 119, 252–261. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.06.036>
- Muller, D., Atzeni, T., & Butera, F. (2004). Coaction and upward social comparison reduce the illusory conjunction effect: Support for distraction–conflict theory. *Journal of Experimental Social Psychology*, 40(5), 659–665. <https://doi.org/10.1016/j.jesp.2003.12.003>
- Muller, D., & Butera, F. (2007). The Focusing Effect of Self-Evaluation Threat in Coaction and Social Comparison. *Journal of Personality and Social Psychology*, 93(2), 194–211. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.93.2.194>
- Muria, A., Musso, P. Y., Durrieu, M., Portugal, F. R., Ronsin, B., Gordon, M. D., Jeanson, R., & Isabel, G. (2021). Social facilitation of long-lasting memory is mediated by CO2 in *Drosophila*. *Current Biology*, 31(10), 2065-2074.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.02.044>
- Murphy, P. R., Vandekerckhove, J., & Nieuwenhuis, S. (2014). Pupil-Linked Arousal Determines Variability in Perceptual Decision Making. *PLoS Computational Biology*, 10, e1003854.
- Nakata, R., & Kawai, N. (2017). The “social” facilitation of eating without the presence of others: Self-reflection on eating makes food taste better and people eat more. *Physiology and Behavior*, 179, 23–29.
- Nawa, N. E., Nelson, E. E., Pine, D. S., & Ernst, M. (2008). Do you make a difference? Social context in a betting task. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 3(4), 367–376. <https://doi.org/10.1093/scan/nsn032>
- Neggers, S. F. W., van Diepen, R. M., Zandbelt, B. B., Vink, M., Mandl, R. C. W., & Gutteling, T. P. (2012). A functional and structural investigation of the human fronto-basal volitional saccade network. *PLoS ONE*, 7(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029517>
- Nook, E. C., & Zaki, J. (2015). Social Norms Shift Behavioral and Neural Responses to Foods. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1–15. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00795
- Normand, A. (2013). *Situations évaluatives menaçantes et gestion de l'attention : hypothèse de filtrage et rôle du style de traitement*. 1–244. [papers2://publication/uuid/EB0AD057-02B8-478F-99EA-F7EB50BAD584](https://doi.org/10.1007/978-2-8178-4784-9)
- Normand, A., Bouquet, C. A., & Croizet, J.-C. (2014). Does Evaluative Pressure Make You Less or More Distractible? Role of Top-Down Attentional Control Over Response Selection. *Journal of Experimental Psychology: Général*, 143(3), 1097–1111. <https://doi.org/10.1037/a0034985>

- O'Brien, L., Albert, D., Chein, J., & Steinberg, L. (2011). Adolescents Prefer More Immediate Rewards When in the Presence of their Peers. *Journal of Research on Adolescence*, 21(4), 747–753. <https://doi.org/10.1111/j.1532-7795.2011.00738.x>
- Oberman, L. M., Pineda, J. A., & Ramachandran, V. S. (2007). *The human mirror neuron system : A link between action observation and social skills*. 62–66. <https://doi.org/10.1093/scan/nsl022>
- Ogura, Y., & Matsushima, T. (2011). Social facilitation revisited: Increase in foraging efforts and synchronization of running in domestic chicks. *Frontiers in Neuroscience*, 5(JUL), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fnins.2011.00091>
- Ohira, H., & Tajimi, T. (1992). A mediating role of physiological arousal in social facilitation. *Shinrigaku Kenkyu*, 62(6), 369–372. <https://doi.org/10.4992/jjpsy.62.369>
- Ohnishi, T., Moriguchi, Y., Matsuda, H., Mori, T., Hirakata, M., Imabayashi, E., Hirao, K., Nemoto, K., Kaga, M., Inagaki, M., Yamada, M., & Uno, A. (2004). The neural network for the mirror system and mentalizing in normally developed children: An fMRI study. *NeuroReport*, 15(9), 1483–1487. <https://doi.org/10.1097/01.wnr.0000127464.17770.1f>
- Oliva, M., Niehorster, D. C., Jarodzka, H., & Holmqvist, K. (2017). Influence of coactors on saccadic and manual responses. *I-Perception*, 8(1), 1–23.
- Olson, I. R., Plotzker, A., & Ezzyat, Y. (2007). The Enigmatic temporal pole: A review of findings on social and emotional processing. *Brain*, 130(7), 1718–1731. <https://doi.org/10.1093/brain/awm052>
- Oosterbeek, H., & Ewijk, R. Van. (2014). Economics of Education Review Gender peer effects in university : Evidence from a. *Economics of Education Review*, 38, 51–63. <https://doi.org/10.1016/j.econedurev.2013.11.002>
- Osmont, A., Camarda, A., Habib, M., & Cassotti, M. (2021). Peers' Choices Influence Adolescent Risk-taking Especially When Explicit Risk Information is Lacking. *Journal of Research on Adolescence*, 31(2), 402–416. <https://doi.org/10.1111/jora.12611>
- Painter, D. R., Dux, P. E., & Mattingley, J. B. (2015). Neuropsychologia Distinct roles of the intraparietal sulcus and temporoparietal junction in attentional capture from distractor features : An individual differences approach. *Neuropsychologia*, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.02.029>
- Pansu, P., Régner, I., Max, S., Colé, P., Nezlak, J. B., & Huguet, P. (2016). A burden for the boys: Evidence of stereotype threat in boys' reading performance. *Journal of Experimental Social Psychology*, 65, 26–30. <https://doi.org/10.1016/j.jesp.2016.02.008>
- Park, sung, & Catrambone, R. (2007). Social facilitation effects of virtual humans. *Human Factors*, 49(6), 1054–1060. <https://doi.org/10.1518/001872007X249910>
- Patel, G. H., Sestieri, C., & Corbetta, M. (2019). The evolution of the temporoparietal junction and posterior superior temporal sulcus. *Cortex*, 118, 38–50. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.01.026>
- Paus, T., Toro, R., Leonard, G., Lerner, J., Lerner, R., Perron, M., Pike, G. B., Richer, L., & Steinberg, L. (2008). Morphological properties of the action-observation cortical network in adolescents with low and high resistance to peer influence. *Social Neuroscience*, 3(3–4), 303–316. <https://doi.org/10.1080/17470910701563558>
- Pedale, T., Macaluso, E., & Santangelo, V. (2019). Enhanced insular/prefrontal connectivity when resisting from emotional distraction during visual search. *Brain Structure and Function*, 224(6), 2009–2026. <https://doi.org/10.1007/s00429-019-01873-1>
- Pessin, J. (1933). The American Journal of. *The American Journal of Psychology*, 45(2), 263–270. <http://www.jstor.org/stable/1414277>
- Pessoa, L. (2017). Opinion A Network Model of the Emotional Brain. *Trends in Cognitive Sciences*, xx, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.03.002>
- Pfeifer, J. H., Masten, C. L., Borofsky, L. A., Dapretto, M., Fuligni, A. J., & Lieberman, M. D. (2009). Neural correlates of direct and reflected self-appraisals in adolescents and adults: When social perspective-taking informs self-perception. *Child Development*, 80(4), 1016–1038. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8624.2009.01314.x>
- Piazza, M., Izard, V., Pinel, P., Le Bihan, D., & Dehaene, S. (2004). Tuning Curves for Approximate Numerosity in the Human Intraparietal Sulcus. *Neuron*, 44(3), 547–555. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2004.10.014>

- Pierce, J. E., & McDowell, J. E. (2016). Modulation of cognitive control levels via manipulation of saccade trial-type probability assessed with event-related BOLD fMRI. *Journal of Neurophysiology*, *115*, 763–772.
- Platania, J., & Moran, G. (2001). Social facilitation as a function of the mere presence of others. *The Journal of Social Psychology*, *141*(2), 190–197.
<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00224540109600546>
- Poole, V. N., Robinson, M. E., Singleton, O., DeGutis, J., Milberg, W. P., McGlinchey, R. E., Salat, D. H., & Esterman, M. (2016). Intrinsic functional connectivity predicts individual differences in distractibility. *Neuropsychologia*. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.04.023>
- Prado, J., Mutreja, R., & Booth, J. R. (2014). Developmental dissociation in the neural responses to simple multiplication and subtraction problems. *Developmental Science*, *17*(4), 537–552.
<https://doi.org/10.1111/desc.12140>
- Prado, J., Mutreja, R., Zhang, H., Mehta, R., Desroches, A. S., Minas, J. E., & Booth, J. R. (2011). Distinct representations of subtraction and multiplication in the neural systems for numerosity and language. *Human Brain Mapping*, *32*(11), 1932–1947. <https://doi.org/10.1002/hbm.21159>
- Preckel, K., Kanske, P., & Singer, T. (2018). On the interaction of social affect and cognition: empathy, compassion and theory of mind. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *19*, 1–6.
<https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.07.010>
- Prévost, C., Lau, H., & Mobbs, D. (2018). How the Brain Converts Negative Evaluation into Performance Facilitation. *Cerebral Cortex*, *28*(2), 602–611.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhw400>
- Priovoulos, N., Jacobs, H. I. L., Ivanov, D., Uludağ, K., Verhey, F. R. J., & Poser, B. A. (2018). High-resolution in vivo imaging of human locus coeruleus by magnetization transfer MRI at 3T and 7T. *NeuroImage*, *168*, 427–436. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.07.045>
- Przybylski, Ł., & Króliczak, G. (2017). Planning Functional Grasps of Simple Tools Invokes the Hand-independent Praxis Representation Network : An fMRI Study. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *23*, 108–120. <https://doi.org/10.1017/S1355617716001120>
- Qi, S., & O'Connor, R. (2000). Comparison of phonological training procedures in kindergarten classrooms. *Journal of Educational Research*, *93*(4), 226–233.
<https://doi.org/10.1080/00220670009598711>
- Qin, S., Young, C. B., Supekar, K., Uddin, L. Q., & Menon, V. (2012). Immature integration and segregation of emotion-related brain circuitry in young children. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *109*(20), 7941–7946.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1120408109>
- Quesque, F., Foncelle, A., Barat, E., Chabanat, E., Rossetti, Y., & Van der Henst, J. B. (2021). Sympathy for the underdog: people are inclined to adopt the emotional perspective of powerless (versus powerful) others. *Cognition and Emotion*, *35*(5), 902–917.
<https://doi.org/10.1080/02699931.2021.1902282>
- Rancourt, D., Choukas-Bradley, S., Cohen, G. L., & Prinstein, M. J. (2014). An experimental examination of peers' influence on adolescent girls' intent to engage in maladaptive weight-related behaviors. *International Journal of Eating Disorders*, *47*(5), 437–447.
<https://doi.org/10.1002/eat.22258>
- Ratcliff, R., & McKoon, G. (2008). The Diffusion Decision Model: Theory and Data for Two-Choice Decision Tasks. *Neural Computation*. <https://doi.org/10.1162/neco.2008.12-06-420>
- Rauchbauer, B., & Grosbras, M. H. (2020). Developmental trajectory of interpersonal motor alignment: Positive social effects and link to social cognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *118*, 411–425. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.07.032>
- Redcay, E., Dodell-Feder, D., Pearrow, M. J., Mavros, P. L., Kleiner, M., Gabrieli, J. D. E., & Saxe, R. (2010). Live face-to-face interaction during fMRI: a new tool for social cognitive neuroscience. *NeuroImage*. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.01.052>
- Reniers, R. L. E. P., Beavan, A., Keogan, L., Furneaux, A., Mayhew, S., & Wood, S. J. (2017). Is it all in the reward? Peers influence risk-taking behaviour in young adulthood. *British Journal of Psychology*, *108*(2), 276–295. <https://doi.org/10.1111/bjop.12195>
- Reppert, T. R., Lempert, K. M., Glimcher, P. W., & Shadmehr, R. (2015). Modulation of Saccade Vigor during Value-Based Decision Making. *Journal of Neuroscience*.

- <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2621-15.2015>
- Reynaud, A. J., Guedj, C., Hadj-Bouziane, F., Meunier, M., & Monfardini, E. (2015). Social Facilitation of Cognition in Rhesus Monkeys: Audience Vs. Coaction. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 9(December), 1–5. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2015.00328>
- Rice Warnell, K., Sadikova, E., & Redcay, E. (2018). Let's chat: developmental neural bases of social motivation during real-time peer interaction. *Developmental Science*, 21(3), 1–14. <https://doi.org/10.1111/desc.12581>
- Richardson, H. (2019). Development of brain networks for social functions: Confirmatory analyses in a large open source dataset. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 37(July 2018), 100598. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2018.11.002>
- Rilling, J. K., & Sanfey, A. G. (2011). The neuroscience of social decision-making. *Annual Review of Psychology*, 62, 23–48. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.121208.131647>
- Risko, E. F., & Kingstone, A. (2011). Eyes wide shut: Implied social presence, eye tracking and attention. *Attention, Perception, and Psychophysics*, 73(2), 291–296. <https://doi.org/10.3758/s13414-010-0042-1>
- Rittenhouse, M., Salvy, S. J., & Barkley, J. E. (2011). The effect of peer influence on the amount of physical activity performed in 8- to 12-year-old boys. *Pediatric Exercise Science*, 23(1), 49–60. <https://doi.org/10.1123/pes.23.1.49>
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). *THE MIRROR-NEURON SYSTEM*. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230>
- Rohr, C. S., Arora, A., Cho, I. Y. K., Katlariwala, P., Dimond, D., Dewey, D., & Bray, S. (2018). Functional network integration and attention skills in young children. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 30(March), 200–211. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2018.03.007>
- Ross, P. D., de Gelder, B., Crabbe, F., & Grosbras, M. H. (2014). Body-selective areas in the visual cortex are less active in children than in adults. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8(Nov), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00941>
- Ross, P., de Gelder, B., Crabbe, F., & Grosbras, M. H. (2019). Emotion modulation of the body-selective areas in the developing brain. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 38(September 2018), 100660. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2019.100660>
- Roth, G., & Dicke, U. (2019). Origin and evolution of human cognition. In *Progress in Brain Research* (1st ed., Vol. 250). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2019.02.004>
- Ruddock, H. K., Brunstrom, J. M., & Higgs, S. (2021). The social facilitation of eating: why does the mere presence of others cause an increase in energy intake? *Physiology and Behavior*, 240(December 2020), 113539. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2021.113539>
- Ruff, C. C., & Fehr, E. (2014). The neurobiology of rewards and values in social decision making. *Nature Reviews. Neuroscience*, 15(8), 549–562. <https://doi.org/10.1038/nrn3776>
- Runcie, D. E., Wiedmann, R. T., Archie, E. A., Altmann, J., Wray, G. A., Alberts, S. C., & Tung, J. (2013). Social environment influences the relationship between genotype and gene expression in wild baboons. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618). <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0345>
- Sacerdote, B. (2014). Experimental and Quasi-Experimental Analysis of Peer Effects: Two Steps Forward? *Annual Review of Economics*, 6(1), 253–272. <https://doi.org/10.1146/annurev-economics-071813-104217>
- Sakagami, S. F., & Hayashida, K. (1962). Work efficiency in heterospecific ant groups composed of hosts and their labour parasites. *Animal Behaviour*, 10(1–2). [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(62\)90136-7](https://doi.org/10.1016/0003-3472(62)90136-7)
- Salvia, E., Süß, M., Tivadar, R., Harkness, S., & Grosbras, M. H. (2016). Mirror neurons system engagement in late adolescents and adults while viewing emotional gestures. *Frontiers in Psychology*, 7(JUL), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01099>
- Salvy, S., Howard, M., Read, M., & Mele, E. (2009). *The presence of friends increases food intake in youth 1 – 3*. 282–287. <https://doi.org/10.3945/ajcn.2009.27658.282>
- Salvy, S. J., Kluczynski, M. A., Nitecki, L. A., & O'Connor, B. C. (2012). Peer influence on youth's snack purchases: A laboratory analog of convenience store shopping. *Eating Behaviors*, 13(3), 233–239. <https://doi.org/10.1016/j.eatbeh.2012.03.005>
- Salvy, S., Kieffer, E., & Epstein, L. H. (2008). *Effects of social context on overweight and normal-*

- weight children's food selection*. 9, 190–196. <https://doi.org/10.1016/j.eatbeh.2007.08.001>
- Sanders, G. S., Baron, R. S., & Moore, D. L. (1978). Distraction and social comparison as mediators of social facilitation effects. *Journal of Experimental Social Psychology*, 14(3), 291–303. [https://doi.org/10.1016/0022-1031\(78\)90017-3](https://doi.org/10.1016/0022-1031(78)90017-3)
- Sanna, L. J. (1992). Self-efficacy theory: implications for social facilitation and social loafing. *Journal of Personality and Social Psychology*, 62(5), 774–786. <https://doi.org/https://doi.org/10.1037/0022-3514.62.5.774>
- Sanna, L. J., & Shotland, R. L. (1990). Valence of anticipated evaluation and social facilitation. *Journal of Experimental Social Psychology*, 26(1), 82–92. [https://doi.org/10.1016/0022-1031\(90\)90063-R](https://doi.org/10.1016/0022-1031(90)90063-R)
- Sara, S. J. (2009). The locus coeruleus and noradrenergic modulation of cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(3), 211–223. <https://doi.org/10.1038/nrn2573>
- Saxe, R. (2010). The right temporo-parietal junction: a specific brain region for thinking about thoughts. In *Handbook of theory of mind* (Vol. 53, Issue 9, pp. 1689–1699).
- Saxe, R. R., Whitfield-Gabrieli, S., Scholz, J., & Pelphrey, K. A. (2009). Brain regions for perceiving and reasoning about other people in school-aged children. *Child Development*, 80(4), 1197–1209. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8624.2009.01325.x>
- Saxe, R., & Wexler, A. (2005). Making sense of another mind: The role of the right temporo-parietal junction. *Neuropsychologia*, 43(10), 1391–1399. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.02.013>
- Schneider, M., Hathway, P., Leuchs, L., Sämann, P. G., Czisch, M., & Spormaker, V. I. (2016). Spontaneous pupil dilations during the resting state are associated with activation of the salience network. *NeuroImage*, 139, 189–201. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.06.011>
- Scholz, J., Triantafyllou, C., Whitfield-Gabrieli, S., Brown, E. N., & Saxe, R. (2009). Distinct regions of right temporo-parietal junction are selective for theory of mind and exogenous attention. *PLoS ONE*, 4(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004869>
- Schreuders, E., Braams, B. R., Blankenstein, N. E., Peper, J. S., Güroğlu, B., & Crone, E. A. (2018). Contributions of Reward Sensitivity to Ventral Striatum Activity Across Adolescence and Early Adulthood. *Child Development*, 89(3), 797–810. <https://doi.org/10.1111/cdev.13056>
- Schunk, D., Hohmann, M., Fehr, E., & Knoch, D. (2009). *Disrupting the prefrontal cortex diminishes the human ability to build a good reputation*.
- Schurz, M., Tholen, M. G., Perner, J., Mars, R. B., & Sallet, J. (2017). Specifying the brain anatomy underlying temporo-parietal junction activations for theory of mind: A review using probabilistic atlases from different imaging modalities. *Human Brain Mapping*, 38(9), 4788–4805. <https://doi.org/10.1002/hbm.23675>
- Schuwerk, T., Langguth, B., & Sommer, M. (2014). Modulating functional and dysfunctional mentalizing by transcranial magnetic stimulation. *Frontiers in Psychology*, 5(NOV), 1309. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01309>
- Segalowitz, S. J., Santesso, D. L., Willoughby, T., Reker, D. L., Campbell, K., Chalmers, H., & Rose-Krasnor, L. (2012). Adolescent peer interaction and trait surgency weaken medial prefrontal cortex responses to failure. In *Social Cognitive and Affective Neuroscience* (Vol. 7, Issue 1, pp. 115–124). <https://doi.org/10.1093/scan/nsq090>
- Sekiguchi, Y., & Hata, T. (2019). Effects of the mere presence of conspecifics on the motor performance of rats: Higher speed and lower accuracy. *Behavioural Processes*, 159(June 2018), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.12.012>
- Settles, R. E., Zapolski, T. C. B., & Smith, G. T. (2014). Longitudinal test of a developmental model of the transition to early drinking. *Journal of Abnormal Psychology*, 123(1), 141–151. <https://doi.org/10.1037/a0035670>
- Sharma, D., Booth, R., Brown, R., & Huguet, P. (2010). Exploring the temporal dynamics of social facilitation in the Stroop task. *Psychonomic Bulletin & Review*, 17(1), 52–58. <https://doi.org/10.3758/PBR.17.1.52>
- Shore, E. R., Rivers, P. C., & Berman, J. J. (1983). *Resistance by College Students to Peer Pressure to Drink*. 44(2), 352–361.
- Siegmund, L. A., Naylor B., J. B., Santo S., A. S., & Barkley E., J. E. (2014). The effect of a peer on VO2 and game choice in 6-10 year old children. *Frontiers in Physiology*, 5 JUN(June), 1–10.

- <https://doi.org/10.3389/fphys.2014.00202>
- Šimic, G., Tkalcic, M., Vukic, V., Mulc, D., Spanic, E., Sagud, M., Olucha-Bordonau, F. E., Vuksic, M., & Hof, P. R. (2021). *Understanding Emotions : Origins and Roles of the Amygdala*. 1–58.
- Smith, A. R., Rosenbaum, G. M., Botdorf, M. A., Steinberg, L., & Chein, J. M. (2018). Peers influence adolescent reward processing, but not response inhibition. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, *18*(2), 284–295. <https://doi.org/10.3758/s13415-018-0569-5>
- Smith, E. R., & Mackie, D. M. (2016). Influence from representations of others’ responses: Social priming meets social influence. *Current Opinion in Psychology*, *12*, 22–25. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2016.04.012>
- Snyder, A. L., Anderson-Hanley, C., & Arciero, P. J. (2012). Virtual and live social facilitation while exergaming: competitiveness moderates exercise intensity. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, *34*(2), 252–259. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22605365>
- Sokolowski, M. B. (2010). Review Social Interactions in “ Simple ” Model Systems. *Neuron*, *65*(6), 780–794. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.03.007>
- Solecki, S., Adegite, E., & Turchi, R. (2019). Clearing the air: Adolescent smoking trends. *Current Opinion in Pediatrics*, *31*(5), 670–674. <https://doi.org/10.1097/MOP.0000000000000810>
- Solis-Vivanco, R., Jensen, O., & Bonnefond, M. (2021). New insights on the ventral attention network: Active suppression and involuntary recruitment during a bimodal task. *Human Brain Mapping*, *42*(6), 1699–1713. <https://doi.org/10.1002/hbm.25322>
- Somerville, L. H., Haddara, N., Sasse, S. F., Skwara, A. C., Moran, J. M., & Figner, B. (2019). Dissecting “Peer Presence” and “Decisions” to Deepen Understanding of Peer Influence on Adolescent Risky Choice. *Child Development*, *90*(6), 2086–2103. <https://doi.org/10.1111/cdev.13081>
- Somerville, L. H., Jones, R. M., & Casey, B. J. (2010). A time of change: Behavioral and neural correlates of adolescent sensitivity to appetitive and aversive environmental cues. *Brain and Cognition*, *72*(1), 124–133. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2009.07.003>
- Somerville, L. H., Jones, R. M., Ruberry, E. J., Dyke, J. P., Glover, G., & Casey, B. J. (2013). The medial prefrontal cortex and the emergence of self-conscious emotion in adolescence. *Psychol Sci*, *24*(8), 1554–1562. <https://doi.org/10.1177/0956797613475633>
- Somerville, L. H., Jones, R. M., Ruberry, E. J., Dyke, J. P., Glover, G., Casey, B. J., & Author, P. S. (2013). Medial prefrontal cortex and the emergence of self-conscious emotion in adolescence. *Psychol Sci*, *24*(8), 1554–1562. <https://doi.org/10.1177/0956797613475633>
- Sorce, J., & Fouts, G. (1973). Level of motivation in social facilitation of a simple task. *Perceptual and Motor Skills*, *37*(2), 567–572. <https://doi.org/10.2466/pms.1973.37.2.567>
- Spatola, N., Belletier, C., Chausse, P., Augustinova, M., Normand, A., Barra, V., Ferrand, L., & Huguet, P. (2019). Improved Cognitive Control in Presence of Anthropomorphized Robots. *International Journal of Social Robotics*, *11*(3), 463–476. <https://doi.org/10.1007/s12369-018-00511-w>
- Spatola, N., Belletier, C., Normand, A., Chausse, P., Monceau, S., Augustinova, M., Barra, V., Huguet, P., & Ferrand, L. (2018). *Not as bad as it seems : When the presence of a threatening humanoid robot improves human performance*. *5843*(August), 2–4.
- Spatola, N., & Normand, A. (2021). Human vs. machine: the psychological and behavioral consequences of being compared to an outperforming artificial agent. *Psychological Research*, *85*(3), 915–925. <https://doi.org/10.1007/s00426-020-01317-0>
- Sperduti, M., Guionnet, S., Fossati, P., & Nadel, J. (2014). *Mirror Neuron System and Mentalizing System connect during online social interaction*. <https://doi.org/10.1007/s10339-014-0600-x>
- Staiano, A. E., Abraham, A. A., & Calvert, S. L. (2012). Motivating Effects of Cooperative Exergame Play. *Journal of Diabetes Science and Technology*, *6*(4), 812–819.
- Stanley, D. A., & Adolphs, R. (2013). Toward a neural basis for social behavior. *Neuron*, *80*(3), 816–826. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.10.038>
- Starr, A., Libertus, M. E., & Brannon, E. M. (2013). Number sense in infancy predicts mathematical abilities in childhood. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(45), 18116–18120. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302751110>
- Stein, L. M. (2012). *THE BENEFIT OF DISTRACTIONS: THE EFFECT OF SOCIAL AND NON-SOCIAL DISTRACTIONS ON BOREDOM AND PERFORMANCE*.

- Steinberg, L. (2008). A social neuroscience perspective on adolescent risk-taking. *Developmental Review*, 28(1), 78–106. <https://doi.org/10.1016/j.dr.2007.08.002>
- Steinberg, L. (2010). A dual systems model of adolescent risk-taking. *Developmental Psychobiology*, 52(3), 216–224. <https://doi.org/10.1002/dev.20445>
- Steinberg, L., & Monahan, K. C. (2007). Age Differences in Resistance to Peer Influence. *Dev Psychol.*, 43(6), 1531–1543. <https://doi.org/10.1037/0012-1649.43.6.1531>
- Steinborn, M. B., & Huestegge, L. (2019). Socially alerted cognition evoked by a confederate's mere presence: analysis of reaction-time distributions and delta plots. *Psychological Research*, 0(0), 0. <https://doi.org/10.1007/s00426-019-01143-z>
- Stok, F. M., de Vet, E., de Ridder, D. T. D., & de Wit, J. B. F. (2016). The potential of peer social norms to shape food intake in adolescents and young adults: A systematic review of effects and moderators. *Health Psychology Review*. <https://doi.org/10.1080/17437199.2016.1155161>
- Strauss, B. (2002). Social facilitation in motor tasks: a review of research and theory. *Psychology of Sport and Exercise*, 3(3), 237–256. [https://doi.org/10.1016/S1469-0292\(01\)00019-X](https://doi.org/10.1016/S1469-0292(01)00019-X)
- Strauss, B., Staufenbiel, K., van Meurs, E., & MacMahon, C. (2021). Social Influence of Spectators. *Preprint*. <https://doi.org/10.31234/osf.io/uet7f>
- Striano, T., & Reid, V. M. (2006). Social cognition in the first year. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(10), 471–476. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.08.006>
- Stroebe, W. (2012). The Truth About Triplett (1898), But Nobody Seems to Care. *Perspectives on Psychological Science*, 7(1), 54–57. <https://doi.org/10.1177/1745691611427306>
- Strube, M. J. (2005). What did Triplett really find? A contemporary analysis of the first experiment in social psychology. *History of Psychology*, 118(2), 271–286. <https://doi.org/10.1037/hop0000020>
- Strukelj, A., Foulsham, T., & Nystr, M. (2012). Social context modulates basic properties of oculomotor control. *Journal of Eye Movement Research*, 9(2), 1–9. <https://doi.org/10.16910/jemr.9.2.5>
- Symeonidou, Irene, Dumontheil, I., Chow, W. Y., & Breheny, R. (2016). Development of online use of theory of mind during adolescence: An eye-tracking study. *Journal of Experimental Child Psychology*, 149, 81–97. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2015.11.007>
- Symeonidou, Irene, Dumontheil, I., Ferguson, H. J., & Breheny, R. (2020). Adolescents are delayed at inferring complex social intentions in others, but not basic (false) beliefs: An eye-movement investigation. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 73(10), 1640–1659. <https://doi.org/10.1177/1747021820920213>
- Szyf, M. (2012). The early-life social environment and DNA methylation. *Clinical Genetics*, 81(4), 341–349. <https://doi.org/10.1111/j.1399-0004.2012.01843.x>
- Takagishi, H., Fujii, T., Koizumi, M., Schug, J., Nakamura, F., & Kameshima, S. (2015). The development of the effect of peer monitoring on generosity differs among elementary school-age boys and girls. *Frontiers in Psychology*, 6(June), 895. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00895>
- Telzer, E. H. (2016). Dopaminergic reward sensitivity can promote adolescent health: A new perspective on the mechanism of ventral striatum activation. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 17, 57–67. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2015.10.010>
- Telzer, E. H., Ichien, N. T., & Qu, Y. (2015). Mothers know best: Redirecting adolescent reward sensitivity toward safe behavior during risk taking. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 10(10), 1383–1391. <https://doi.org/10.1093/scan/nsv026>
- Telzer, E. H., Rogers, C. R., & Van Hoorn, J. (2017). Neural Correlates of Social Influence on Risk Taking and Substance Use in Adolescents. *Current Addiction Reports*, 4(3), 333–341. <https://doi.org/10.1007/s40429-017-0164-9>
- Tholen, M. G., Schurz, M., & Perner, J. (2019). The role of the IPL in person identification. *Neuropsychologia*, 129, 164–170. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2019.03.019>
- Tian, T., Feng, X., Gu, R., Broster, L. S., Feng, C., Wang, L., Guan, Q., & Luo, Y.-J. (2015). Modulation of the brain activity in outcome evaluation by the presence of an audience: An electrophysiological investigation. *Brain Research*, 1615, 139–147. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2015.04.040>
- Tobari, Y., Kansaku, N., & Tsutsui, K. (2017). Noradrenergic modulation of gonadotropin-inhibitory hormone gene expression in the brain of Japanese quail. *International Journal of Laboratory Hematology*. <https://doi.org/10.1111/jne.12503>

- Torralbo, A., Kelley, T. A., Rees, G., & Lavie, N. (2016). Attention induced neural response trade-off in retinotopic cortex under load. *Nature Publishing Group, August*, 1–10. <https://doi.org/10.1038/srep33041>
- Tricoche, L., Ferrand-Verdejo, J., Pélisson, D., & Meunier, M. (2020). Peer Presence Effects on Eye Movements and Attentional Performance. *Frontiers in Behavioral Neuroscience, 13*(January), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2019.00280>
- Tricoche, L., Monfardini, E., Reynaud, A. J., Epinat-Duclos, J., Pélisson, D., Prado, J., & Meunier, M. (2021). Peer Presence Effect on Numerosity and Phonological Comparisons in 4th Graders: When Working With a Schoolmate Makes Children More Adult-Like. *Biology, 10*(902). <https://doi.org/10.3390/biology10090902>
- Tricoche, L., Pélisson, D., Longo, L., Koun, E., Poisson, A., Prado, J., & Meunier, M. (2022). Peer presence elicits task-independent changes within and beyond the mentalizing network across children and adults. *BioRxiv*.
- Triplett, N. (1898). The Dynamogenic Factors in Pacemaking and Competition. *The American Journal of Psychology, 9*(4), 507–533.
- Unsworth, N., & Robison, M. K. (2017). Pupillary correlates of covert shifts of attention during working memory maintenance. *Attention, Perception, and Psychophysics, 79*(3), 782–795. <https://doi.org/10.3758/s13414-016-1272-7>
- Urberg, K. A., Shiang-Jeou Shyu, & Liang, J. (1990). Peer influence in adolescent cigarette smoking. *Addictive Behaviors, 15*(3), 247–255. [https://doi.org/10.1016/0306-4603\(90\)90067-8](https://doi.org/10.1016/0306-4603(90)90067-8)
- Uziel, L. (2007). Individual differences in the social facilitation effect: A review and meta-analysis. *Journal of Research in Personality, 41*(3), 579–601. <https://doi.org/10.1016/j.jrp.2006.06.008>
- Uziel, L. (2010). Look at me, I'm happy and creative: The effect of impression management on behavior in social presence. *Personality and Social Psychology Bulletin, 36*(12), 1591–1602. <https://doi.org/10.1177/0146167210386239>
- Uziel, L. (2015). Life seems different with you around: Differential shifts in cognitive appraisal in the mere presence of others for neuroticism and impression management. *Personality and Individual Differences, 73*, 39–43. <https://doi.org/10.1016/j.paid.2014.09.023>
- Van der Meer, L., Groenewold, N. A., Nolen, W. A., Pijnenborg, M., & Aleman, A. (2011). Inhibit yourself and understand the other: Neural basis of distinct processes underlying Theory of Mind. *NeuroImage, 56*(4), 2364–2374. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.03.053>
- Van Hoorn, J., Crone, E. A., & Van Leijenhorst, L. (2017). Hanging Out With the Right Crowd: Peer Influence on Risk-Taking Behavior in Adolescence. *Journal of Research on Adolescence, 27*(1), 189–200. <https://doi.org/10.1111/jora.12265>
- van Hoorn, J., McCormick, E. M., Rogers, C. R., Ivory, S. L., & Telzer, E. H. (2018). Differential effects of parent and peer presence on neural correlates of risk taking in adolescence. *Social Cognitive and Affective Neuroscience, 13*(9), 945–955. <https://doi.org/10.1093/scan/nsy071>
- van Hoorn, J., Shablack, H., Lindquist, K. A., & Telzer, E. H. (2019). Incorporating the social context into neurocognitive models of adolescent decision-making: A neuroimaging meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 101*, 129–142. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.12.024>
- Van Hoorn, J., Van Dijk, E., Güroğlu, B., & Crone, E. A. (2016). Neural correlates of prosocial peer influence on public goods game donations during adolescence. *Social Cognitive and Affective Neuroscience, nsw013*. <https://doi.org/10.1093/scan/nsw013>
- Van Overwalle, F. (2009). Social cognition and the brain: A meta-analysis. *Human Brain Mapping, 30*(3), 829–858. <https://doi.org/10.1002/hbm.20547>
- Van Overwalle, F., & Vandekerckhove, M. (2013). Implicit and explicit social mentalizing : dual processes driven by a shared neural network. *Frontiers in Human Neuroscience, 7*(September), 1–6. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00560>
- Verdejo-García, A., Verdejo-Román, J., Rio-Valle, J. S., Lacomba, J. A., Lagos, F. M., & Soriano-Mas, C. (2015). Dysfunctional involvement of emotion and reward brain regions on social decision making in excess weight adolescents. *Human Brain Mapping, 36*(1), 226–237. <https://doi.org/10.1002/hbm.22625>
- Vignal, C., Andru, J., & Mathevon, N. (2005). Social context modulates behavioural and brain immediate early gene responses to sound in male songbird. *European Journal of Neuroscience,*

- 22(4), 949–955. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.04254.x>
- Vince, M. A. (1964). Social facilitation of hatching in the bobwhite quail. *Animal Behaviour*, *12*(4), 531–534. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(64\)90075-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(64)90075-2)
- Walbrin, J., Downing, P., & Koldewyn, K. (2018). Neural responses to visually observed social interactions. *Neuropsychologia*, *112*, 31–39. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.02.023>
- Wang, Lihui, Yu, H., Hu, J., Theeuwes, J., Gong, X., Xiang, Y., Jiang, C., & Zhou, X. (2015). *Reward Breaks Through Center-Surround Inhibition via Anterior Insula*. *5251*(September), 5233–5251. <https://doi.org/10.1002/hbm.23004>
- Wang, Liping, Uhrig, L., Jarraya, B., & Dehaene, S. (2015). Representation of Numerical and Sequential Patterns in Macaque and Human Brains. *Current Biology*, *25*(15), 1966–1974. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.06.035>
- Wang, M. C., Haertel, G. D., & Walberg, H. J. (1990). *What Influences Learning? A Content Analysis of Review Literature*. *84*(1), 30–43.
- Wankel, L. M. (1977). Audience size and trait anxiety effects upon state anxiety and motor performance. *Research Quarterly of the American Alliance for Health, Physical Education and Recreation*, *48*(1), 181–186. <https://doi.org/10.1080/10671315.1977.10762168>
- Wanshaffe. (2002). Social facilitation in young toddlers. *Psychological Reports*, *90*, 349–35, 2.
- Wechkin, S. (1970). Social relationships and social facilitation of object manipulation in Macaca mulatta. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *73*(3), 456–460. <https://doi.org/10.1037/h0030244>
- Weigard, A., Chein, J., Albert, D., Smith, A., & Steinberg, L. (2014). Effects of anonymous peer observation on adolescents' preference for immediate rewards. *Developmental Science*, *17*(1), 71–78. <https://doi.org/10.1111/desc.12099>
- Weiss, V. G., Hammerslag, L. R., & T, B. M. (2020). Effect of a social peer on risky decision-making in male Sprague Dawley rats. *Exp Clin Psychopharmacol*, *28*(1), 26–31. <https://doi.org/10.1037/pha0000298>
- Weitekamp, C. A., Nguyen, J., & Hofmann, H. A. (2017). *Social context affects behavior, preoptic area gene expression, and response to D2 receptor manipulation during territorial defense in a cichlid fish*. <https://doi.org/10.1111/gbb.12389>
- Wittmann, M. K., Lockwood, P. L., & Rushworth, M. F. S. (2018). Neural mechanisms of social cognition in primates. *Annual Review of Neuroscience*, *41*(March), 99–118. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-080317-061450>
- Wolf, L. K., Bazargani, N., Kilford, E. J., Dumontheil, I., & Blakemore, S. J. (2015). The audience effect in adolescence depends on who's looking over your shoulder. *Journal of Adolescence*, *43*, 5–14. <https://doi.org/10.1016/j.adolescence.2015.05.003>
- Woolley, S. C. (2016). Social context differentially modulates activity of two interneuron populations in an avian basal ganglia nucleus. *Journal of Neurophysiology*, *116*(6), 2831–2840. <https://doi.org/10.1152/jn.00622.2016>
- Woolley, S. C., Rajan, R., Joshua, M., & Doupe, A. J. (2014). Emergence of context-dependent variability across a basal ganglia network. *Neuron*, *82*(1), 208–223. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.01.039>
- Worringham, C. J., & Messick, D. M. (1983). Social facilitation of running: an unobtrusive study. *The Journal of Social Psychology*, *121*, 23–29.
- Xin, Q., Ogura, Y., Uno, L., & Matsushima, T. (2017). Selective contribution of the telencephalic arcopallium to the social facilitation of foraging efforts in the domestic chick. *European Journal of Neuroscience*, *45*(3), 365–380. <https://doi.org/10.1111/ejn.13475>
- Xu-Wilson, M., Zee, D. S., & Shadmehr, R. (2009). The intrinsic value of visual information affects saccade velocities. *Experimental Brain Research*, *196*(4), 475–481. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1879-1>
- Yan, H., Bonasio, R., Simola, D. F., Liebig, J., Berger, S. L., & Reinberg, D. (2015). DNA methylation in social insects: How epigenetics can control behavior and longevity. *Annual Review of Entomology*, *60*(October), 435–452. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020803>
- Yarczower, M., & Daruns, L. (1982). Social inhibition of spontaneous facial expressions in children.

- Journal of Personality and Social Psychology*, 43(4), 831–837. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.43.4.831>
- Yokoyama, C., Kawasaki, A., Hayashi, T., & Onoe, H. (2013). Linkage between the midline cortical serotonergic system and social behavior traits: positron emission tomography studies of common marmosets. *Cerebral Cortex (New York, N.Y. : 1991)*, 23(9), 2136–2145. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhs196>
- Yoshie, M., Nagai, Y., Critchley, H. D., & Harrison, N. A. (2016). Why i tense up when you watch me: Inferior parietal cortex mediates an audience’s influence on motor performance. *Scientific Reports*, 6(January), 1–11. <https://doi.org/10.1038/srep19305>
- Yu, R., & Wu, X. (2015). Working alone or in the presence of others : exploring social facilitation in baggage X-ray security screening tasks. *Ergonomics*, January, 37–41. <https://doi.org/10.1080/00140139.2014.993429>
- Zajonc, R. (1965). Social facilitation. *Science*, 149, 269–274. <https://doi.org/10.1126/science.149.3681.269>
- Zajonc, R. B., Heingartner, A., & Herman, E. M. (1969). Social enhancement and impairment of performance in the cockroach. *Journal of Personality and Social Psychology*, 13(2), 83–92. <https://doi.org/10.1037/h0028063>
- Zanbaka, C. A., Ulinski, A. C., Goolkasian, P., & Hodges, L. F. (2007). Social responses to virtual humans: Implications for future interface design. *Conference on Human Factors in Computing Systems - Proceedings*, 1561–1570. <https://doi.org/10.1145/1240624.1240861>