



**HAL**  
open science

# Impact comportemental et électrophysiologique de l'information émotionnelle en vision périphérique

Simon Rigoulot

► **To cite this version:**

Simon Rigoulot. Impact comportemental et électrophysiologique de l'information émotionnelle en vision périphérique. Neurosciences [q-bio.NC]. Université du Droit et de la Santé - Lille II, 2008. Français. NNT: . tel-00370746

**HAL Id: tel-00370746**

**<https://theses.hal.science/tel-00370746>**

Submitted on 26 Mar 2009

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

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

# THÈSE

Présentée à

**L'Université de Lille II – Ecole Doctorale de Biologie-Santé**

Pour l'obtention du grade de :

**Docteur de l'Université en Neurosciences cognitives**

par

**Simon RIGOULOT**

## Impact comportemental et électrophysiologique de l'information émotionnelle en vision périphérique

*Soutenue le 19 décembre 2008*

*devant la commission d'examen*

*Rapporteurs :*

**J. MARTINEAU**

*INSERM 930, Université de Tours*

**S. CAMPANELLA**

*Laboratoire de Psychologie Médicale  
Université Libre de Bruxelles*

*Examineurs :*

**H. STAUDER**

*Université de Maastricht*

**P. DERAMBURE**

*EA 2683 & Université Lille 2*

*Directeur de recherche :* **H. SEQUEIRA**

*Université Lille 2 & CNRS UMR 8160*

---

# Table des matières

Préambule	1
-----------	---

## ***Partie théorique***

### **1. L'INFORMATION VISUELLE** **3**

<b>1.1 LE CODAGE RÉTINIEN</b>	<b>4</b>
1.1.1 MORPHOLOGIE ET COUCHES CELLULAIRES RÉTINIENNES	4
1.1.2 LES PHOTORÉCEPTEURS	6
1.1.3 LA TRANSMISSION DU SIGNAL PAR LES PHOTORÉCEPTEURS	10
1.1.4 LES CELLULES HORIZONTALES ET AMACRINES	12
1.1.5 LES CELLULES GANGLIONNAIRES RÉTINIENNES	13
<b>1.2 LES RELAIS THALAMIQUES</b>	<b>16</b>
1.2.1 LE CORPS GENOUILLÉ LATÉRAL	17
1.2.2 LE PULVINAR	19
<b>1.3 LES VOIES P ET M</b>	<b>21</b>
<b>1.4 LES PROJECTIONS CORTICALES</b>	<b>22</b>
<b>1.5 INTÉGRATION NEUROVISUELLE</b>	<b>27</b>
1.5.1 LES VOIES VISUELLES VENTRALE ET DORSALE	27
1.5.2 MODÈLE D'UNGERLEIDER ET MISHKIN (1982)	28
1.5.3 LES VISIONS CENTRALE ET PÉRIPHÉRIQUE	31
<b>1.6 SYNTHÈSE</b>	<b>37</b>

### **2. L'INFORMATION VISUELLE EMOTIONNELLE** **38**

<b>2.1 LE CONCEPT D'ÉMOTION</b>	<b>40</b>
2.1.1 COMPOSANTES	40
2.1.2 MODÈLES EXPLICATIFS	41
2.1.3 BASES NEUROBIOLOGIQUES	47
<b>2.2 EMOTIONS ET ORIENTATION DU COMPORTEMENT</b>	<b>53</b>
2.2.1 EMOTIONS ET CAPTURE ATTENTIONNELLE	53
2.2.2 EMOTIONS ET CODAGE AUTOMATIQUE	55

2.2.3 INFLUENCE DES FRÉQUENCES SPATIALES	58
2.2.4 INFORMATIONS ÉMOTIONNELLES EN MOUVEMENT	60
<b>3. L'INFORMATION VISUELLE EMOTIONNELLE ET LES POTENTIELS EVOQUES (PE)</b>	<b>63</b>
<b>3.1 LES POTENTIELS EVOQUÉS (PE)</b>	<b>65</b>
3.1.1 DE L'ÉLECTROENCÉPHALOGRAPHIE (EEG) AUX PE	65
3.1.2 LOCALISATION DES ÉLECTRODES ET CHOIX DE L'ÉLECTRODE DE RÉFÉRENCE	67
3.1.3 NOTION DE COMPOSANTE ÉVOQUÉE ET TECHNIQUES D'ANALYSE	68
3.1.4 L'ACP SPATIO-TEMPORELLE	72
<b>3.2 PE ET TRAITEMENT ÉMOTIONNEL</b>	<b>74</b>
3.2.1 COMPOSANTES GÉNÉRÉES PAR DES SCÈNES COMPLEXES	75
3.2.2 COMPOSANTES GÉNÉRÉES PAR DES VISAGES	79
<b>4. SYNTHÈSE ET OBJECTIFS</b>	<b>85</b>
<b>5. VISION PÉRIPHÉRIQUE ET SCÈNES EMOTIONNELLES</b>	<b>89</b>
<b>5.1 INTRODUCTION</b>	<b>92</b>
<b>5.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES</b>	<b>93</b>
5.2.1 PARTICIPANTS	93
5.2.2 ENVIRONNEMENT EXPÉRIMENTAL	93
5.2.3 PARAMÈTRES DE PRÉSENTATION	98
5.2.4 PROCÉDURE	100
5.2.5 ENREGISTREMENT DE L'ACTIVITÉ EEG	100
5.2.6 TRAITEMENT DES DONNÉES ÉLECTROPHYSIOLOGIQUES	101
5.2.7 ANALYSES STATISTIQUES	104
<b>5.3. RÉSULTATS</b>	<b>104</b>
5.3.1 EFFETS COMPORTEMENTAUX	104
5.3.2 POTENTIELS ÉVOQUÉS	106
5.3.3 RÉSUMÉ DES RÉSULTATS	112
<b>5.4 DISCUSSION</b>	<b>113</b>
5.4.1 EFFETS COMPORTEMENTAUX	113
5.4.2 RÉPONSES ÉLECTROPHYSIOLOGIQUES	116
<b>6A. VISION PÉRIPHÉRIQUE ET VISAGES EMOTIONNELS : CONDITIONS EXPLICITES</b>	<b>118</b>

<b>6A.1 INTRODUCTION</b>	<b>122</b>
<b>6A.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES</b>	<b>123</b>
6A.2.1 PARTICIPANTS	123
6A.2.2 ENVIRONNEMENT EXPÉRIMENTAL ET STIMULI	123
6A.2.3 PARAMÈTRES DE PRÉSENTATION ET PROCÉDURE	125
6A.2.4 ENREGISTREMENT ET TRAITEMENT ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE	126
6A.2.5 ANALYSE DES DONNÉES	127
<b>6A.3 VISAGES DE PEUR : RÉSULTATS ET DISCUSSION</b>	<b>128</b>
6A.3.1 RÉSULTATS	128
6A.3.2 RÉSUMÉ DES RÉSULTATS	135
6A.3.3 DISCUSSION	136
<b>6A.4 VISAGES DE JOIE : RÉSULTATS ET DISCUSSION</b>	<b>140</b>
6A.4.1 RÉSULTATS	140
6A.4.2 RÉSUMÉ DES RÉSULTATS	146
6A.4.3 DISCUSSION	147
<b><u>6B. VISION PERIPHERIQUE ET VISAGES EMOTIONNELS : CONDITIONS IMPLICITES</u></b>	<b>148</b>
<b>6B.1 INTRODUCTION</b>	<b>153</b>
<b>6B.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES</b>	<b>154</b>
6B.2.1 PARTICIPANTS, ENVIRONNEMENT EXPÉRIMENTAL ET PROCÉDURE	154
6B.2.2 ENREGISTREMENT DE L'ACTIVITÉ EEG ET ANALYSE DES DONNÉES COMPORTEMENTALES ET ÉLECTROPHYSIOLOGIQUES	154
<b>6B.3 VISAGES DE PEUR : RÉSULTATS ET DISCUSSION</b>	<b>155</b>
6B.3.1 RÉSULTATS	155
6B.3.2 RÉSUMÉ DES RÉSULTATS	159
6B.3.3 DISCUSSION	159
<b>6B.4 VISAGES DE JOIE : RÉSULTATS ET DISCUSSION</b>	<b>162</b>
6B.4.1 RÉSULTATS	162
6B.4.2 RÉSUMÉ DES RÉSULTATS	167
6B.4.3 DISCUSSION	168
<b>6B.5 CONDITIONS EXPLICITES ET IMPLICITES : SYNTHÈSE</b>	<b>170</b>
<b><u>7. VISION PERIPHERIQUE ET VISAGES EMOTIONNELS DYNAMIQUES</u></b>	<b>169</b>

<b>7.1 INTRODUCTION</b>	<b>175</b>
<b>7.2 MATÉRIELS ET MÉTHODES</b>	<b>175</b>
7.2.1 PARTICIPANTS	175
7.2.2 ENVIRONNEMENT EXPÉRIMENTAL	176
7.2.3 PARAMÈTRES DE PRÉSENTATION ET PROCÉDURE	178
7.2.4 ENREGISTREMENT, TRAITEMENT ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE ET ANALYSE DES DONNÉES	178
<b>7.3 RÉSULTATS</b>	<b>179</b>
7.3.1 POURCENTAGE DE BONNES RÉPONSES	179
7.3.2 TEMPS DE RÉACTION	180
7.3.3 POTENTIELS ÉVOQUÉS	181
7.3.4 RÉSUMÉ DES RÉSULTATS	188
<b>7.4 DISCUSSION</b>	<b>189</b>
7.4.1 EFFETS D'EXCENTRICITÉ	190
7.4.2 EFFETS ÉMOTIONNELS	190
7.4.3 EFFETS DU DYNAMISME	193
<b><u>8. DISCUSSION GENERALE, REEDUCATION NEUROVISUELLE ET CONCLUSIONS</u></b>	<b><u>190</u></b>
<b>8.1 LIMITES ET APPORTS MÉTHODOLOGIQUES</b>	<b>197</b>
8.1.1 GENRE DES PARTICIPANTS	197
8.1.2 CONDITIONS DE STIMULATION VISUELLE	198
8.1.3 STIMULI	199
8.1.4 ANALYSES DES DONNÉES ÉLECTROPHYSIOLOGIQUES	201
8.1.5 PERSPECTIVES MÉTHODOLOGIQUES	201
<b>8.2 VISION PÉRIPHÉRIQUE, SCÈNES ET VISAGES</b>	<b>202</b>
8.2.1 CARACTÉRISTIQUES COMPORTEMENTALES DE LA VP	202
8.2.2 CARACTÉRISTIQUES ÉLECTROPHYSIOLOGIQUES	205
<b>8.3 VISION PÉRIPHÉRIQUE ET ÉMOTION</b>	<b>206</b>
<b>8.4 VISION PÉRIPHÉRIQUE, ÉMOTION ET RÉÉDUCATION NEUROVISUELLE</b>	<b>208</b>
<b>8.5 PERSPECTIVES ET CONCLUSIONS</b>	<b>211</b>
<b><u>9. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u></b>	<b><u>212</u></b>

## Préambule

La majorité des études actuelles sur le traitement cérébral des informations visuelles chez les primates est influencée par le modèle proposé par Ungerleider et Mishkin, en 1982. Selon ce modèle, les stimulations visuelles sont prises en charge par deux voies nerveuses principales : l'une traite les informations liées à la forme des stimuli, l'autre code la position dans l'espace et le mouvement des mêmes stimuli. Néanmoins, une autre distinction, basée sur les performances visuelles liées à l'organisation du champ visuel, est également pertinente (Battista *et al.*, 2005). Il est en effet reconnu que la région centrale du champ visuel permet des performances bien supérieures à celles de sa région périphérique. De ce fait, peu de travaux ont porté sur le rôle joué par la partie excentrée, périphérique, de notre vision. Les rares données disponibles suggèrent que, malgré la diminution de performances qui caractérise la vision périphérique, les informations qui revêtent une importance particulière pour l'individu peuvent être analysées lorsqu'elles sont présentées de manière excentrée (Thorpe *et al.*, 2001).

Parmi ces informations, celles de nature émotionnelle sont traitées prioritairement quand elles apparaissent dans le champ visuel. Ce fait a été largement établi lors de stimulations de la partie centrale de la vision, y compris dans des conditions artificiellement dégradées par des présentations très rapides (Silvert *et al.*, 2004) ou des techniques de masquage (Carlson et Reinke, 2008). En outre, la nature affective d'une stimulation est susceptible d'augmenter les performances visuelles d'un individu (Phelps *et al.*, 2006). Il est donc envisageable que la présentation d'informations émotionnelles puisse optimiser les performances de la périphérie du champ visuel.

Dans ce cadre, nous avons cherché à caractériser les traitements associés à la vision périphérique et leur modulation par la nature affective des stimulations. A cette fin, et en vue de rendre compte du traitement extrêmement rapide opéré par les voies et centres visuels, nous

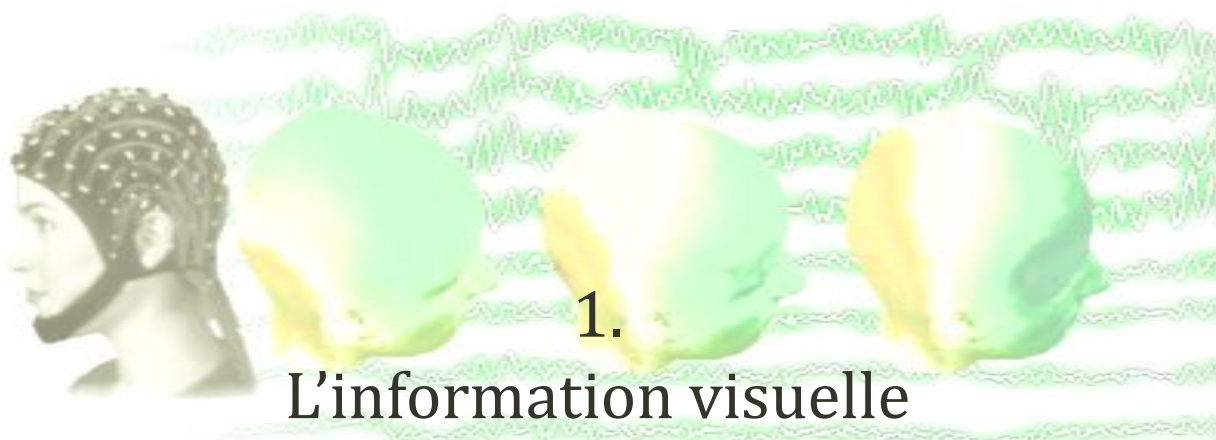
avons choisi d'utiliser la technique des Potentiels Evoqués, reconnue pour sa haute résolution temporelle (Rugg et Coles, 1995). La valeur des données électrophysiologiques a ensuite été renforcée par la mise en œuvre originale d'analyses spatio-temporelles, utiles dans l'exploration des composantes évoquées (Spencer *et al.*, 1999, 2001).

Cette approche globale a pu être déclinée dans une séquence expérimentale mettant en jeu des scènes ou des visages émotionnels, présentés en vision centrale ou périphérique.

En premier lieu, nous avons cherché à mettre en évidence au niveau comportemental et électrophysiologique, des modulations liées au contenu émotionnel d'images de scènes complexes présentées dans la périphérie du champ visuel (chapitre 5). En second lieu, nous avons voulu généraliser nos observations à d'autres stimulations particulièrement pertinentes pour l'individu, les expressions faciales émotionnelles (chapitre 6A). Il nous a aussi paru important d'explorer la possibilité que ces interactions puissent se faire de manière automatique, sans que l'attention de l'individu soit dirigée vers le contenu émotionnel des visages (chapitre 6B). En troisième lieu, dans une recherche des conditions optimisant les performances de la vision périphérique, nous avons étudié l'effet de l'animation d'expressions faciales émotionnelles (chapitre 7). Enfin, après une discussion critique des options méthodologiques et des principaux résultats, nous présentons les données préliminaires obtenues chez quatre patients atteints de scotomes centraux. Nos conclusions visent ensuite à donner une dimension prospective, fondamentale et clinique, à l'étude des traitements des informations émotionnelles en fonction de leur position dans le champ visuel (chapitre 8).

*Ce travail a fait l'objet d'une publication internationale (Rigoulot et al., 2008a) et de 5 communications (3 affichées, 2 orales) à des colloques ou congrès, dont une avec résumé publié : Rigoulot et al., 2008b).*





*La perception des éléments de l'environnement s'effectue grâce à différentes modalités sensorielles. Parmi elles, la vision a pris une place prépondérante chez les primates et, de ce fait, elle joue un rôle stratégique dans la mise en œuvre de comportements adaptés. Ainsi, la surface corticale en charge de l'analyse des informations visuelles est plus importante que celle dévolue aux autres modalités. Comme le souligne O'Shea (2008), environ un neurone cortical sur deux serait impliqué dans le traitement visuel (Baseler et al., 2002 ; Lyon, 2007 ; Sterling, 2004 ; Van Essen et al., 1992).*

*Ce statut particulier de la vision se traduit par le fait qu'elle implique différentes structures corticales et sous-corticales permettant le recueil et l'analyse des informations lumineuses, à l'origine d'une représentation imagée de la réalité et du guidage visuel des actions effectuées par l'individu. Il s'agit de processus complexes et variés qui peuvent être modulés par de nombreux facteurs, comme l'attention par exemple. Témoignant de cette complexité, l'analyse cérébrale des informations visuelles peut aboutir à des erreurs, communément appelées illusions visuelles, qui correspondent à des perceptions erronées de la réalité. Globalement, si les premières étapes d'extraction et de transfert de l'information concernant la lumière sont relativement bien connues, l'interprétation de ces données par le cerveau est beaucoup moins bien comprise.*

*Nous aborderons ci-après les principales étapes du traitement séquentiel de l'information visuelle, depuis la rétine jusqu'aux aires corticales. Dans un premier temps, nous rappellerons le codage nerveux de la lumière au niveau de la rétine, puis son transfert vers le thalamus. Nous présenterons ensuite le traitement de l'information visuelle lors des étapes d'intégration corticale.*

## 1.1 Le codage rétinien

Les photons, qui constituent l'information lumineuse, atteignent les **photorécepteurs rétiniens** lesquels déclenchent localement une cascade d'évènements nerveux, intégrés et transmis ensuite vers le système nerveux central (SNC). C'est la première étape de la perception visuelle. La rétine, grâce à son architecture complexe, extrait une large variété d'informations à partir d'une plage étendue d'intensités lumineuses (environ  $10^{11}$  candelas par  $m^2$ ; Stockman et Sharpe, 2006).

### 1.1.1 Morphologie et couches cellulaires rétiniennes

La rétine est une fine couche de tissu nerveux (100 à 250  $\mu m$ ) qui tapisse la paroi interne du globe oculaire (Sterling, 1988). Elle repose sur une assise pigmentaire, l'épithélium pigmentaire rétinien (EPR). Ce dernier a pour rôle de piéger la lumière en évitant une diffusion latérale, d'assurer la nutrition des structures de la rétine et d'éliminer les déchets produits par les réactions biologiques qui y ont lieu. La rétine dérive de la vésicule optique initiale, qui par son embryogénèse comporte une cavité qui n'est autre que le prolongement du ventricule cérébral. Chez les primates, la rétine comporte deux régions principales. La première constitue, du fait de sa position, la **rétine centrale**. Elle est composée de la **macula** ou *area centralis* (figure 1.1), couvre 5 à 6 mm de diamètre de la rétine et prend en charge 15 à 20° du champ visuel central (Drasdo et Fowler, 1974 ; Hogan *et al.*, 1971). Elle a une coloration jaune, d'où son nom *macula lutea* (tache jaune). En 1945, Wald a démontré que le pigment de la *macula* était semblable à la xanthophylle, de la famille des caroténoïdes. Ce pigment filtre les courtes longueurs d'onde de lumière et agit comme anti-oxydant dans une région fortement exposée aux oxydations. La *macula* se définit donc anatomiquement comme la portion de la rétine qui contient de la xanthophylle. C'est à ce niveau que la rétine atteint son épaisseur maximum, avec, en particulier, plusieurs étages de cellules ganglionnaires (Buser et Imbert, 1987). Au sein de la *macula* se distinguent *d'une part* la **fovéa**, dépression rétinienne fine et circulaire, localisée au centre de la *macula*, et prenant en charge la partie la plus centrale du champ visuel (2° centraux) ; *d'autre part*, la **papille optique**, point d'émergence des fibres optiques qui constituent le nerf optique. La papille optique ne contient ni cellules nerveuses, ni récepteurs, ni épithélium, et est par conséquent appelé également « tache aveugle ». La seconde région rétinienne s'étend au-delà de

la *macula* et constitue la **rétine périphérique**, relativement uniforme en épaisseur, avec toutefois une certaine perte d'organisation cellulaire dans la partie périphérique la plus extrême dénommée *ora serrata* (Buser et Imbert, 1987).

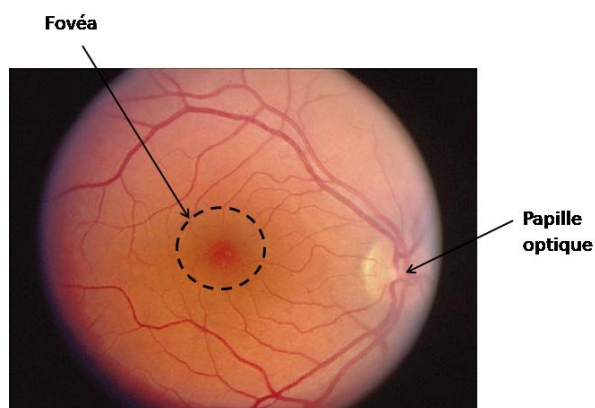


Figure 1.1. Photographie de fond d'œil obtenue lors d'un examen ophtalmologique. Nous pouvons distinguer au centre de la rétine, la *macula* et la fovéa, ainsi que, latéralement la papille optique.

En ce qui concerne l'organisation cellulaire de la rétine, dès 1866, Schulze est le premier à y décrire trois couches principales de cellules. Il note la dominance d'une couche fine avec des récepteurs semblables à des **bâtonnets**, chez les animaux nocturnes, et d'une couche épaisse avec des récepteurs, semblables à des **cônes**, chez les animaux diurnes. Ce sont ces récepteurs, appelés **photorécepteurs**, qui vont permettre la transformation du signal lumineux en information nerveuse.

L'examen d'une coupe radiale de la rétine permet d'identifier les différentes couches cellulaires qui la composent (figure 1.2). Dans la **couche nucléaire externe** se trouve le corps cellulaire des photorécepteurs dont les segments externes s'enchâssent dans l'EPR, déjà évoqué. On retrouve ensuite dans la **couche plexiforme externe** les terminaisons nerveuses des cellules bipolaires, des cellules horizontales ainsi que celles des photorécepteurs. Puis vient la **couche nucléaire interne**, formée des corps des cellules bipolaires, horizontales et amacrines. Elle est suivie par la **couche plexiforme interne**, enchevêtrement d'axones et de dendrites provenant des cellules ganglionnaires rétinienne, des neurones bipolaires et des cellules amacrines. Enfin, la couche la plus interne est celle des **cellules ganglionnaires**.

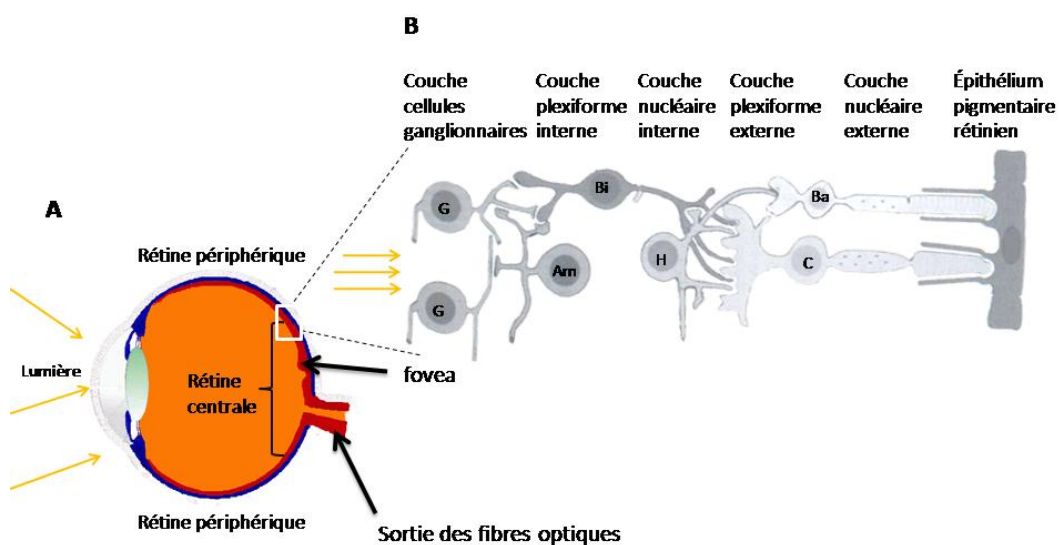


Figure 1.2. A) Schéma d'une coupe sagittale de la rétine permettant de distinguer les principales régions de la rétine. B) Schéma d'une coupe radiale de la rétine permettant d'identifier les différentes couches cellulaires qui la composent. Am : cellules amacrines ; Ba : bâtonnets ; Bi : cellules bipolaires ; C : cônes ; EPR : Epithélium Pigmentaire Rétinien ; G : cellules ganglionnaires rétiniennes ; H : cellules horizontales (modifiée d'après Buser et Imbert, 1987).

A partir des photorécepteurs, les caractéristiques de l'information lumineuse se transforment en information nerveuse transmise ensuite le long des couches cellulaires rétiniennes ; celles-ci assurent une première analyse des informations visuelles avant leur transfert aux relais thalamiques visuels.

### 1.1.2 Les photorécepteurs

Puisque la première étape du traitement visuel est assurée par des photorécepteurs, intuitivement, elle devrait avoir lieu dans la couche la plus interne de la rétine. Or, ce n'est pas le cas car la lumière doit traverser toutes les couches rétiniennes avant d'atteindre celles où se situent les photorécepteurs (figure 1.2). La localisation de ces derniers pourrait s'expliquer par l'apport nutritif de l'EPR, nécessaire à la fixation des photons par les photorécepteurs.

#### \* Aspects structurels

##### *Morphologie générale*

Les **cônes** et les **bâtonnets** possèdent plusieurs éléments structuraux communs (figure 1.3). Leur corps, ou noyau, est localisé dans la couche nucléaire externe de la rétine. Au-delà de

cette couche s'étend le photorécepteur proprement dit, comportant un segment interne et un segment externe, séparés par une zone intermédiaire. La morphologie de ces photorécepteurs varie selon les espèces. Chez l'Homme, le segment interne des cônes est en général plus large que celui des bâtonnets, même s'il a tendance à s'amincir lorsque le cône se trouve en dehors de la fovéa. Le segment externe est constitué d'un empilement de disques, dont le nombre varie selon le type de photorécepteur et selon sa localisation dans la rétine. Ainsi, le segment externe des cônes est plus court et plus large que celui des bâtonnets et, tout comme le segment interne, il a tendance à se raccourcir si le cône se trouve dans la rétine périphérique (Buser et Imbert, 1987). Enfin, les cônes et les bâtonnets présentent à leur extrémité interne un élargissement (ou pied) qui forme des contacts synaptiques avec les cellules bipolaires et horizontales.

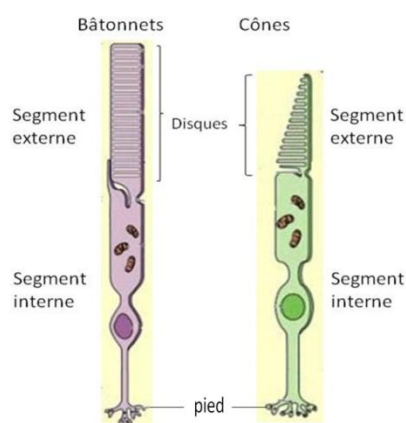


Figure 1.3. Représentation schématique de la structure des deux types de photorécepteurs, les cônes et les bâtonnets.

Dans le segment externe des photorécepteurs se trouve le pigment qui permet la capture des photons, la rhodopsine. Ce pigment est à l'origine de la **phototransduction**, réaction biologique qui transforme l'information lumineuse en un signal nerveux (Kawamura et Tachibanaki, 2008 ; Lamb et Pugh, 2006). La capture de photons s'accompagne de dommages au niveau du segment externe, ce qui entraîne la formation quotidienne de nouveaux disques dans le segment interne, lesquels migrent ensuite vers le segment externe (Steinberg *et al.*, 1980). L'existence de défauts dans les processus de régénération des disques peut aboutir à des dysfonctionnements rétiens.

### *Nombre et distribution*

La rétine compte environ 4 millions de cônes (Rodieck, 1998) alors que le nombre de bâtonnets est vingt à trente fois plus important, soit 120 millions (Sterling, 2004). De plus, la

**répartition des photorécepteurs est inégale le long de la rétine** (figure 1.4). Les cônes ont une distribution maximale au niveau de la fovéa, puis ils se raréfient rapidement vers la périphérie. Les bâtonnets ont une densité nulle au niveau de la fovéa, maximale à 20°, qui décroît progressivement en périphérie (Curcio *et al.*, 1987, 1990). Chez les primates, le nerf optique est constitué d'environ 1 million de fibres, ce qui illustre le degré de convergence entre les photorécepteurs et les cellules ganglionnaires à l'origine de ces fibres. Par exemple, au niveau de la rétine périphérique, on peut trouver 100 bâtonnets qui convergent vers 17 cellules bipolaires, **convergeant** elles-mêmes sur une seule cellule ganglionnaire (Buser et Imbert, 1987).

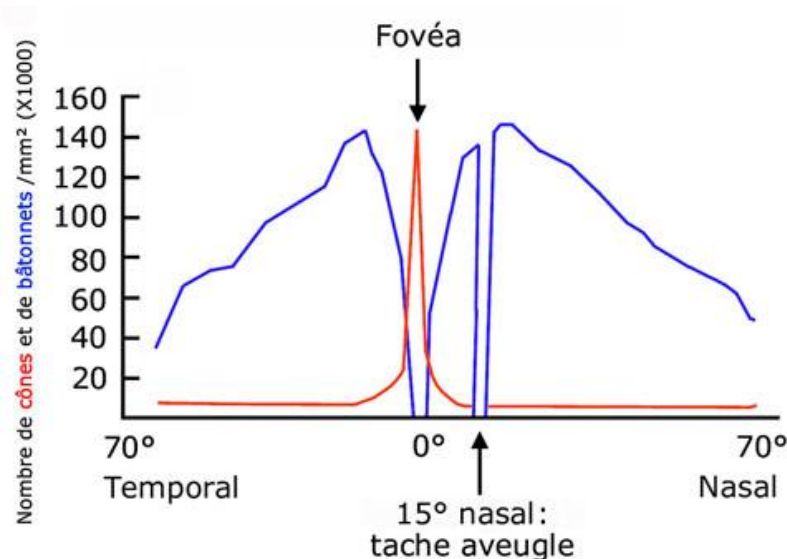


Figure 1.4. Répartition chez l'Homme du nombre de cônes et de bâtonnets en fonction de leur position sur la rétine. A 0°, la fovéa est principalement constituée de cônes, alors qu'au niveau de la tache aveugle (ou papille optique), il n'y a aucun photorécepteur (modifiée d'après Curcio et Allen, 1990).

Ces différences structurelles entre rétine centrale et périphérique sont à l'origine de différences fonctionnelles entre ces mêmes régions car les cônes et les bâtonnets n'assurent pas les mêmes rôles dans le recueil et le traitement de l'information lumineuse.

#### \* Aspects fonctionnels

##### *Sensibilité aux longueurs d'onde*

La rhodopsine, pigment des photorécepteurs, est constituée d'une protéine transmembranaire, l'opsine, associée à un dérivé de la vitamine A. Il n'existe qu'un seul type d'opsine dans les bâtonnets alors qu'il en existe trois dans les cônes, sensibles à trois régions différentes du spectre lumineux. Ainsi, en fonction de leur sensibilité aux longueurs d'onde, il est

possible de distinguer trois types de cônes (Carroll, 2008 ; Dacey, 2000 ; Nathans, 1999 ; Solomon et Lennie, 2007) : les cônes S (*short-wavelength*), sensibles au bleu (pic d'absorption : 420 nm) ; les cônes M (*middle-wavelength*), sensibles au vert (pic d'absorption : 531 nm) et les cônes L (*long-wavelength*), sensibles au rouge (pic d'absorption : 588 nm). La proportion des différents types de cônes est inégale : environ la moitié serait sensible au vert, un tiers au rouge et le reste au bleu (10 à 15 % ; Marc et Sperling, 1977 ; Roorda et Williams, 1999)<sup>1</sup>.

### *Sensibilité aux conditions de luminosité*

Les photorécepteurs présentent une sensibilité différente aux conditions de luminosité. Celles-ci se répartissent en trois niveaux : faible ou **scotopique**, moyenne ou **mésopique**, forte ou **photopique** (figure 1.5 ; Stockman et Sharpe, 2006).

Dans des conditions scotopiques, très peu de photons atteignent la rétine. Seuls les bâtonnets peuvent détecter leur présence du fait de leur plus grand nombre et de leur plus grande sensibilité. Dans des conditions mésopiques, le nombre de photons atteignant la rétine est plus important et ils sont détectés par les cônes **et** les bâtonnets. Dans ces conditions, les deux types de photorécepteurs fonctionnent conjointement. Lorsque la luminosité augmente, dans des conditions photopiques, les bâtonnets saturent très rapidement. Le terme de saturation, par analogie au fonctionnement d'un amplificateur, ne correspond pas à un arrêt de leur fonctionnement mais signifie plutôt que les bâtonnets sont incapables de détecter des changements de luminosité lorsque celle-ci devient importante. Les cônes sont alors les seuls à pouvoir détecter ces changements. Ils s'activent très rapidement et sont extrêmement sensibles, pouvant détecter des changements de contraste de 0,5 % (Burns et Lamb, 2004). De plus, de par l'existence de trois types de cônes sensibles à différentes couleurs du spectre lumineux, les informations de couleur semblent uniquement transiter par les cônes.

---

<sup>1</sup> Nous nous intéressons ici au domaine très restreint des ondes électromagnétiques auxquelles le système visuel humain est sensible, dit spectre visible (compris entre 400 et 700 nm).

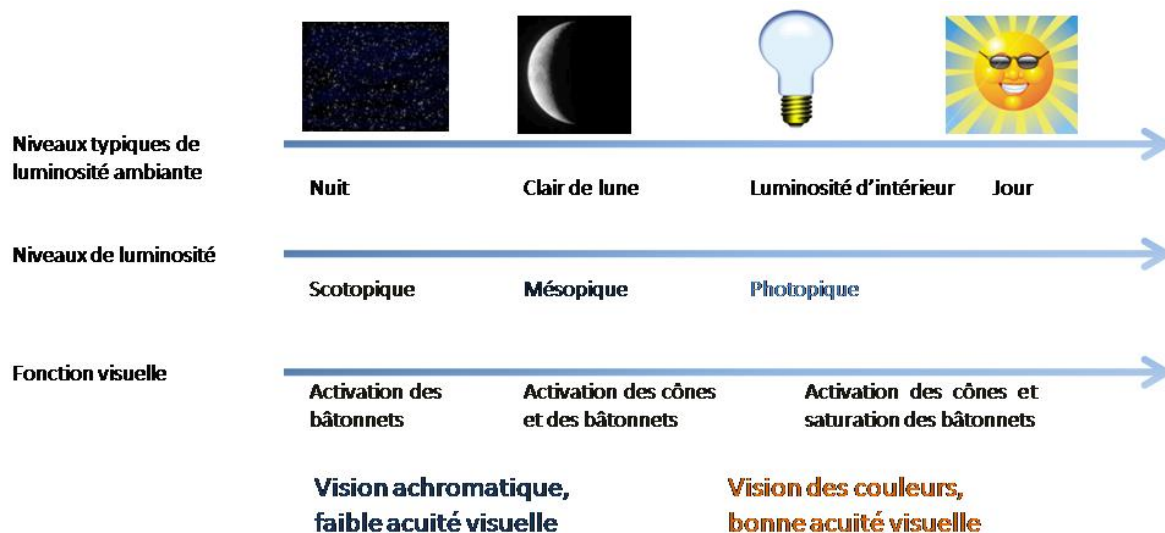


Figure 1.5. Niveaux de luminosité et fonction visuelle. Dans des conditions scotopiques, seuls les bâtonnets sont actifs. Dans des conditions mésopiques, cônes et bâtonnets fonctionnent conjointement. Dans des conditions photopiques, les bâtonnets sont saturés et seuls les cônes peuvent détecter des variations de luminosité (*modifiée d'après Stockman et Sharpe, 2006*).

### 1.1.3 La transmission du signal par les photorécepteurs

Les connexions synaptiques des photorécepteurs, en particulier celles des cônes, figurent parmi les plus complexes du SNC (Haverkamp *et al.*, 2000). Ces connexions sont considérées par certains auteurs comme des liaisons de type axonique (Sterling, 2004). Pour les bâtonnets, l'axone est fin et invariant le long de la rétine alors que pour les cônes, il est épais au centre de la rétine et s'épaissit au fur et à mesure qu'on s'en éloigne. L'axone d'un bâtonnet, du fait de sa finesse, ne peut établir qu'une seule connexion (on parle de zone active ; Rao-Mirotnik *et al.*, 1995) alors que l'axone plus épais d'un cône peut établir plusieurs connexions (Haverkamp *et al.*, 2000). Cette différence serait à l'origine de la meilleure résolution spatiale de la rétine centrale, qui comprend un grand nombre de cônes (Curcio *et al.*, 1990 ; Polyak, 1941).

Le signal de transduction émis par les photorécepteurs, après avoir franchi la synapse avec les cellules bipolaires, emprunte des réseaux différents en fonction de son origine, cônes ou bâtonnets (figure 1.6).



### \* Des cônes aux cellules bipolaires

Les cônes se connectent à des cellules bipolaires de petite taille. Toutes leurs connexions synaptiques libèrent du glutamate et les cellules bipolaires y répondent de deux manières différentes, permettant la propagation de deux types de signaux. Si elles possèdent des récepteurs ionotropiques au glutamate, elles s'hyperpolarisent et transmettent un signal OFF, alors que si leurs récepteurs sont métabotropiques, elles dépolarisent et portent un signal ON (Wässle, 2004). De plus, il existe plusieurs types de cellules bipolaires ON/OFF impliquant différents canaux pour le traitement des informations à haute (signal phasique) ou basse fréquence temporelle (signal tonique). La situation est encore plus complexe lors de l'extraction des informations de couleur puisque nous avons vu qu'il existe trois types de cônes. Parmi ces cônes, les S (sensibles au bleu) vont se connecter spécifiquement à certaines cellules bipolaires, créant ainsi une voie unique pour le traitement des informations de couleur bleue (Calkins, 2001 ; Dacey et Lee, 1994 ; Dacey et Packer, 2003 ; Haverkamp *et al.*, 2005 ; Kouyama et Marshak, 1992 ; Szmajda *et al.*, 2008).

### \* Des bâtonnets aux cellules bipolaires

Il existe trois voies qui mènent des bâtonnets aux cellules bipolaires, une voie directe et deux indirectes (Masland, 2001, 2004 ; Wässle, 2004). Dans le cas de la voie directe, les informations issues des bâtonnets transitent directement vers des cellules bipolaires. Cette voie réduit très fortement la quantité d'informations puisqu'une centaine de bâtonnets se connecte à une seule cellule bipolaire. En ce qui concerne la première voie indirecte, le signal issu des bâtonnets, avant d'atteindre les cellules ganglionnaires, transite par des cellules amacrines de type AII, cellules intermédiaires dont le rôle pourrait être assimilé à celui d'interneurones, lesquelles sont connectées aux cellules bipolaires qui reçoivent également des informations des cônes. La deuxième voie indirecte, emprunte les connexions qui s'établissent entre photorécepteurs eux-mêmes. En effet, chaque bâtonnet est connecté à deux cônes et chaque cône est connecté à environ une quarantaine de bâtonnets (Sterling *et al.*, 1988). Ce type de connexions permet d'expliquer pourquoi des signaux spécifiques des bâtonnets sont présents dans des enregistrements au niveau de cellules horizontales qui ne présentent aucun contact avec les bâtonnets (Nelson, 1977 ; Schneeweiss et Schnapf, 1995, 1999).

La figure 1.6 résume l'ensemble des voies par lesquelles transite le signal des photorécepteurs jusqu'aux cellules bipolaires. Bien que les bâtonnets soient beaucoup plus

nombreux que les cônes chez les mammifères, le nombre des cellules bipolaires connectées aux cônes est plus important que celui des cellules bipolaires connectées aux bâtonnets (Martin et Grünert, 1992 ; Strettoi et Masland, 1995). De ce fait, le phénomène de convergence et de réduction des informations concerne principalement les bâtonnets alors que les informations traitées par les cônes sont mieux préservées.

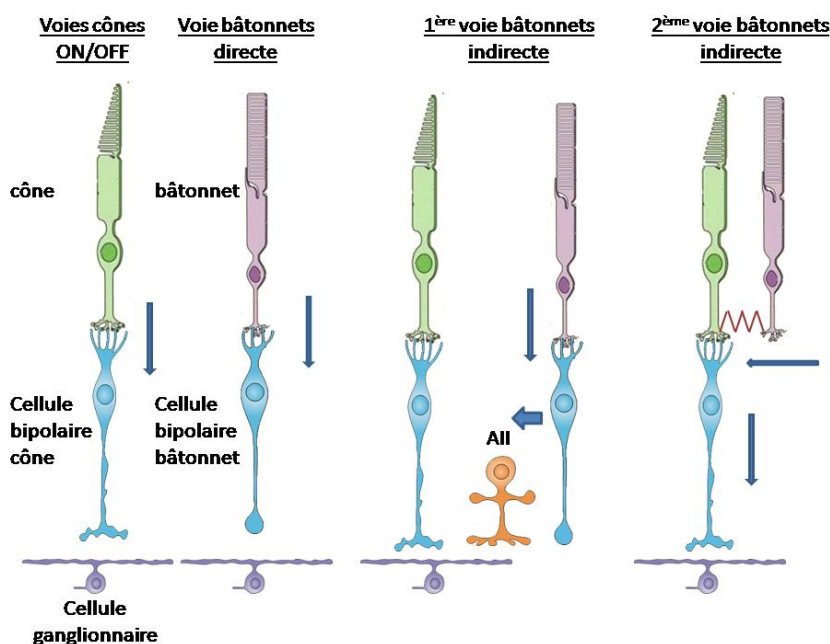


Figure 1.6. Illustration des différentes voies qui transmettent l'information des photorécepteurs aux cellules bipolaires (modifiée d'après Wässle, 2004).

Les différents types de cellules bipolaires transmettent ensuite le signal nerveux aux cellules amacrines et aux dendrites des cellules ganglionnaires rétiniennes, distribuées dans la couche plexiforme interne (Masland, 2001).

#### 1.1.4 Les cellules horizontales et amacrines

De manière générale, comme illustré dans la figure 1.2, les cellules horizontales sont connectées aux photorécepteurs (Kamermans *et al.*, 2001 ; Wässle, 2004) alors que les cellules amacrines constituent un relais entre les cellules bipolaires et les cellules ganglionnaires rétiniennes (Masland, 2004).

Les cellules horizontales, peu nombreuses, ne représentent chez les primates que 5 % des cellules présentes dans la couche nucléaire interne de la rétine (Martin et Grünert, 1992). Deux types cellulaires, associés aux cônes, ont été décrits chez les mammifères (Boycott *et al.*, 1987 ; Dacey *et al.*, 1996 ; Kamermans et Spekreijse, 1999). Un troisième type se connecte spécifiquement aux bâtonnets (Nelson *et al.*, 1975). Le rôle des cellules horizontales serait d'augmenter le contraste entre des régions lumineuses et sombres adjacentes, c'est-à-dire qu'elles permettraient d'ajuster la réponse des photorécepteurs en fonction du niveau global d'illumination (Masland, 2001).

La plupart des cellules bipolaires communiquent avec les cellules ganglionnaires rétinienne par l'intermédiaire des cellules amacrines (Calkins *et al.*, 1994 ; Freed et Sterling, 1988 ; Jacoby *et al.*, 1996). Ces cellules sont plus nombreuses que les cellules horizontales et les cellules ganglionnaires (Martin et Grünert, 1992) et constituent une population très hétérogène, riche de 29 types fonctionnels (Masland, 2001). Globalement, les cellules amacrines semblent jouer un rôle dans la coordination de l'activité des cellules ganglionnaires. En effet, plusieurs études ont montré que différentes cellules ganglionnaires rétinienne, connectées à la même cellule amacrine, déchargent de manière synchrone (Meister *et al.*, 1995 ; Meister, 1996 ; Vaney, 1994).

### 1.1.5 Les cellules ganglionnaires rétinienne

#### \* Dénomination et aspects structurels

Il est désormais établi qu'il existe une quinzaine de types de cellules ganglionnaires rétinienne (Masland, 2001, 2004) bien que, du point de vue historique, Polyak (1941) ait d'abord identifié, chez des primates, deux groupes cellulaires dont la morphologie du corps cellulaire et de l'arborisation dendritique différaient. Les cellules du premier type furent nommées **cellules naines**, du fait de leur petit corps cellulaire et de leur arborisation peu étendue. Polyak appela celles du second type, **cellules parasol**, car elles présentaient un plus grand corps cellulaire et une arborisation plus étendue. Les cellules naines sont maintenant appelées cellules  **$\beta$**  ou **P** (cellules X chez le chat) alors que les cellules parasol sont appelées  **$\alpha$**  ou **M** (cellules Y chez le chat). Des études montrèrent, à l'aide de traceurs rétrogrades, que les cellules  **$\beta$**  projettent dans les couches parvocellulaires (P ; Leventhal *et al.*, 1981 ; Rodieck et Watanabe, 1993) alors que les cellules  **$\alpha$**  projettent essentiellement dans les couches magnocellulaires (M) du corps genouillé latéral (CGL).

La dénomination P et M, retenue par la suite, renvoie ainsi aux projections spécifiques de ces cellules dans le CGL.

Ces deux types cellulaires se différencient également par leur nombre. Ainsi, 80 % des cellules ganglionnaires rétiniennes sont des cellules P alors que les M n'en constituent que 10 %. Les 10 % restants sont constitués de cellules peu étudiées, parmi lesquelles les cellules koniocellulaires, qui pourraient également jouer un rôle important dans le transfert des informations le long de la voie rétino-géniculée.

Le nombre et la morphologie des cellules P et M changent en fonction de l'excentricité. Ainsi, une étude de Boycott et Wässle (1974) montre que le nombre de cellules P et M diminue et le diamètre de leur arborisation dendritique augmente avec l'excentricité (Martin et Grünert, 2004 ; figure 1.7).

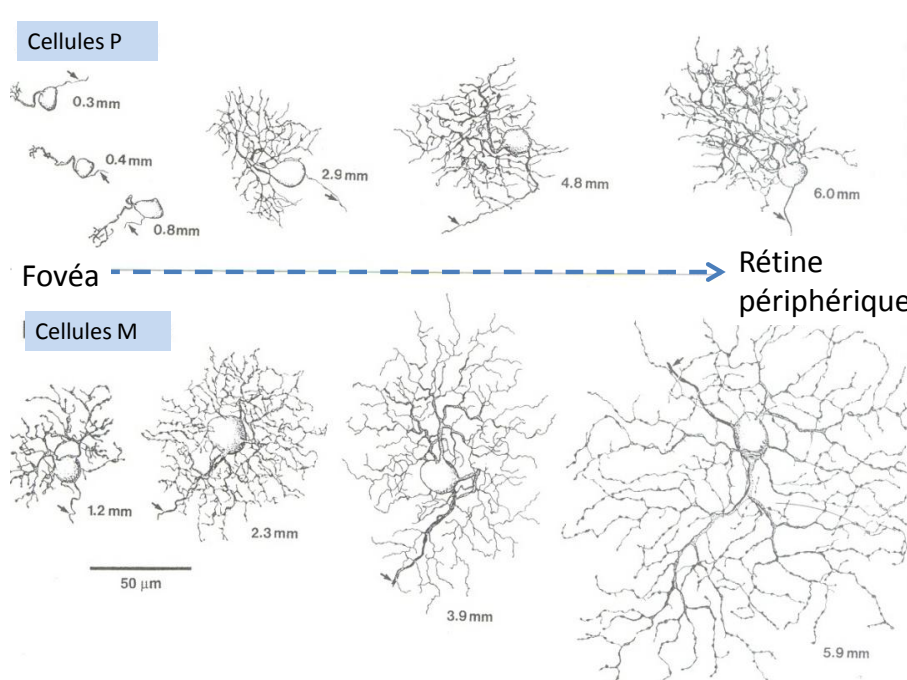


Figure 1.7. Augmentation de l'arborisation dendritique des cellules ganglionnaires P et M avec l'excentricité (modifiée d'après Martin et Grünert, 2004).

De plus, le diamètre des champs récepteurs des cellules M est plus grand que celui des cellules P, à toute excentricité (Croner et Kaplan, 1995).

Enfin, Calkins *et al.* (1994) et Kolb *et al.* (1992) montrent que la grande majorité des cellules bipolaires connectées aux neurones P reçoivent directement des signaux des cônes présents dans la fovéa. Ainsi, un cône serait, via les cellules bipolaires, connecté à une cellule P (Kaplan, 2004). **Ces connexions unitaires n'existent plus en périphérie où plusieurs cônes se**

**connectent à une cellule bipolaire et plusieurs cellules bipolaires à une cellule P** (Kaplan, 2004). En ce qui concerne les bâtonnets, les données de la littérature sont nombreuses et divergentes. Il est établi qu'ils se connectent préférentiellement avec les cellules M (Virsu *et al.*, 1987). Les connexions entre bâtonnets et cellules P existeraient mais seraient beaucoup moins nombreuses (Grünert, 1997 ; Lee *et al.*, 1997 ; Purpura *et al.*, 1988 ; Virsu *et al.*, 1987).

En somme, étant donné que les cônes sont plus nombreux en rétine centrale, les connexions unitaires entre les cônes et les cellules P seraient à l'origine de la meilleure résolution spatiale de la fovéa. Par contraste, cette résolution est moindre en vision périphérique, principalement constituée de bâtonnets, connectés pour la plupart aux cellules M.

### \* Aspects fonctionnels

Les cellules ganglionnaires rétiniennes se caractérisent par un antagonisme entre le centre et la périphérie de leur champ récepteur. Dès 1953, Kuffner distinguait deux types de cellules, les cellules à centre ON et à périphérie OFF et celles à centre OFF et à périphérie ON. Cette distinction était basée sur le fait que les cellules répondaient différemment à des rayons lumineux présentés dans leur champ récepteur. Certaines répondaient uniquement lorsque le rayon de lumière se situait au centre de leur champ récepteur (centre ON/ périphérie OFF) alors que d'autres y répondaient lorsque le rayon était dirigé en périphérie (centre OFF / périphérie ON). De plus, une stimulation lumineuse couvrant tout le champ récepteur entraînait une réponse beaucoup plus faible (Kuffner, 1953, Wiesel et Hubbel, 1966 ; figure 1.8).

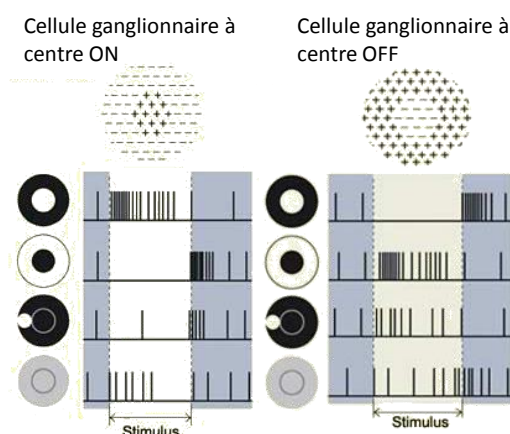


Figure 1.8. Illustration de deux types de cellules ganglionnaires, à centre ON et à centre OFF. La première est stimulée au maximum uniquement lorsque le rayon de lumière est dirigé vers le centre du champ récepteur. Une stimulation dans la partie périphérique du champ récepteur ne déclenche pas de réponses et, lorsque le rayon lumineux stimule toute la cellule, la réponse est faible (*modifiée d'après Kuffner, 1953*).

D'autres configurations de réponses, plus complexes, furent ensuite décrites ; elles tiennent compte de caractéristiques particulières de la lumière, de sa direction ou de sa couleur par exemple. En ce qui concerne la vision de la couleur, deux voies coexistent au niveau des cellules ganglionnaires rétiniennes. La première est issue des cônes S, qui traitent les informations lumineuses bleues, et suit une voie spécifique, dite « bleu-jaune » jusqu'aux cellules ganglionnaires rétiniennes (Dacey et Lee, 1994, Dacey, 2000 ; Szmajda *et al.*, 2006, 2008). La seconde voie, dite « rouge-vert » oppose les signaux issus des cônes L et M. Le signal obtenu est ensuite confronté à celui obtenu dans la première voie (Lennie et D'Zmura 1988). Etant donné qu'en périphérie plusieurs cônes se connectent à une seule cellule bipolaire, Mullen et Kingdom (2002) suggèrent que cette dernière peut recevoir des informations issues à la fois des cônes L et M. Cette convergence conduit à une perte d'informations liées à la couleur, ce qui expliquerait la diminution de la sensibilité aux couleurs en périphérie constatée chez l'Homme.

En résumé, l'arrivée de l'information lumineuse sur la rétine centrale et la rétine périphérique induit un message nerveux qui est ensuite transmis aux cellules bipolaires et aux cellules ganglionnaires. La diversité de ces cellules permet le transfert de nombreuses caractéristiques de l'information lumineuse qui sont ensuite véhiculées par le nerf optique vers le CGL du thalamus, avant leur projection au niveau du cortex occipital.

## 1.2 Les relais thalamiques

L'ensemble des axones des cellules ganglionnaires rétiniennes constitue le nerf optique lequel quitte l'œil par la papille optique. Le contingent principal des fibres du nerf optique atteint ensuite le CGL. Auparavant, les deux nerfs optiques, issus des deux yeux, se rejoignent au niveau du **chiasma optique**, endroit de décussation de certains axones de telle sorte que toutes les informations visuelles du champ visuel gauche sont d'abord traitées par l'hémisphère droit et inversement (figure 1.9).

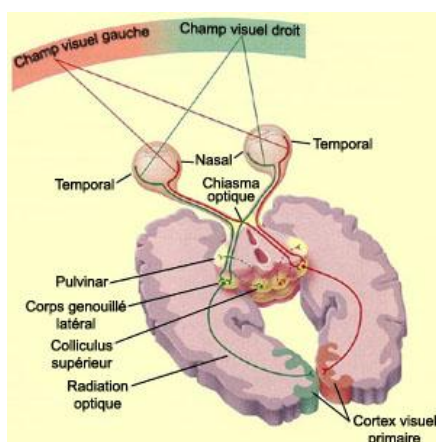


Figure 1.9. Relations entre la projection des champs visuels gauche et droit sur les deux rétines et croisement partiel des fibres ganglionnaires dans le chiasma optique (issue de Fitzpatrick, 2005).

Les fibres qui ne rejoignent pas le CGL se dirigent vers le collicule supérieur, le pretectum ou les noyaux suprachiasmatiques, simplement évoqués ici. Les fibres qui se projettent vers le **collicule supérieur** participent au contrôle de l'orientation du regard par les saccades oculaires et les mouvements de tête. D'autres fibres aboutissent au niveau d'une structure voisine du collicule, le **pretectum**, qui semble jouer un rôle dans le contrôle du diamètre pupillaire. Enfin, une voie rétino-hypothalamique se termine dans les noyaux **suprachiasmatiques** et semble jouer un rôle important dans l'organisation des rythmes circadiens.

Dans le paragraphe qui suit, nous présenterons d'abord le CGL, puis le noyau pulvinar, structure thalamique voisine qui reçoit également des fibres visuelles.

### 1.2.1 Le corps genouillé latéral

Bien que le CGL ait longtemps été considéré comme un simple relais dans le transfert des informations visuelles vers le niveau cortical, il est aujourd'hui reconnu qu'il joue dans leur traitement un rôle important, sous-tendu par la complexité de son organisation.

#### \* Aspects structurels

Le CGL est composé de six couches, numérotées de 1 à 6 (figure 1.10). Les deux premières sont constituées de cellules magnocellulaires (M) et les quatre suivantes de cellules parvocellulaires (P). Les couches 1, 4 et 6 reçoivent des entrées de l'œil controlatéral alors que les couches 2, 3 et 5 reçoivent des projections de l'œil ipsilatéral.

Les cellules P forment 80 % des cellules du CGL et les cellules M 10 %. Pour rappel, les cellules ganglionnaires rétiniennes sont dénommées P et M car elles projettent respectivement dans les couches P et M du CGL (Leventhal *et al.*, 1981 ; Perry *et al.*, 1984). Parmi les 10 % de cellules restant, celles de type koniocellulaire forment des couches intercalées entre les couches parvocellulaires et magnocellulaires et projettent directement dans des régions de l'aire visuelle primaire (V1), riches en cytochrome oxydase (CO). Ces régions, du fait de leur aspect, ont pris le nom de *CO blobs* (goutte, aspect flou ; Carroll et Wong-Riley, 1984 ; Hendry et Yoshioka, 1994). Les différentes couches du CGL projettent dans différentes couches de V1, qui en retour se connectent aux couches géniculées par l'intermédiaire d'interneurones inhibiteurs GABAergiques (Przybyzowski *et al.*, 2000).

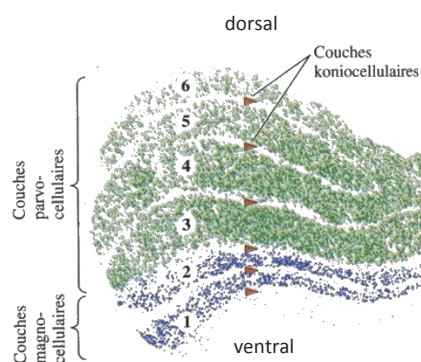


Figure 1.10. Microphotographie du CGL montrant les couches parvo- et magno-celullaires (*issue de Fitzpatrick, 2005*).

### \* Aspects fonctionnels

Gouras, en 1968, découvrit qu'en réponse à une augmentation de luminosité, certaines cellules répondaient de façon soutenue, tonique, alors que d'autres répondaient de manière phasique. Il s'est avéré ensuite que les cellules toniques correspondaient au type P alors que les cellules phasiques étaient de type M. Les cellules P et M n'ont pas la même capacité à détecter des changements de contraste, ce qui correspond à la notion de gain de contraste. Le nombre de photons qui atteint les cellules M est plus important que celui atteignant les P, ce qui expliquerait le plus grand gain des cellules M (Croner et Kaplan, 1995 ; Kaplan et Shapley, 1986 ; Shapley et al, 1981). Toutefois, l'augmentation de contraste induit à partir d'un certain seuil (aux alentours de 30 % ; Kaplan, 2004) des réponses P et M équivalentes.

Lorsque le champ récepteur des cellules P et M est stimulé par la lumière, leurs réponses diffèrent. Contrairement aux cellules P, la stimulation centrale et périphérique du champ récepteur des cellules M produit des réponses non linéaires (Lee *et al.*, 1989). En ce qui concerne



la question du traitement des informations chromatiques, il était établi dès les premières études que seules les cellules P pouvaient traiter la couleur (Gouras, 1968). De fait, la plupart des cellules P répondent sélectivement à une plage de longueur d'onde (Bernadete et Kaplan, 1999 ; Reid et Shapley, 1992). La généralité de cette conclusion est remise en cause par certains résultats qui montraient déjà que certaines cellules M répondent à des informations visuelles de couleur (Wiesel et Hubel, 1966). Les cellules M participeraient à l'analyse chromatique, même si leurs réponses sont beaucoup moins amples que celles des cônes (voir Calkins, 2004).

D'après Shapley *et al.* (1981), les fonctions des deux types cellulaires peuvent être résumées ainsi : les cellules P ont une plus grande résolution spatiale et une réponse plus soutenue que les cellules M, alors que celles-ci ont une sensibilité au contraste plus élevée et des fibres dont la vitesse de conduction est plus grande.

## 1.2.2 Le pulvinar

Le pulvinar a été moins étudié que le CGL car son rôle dans l'analyse des informations visuelles a longtemps été méconnu. La découverte de connexions issues de la rétine s'est faite plus tardivement que dans le cas du CGL (Boire *et al.*, 2004 ; Stepniewska, 2003). Le pulvinar semble composé de cellules avec champ récepteur (Chalupa, 1991) ; il reçoit des afférences du collicule supérieur, du pretectum mais également de l'ensemble des aires visuelles corticales (Abramason et Chalupa, 1985 ; Boussaoud *et al.*, 1991 ; Robinson et Cowie, 1997 ; Webster *et al.*, 1993). Grieve *et al.* (2000) suggèrent une organisation structurale qui suit un axe ventro-dorsal. La partie ventrale du pulvinar reçoit des afférences issues de structures qui traitent précocement les informations visuelles, c'est-à-dire des structures qui traitent des informations dites de « bas niveau » comme la rétine ou V1. Sa partie dorsale reçoit des connexions d'aires cérébrales visuelles impliquées plus tardivement dans le traitement de ces informations. Il s'agit de structures dites de « haut niveau » telles que le cortex pariétal ou temporal, mais aussi l'amygdale et le cortex cingulaire (figure 1.11). Ces mêmes auteurs suggèrent également, à partir d'études sur l'organisation structurale interne du pulvinar, que les champs récepteurs des cellules du pulvinar manifestent les mêmes propriétés que ceux des cellules corticales auxquelles elles sont connectées. Par exemple, les cellules du pulvinar connectées à l'aire temporale médiane (MT ou V5) auraient des champs récepteurs dont les propriétés seraient semblables à celles des cellules de l'aire MT.

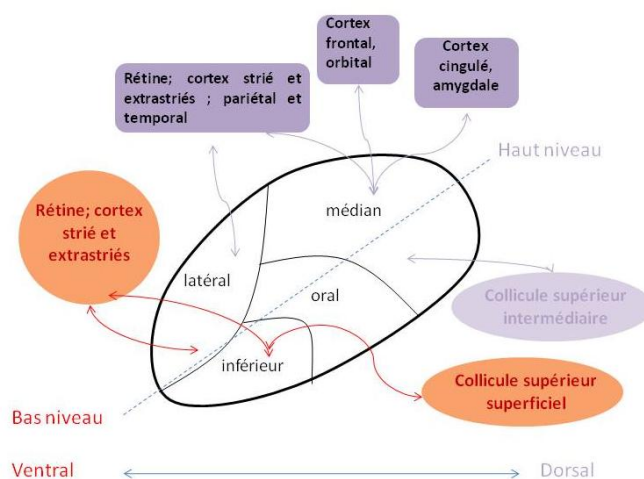


Figure 1.11. Illustration de l'organisation ventro-dorsale du pulvinar (modifiée d'après Grieve et al., 2000)

Le pulvinar contient des neurones dont l'activité serait modulée par l'attention (Bender et Youakim, 2001). Ainsi, chez les primates, une injection d'un agoniste GABAergique dans la partie dorsomédiale du pulvinar réduit les temps de réaction lors d'une tâche d'attention spatiale indiquée, alors que l'injection d'un antagoniste engendre l'effet inverse. Desimone *et al.* (1990) montrent que la désactivation de la partie du pulvinar liée à V4 enlève la capacité d'un singe à discriminer un stimulus en présence d'un distracteur. Le pulvinar semble donc jouer un rôle soit en augmentant la sélection d'informations utiles (Morris *et al.*, 1997 ; Petersen *et al.*, 1987), soit en filtrant les informations non pertinentes (Desimone *et al.*, 1990). Chez l'Homme, plusieurs études (Michael *et al.*, 2001 ; Rafal et Posner, 1987) montrent que des atteintes du pulvinar entraînent des déficits dans la capacité des patients à déplacer leur attention sur une nouvelle cible. Enfin, Sturm *et al.* (1999) montrent, dans une tâche visuelle de temps de réaction simple, l'implication du pulvinar dans un vaste réseau associé au contrôle de l'éveil.

En conclusion, le CGL et le pulvinar ne sont plus considérés comme de simples relais de l'information visuelle. Le CGL reçoit les informations issues de la rétine pour les transmettre ensuite vers le cortex le long de voies parallèles et fonctionnellement indépendantes, comme nous le verrons dans la partie suivante. Le pulvinar reçoit en outre des projections des différentes aires visuelles du cerveau et joue ainsi un rôle important dans la communication entre différentes aires cérébrales. Les informations qu'il reçoit peuvent être traitées de manière plus approfondie que celles qui projettent vers le CGL, ce qui suggère que le pulvinar constitue un relais d'ordre plus élevé que le CGL (Sherman et Guillery, 1998).

## 1.3 Les voies P et M

Le monde visuel est composé d'éléments qui portent différents attributs : couleur, taille, mouvement, position spatiale, etc. La découverte que les informations issues de la rétine peuvent emprunter deux voies fonctionnelles distinctes, composées de deux populations neuronales particulières, P et M, a fait émerger l'idée d'associer ces différentes caractéristiques à des voies visuelles qui les traiteraient spécifiquement, de manière séparée. Cette idée fut évoquée dès 1933 par Bishop qui suggéra que les trois groupes d'axones qu'il avait mis en évidence à partir du nerf optique du lapin pourraient être le support d'une ségrégation des informations visuelles. Enrttoh-Cugell et Robson (1966) ont à leur tour proposé que le système visuel fonctionne comme une série de filtres spatiaux, comme des analyseurs de fréquences spatiales. A partir de travaux effectués sur le chat, Stone (1983) propose que les cellules X (équivalent des cellules P) font partie d'un canal qui traite les informations visuelles selon un mode permettant une analyse en haute résolution alors que les cellules Y (équivalent des cellules M) servent à une vision rapide, en basse résolution et peuvent traiter les stimuli en mouvement.

Suggérer l'existence de voies visuelles distinctes du point de vue fonctionnel peut supposer entre autres que les neurones qui les composent sont différents. Nous avons déjà abordé les caractéristiques fonctionnelles des cellules P et M, leurs différences structurelles et fonctionnelles sont récapitulées dans le tableau 1.1.

Propriétés	Cellules P	Cellules M
Gain de contraste	Bas	Haut
Taille du champ récepteur	Petit	Grand
Projections corticales (V1)	Couche 4C $\beta$	Couche 4C $\alpha$
Taille des cellules	Petite	Grande
Vitesse de conduction axonale	Lente	Rapide
Type de réponse	Tonique	Phasique
Fraction dans le CGL	80 %	10 %

Tableau 1.1. Résumé des différences de propriétés des cellules P et M, rétiniennes et géniculées, à l'origine des deux principales voies visuelles.

Les voies P et M se différencient dès le niveau rétinien, à partir des cellules bipolaires qui projettent spécifiquement sur les cellules ganglionnaires rétiniennes P et M (Boycott et Wässle, 1991, Calkins et Sterling, 1999), lesquelles transmettent les informations vers les cellules P et M du CGL. La ségrégation entre les voies P et M persiste jusque dans V1 car les cellules P et M projettent dans des couches distinctes de cette aire. Ces voies se distinguent également par leurs caractéristiques fonctionnelles liées aux cellules qui les composent et peuvent traiter des attributs différents des stimuli visuels. La voie P prendrait en charge les informations de forme et de couleur alors que la voie M traiterait les informations achromatiques et de mouvement (Livingstone et Hubel, 1988). Outre les cellules P et M et leurs voies correspondantes, d'autres cellules pourraient être à l'origine d'autres voies à l'instar des cellules koniocellulaires (Dacey et Lee, 1994 ; Dacey, 2000).

Les voies P et M projettent ensuite dans différentes parties de V1, première étape du traitement cortical des informations visuelles.

## 1.4 Les projections corticales

La définition des aires visuelles corticales et leur carte précise proviennent d'études effectuées chez le singe et chez le chat. L'identification des aires visuelles repose sur leur architecture, leur connectivité ou leurs caractéristiques fonctionnelles, ce qui a conduit à différentes descriptions de leur organisation (Felleman et Van Essen, 1991 ; Kaas, 1997). Il existe également des différences inter-individuelles importantes et la taille de certaines aires peut varier du simple au double d'un individu à l'autre (Maunsell et Van Essen, 1987 ; Rademacher *et al.*, 1993 ; Van Essen *et al.*, 1984).

\* Les principales aires visuelles

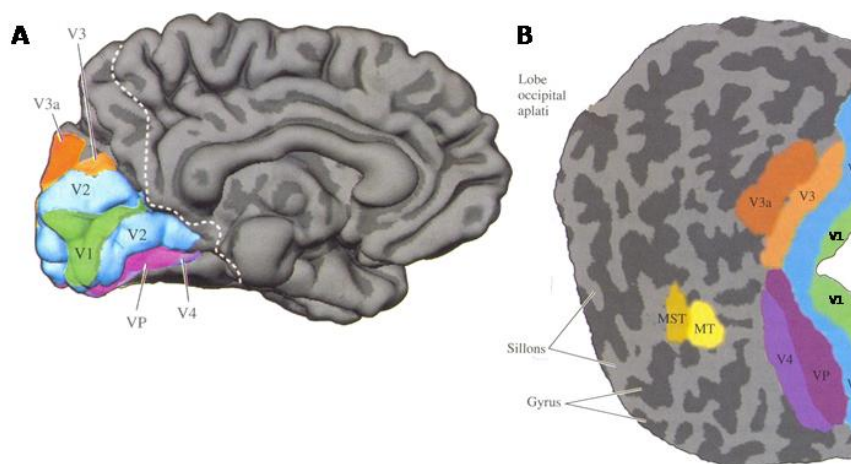


Figure 1.12. A) Vue de la face interne de l'hémisphère gauche humain montrant l'emplacement des premières aires visuelles (V1, V2, V3, V3a, V4). B) Pour pouvoir observer les aires situées dans les sillons (MT<sup>2</sup> et MST), il faut déplier et aplatir les aires visuelles. Les zones en gris foncé correspondent aux territoires corticaux enfouis dans des sillons (*modifiée d'après Sereno et al., 1995*).

Chez le macaque, la dénomination des premières aires visuelles, situées dans le lobe occipital, suit un axe postéro-antérieur : d'abord, l'aire visuelle primaire (V1) qui reçoit les projections du CGL, puis les aires V2, V3 et V4. Adjacentes à V2, des aires de petite taille ont également été décrites: V3A, PO, PIP, TF, et TH (Boussaoud *et al.*, 1991 ; Colby *et al.*, 1988 ; Lyon et Kaas, 2002). Certaines aires sont situées au niveau du lobe pariétal, proche du sillon intrapariétal et du STS. A ce niveau, il est possible de distinguer l'aire MT (V5 chez l'Homme ; Maunsell et Van Essen, 1987 ; Watson *et al.*, 1993), l'aire V4t (Felleman et Van Essen, 1991) et l'aire MTc (Lyon et Kaas, 2002). L'aire MT est ensuite connectée à l'aire MST et à l'aire FST. Plus

<sup>2</sup> Ensemble des abréviations utilisées dans la figure 1.12 et dans le texte afférent : DP, aire dorsale pré-lunée ; FST, plancher de l'aire temporale supérieure ; LIP, aire intrapariétale latérale ; MDP, aire pariétale dorsale médiane ; MIP, aire intrapariétale médiane ; MST, aire temporale supérieure médiane ; MT, aire temporale moyenne ; MTc, aire temporal caudale à moyenne ; PIP, aire postérieure intrapariétale ; PO, aire pariéto-occipitale ; STS, sillon temporal supérieur ; TE, aire inféro-temporale ; TEC, r, m, aire inféro-temporale caudale, rostrale, médiane ; TEO, aire occipito-temporale ventrale ; TF, aire temporale F ; TH, aire temporale H ; V4t, aire V4 de transition ; VIP, aire intrapariétale ventrale.

antérieurement, dans le sulcus intrapariétal ou à côté, plusieurs aires peuvent être distinguées : 7a, LIP, VIP, MIP, MDP, et DP (Blatt *et al.*, 1990 ; Lewis et Van Essen, 2000a, b).

D'autres aires sont situées dans le lobe temporal, en particulier dans sa partie inférieure (Desimone et Ungerleider, 1989 ; Tanaka, 1997). Bien que plusieurs organisations existent pour les décrire, nous retiendrons celle d'Ungerleider et DeSimone (1986) qui distinguent les aires TEO, TEc, TEr, et Tem.

Au total, un grand nombre d'aires, y compris au niveau frontal (Felleman et Van Essen, 1991) semble avoir un rôle dans le traitement des informations de nature visuelle. Aussi, les techniques d'imagerie ont permis de montrer une bonne correspondance entre l'organisation des aires cérébrales visuelles observée chez le macaque et celle des aires décrites chez l'Homme (DeYoe *et al.*, 1996 ; Hadjikhani *et al.*, 1998 ; Sereno *et al.*, 1995 ; Tootell *et al.*, 1995).

#### \* L'aire visuelle primaire (V1)

L'aire visuelle primaire, V1, ou aire 17 de Brodmann, est située sur la face médiane de chaque hémisphère, autour de la scissure calcarine. Dès 1909, Brodmann a pu localiser six couches cellulaires superposées. Par la suite, la quatrième couche a été subdivisée en trois sous-couches, 4A, 4B et 4C, cette dernière étant également subdivisée en **4C $\alpha$**  et **4C $\beta$** . Nous avons vu que le CGL était constitué de six couches de cellules, quatre constituées de cellules parvocellulaires, situées dans la partie dorsale, et deux couches de cellules magnocellulaires, dans la partie ventrale. Les cellules magnocellulaires projettent vers la couche 4C $\alpha$  et les cellules parvocellulaires vers la couche 4C $\beta$ . Des collatérales se dirigent également dans la couche 6 du cortex strié qui, en retour, envoie des informations vers le CGL (Gilbert et Kelly, 1975). Les projections des cellules koniocellulaires sont plus compliquées à établir du fait de leur position intercalée et aussi parce qu'il s'agit d'une population de cellules plus hétérogène. Il semble pourtant que les cellules koniocellulaires émettent leurs axones vers les couches 2 et 3 de V1 (Hendry et Koshioka, 1994).

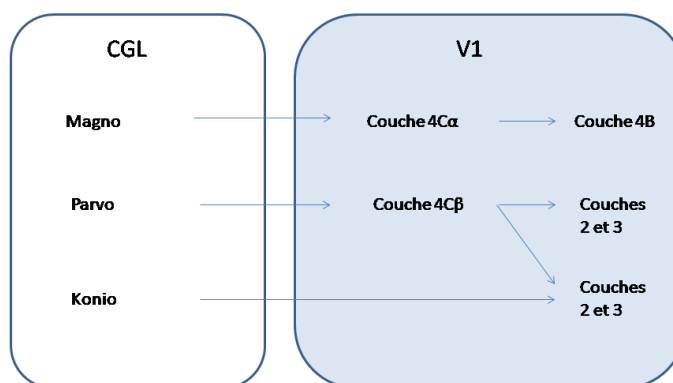


Figure 1.13. Projections corticales du CGL (modifiée d'après Sincich et Horton, 2005).

Les neurones de V1 s'organisent en une multitude de colonnes et les neurones d'une même colonne répondent tous au même attribut d'un stimulus visuel (forme, couleur, orientation,...). Ces colonnes forment ainsi une unité fonctionnelle disposée perpendiculairement à la surface corticale. Parallèlement, des expériences de marquage axonique ont permis de mettre en évidence une alternance de bandes cellulaires qui correspondent respectivement aux projections issues de l'œil gauche et de l'œil droit. Il s'agit dans ce cas de colonnes de dominance oculaire (Horton et Adams, 2005). V1 établit ensuite la majorité de ses connexions avec V2 qui en retour lui envoie de nombreuses projections. Ces deux aires sont semblables quant à leur organisation. En effet, V2 s'organise également en colonnes qui vont permettre de séparer le signal nerveux en fonction des différentes caractéristiques de couleur, de forme, et de direction du mouvement du stimulus.

De plus, les aires visuelles, et en particulier V1 et V2, sont le siège d'une **rétinotopie** qui permet le codage des différentes portions du champ visuel, celui-ci correspondant à l'ensemble de l'espace perçu par les deux yeux. A des fins descriptives, le champ visuel de chaque œil se divise en quadrants. La surface de la rétine est divisée par une ligne horizontale et une ligne verticale se croisant au centre de la fovéa. La ligne verticale divise la rétine en champ nasal et champ temporal, la ligne horizontale divise la rétine en champ supérieur et champ inférieur (figure 1.14). Dans l'espace visuel, ces lignes se croisent au point de fixation (point de l'espace visuel situé dans l'alignement de la fovéa) et délimitent les quadrants du champ visuel. Avec les deux yeux ouverts, les deux fovéas ont normalement pour cible un même point de l'espace visuel de sorte que les champs visuels des deux yeux se recouvrent. Ce champ de vision binoculaire consiste donc en deux hémichamps visuels symétriques, l'un droit, l'autre gauche. Chaque

hémichamp visuel comprend le champ temporal de l'œil controlatéral et le champ nasal de l'œil ipsilatéral. A partir d'un certain degré d'excentricité, la vision devient monoculaire.

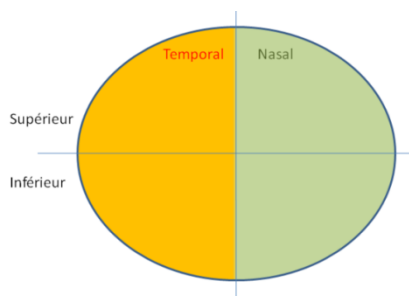


Figure 1.14. Schéma des différentes divisions du champ visuel monoculaire gauche.

Outre la projection rétinienne, l'espace visuel est représenté au niveau du cortex occipital. La première carte de cette représentation fut établie par Inouye en 1909, qui situe le champ visuel central dans la partie caudale du cortex strié et les champs visuels périphériques plus antérieurement. Il remarque également qu'il y a une surreprésentation du champ visuel central par rapport au champ visuel périphérique (figure 1.15).

Les aires visuelles primaires présentent donc une représentation ordonnée, ou "carte" de l'espace visuel. Cette rétinotopie semble se maintenir au-delà des aires visuelles primaires (V1, V2) même si la question reste posée pour les aires situées plus antérieurement (V5, V6, V7, V8).

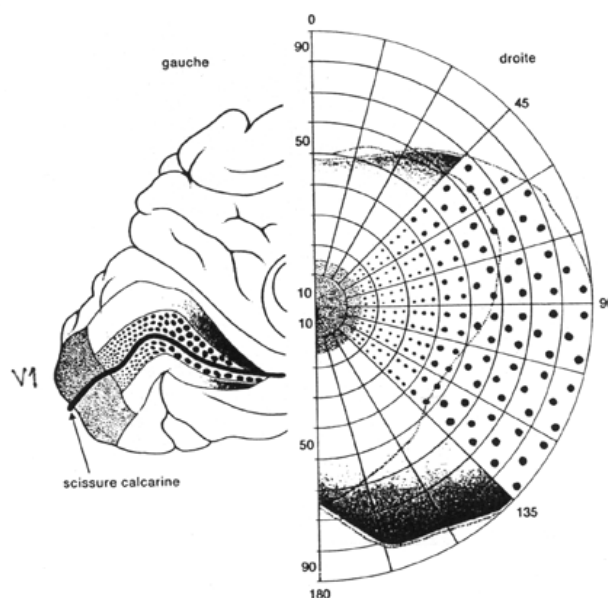


Figure 1.15. Illustration de la rétinotopie de l'aire V1. Selon leur position dans le champ visuel (schématisé à droite), les stimulations sont traitées plus ou moins en avant sur l'axe cortical antéro-postérieur (gauche).



Le traitement cérébral des informations visuelles semble se faire de manière séquentielle, d'une aire visuelle à l'autre, selon un axe antéro-postérieur. A cette organisation correspond une hiérarchie des aires visuelles qui permet une analyse de plus en plus approfondie de l'information visuelle. Il y a également de nombreuses projections en retour entre aires consécutives, à l'instar de V2 vers V1, qui permettent de moduler le traitement du signal visuel effectué par les aires situées plus en amont. Ces différents processus aboutissent à une représentation imagée de l'environnement, résultat d'une intégration neurovisuelle de l'ensemble des informations visuelles parvenant au cortex cérébral.

## 1.5 Intégration neurovisuelle

Deux principes généraux permettent de comprendre l'organisation des aires corticales impliquées dans l'analyse des informations visuelles. Nous avons déjà abordé le premier principe qui correspond à une organisation hiérarchique de ces aires, suivant le traitement séquentiel des informations. Le second renvoie au regroupement des aires selon deux axes ou voies de traitement de l'information : la voie ventrale, qui se dirige de V1 vers le lobe temporal et la voie dorsale qui, à partir de la même aire, se dirige vers le lobe pariétal.

### 1.5.1 Les voies visuelles ventrale et dorsale

La voie ventrale débute dans les régions fines et striées de V2 et transmet le signal vers V4, située sur les surfaces latérale et ventromédiale de chaque hémisphère, puis vers la partie inférieure du lobe temporal et l'aire TEO (Gatass *et al.*, 1997 ; Nakamura *et al.*, 1993). Finalement, les informations sont envoyées vers l'aire TE (Desimone *et al.*, 1980 ; Distler *et al.*, 1993 ; figure 1.16). Le long de la voie visuelle ventrale, les neurones répondent à des caractéristiques importantes pour l'identification d'un objet, telle que sa couleur, sa forme et sa texture.

Les connexions de la voie dorsale prennent origine dans la couche 4B de V1 (Maunsell et Van Essen, 1983) qui projette vers les couches épaisses de V2 (Zeki et Shipp, 1987), puis vers V3 et MT (Ungerleider et Desimone, 1986). Les informations sont ensuite transmises vers le STS dans l'aire médiane supérieure du lobe temporal (MST) et le plancher de l'aire temporale supérieure (FST). MST et FST projettent ensuite vers l'aire temporale supérieure polysensorielle (STP ; Boussaoud *et al.*, 1990). L'aire MT envoie aussi des informations vers l'aire intrapariétale ventrale

(VIP) qui projettent vers d'autres aires pariétales, LIP et 7a. La voie dorsale est constituée de neurones répondant préférentiellement à la direction et au mouvement de stimuli (Merigan et Maunsell, 1993).

L'étude de ces voies appelle deux remarques. La première concerne les aires LIP et 7a qui reçoivent des projections directes issues des représentations du champ visuel périphérique de V1 et V2. Ces projections permettraient l'activation rapide de ces aires et joueraient un rôle dans l'attention spatiale (Colby *et al.*, 1988). La seconde concerne l'existence de liens entre voie ventrale et voie dorsale, notamment au niveau de STP qui constituerait la région anatomique responsable de l'intégration des informations de forme et de mouvement (Ungerleider et Pasternak, 2004).

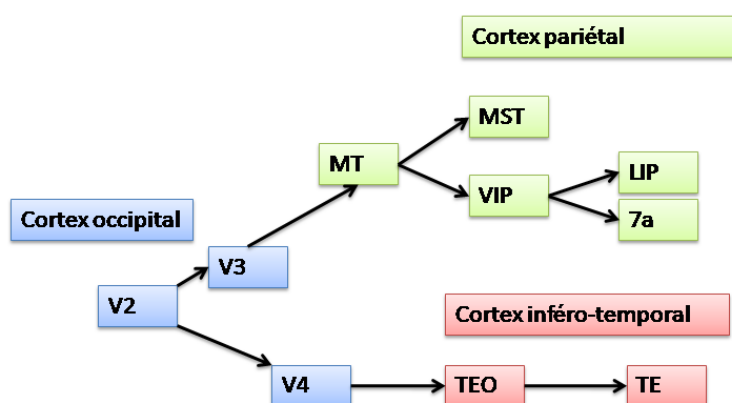


Figure 1.16. Résumé des principales aires visuelles et de leurs connexions, chez le macaque. La voie ventrale se dirige vers le cortex inférotemporal et la voie dorsale vers le cortex pariétal (modifiée d'après Gazzaniga *et al.*, 2001).

### 1.5.2 Modèle d'Ungerleider et Mishkin (1982)

Les voies ventrale et dorsale ont fait l'objet de nombreuses investigations depuis la publication du modèle d'Ungerleider et Mishkin, en 1982 (figure 1.17). En effet, ces auteurs proposent qu'il y ait une séparation dans l'analyse des informations visuelles entre ces deux voies : la voie ventrale, spécialisée dans l'identification des objets (répondant donc à la question « qu'est-ce ? » [*what ?*]) et la voie dorsale, spécialisée dans la localisation des objets (répondant donc à la question « où ? » ; *where ?*). Leur modèle était issu d'expériences comportementales chez des singes ayant des lésions soit du cortex inféro-temporal, soit du cortex pariétal postérieur et qui montraient respectivement des incapacités à réaliser des tâches basées sur la reconnaissance d'un objet et de sa localisation spatiale (Goodale et Milner, 1992 ; Goodale et Westwood, 2004 ; Ungerleider et Haxby, 1994).

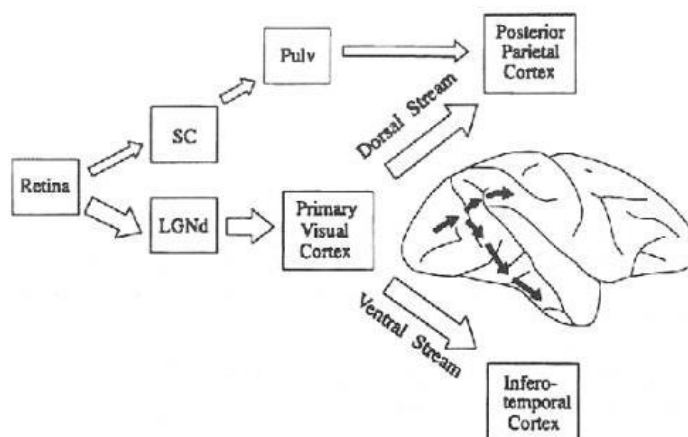


Figure 1.17. Illustration des deux voies visuelles proposées par Ungerleider et Mishkin (1982). SC: collicule supérieur; Pulv: pulvinar; LGNd: Corps Genouillé Latéral dorsal.

A la suite du modèle d’Ungerleider et Mishkin, Livingstone et Hubel (1988) ont proposé que la voie P prendrait en charge les informations de forme et de couleur alors que la voie M traiterait les stimulations achromatiques en mouvement. Du fait de leurs caractéristiques fonctionnelles respectives, Livingstone et Hubel n’ont pas hésité à faire le lien entre les voies rétino-géniculées P et M d’une part et les voies ventrale et dorsale d’autre part. Ils suggèrent ainsi que les voies ventrale et dorsale sont des extensions des systèmes parvo- et magnocellulaire. Le système parvocellulaire est ainsi sensible aux détails et à la forme des objets, ainsi qu’à leur couleur et permet, en corrélant les multiples attributs visuels, de les identifier. Le système magnocellulaire est sensible à l’organisation spatiale globale de la scène, à la position des objets et à leur mouvement.

Cette conception a reçu de nombreuses critiques, notamment parce que des lésions au niveau des voies P et M n’entraînent pas l’ensemble des déficits attendus. Des lésions au niveau de la voie P occasionnent bien des déficits dans la perception des couleurs, mais les lésions au niveau de la voie M, bien que provoquant des troubles dans la sensibilité au contraste à hautes fréquences temporelles, ne perturbent pas les réponses aux basses fréquences spatiales. De plus, des lésions de la voie P entraînent des déficits dans la sensibilité au contraste à basses fréquences temporelles mais pas à hautes fréquences spatiales (Merigan *et al.*, 1991a, b ; Schiller *et al.*, 1990). Boyd *et al.* (2000) ont montré que certaines sous-couches de V1 projetaient dans d’autres sous-couches de la même aire. Ainsi, dans V1, il existe des connexions entre les couches 4C $\alpha$  et 4C $\beta$  qui pourraient être à l’origine de transferts d’informations entre les voies P et M (Sincich et Horton, 2005). En ce qui concerne la couche 4B de V1, les cellules étoilées semblent activées par

la couche 4C $\alpha$  (M) alors que les cellules pyramidales semblent activées par les deux couches 4C $\alpha$  et 4C $\beta$  (M+P). Il existe également des boucles qui serviraient de feedback à partir de la couche 6 de V1 vers le CGL, sans pour autant distinguer les informations issues des cellules P et M (Fitzpatrick *et al.*, 1994).

Cependant, bien qu'il existe des connexions entre cellules M et P au sein de V1, l'activité des voies visuelles ventrale et dorsale semble corrélée respectivement à celle des cellules P et M. Par exemple, Maunsell *et al.* (1990) montrent qu'en inactivant les cellules M dans le CGL, presque toutes les cellules de l'aire MT (située dorsalement) deviennent inactives alors que l'inactivation des cellules P entraîne peu d'effets sur la voie dorsale. Kveraga *et al.* (2007) présentent des objets de faible luminance et achromatiques pour stimuler les neurones M et des objets colorés et isoluminants pour stimuler les neurones P. Les auteurs montrent une corrélation de l'activité dans le cortex fusiforme, situé dans la voie ventrale, avec la présentation des objets colorés mais pas avec les objets achromatiques. Ces résultats suggèrent donc que l'activité de la voie ventrale est bien liée à celle des neurones P et non à celle des neurones M.

**Les informations visuelles sont donc traitées par deux voies distinctes d'un point de vue anatomique et fonctionnel, la voie ventrale et la voie dorsale.** L'origine de ces deux voies pourrait remonter à la rétine comme le suggèrent Livingstone et Hubel et certains travaux que nous venons d'aborder. Elles réalisent d'une part une analyse séparée des informations liées à la forme et à la couleur des objets permettant ainsi leur identification et d'autre part le traitement des informations liées au mouvement et à la position spatiale permettant de ce fait leur localisation. Les informations peuvent ensuite se rejoindre dans les aires associatives qui vont les intégrer ; en particulier, des extensions de ces voies se dirigent vers le lobe frontal pour y jouer un rôle dans la mémoire de travail (Ungerleider et Pasternak, 2004).

Le modèle d'Ungerleider et Mishkin influence encore aujourd'hui un grand nombre de travaux portant sur le traitement des informations visuelles. Il en existe cependant des extensions, en particulier en ce qui concerne la voie dorsale. Tout d'abord, Jeannerod propose en 1994 que les voies ventrale et dorsale se distinguent en termes d'utilisation de l'information visuelle faite par l'individu plutôt qu'en des termes d'identification et de localisation. Pour Jeannerod, la voie ventrale renvoie à une **utilisation sémantique** et la voie dorsale à une **utilisation pragmatique** des informations visuelles. En particulier, la proposition de Jeannerod

repose sur l'étude de patients lésés au niveau du cortex pariétal postérieur et souffrant **d'ataxie optique**, qui peuvent localiser les objets mais présentent des difficultés à diriger correctement leur bras vers une cible. Plus tard, Rizzolatti et Matelli (2003) suggèrent que la voie dorsale serait constituée de deux voies distinctes anatomiquement et fonctionnellement. La première, la voie dorso-dorsale, correspondrait à la voie dorsale décrite par Jeannerod. La seconde, la voie ventro-dorsale, jouerait un rôle plus important dans la perception de l'espace.

Pourtant, le modèle d'Ungerleider et Mishkin ne tient pas compte des différences structurelles et comportementales qui existent dans l'analyse des informations visuelles selon la portion du champ visuel dans lequel apparaît le stimulus visuel. Nous avons détaillé plus haut les différences qui caractérisent la rétine centrale et la rétine périphérique. La rétine centrale traite les informations qui apparaissent au centre de notre champ visuel, à l'origine de la vision dite centrale. La rétine périphérique analyse les stimuli qui apparaissent dans la partie périphérique de notre champ visuel et caractérise ainsi la vision périphérique. Cette distinction a rarement été étudiée autrement que par le biais de stimuli psychophysiques. De ce fait, le nombre de travaux explorant les capacités de la vision périphérique dans l'analyse des objets, des couleurs, et des scènes naturelles est très faible. De plus, l'existence de pathologies spécifiques de la vision centrale amène à nous interroger sur les capacités visuelles résiduelles de ces patients et donc sur l'utilisation possible des ressources de la vision périphérique dans le cadre de leur rééducation.

### 1.5.3 Les visions centrale et périphérique

La distinction entre vision centrale et vision périphérique se heurte au problème de l'absence de consensus sur leurs limites réelles. Pourtant, plusieurs arguments d'ordre anatomique ou fonctionnel plaident en faveur de leur distinction.

#### \* Aspects structurels et définition

Il existe trois manières d'envisager les limites entre vision centrale (VC) et vision périphérique (VP).

La première est strictement basée sur des données structurelles et sur l'existence de deux régions morphologiques au niveau de la rétine, la *macula* et la rétine périphérique. La *macula* traite les informations sur 15 à 20° du champ visuel central et définit ainsi la vision centrale ; au-

delà s'étend la rétine périphérique qui prend en charge les informations situées dans le reste du champ visuel et constitue la vision périphérique.

La deuxième manière repose sur des données structurelles et fonctionnelles. Au centre de la *macula*, une dépression se dessine et forme la fovéa. C'est à ce niveau que les cônes sont en plus grand nombre et que **l'acuité visuelle**, c'est-à-dire la capacité à discriminer deux points dans le champ visuel, est la meilleure. La fovéa couvre 2° au centre du champ visuel et limiterait ainsi la VC. La VP s'étendrait au-delà de ces 2° centraux. Cette conception est assez répandue et il est fréquent de constater dans des paradigmes expérimentaux récents la présentation de stimuli visuels à ces valeurs d'excentricité. Toutefois, si l'acuité visuelle est bien meilleure au niveau de fovéal, elle n'est pas pour autant significativement diminuée dès que la stimulation visuelle est traitée aux abords de la fovéa. Cette conception ne permet pas une distinction claire, notamment en termes de performances comportementales, entre VC et VP et ne sera donc pas conservée dans notre approche expérimentale.

La troisième manière d'envisager les limites entre VC et VP prend en compte le fait que l'origine de la meilleure acuité visuelle au centre du champ visuel résulterait de la connexion d'un cône avec une seule cellule ganglionnaire rétinienne. Or, aux alentours de 10° d'excentricité, cette connexion unitaire n'existe plus et une cellule ganglionnaire rétinienne reçoit les projections de plusieurs cônes (Kaplan, 2004 ; Martin et Grünert, 2004). De cette façon, la VC couvre 10° dans le champ visuel et la VP traite le reste du champ visuel.

La définition des limites entre VC et VP est donc floue et ne prend pas en compte l'existence de pathologies de la VC. Pourtant, des dysfonctionnements à tous les étages du traitement visuel (œil, rétine, photorécepteurs, cortex strié,...) peuvent être à l'origine de ces pathologies de la VC. En particulier, des dégénérescences maculaires peuvent s'étendre généralement sur l'ensemble du champ visuel pris en charge par la *macula*, jusqu'à 20° d'excentricité. Il nous semble donc plus adéquat de considérer la *macula* comme l'élément déterminant dans la définition de la VC et de la VP et de considérer que leur séparation se situe aux alentours de 20° d'excentricité.

#### \* Pathologies de la VC

Les pathologies de la vision centrale sont nombreuses et une partie d'entre elles touche particulièrement la *macula*, ce sont les maculopathies. Parmi celles-ci, nous pouvons citer la

**dégénérescence maculaire liée à l'âge (DMLA)** et sa forme juvénile (la maladie de Stargardt), la chorioretinopathie séreuse centrale, ou encore les rétinopathies diabétiques. Nous nous focaliserons sur la DMLA étant donné sa prévalence et son impact grandissant du fait du vieillissement accentué de la population.

La DMLA est une atteinte spécifique de la *macula*. Elle devient de plus en plus fréquente avec le vieillissement de la population et est maintenant la première cause de déficits visuels dans les pays développés. La DMLA est une maladie dégénérative qui se caractérise cliniquement par l'apparition de druses ou dépôts extracellulaires dont la morphologie est très variable en taille, en couleur et en forme, et d'anomalies pigmentaires au niveau de l'EPR. La DMLA peut également se caractériser par des atrophies localisées, des néovascularisations choroïdales, et des cicatrices fibreuses.

Pour simplifier la variabilité clinique des DMLA, deux formes sont habituellement retenues (Ambati *et al.*, 2003; Chopdar *et al.*, 2003). La forme sèche est souvent liée à une atrophie géographique qui se caractérise par une mort cellulaire au niveau de l'EPR. Étant donné que l'interaction des photorécepteurs maculaires et de l'EPR est fondamentale pour un bon fonctionnement de la *macula*, le dysfonctionnement de l'EPR est à l'origine de la mort des photorécepteurs et donc de la perte de vision. La forme humide de la DMLA est la plus grave des deux et est liée aux néovascularisations choroïdales. L'apparition de nouveaux vaisseaux sanguins dans la choroïde, l'EPR, et la rétine, peut entraîner la mort des cellules et la perte de vision.

Les deux formes de DMLA aboutissent très souvent à des **scotomes** qui sont définis comme une zone du champ visuel dont la sensibilité à l'information lumineuse est réduite (Cheung et Legge, 2005). Une perte de vision résulte de ces scotomes qui peuvent être uni- ou, plus souvent, bilatéraux (Schuchard *et al.*, 1999). Il existe deux techniques pour évaluer ces scotomes. *Dans la première*, dite conventionnelle, des points apparaissent un à un sur une grille et les patients doivent dire s'ils ont vu le point. L'utilisation de cette technique exige que les patients aient une fixation stable au centre de leur vision. Or, beaucoup de patients avec une dégénérescence maculaire développent automatiquement des points de fixation excentrés, appelé **loci rétiens préférés** (LRP ; Fletcher *et al.*, 1994 ; Schuchard et Fletcher, 1994). Ainsi, cette technique classique d'évaluation aboutit chez ces patients à une estimation décalée de la localisation des scotomes. Ces LRP sont beaucoup moins stables que les fixations fovéales, ce qui est handicapant d'un point de vue perceptif. La position de ces LRP dans le champ visuel est préférentiellement située à gauche ou en bas du scotome comme l'indiquent plusieurs études

(Fletcher et Schuchard, 1997 ; Trauzettel-Klosinski et Tornow, 1996). *La seconde technique* correspond à l'utilisation d'un *scanning laser ophthalmoscope* (SLO ; revue dans Sharp *et al.*, 2004). Le SLO utilise un laser pour illuminer la rétine et la lumière réfléchi est recueillie pour former une image qui permet d'identifier les structures anatomiques de la rétine. Les stimuli sont présentés à différentes positions de la rétine et les patients rapportent s'ils ont vu ou non la cible. Lorsque ce n'est pas le cas, cela indique la position du scotome.

Enfin, l'impact de la DMLA sur la vie des patients est très handicapant et entraîne très souvent l'arrêt de la lecture et de la conduite (DeCarlo *et al.*, 2003 ; Rovner et Casten, 2002). Des déficits dans la reconnaissance des visages apparaissent également (Bullimore *et al.*, 1991). L'ensemble de ces déficits, et en particulier celui de la reconnaissance des visages familiers, peut être à l'origine d'un isolement social et contribuent à la dégradation générale de la qualité de vie chez les patients DMLA. Cette diminution est d'ailleurs souvent corrélée chez ces patients avec une augmentation du stress et une évaluation négative de leur propre santé (Williams *et al.*, 1998).

En conséquence, les patients atteints de DMLA ne peuvent plus utiliser la VC, et doivent exploiter les seules ressources visuelles encore disponibles, celles de la VP. Il apparaît donc important de comparer les performances de la VC à celles de la VP.

#### \* Performances comportementales

Les différences de performances comportementales entre VC et VP ont souvent été étudiées à l'aide de tâches psychophysiques. La plupart de ces tâches montrent une supériorité de la vision centrale sur la vision périphérique, souvent associée à la plus grande représentation corticale de la partie centrale du champ visuel par rapport à sa partie périphérique (Levi *et al.*, 1985 ; Rovamo *et al.*, 1978 ; Rovamo et Virsu, 1979). Dans ce cadre, il existe un facteur d'agrandissement cortical qui permet de calculer l'augmentation de taille que doit subir un stimulus pour qu'il engendre la même performance comportementale lorsqu'il est présenté en VC et en VP (Duncan et Boynton, 2003 ; Sereno *et al.*, 1995 ; Tootell *et al.*, 1988).

L'ensemble des tâches psychophysiques montre des différences de performance en ce qui concerne l'acuité visuelle, l'identification et la discrimination des couleurs ou encore la sensibilité à des stimuli en mouvement.



*Acuité visuelle:* nous avons déjà abordé la supériorité de la VC sur la VP du fait de la densité de photorécepteurs, des caractéristiques de leur champ récepteur et de leurs connexions synaptiques. Ainsi, la détection d'un stimulus va généralement provoquer une saccade pour déplacer la cible d'intérêt au niveau de la VC (Liversedge et Findlay, 2000). Cela se traduit par de meilleures performances dans l'analyse des contours et des formes des objets. En particulier, la baisse d'acuité visuelle en VP a été établie avec différents types de stimuli : des lettres (ce qui est à l'origine d'une vitesse de lecture diminuée en VP ; Chung *et al.*, 1998), des nombres (Näsänen et O'Leary, 1998) ou encore des grilles sinusoïdales (Anderson *et al.*, 1996).

*Analyse de la couleur:* le nombre plus élevé de cônes en VC qu'en VP permet une meilleure analyse des couleurs. Mullen et Kingdom (2002) ont montré que la sensibilité chromatique des cônes diminuait avec l'excentricité mais différemment selon les contrastes de couleur concernés ; ainsi, la sensibilité au vert semblait diminuer plus rapidement que celle des autres couleurs (Newton et Eskew, 2003). Malgré leur absence de sélectivité chromatique, il n'est pas impossible que les bâtonnets participent au traitement des informations de couleur en aidant l'analyse des cônes (Buck *et al.*, 2000, 2008). Enfin, Naïli *et al.* (2006) ont mis en évidence une diminution progressive de la détection de couleurs en VP par rapport à celle obtenue en VC.

*Stimuli en mouvement:* la plus grande sensibilité des bâtonnets pour les hautes fréquences temporelles (Allen *et al.*, 1998) suggère une supériorité de la VP sur la VC dans le traitement du mouvement. En effet, certaines études ont montré une plus grande sensibilité au mouvement en VP (Wright, 1987) et à des stimuli clignotant à de grandes fréquences temporelles (Kelly, 1971a, b ; Granit et Harper, 1930 ; Rovamo et Raninen, 1988 ; Seiple et Holopigian, 1996 ; Snowden et Hess, 1992 ; Tyler, 1985 ; Waugh et Hess, 1994). Cependant, il existe des disparités dans les résultats obtenus selon le type de tâches, de stimuli et de populations testées. Ainsi, Solomon et Sperling (1995) ne montrent pas de différence dans la détection du mouvement en fonction de l'excentricité (voir aussi Stephen *et al.*, 2006).

L'ensemble de ces résultats confirme la supériorité de la VC sur la VP dans la plupart des tâches visuelles utilisées, sauf lorsque des stimulations sont présentées à de hautes fréquences temporelles. Certains auteurs ont par ailleurs suggéré qu'il était possible d'associer la VC avec la voie ventrale et la VP avec la voie dorsale (Baizer *et al.* 1991 ; Boussaoud *et al.*, 1990, 1991 ; Ungerleider et Desimone, 1986).

### \* Liens entre VC/VP et voies ventrale/dorsale

Les cônes sont les photorécepteurs les plus importants dans la VC et celle-ci se caractérise par une haute résolution spatiale et une sensibilité chromatique comparable à celle des neurones présents dans la voie ventrale. De même, les bâtonnets sont très nombreux par rapport aux cônes en VP et celle-ci se caractérise par une haute résolution temporelle typique des neurones présents dans la voie dorsale. Ainsi, Wright and Ikeda (1974) ont trouvé que les cellules ganglionnaires rétiniennes P étaient plus nombreuses près de la fovéa et les cellules M étaient plus nombreuses en périphérie. Nous avons vu que ces cellules projetaient dans des couches différentes du CGL et Schiller et Malpeli (1978) ont confirmé la correspondance entre d'une part une stimulation au centre de la rétine et l'activité des cellules P du CGL et d'autre part une stimulation de la rétine périphérique et l'activité des cellules M.

Zeki (1980) suggéra également un lien entre chaque type de vision et les voies de traitement visuel. Cet auteur a montré que l'aire V3A, élément de la voie dorsale, reçoit des entrées de la représentation du champ périphérique codée en V1 mais pas celles du champ visuel central. Baizer *et al.* (1991) ont injecté plusieurs produits fluorescents au niveau des aires VIP et LIP dans le cortex pariétal, dans la voie dorsale, et au niveau des aires TE et TEO du cortex temporal, dans la voie ventrale. Ils ont observé que les produits fluorescents injectés dans les aires pariétales marquent les cellules impliquées dans les représentations du champ visuel périphérique des aires V2, V3, V4 et TEO, alors que ceux injectés dans les aires temporales marquent les cellules impliquées dans les représentations du champ visuel central de ces mêmes aires.

D'un point de vue fonctionnel, Stephen *et al.* (2002) ont étudié en magnétoencéphalographie (MEG) l'activation des voies dorsale et ventrale lors de présentations de stimuli en VC (2,3° d'excentricité) et en VP (24°). La taille des stimuli en VP était ajustée pour tenir compte du facteur d'agrandissement cortical. Ils mettent en évidence une activation plus précoce de l'aire MT (16 ms) et du sulcus intra-pariétal (25 ms) lorsque les stimuli sont présentés en VP que lorsqu'ils sont présentés en VC. Cette différence de latence est cohérente avec des études montrant une conduction de l'information plus rapide de 10 à 20 ms par les cellules magnocellulaires (Blakemore et Vital-Durand, 1986) et dans V1 (Nowak *et al.*, 1995). Ce résultat suggère donc que les informations traitées par la VP sont ensuite prises en charge par la voie dorsale. Cette étude met également en évidence une plus grande activation de plusieurs aires cérébrales impliquées dans la voie dorsale lorsque les stimuli sont présentés en périphérie.

Bien que ces études apportent des arguments pour associer d'une part VC et voie ventrale et d'autre part VP et voie dorsale, il faut cependant noter que la plupart des études citées n'ont pas utilisé la même définition de la vision périphérique que celle que nous avons retenue. Par exemple, Baizer *et al.* (1991) ont étudié les représentations de champs visuels jusqu'à 10° d'excentricité. Toutefois, malgré ces différences, les arguments développés plus haut sont en faveur de l'idée selon laquelle des stimulations visuelles présentées en VP, au-delà de 20°, activent préférentiellement la voie dorsale alors que des stimulations visuelles présentées en VC activent majoritairement la voie ventrale.

## 1.6 Synthèse

Pour étudier le traitement du signal visuel localisé en périphérie, très peu de travaux ont utilisé des stimuli complexes, tels que des objets, des visages, des scènes naturelles. Les différences de performance entre VC et VP ont certainement limité ces recherches. Pourtant, des études récentes ont montré des performances inattendues de la VP dans l'identification d'objets (Jebara *et al.*, en préparation), dans l'analyse des couleurs (Naïli *et al.*, 2006) ou encore dans une tâche de discrimination animal/non-animal (Thorpe *et al.*, 2001). En présentant des images contenant des animaux ou non jusqu'à des excentricités de 80°, Thorpe *et al.* (2001) ont mis en évidence que, malgré la diminution de performance caractéristique de la VP, les réponses des participants ne se faisaient pas au hasard. En particulier, ces auteurs interprètent ces résultats comme une capacité particulière de la VP à catégoriser des stimuli particulièrement saillants d'un point de vue adaptatif, "the natural stimuli used here are clearly of vital importance for survival ; even a limited ability to detect the presence of an animal in the peripheral visual field would have had a very high survival advantage " (p. 874).

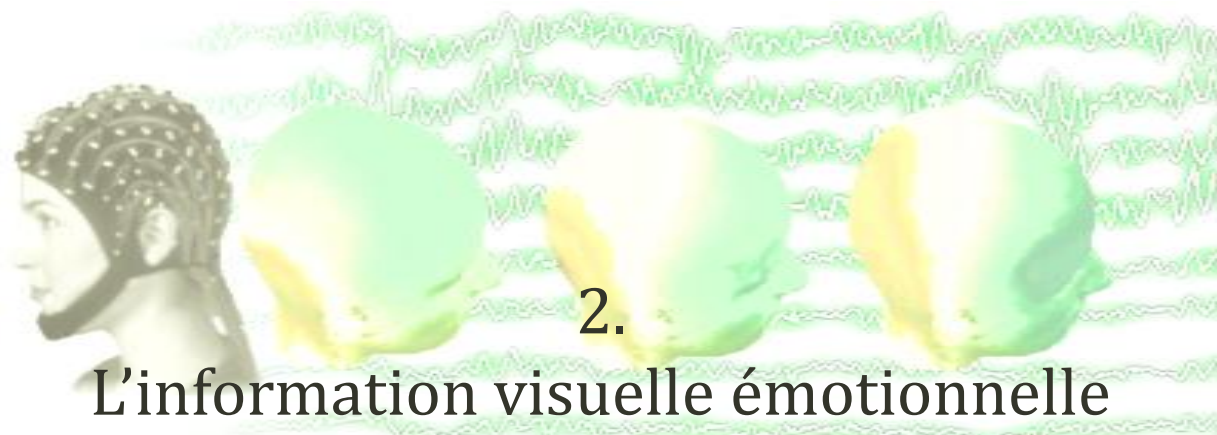
Les stimulations émotionnelles, de par leur saillance et leur valeur adaptative, pourraient être traitées par la VP et participer à une mobilisation plus importante des ressources visuelles par leur capacité à capter l'attention. Des études récentes ont mis en évidence que la nature affective d'un stimulus pouvait optimiser les performances comportementales (Vuilleumier et Schwartz, 2001a, b ; Phelps *et al.*, 2006). Par exemple, Vuilleumier et Schwartz (2001a) ont montré que des stimuli visuels associés à une menace étaient plus souvent détectés par des patients souffrant d'extinction spatiale et ont répliqué ces résultats avec des visages joyeux ou de colère (Vuilleumier et Schwartz, 2001b). Phelps *et al.* (2006) ont présenté des visages neutres ou effrayés et mis en évidence lors d'une tâche ultérieure une augmentation de la sensibilité au

contraste lorsque le visage avait une expression de peur ; cette augmentation disparaissait lorsque le visage n'avait pas d'expression émotionnelle. Ces auteurs montrent ainsi que le contenu émotionnel d'un visage peut augmenter les performances visuelles de participants.

Outre l'intérêt de connaître les effets comportementaux et électrophysiologiques provoqués par la stimulation de la VP, l'utilisation de stimulations saillantes pourraient s'avérer pertinente dans le cadre de rééducations neurovisuelles, lors de déficits visuels liés à des lésions rétiniennes (Kerkhoff, 2000). Comme évoqué précédemment, la DMLA et les pertes de certaines parties du champ visuel font partie des déficits visuels qui pourraient être rééduquées. Ainsi Kerkhoff (2000) rapporte qu'il est possible d'obtenir des élargissements du champ visuel grâce à un entraînement. De plus, des études chez l'animal montrent des réorganisations corticales suite à une perte de vision (Calford *et al.*, 2000 ; Gilbert et Wiesel, 1992 ; Kaas *et al.*, 1990). Une réorganisation similaire pourrait avoir lieu chez l'Homme (Baker *et al.*, 2005 ; Baseler *et al.*, 2002 ; Morland *et al.*, 2001). Par exemple, Baseler *et al.* (2002) rapportent que des régions corticales répondant à la fovéola, détruite chez des individus monochromates, peuvent répondre à la stimulation des zones rétiniennes adjacentes à la fovéola. De plus, les auteurs montrent que la représentation corticale de la région parafovéale de tels patients est plus importante que celle de participants sains. Cette réorganisation ne se ferait que dans le cas d'une perte totale des capacités de la vision centrale (Baker *et al.*, 2008).

Au total, l'intérêt de l'exploration de la VP en termes de connaissances fondamentales et de pratiques cliniques pourrait être renforcé par l'utilisation de stimulations particulièrement saillantes, des scènes ou des visages émotionnels.





## 2. L'information visuelle émotionnelle

*La diversité des informations visuelles disponibles dans l'environnement ne permettent pas à l'individu d'en faire une analyse globale systématique. Il est donc nécessaire de faire le tri, de discriminer les informations pertinentes. D'un point de vue évolutif, certaines informations visuelles sont susceptibles d'être plus utiles que d'autres, par exemple, celles qui concernent la détection d'un danger. La valeur de ces informations permet la mise en place de stratégies de défense plus efficaces, ce qui se traduit par un avantage certain en termes d'adaptation et de survie. Ainsi, selon l'état de l'organisme, de sa motivation, de ses buts et de ses expériences, l'individu va sélectionner des informations visuelles, ayant une signification particulière, susceptible de servir les besoins adaptatifs.*

*Dans ce cadre, il est établi que les stimulations ayant un contenu émotionnel ont une saillance forte et sont de ce fait capables d'induire et d'orienter des comportements spécifiques. Nous aborderons donc dans une première partie le concept d'émotion afin de mieux comprendre comment ces stimulations peuvent capturer les ressources attentionnelles ; nous verrons ensuite comment émotion et attention peuvent interagir pour mettre en place des comportements adaptés.*

## 2.1 Le concept d'émotion

### 2.1.1 Composantes

Les émotions ont un caractère multidimensionnel qui englobe des composantes aussi bien **psychologiques**, **biologiques** que **comportementales** (Birbaumer et Öhman, 1993 ; Scherer, 2000). La complexité de chacune de ces composantes rend le concept d'émotion difficile à cerner et de nombreux philosophes et chercheurs se sont heurtés à cet écueil. Parmi eux, Aristote fut l'un des premiers à définir ce qu'est une émotion. Par exemple, il a défini la peur comme une sorte d'inquiétude se développant à partir de l'idée d'une blessure mortelle imminente ou d'une douleur. Il a ainsi établi un catalogue de 14 émotions : colère, envie, jalousie, anxiété, peur, culpabilité, honte, dégoût, soulagement, espoir, tristesse, dépression, bonheur, fierté. Pour Aristote, il y a distinction entre passions et émotions : les passions sont naturelles et les émotions sont liées à l'action. Plus tard, pour Descartes (article 41, « Les passions de l'âme »), les passions ont une fonction naturelle, qui consiste à "inciter l'âme à vouloir les choses que la nature dicte nous être utiles, et à persister dans notre volonté". Bien d'autres auteurs se sont intéressés au concept d'émotion et ont souvent apporté de la confusion à sa définition (Epstein, 1984).

Au-delà des trois composantes évoquées, plusieurs auteurs ont élargi le champ des dimensions nécessaires à la définition d'une émotion pour y inclure notamment des facteurs **motivacionnels** mais aussi des traitements nécessaires à l'**évaluation** des caractéristiques affectives du stimulus (e.g., Buck, 1985, 1993 ; Ellsworth, 1991 ; Frijda, 1986, 1987 ; Öhman, 1993, 2000 ; Robinson, 1998 ; Scherer, 2000).

L'expression de processus émotionnel est ainsi de plus en plus souvent utilisée dans la littérature et renvoie à l'activité cérébrale complexe sous-tendant l'apparition d'une émotion. Ce processus est constitué schématiquement de trois étapes : 1) l'évaluation et l'identification de la signification émotionnelle du stimulus, 2) la production d'un état affectif spécifique en réponse à ce stimulus, incluant les réponses végétatives, neuroendocriniennes, somato-motrices (faciales, gestuelles, vocales), ainsi que l'expérience subjective consciente, 3) la régulation de l'expérience émotionnelle subjective et du comportement émotionnel (Phillips *et al.*, 2003).

Les nombreux modèles explicatifs des émotions diffèrent quant au rôle attribué à chacune des composantes, mais aussi à chacune des étapes du processus émotionnel (Scherer et Peper,

2001). Nous allons dans un premier temps introduire certains de ces modèles et en extraire les éléments pertinents en rapport avec les objectifs de notre recherche.

### 2.1.2 Modèles explicatifs

Parmi les différents modèles explicatifs des émotions, l'approche discrète accorde une place particulière à la valeur adaptative des informations émotionnelles (Ekman, 1972 ; Izard, 1971 ; Tomkins, 1962, 1963). Les modèles dimensionnels des émotions se centrent sur l'expérience subjective qu'engendre une stimulation émotionnelle. Par ailleurs, les théories de l'évaluation considèrent les émotions comme des situations ou des événements qui sont constamment réévalués. Enfin, nous considérerons les modèles de Robinson (1998) et d'Öhman (1979, 1992, 1993, 2000) qui suggèrent la possibilité que l'extraction de certains aspects émotionnels soit réalisée avant même leur identification consciente.

#### \* De Darwin à l'approche discrète des émotions

Darwin dans «The expression of the emotions in Man and Animals» publié en 1872, est à l'origine d'une approche évolutionniste des émotions. Il est le premier à soutenir l'idée que les émotions auraient un rôle particulièrement adaptatif. L'observation des expressions faciales chez l'Homme et chez les animaux l'amène à associer certaines émotions aux actions qu'elles génèrent, peur associée à une réaction de défense par exemple, et suggère que l'apparition de ces associations se soient établies au cours de l'évolution (figure 2.1).



Figure 2.1. Illustrations de différentes expressions animales et faciales émotionnelles figurant dans l'ouvrage de Darwin (1872): "The expression of the emotions in Man and Animals".

D'un point de vue évolutif, si nos émotions existent, c'est qu'elles ont un rôle adaptatif. Cela paraît évident dans le sens où elles orientent nos comportements, sont responsables de notre évitement ou de notre fuite devant des stimuli aversifs ou, au contraire, favorisent notre rapprochement vers des stimuli appétitifs (Davidson, 1995, Lang *et al.*, 1990). Cependant, par rapport à des organismes simples, le panel de réponses de l'Homme est beaucoup plus développé et lui confère des capacités adaptatrices élargies. Par exemple, MacLean (1993) propose que les émotions comme le désir, la colère, la peur, la joie et l'affection seraient respectivement associées à des comportements adaptatifs tels que la recherche, l'agression, la protection, le triomphe et la caresse.

Dans le cadre de cette approche évolutionniste et adaptative est apparue une conception des émotions dite discrète (Ekman, 1984). Selon cette conception, le nombre des émotions est fini et la plupart des auteurs s'accordent sur l'existence de cinq émotions, dites basiques ou primaires. Elles se distinguent les unes des autres par des configurations de réponses spécifiques (par exemple, une association particulière du rythme cardiaque, de la contraction de certains muscles faciaux, etc.), apparaissant très tôt dans le développement de l'individu, et seraient fortement déterminées par l'information génétique. A chacune des émotions primaires semble correspondre une expression faciale universelle (Ekman et Friesen, 1971 ; Ekman, 1984). Ainsi, les expressions faciales de joie, colère, peur, tristesse et dégoût sont reconnues de manière équivalente quelle que soit la culture des populations testées (Ekman et Friesen, 1971 ; Izard, 1971). Le caractère universel des expressions faciales émotionnelles est renforcé par le fait que ces expressions existent chez les primates anthropoïdes suggérant ainsi leur apparition précoce dans l'évolution humaine (Lutz et White, 1986). Il faut cependant noter qu'Ekman (1992a, b) suggère l'existence, au-delà des émotions primaires, de « familles d'émotions », pour rendre compte de la variabilité des émotions.

En résumé, la théorie discrète des émotions considère les émotions comme des configurations de réponses générées par des situations archétypes, qui requièrent un minimum de traitement cognitif et une large part de pré-programmation génétique des réponses neuro-motrices (Sander, 2005).



### \* Les modèles dimensionnels

Les modèles dimensionnels étudient rarement les différentes étapes du processus émotionnel ; ils se centrent généralement sur ce qu'ils considèrent comme le résultat final de ce processus, c'est-à-dire l'expérience émotionnelle subjective, qu'ils tentent de décrire à l'aide d'un nombre restreint de dimensions ou de facteurs. Cependant, certains des protagonistes majeurs de l'approche dimensionnelle (e.g. Lang *et al.*, 1993, 1998) transposent directement les dimensions extraites de l'expérience émotionnelle à la perception du stimulus déclencheur lui-même. Chaque stimulus pourrait ainsi être décrit comme étant plaisant ou déplaisant et plus ou moins activateur et pourrait aussi être traité selon les mêmes dimensions que celles constituant l'expérience subjective. De plus, ces modèles fournissent une manière heuristique d'appréhender les phénomènes émotionnels et constituent de ce fait la base de la plupart des recherches actuelles psychophysiologiques et neuropsychologiques sur l'émotion (voir Scherer et Peper, 2001).

Les deux dimensions émotionnelles les plus fréquemment invoquées dans ce cadre sont les dimensions de **valence** et d'**activation**. Dans la mesure où la signification de la majorité des concepts linguistiques et non linguistiques peut être représentée dans un espace défini par ces deux dimensions, elles caractériseraient l'évaluation émotionnelle d'un vaste ensemble de stimuli perceptifs et symboliques (Bradley et Lang, 1994). Tout d'abord, en raison de leur ancrage phylogénétique, les émotions peuvent être conçues comme des réponses adaptatives à deux grands types de stimulations, appétitives et aversives (Konorski, 1967 ; Schneirla, 1959). Parallèlement, les études sur les catégories langagières naturelles proposent que la connaissance émotionnelle est organisée de façon hiérarchique et que la division super-ordonnée oppose la positivité et la négativité (e.g. Ortony *et al.*, 1988 ; Osgood *et al.*, 1957). La dimension affective de valence se réfère à la dimension appétitif-aversif, plaisant-déplaisant, positif-négatif (Russell et Carroll, 1999). Cette dimension a été identifiée de façon récurrente dans la littérature comme la mesure la plus puissante de la qualité émotionnelle d'un stimulus, expliquant généralement plus de variance dans les réponses affectives que les autres dimensions (Lang, 1984 ; Lang *et al.*, 1993 ; Osgood *et al.*, 1975 ; Russell, 1978). De fait, la plupart des théoriciens accordent à la valence affective une place fondamentale dans leur modèle (e.g. Davidson, 1993 ; Heller, 1993 ; Izard, 1993 ; LeDoux, 1995).

Plusieurs modèles incorporent une ou deux dimension(s) additionnelle(s) en plus de la valence. En effet, les modèles les plus souvent invoqués (Lang *et al.*, 1993 ; Osgood *et al.*, 1975 ; Russell, 1978) contiennent trois facteurs : valence, activation et dominance, par ordre décroissant

de variance expliquée. Tandis que la dimension de valence renvoie à l'aspect qualitatif de l'émotion, la dimension d'activation renvoie à l'intensité de l'émotion ressentie face au stimulus. L'activation entretient généralement une relation quadratique en U avec la valence dans laquelle les stimuli évalués comme extrêmement plaisants ou déplaisants sont aussi évalués comme très activateurs (Lang *et al.*, 1993 ; Russell et Carroll, 1999). La troisième dimension (dominance ou contrôle) se réfère globalement au fait que l'individu a l'impression de contrôler le stimulus ou d'être contrôlé par lui. Elle est statistiquement plus instable et moins largement acceptée que les dimensions de valence et d'activation, qui ont reçu un nombre important de validations expérimentales, notamment au travers de travaux mettant en évidence leur association avec différents indices physiologiques (e.g. Bradley *et al.*, 1996 ; Lang, 1988 ; Lang *et al.*, 1990 ; 1993).

#### \* Les modèles d'évaluation

Une autre conception des émotions les considère comme des situations ou des évènements qui sont constamment réévalués. Dans ces modèles, les émotions sont définies comme un ensemble limité dans le temps de changements d'états en réponse à l'évaluation d'un stimulus externe ou interne particulièrement pertinent pour l'organisme (Sander *et al.*, 2005). Cette notion d'évaluation (*appraisal* en anglais) avait déjà été évoquée dans certaines théories (Arnold, 1960 ; Lazarus, 1966) donnant une place importante à l'évaluation de l'organisme dans la genèse et la différenciation des émotions. L'être humain pouvant faire des distinctions subtiles et interpréter de manière très variée son environnement, ses émotions ne peuvent pas être discrètes. Certaines dimensions du stimulus sont plus importantes que d'autres telles la nouveauté, le niveau plus ou moins plaisant intrinsèque, la prédictibilité, la signification du but à atteindre ou la capacité à gérer cette émotion (*coping*). L'idée que ces évaluations se font de manière séquentielle est émise pour la première fois par Scherer (1984). Selon Scherer, la première évaluation concerne la nouveauté. Si un stimulus nouveau apparaît dans l'environnement, l'attention de l'organisme est dirigée vers ce stimulus. Si ce stimulus est pertinent pour ses buts et ses motivations, les évaluations suivantes ont lieu. Souvent, la deuxième évaluation concerne le caractère plaisant ou déplaisant du stimulus pour l'organisme, suivie d'autres évaluations qui engendrent la mise en place d'états plus différenciés. L'ensemble des évaluations réside dans une large interaction avec les processus cognitifs, mnésiques, attentionnels, et de raisonnement. Un élément important est également l'intégration temporelle de ces évaluations. Elles s'actualisent constamment du fait du changement perpétuel de l'environnement dans lequel on est et de notre état interne. Pour la plupart des théoriciens de ce

modèle, l'évaluation est une composante même de l'émotion. L'expérience subjective de peur est ainsi liée à la grande attention, à la valence négative du stimulus, à la grande incertitude de ce qui va se passer ainsi qu'aux réactions physiologiques et motrices entraînées par l'évaluation du stimulus.

Les théories de l'évaluation s'opposent donc à celle des émotions discrètes en mettant en avant la grande variabilité des réponses émotionnelles dont ne peut rendre compte un nombre défini d'émotions. Elles constituent aussi une alternative aux modèles bidimensionnels en permettant d'expliquer à la fois la genèse et les réponses multimodales liées aux stimuli émotionnels.

#### \* Les modèles d'évaluation pré-attentive

Le modèle de Robinson (1998) stipule que des **mécanismes pré-attentifs** sont responsables de la détection des stimuli pertinents émotionnellement, pour l'essentiel de valence négative, vers lesquels l'attention est immédiatement orientée. Selon Robinson (1998), pour répondre à une situation menaçante aussi rapidement que possible, l'organisme doit disposer d'un mécanisme pré-attentif qui évalue l'urgence de la situation. Ainsi, dans la mesure où ce mécanisme serait particulièrement destiné à l'évaluation des situations menaçantes, il doit exister un autre mécanisme responsable de la détection des informations pertinentes d'un point de vue hédonique (détection pré-attentive de la valence). Ces deux mécanismes opèrent initialement en parallèle mais contribuent ensemble à la suite du processus émotionnel. Plus précisément, la détection pré-attentive de la valence correspondrait à une identification rudimentaire des stimuli comme positifs ou négatifs, exclusivement fondée sur la signification intrinsèque des stimuli, c'est à dire sans qu'aucune interférence relative au bien-être ou aux buts de l'individu ne soit nécessaire. Cette détection permettrait ainsi une évaluation de la signification potentielle d'un stimulus, reposant sur une analyse conceptuelle inconsciente. Elle aurait pour fonction de provoquer une focalisation attentionnelle rapide lorsque le stimulus est évalué comme potentiellement émotionnel. Une fois le stimulus consciemment perçu, des évaluations plus complexes (e.g., responsabilité, contrôle, effort anticipé,...) seraient engagés pour aboutir à l'expérience émotionnelle.

Depuis 1979, Öhman développe un modèle adaptatif et évolutionniste du traitement de l'information émotionnelle accordant une place fondamentale aux traitements pré-attentifs et essentiellement centré sur le fait que **la perception consciente d'un stimulus n'est pas nécessaire**

**à l'apparition d'une expérience émotionnelle.** Ce modèle a reçu un nombre conséquent de validations expérimentales et concerne majoritairement la peur, les réactions phobiques et l'anxiété, bien que l'auteur n'exclue pas qu'il puisse s'appliquer à d'autres émotions. Öhman (1979, 1992, 1993, 2000 ; Öhman *et al.*, 1993) propose que la peur et l'anxiété prennent origine dans des systèmes de défense développés et conservés au cours de l'évolution, afin de tenir les individus à l'écart des situations potentiellement néfastes à leur survie et à celle de l'espèce. Partant du principe que, d'un point de vue phylogénétique, les omissions (*i.e.*, ne pas déclencher de réponse défensive face à un stimulus dangereux) sont plus coûteuses que les fausses alarmes (*i.e.*, déclencher une réponse défensive face à un stimulus inoffensif), Öhman propose que le système doit être biaisé dans le sens de la découverte d'informations menaçantes. De plus, puisqu'une réponse défensive doit être rapide pour être efficace, la découverte des informations menaçantes doit être basée sur une analyse rapide, globale et superficielle des stimuli plutôt que sur une extraction complète et détaillée de leur signification. Lorsqu'un stimulus représentant une menace est détecté, il se produirait une activation du système d'éveil afin d'assurer une réponse comportementale rapide, et l'attention serait simultanément orientée vers ce stimulus afin qu'il puisse être sélectionné de façon prioritaire pour un traitement cognitif approfondi, contrôlé et conscient. En particulier, les stimuli externes atteindraient d'abord un détecteur de caractéristiques qui réalise une analyse sensorielle préliminaire des stimuli, avant qu'ils n'accèdent au système d'évaluation de la signification. Selon Öhman, le détecteur de caractéristiques agirait sur des caractéristiques simples, associées de façon innée ou par apprentissage, à une menace ou à un danger (e.g., l'apparition soudaine d'un stimulus, un mouvement rapide dirigé vers l'observateur, la forme sinusoïdale d'un reptile, le « V » formé par les sourcils d'un visage affichant une expression hostile) afin d'orienter l'attention vers les régions pertinentes du champ perceptif. En résumé, le détecteur de caractéristiques agirait comme un filtre accordant la priorité de traitement aux stimuli pertinents d'un point de vue biologique (Öhman, 1992).

L'ensemble de ces modèles souligne la valeur adaptative et la pertinence des informations émotionnelles et leur sélection privilégiée dans l'environnement. Elles peuvent également mettre en place des comportements rapides, en se basant sur des caractéristiques simples des stimuli. Dans ce cadre, la recherche des mécanismes anatomo-fonctionnels susceptibles de sous-tendre les processus de traitement de l'information émotionnelle connaît un essor important et a conduit à des découvertes pouvant conforter certaines des propositions intégrées dans les modèles décrits.

### 2.1.3 Bases neurobiologiques

Selon le modèle classique de Papez (1937), l'hypothalamus, les noyaux antérieurs du thalamus, le gyrus cingulaire, l'hippocampe et leurs interconnexions constituent un circuit anatomiquement bien défini qui sert à coder la valeur émotionnelle des stimuli, à évoquer l'expérience subjective des émotions et à générer les réponses comportementales correspondantes. Plus précisément, Papez (1937) propose que l'hypothalamus ait pour fonction d'attribuer une valeur émotionnelle aux afférences sensorielles et de provoquer les réponses expressives et motrices associées, alors que le gyrus cingulaire serait impliqué dans l'élaboration de l'expérience émotionnelle. Papez propose également que les informations sensorielles provenant du milieu extérieur puissent suivre deux routes différentes pour atteindre les centres hypothalamiques où elles reçoivent leur signification émotionnelle. La première route impliquerait les aires corticales de projection et d'association sensorielles, qui envoient des messages à l'hypothalamus par l'intermédiaire de la formation hippocampique. La seconde transmettrait des données brutes et peu élaborées depuis les noyaux antérieurs du thalamus directement à l'hypothalamus, sans passer par les aires de projection corticale. Ainsi, le modèle de Papez (1937) comprend déjà une route directe susceptible de sous-tendre les caractéristiques de rapidité, d'automatisme et de globalité de certains traitements émotionnels.

Cependant, par la suite, un nombre important de recherches menées chez l'animal et chez l'être humain ont conduit à introduire des différences notables à ce modèle, en soulignant notamment le rôle de l'amygdale dans les traitements émotionnels. L'amygdale, et non l'hypothalamus, constituerait une structure clé où les informations provenant du monde extérieur acquièrent une coloration émotionnelle. De plus, l'existence de régions corticales particulièrement impliquées dans le traitement des informations émotionnelles est désormais établie. L'ensemble de ces régions corticales, présenté ci-après, joue un rôle important dans les interrelations avec l'amygdale et peut contribuer à expliquer les influences réciproques, complexes, entre cognition et émotion (voir la revue de Pessoa, 2008).

Dans le paragraphe qui suit, nous focalisons notre présentation sur les régions ayant acquis un rôle majeur lors des études portant sur les corrélats neurobiologiques des traitements émotionnels : l'amygdale, le cortex préfrontal, le cortex cingulaire antérieur et le cortex insulaire.

### \* L'amygdale

Les études de Ledoux (2000) chez l'animal et les études lésionnelles chez l'Homme (Adolphs et Spezio, 2006) montrent une implication nette de l'**amygdale** dans le traitement des informations émotionnelles, en particulier négatives. Il est établi que l'amygdale est une structure charnière dans le traitement rapide d'un signal de danger ou de menace (Adolphs *et al.*, 1999). Cependant, d'autres auteurs ont proposé un rôle plus large de l'amygdale dans le traitement de stimulations négatives telles que la tristesse (Blair *et al.*, 1999) ou même, en accord avec les théories d'évaluation, comme un détecteur de pertinence des stimuli quelle que soit leur valence (Sander *et al.*, 2003). Comme pour les autres structures impliquées dans le traitement des stimuli émotionnels, certains auteurs ont proposé une latéralisation du traitement émotionnel généré par l'amygdale, suggérant que l'amygdale droite serait impliquée dans l'analyse des stimuli émotionnels négatifs alors que l'amygdale gauche serait impliquée dans l'analyse des stimuli positifs (e.g. Sackeim *et al.*, 1982). Zald (2003) souligne de cette manière que l'amygdale pourrait constituer le substrat anatomique du « **biais de négativité** », selon lequel, à des niveaux d'activation semblables, les stimuli négatifs peuvent engendrer des réactions cognitives, comportementales et physiologiques plus rapides et/ou plus intenses que les stimuli positifs (voir Cacioppo et Gardner, 1999 pour une revue). D'autres modèles (Phillips *et al.*, 2001 ; Whalen *et al.*, 1998 ; Wright *et al.*, 2001) ont proposé une différenciation temporelle entre l'amygdale droite et gauche. L'amygdale droite serait ainsi impliquée dans une détection rapide des stimuli émotionnels alors que la gauche participerait davantage à leur évaluation (Glascher et Adolphs, 2003 ; Markowitsch, 1998). Une méta-analyse récente (Sergerie *et al.*, 2008), basée sur 148 études, a confirmé que l'amygdale est également activée par les stimuli positifs, apportant ainsi un soutien à l'idée selon laquelle l'amygdale serait un détecteur de pertinence des stimuli, quelle que soit leur valence (Anderson et Sobel, 2003 ; Garavan *et al.*, 2001 ; Lane *et al.*, 1999 ; Taylor *et al.*, 2000). Les auteurs montrent également que les visages émotionnels génèrent plus d'activité dans l'amygdale que les images émotionnelles, en accord avec l'étude d'Hariri *et al.* (2002) qui ont directement comparé l'activation générée au niveau de l'amygdale par ces deux types de matériel. Enfin, en ce qui concerne la latéralisation des traitements émotionnels amygdaliens, les auteurs montrent que l'amygdale gauche est plus souvent activée que la droite. L'utilisation de stimuli répétés dans la plupart des paradigmes expérimentaux expliquerait cette latéralisation car l'activité de l'amygdale gauche serait plus soutenue et moins sensible à cette répétition que la droite. A l'inverse, l'amygdale droite serait surtout recrutée lors de la détection rapide des signaux émotionnels.

Enfin, l'amygdale serait impliquée de façon privilégiée dans les étapes les plus précoces de l'évaluation émotionnelle (e.g., Kubota *et al.*, 2000). Selon Gloor (1997, cité par Zald, 2003), l'amygdale jouerait un rôle essentiel dans la sélection des informations sensorielles qui accèdent à la conscience, sélection principalement déterminée par les caractéristiques affectives de ces informations (Davis et Whalen, 2001). De manière générale, le rôle de l'amygdale semble toutefois étendu et approfondi par des régions corticales impliquées dans le traitement des stimuli émotionnels.

#### \* Aires corticales et traitement émotionnel

##### *Le cortex préfrontal (CPF)*

Aboutissement majeur de l'organisation cérébrale du point de vue phylogénétique, le cortex préfrontal (CPF) comporte globalement trois divisions : le cortex préfrontal dorsolatéral (CPFd), le cortex préfrontal ventromédian (CPFv), et le cortex orbitofrontal (CPFo). Sur le plan fonctionnel, plusieurs études d'électrophysiologie et d'imagerie suggèrent que le cortex préfrontal gauche traite les informations positives alors que le cortex préfrontal droit traite les informations négatives (Davidson, 1990, 1992, 1995 ; Sutton *et al.*, 1997). En particulier, des lésions de la partie dorsolatérale du cortex préfrontal gauche sont généralement associées à une probabilité plus importante de survenue de symptômes dépressifs que celle associée aux lésions des mêmes régions, situées à droite (Mineka *et al.*, 1998 ; Robinson et Downhill, 1995). Cependant, la plupart de ces recherches reposent sur l'étude soit d'émotions positives, soit d'émotions négatives ; les travaux ayant présenté les deux types d'émotion dans le même paradigme expérimental sont plutôt rares.

L'équipe de Bechara est à l'origine de plusieurs travaux montrant que des lésions du CPFv entraînent chez ces patients une incapacité à anticiper les conséquences positives et négatives de leurs actes, bien qu'un système de récompense ou de punition immédiat puisse influencer leurs décisions (Bechara *et al.*, 1995). Lors d'une étude ultérieure, Bechara *et al.* (1998) montrent une dissociation entre d'une part, des patients avec des lésions au niveau du CPFv et d'autre part, des patients atteints au niveau du CPFd. Le premier groupe effectue normalement une tâche d'appariement immédiat, impliquant donc la mémoire de travail, mais échoue dans une tâche de mise d'argent, impliquant l'anticipation des conséquences positives et négatives de leur mise. A l'inverse, le second groupe de patients accomplit avec succès la tâche de mise d'argent mais échoue dans la tâche d'appariement immédiat. Enfin, le CPFo, activé dans des paradigmes de conditionnement aversif (Hugdahl *et al.*, 1995, 1998), semble impliqué dans des

dysfonctionnements émotionnels spécifiques, comme l'anxiété (Breiter *et al.*, 1996 ; Rauch *et al.*, 1997), et dans l'acquisition et l'extinction d'apprentissages émotionnels.

Globalement, il est probable que le CPF joue un rôle dans la représentation de la coloration affective des stimuli en leur absence, une sorte de mémoire de travail liée aux informations émotionnelles (Davidson et Irwin, 1999).

### Le cortex cingulaire antérieur (CCA)

Le cortex cingulaire antérieur (CCA) jouerait le rôle d'interface entre des processus attentionnels et des processus émotionnels (Davis *et al.*, 1997). Ainsi, des lésions du CCA entraîneraient des symptômes comme l'apathie, l'inattention et une instabilité de l'humeur. Devinsky *et al.* (1995) montrent des connexions entre le CCA et l'amygdale et suggèrent une implication de la partie ventrale du CCA dans l'analyse et la régulation de la saillance de l'information émotionnelle (Whalen *et al.*, 1998). La partie dorsale du CCA serait impliquée dans la modulation de l'attention et des fonctions exécutives (Bush *et al.*, 1998, 2000 ; Carter *et al.*, 1999 ; figure 2.2). Dans le même sens, Drevets et Raichle (1998) montrent une activation de la partie dorsale et une inactivation de la partie ventrale dans une tâche de Stroop non affective et l'inverse dans une tâche de Stroop affective.

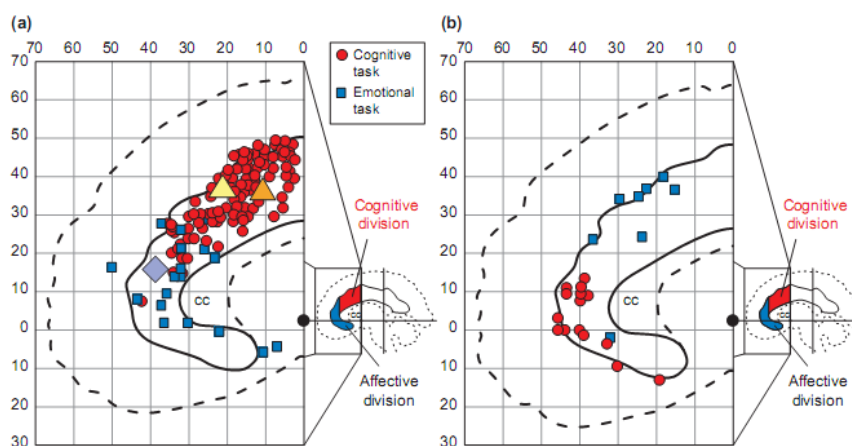


Figure 2.2. Activations (a) et désactivations (b) du CCA au cours de tâches cognitives et émotionnelles. Noter l'organisation ventro-dorsale du CCA : la partie ventrale est principalement activée par des tâches émotionnelles, alors que la partie dorsale répond plutôt à des tâches cognitives (*issue de Bush et al., 2000*).



Par ailleurs, des études d'électrophysiologie ont permis de montrer l'apparition d'une déflexion négative aux alentours de 100 ms lorsque les sujets se trompent dans une tâche. Le générateur de cette négativité liée à l'erreur (NLE) est situé dans le CCA et il a été montré que la NLE est sensible à la motivation des participants (Gehring *et al.*, 1993) et au contenu affectif des stimuli (Luu *et al.*, 2000).

### *Le cortex insulaire*

Chez l'animal, Cechetto et Saper (1990) avaient proposé que le cortex insulaire joue un rôle important dans la représentation corticale de nos viscères. En effet, le cortex insulaire reçoit de nombreuses afférences de régions viscérales et est connecté à des aires cérébrales impliquées dans le contrôle de ces régions (Davidson et Irwin, 1999). Son activation a été rapportée dans de nombreuses études d'imagerie fonctionnelle (Phillips *et al.*, 2004 ; Stark *et al.*, 2007 ; Thielscher et Pessoa, 2007). En particulier, Phillips *et al.* (1997) ont montré une activation de l'insula en réponse à des visages exprimant le dégoût suggérant une spécificité de l'insula dans le traitement de cette expression.

En résumé, des structures sous-corticales et corticales permettent l'extraction des informations émotionnelles et leur identification, en rapport avec les buts et les motivations de l'organisme. Parmi ces structures, l'amygdale pourrait jouer un rôle majeur dans la détection rapide de l'information émotionnelle et lors de l'orientation préférentielle de l'attention vers les stimuli affectifs.

### \* Codage rapide de l'information émotionnelle : une voie sous-corticale ?

La rapidité du codage de l'information émotionnelle serait sous-tendue par une voie anatomique sous-corticale et permettrait l'extraction des informations émotionnelles dans des conditions implicites, sans que la conscience de l'individu soit nécessaire (DeGelder *et al.*, 1999, 2000 ; Morris *et al.*, 1998, 1999, 2001 ; Öhman, 2002 ; Vuilleumier *et al.*, 2003). Cette voie anatomique a ainsi été décrite chez le rat (Shi et Davis, 2001) et Jones et Burton (1976) ont mis en évidence une liaison entre le pulvinar et l'amygdale chez des primates. A partir du thalamus, l'information sensorielle pourrait atteindre l'amygdale par une liaison monosynaptique (Jones et Burton, 1976 ; Linke *et al.*, 2000 ; Robinson et Petersen, 1992). Le thalamus fournirait des représentations simples, rudimentaires, peu détaillées mais elles atteindraient plus rapidement

l'amygdale, court-circuitant la voie corticale nécessaire à la perception plus détaillée et à la reconnaissance consciente des stimuli (Amaral, 2003).

L'implication de cette voie a été suggérée dans un certain nombre d'études portant sur la pathologie lésionnelle ou ayant recours à l'imagerie cérébrale. Un travail particulièrement intéressant a été réalisé sur un patient « *blindsight* », GY (DeGelder *et al.*, 1999). La vision aveugle ou *blindsight* est un phénomène lié au fait que des patients qui ne voient plus dans certaines parties de leur champ visuel restent capables, dans certaines tâches, de répondre correctement avec une probabilité supérieure à celle de la chance. GY a une hémianopsie droite liée à un accident vasculaire dans le lobe occipital gauche. Pourtant, GY est capable de discriminer les expressions faciales émotionnelles présentées dans son champ visuel aveugle. Ces auteurs ont appelé ce phénomène vision aveugle affective (*affective blindsight*). De plus, une étude IRM chez ce même patient montra une activation préférentielle de l'amygdale pour les visages avec une expression émotionnelle (Morris *et al.*, 2001). Ces résultats suggèrent l'existence d'une voie sous-corticale empruntant l'amygdale, qui permettrait une analyse visuelle résiduelle ainsi que l'extraction des informations émotionnelles.

Par ailleurs, Williams *et al.* (2004b) ont utilisé des conditions de vision binoculaire pour supprimer la perception des informations émotionnelles. Ce phénomène de suppression survient lorsque des images différentes sont présentées aux deux yeux. Au cours du temps, il y a une perception alternée des deux images et, à un instant donné, une seule des deux images est identifiée (Wheatstone, 1838). Les auteurs montrent par des techniques d'imagerie une activation plus importante de l'amygdale pour des visages de peur et de joie que pour des visages neutres lorsque ces dernières sont supprimées. Les auteurs proposent donc que l'information concernant ces images emprunte la voie sous-corticale impliquant l'amygdale, puisque la voie corticale, nécessaire à la conscience, est inhibée.

Cette voie sous-corticale pourrait sous-tendre le traitement pré-attentif des stimuli émotionnels et intervenir rapidement dans l'orientation attentionnelle vers ces stimuli. Elle fournit également un support biologique aux modèles adaptatifs d'Öhman et de Robinson qui sont centrés sur le fait que la perception consciente d'un stimulus n'est pas nécessaire à l'apparition d'une expérience émotionnelle. Ils prévoient aussi que la détection des informations pertinentes dans le champ visuel doit se faire rapidement afin de permettre une orientation attentionnelle vers ces informations.

## 2.2 Emotions et orientation du comportement

Comme déjà souligné, un ensemble de travaux montre que les ressources attentionnelles se dirigent de manière plus soutenue et plus rapide vers des stimulations émotionnelles que vers des stimulations neutres.

### 2.2.1 Emotions et capture attentionnelle

L'attention est la capacité à sélectionner le flot d'information dans le système sensoriel en amplifiant les éléments importants ou pertinents et en éliminant ceux considérés comme distracteurs. Cette opération de sélection des informations selon leur pertinence est généralement guidée par les objectifs de l'individu (Taylor et Fragopanagos, 2005). La mobilisation des ressources attentionnelles, comme montré par Posner (1980) peut exiger l'orientation du regard ou le déplacement volontaire des ressources attentionnelles vers la stimulation d'intérêt. Dans ce cadre, les stimuli ayant un contenu émotionnel peuvent modifier la direction de l'attention par leur saillance particulière.

L'influence des émotions sur l'attention a pu être étudiée dans des tâches de recherche visuelle et d'orientation spatiale. Lors des tâches de recherche visuelle, le temps mis pour détecter une cible augmente avec le nombre de distracteurs. Cependant, ce temps reste plus rapide pour des stimuli émotionnels tels que des visages de joie ou de peur, des serpents ou des araignées (Öhman *et al.*, 2001). Dans ce cadre, Öhman et ses collaborateurs font la distinction entre deux types d'attention, l'une active, volontaire et lente, l'autre rapide et automatique. Selon ces auteurs, cette dernière doit se baser sur des configurations visuelles simples, telles que la forme grossière des stimulations. Par exemple, comme évoqué plus haut, l'apparition d'un stimulus de forme sinusoïdale, semblable à celle d'un serpent, peut engendrer un traitement prioritaire et l'attention est guidée automatiquement vers la partie du champ visuel concernée (Öhman, 1979 ; Posner, 1980). Ces travaux suggèrent la capacité qu'ont les stimulations émotionnelles, en particulier celles de valence négative, à capturer l'attention. Des effets similaires sont obtenus dans des tâches d'orientation spatiale avec des réponses plus rapides pour des items qui apparaissent dans une position amorcée par des stimulations émotionnelles (visages, araignées, mots) et des réponses plus lentes pour celles apparaissant du côté opposé de

l'amorce émotionnelle (Armony et Dolan, 2002 ; Fox *et al.*, 2001, 2002 ; Koster *et al.*, 2004, 2005 ; Mogg *et al.*, 1997, 2000 ; Mogg et Bradley, 1998, 1999).

L'ensemble de ces recherches suggère que l'impact des informations émotionnelles sur les ressources attentionnelles peut se traduire de deux manières différentes. La première, correspondant à la mise en évidence d'une orientation attentionnelle plus aisée vers les positions amorcées par des stimuli émotionnels, consiste en un **engagement** facilité par la nature affective de ces stimuli. La seconde, liée à la mise en évidence d'une interférence entre le contenu émotionnel des stimuli et la réorientation de l'attention, se traduit par des difficultés à **désengager** ses ressources des stimuli émotionnels ; ils interfèrent alors avec la réalisation de la tâche (Fox *et al.*, 2001, Koster *et al.*, 2004 ; Mathews *et al.*, 2003).

Ces phénomènes pourraient être liés à l'activité de l'amygdale, qui est susceptible d'intervenir dans la facilitation du traitement sensoriel des stimuli menaçants et dans l'orientation de l'attention vers ces stimuli (e.g., Ledoux, 2000).

De fait, de nombreuses études ont mis en évidence une augmentation de l'activité des aires visuelles lorsque les participants voyaient des images émotionnelles par rapport à des images neutres (Kosslyn *et al.*, 1996 ; Lane *et al.*, 1997, 1999 ; Paradiso *et al.*, 1999 ; Simpson *et al.*, 2000). Ces études appellent deux remarques. La première, concerne l'étude de Lane *et al.* (1999) qui met en évidence une modulation des aires visuelles par le contenu émotionnel des stimuli mais également par les manipulations concernant l'attention des participants. La focalisation attentionnelle sur une stimulation visuelle est notamment associée à une augmentation de l'activité enregistrée au niveau des aires corticales sous-tendant la représentation de cette stimulation (e.g., Desimone et Duncan, 1995 ; Langer, 2000 ; Mangun *et al.*, 2000). Cette co-modulation suggère une similitude entre processus émotionnels et attentionnels puisqu'ils ont des effets comparables sur les aires visuelles précoces et associatives. Une seconde remarque concerne l'implication de l'amygdale dans cette modulation. En effet, **l'activité de l'amygdale est corrélée avec la modulation des aires visuelles** et elle serait à l'origine de l'amplification de l'activité des aires visuelles sensorielles du fait de ses projections vers ces aires (e.g., Pourtois et Vuilleumier, 2006).

En ce qui concerne les relations entre l'activité de l'amygdale et les mécanismes attentionnels, Armony et Dolan (2002) proposent que le cortex orbito-frontal puisse relayer l'information concernant la valeur affective d'une stimulation depuis l'amygdale vers les aires corticales contrôlant l'attention, situées dans un réseau fronto-pariétal (Keil *et al.*, 2003 ; Moratti

*et al.*, 2004). En effet, l'amygdale ne dispose pas de projections importantes vers ces aires mais elle communique avec le cortex orbito-frontal qui est connecté avec le cortex pariétal postérieur. A l'inverse, les cortex préfrontaux dorsolatéral et ventromédian jouent un rôle dans le filtrage des stimuli de l'environnement et peuvent moduler l'activité des aires auxquelles ils sont reliés. En particulier, le cortex ventromédian est connecté à l'amygdale et pourrait supprimer ou augmenter le traitement émotionnel en fonction de priorités de l'individu. Ainsi, il est généralement associé à la régulation des émotions et à la cognition sociale (Cicerone et Tanenbaum, 1997).

Parallèlement aux nombreux travaux qui montrent le caractère déterminant de l'étiquette affective dans l'orientation de l'attention, un débat soutenu porte toujours sur le codage plus ou moins automatique des émotions. En particulier, la question se pose de savoir si les stimulations émotionnelles gardent leur statut particulier et sont traitées préférentiellement lorsque les ressources attentionnelles de l'individu sont détournées du contenu affectif des stimuli.

## 2.2.2 Emotions et codage automatique

L'hypothèse d'un codage automatique des informations émotionnelles suggère deux interprétations différentes. La première considère que le traitement émotionnel peut s'effectuer indépendamment des ressources attentionnelles alors que la seconde suggère que le même traitement peut avoir lieu en l'absence ou dans des conditions de conscience diminuée. Ainsi, même si le stimulus émotionnel n'a pas été consciemment rapporté, il est possible de mettre en évidence son traitement et son influence sur d'autres processus (Philipps *et al.*, 2004 ; Vuilleumier *et al.*, 2003 ; Williams *et al.*, 2004a, b). Les auteurs parlent alors d'**amorçage affectif**.

Deux types de paradigmes expérimentaux sont utilisés pour étudier le codage automatique des informations émotionnelles. Le premier consiste à présenter les items visuels émotionnels sans que les participants en aient conscience. La plupart de ces études utilisent soit la technique de masquage visuel, soit la présentation sérielle rapide visuelle. Le second type de paradigme consiste à engager les participants dans une tâche qui n'est pas dirigée vers le contenu émotionnel des stimuli, dont le traitement est alors implicite (en opposition avec un traitement explicite). La difficulté de la tâche permet alors de mobiliser plus ou moins les ressources attentionnelles.

\* La technique de masquage visuel consiste à empêcher l'identification (ou la détection) consciente d'un stimulus visuel bref par la présentation, immédiatement après ou suite à un court délai, d'un deuxième stimulus visuel, le masque, qui occupe la même position dans le champ visuel. Si la première cible est émotionnelle, il est possible de montrer que des réactions électrodermales persistent pour cette cible, même si elle n'est pas perçue (Öhman, 1992 ; Silvert *et al.*, 2004). Ainsi, Whalen *et al.* (1998) ont présenté pendant 33 ms des visages de peur qui étaient ensuite masqués et ont montré une activation plus importante de l'amygdale en réponse aux visages de peur par rapport aux visages joyeux. Une configuration d'activation semblable de l'amygdale et du CCA a été mise en évidence avec des visages de tristesse (Killgore et Yurgelun-Todd, 2004). Sato et Aoki (2006) suggèrent même, dans ce type de paradigme, une latéralisation hémisphérique. Ils présentent des visages masqués exprimant la joie et la colère dans les champs visuels droit et gauche et les participants doivent effectuer une tâche de préférence sur des idéogrammes coréens présentés à la suite du masque ; les auteurs ont vérifié préalablement que ces idéogrammes n'avaient pas de coloration affective. Les auteurs montrent que les idéogrammes sont significativement moins appréciés lorsqu'ils suivent un visage de colère, mais uniquement s'il est apparu dans le champ visuel gauche.

\* Une autre technique de masquage utilise une présentation sérielle rapide visuelle (RSVP). A l'aide de cette technique, plusieurs études ont montré que l'efficacité du masque de la deuxième cible diminue si celle-ci possède un contenu émotionnel (Anderson, 2005 ; Fox *et al.*, 2005 ; Keil et Ihssen, 2004) et qu'elle réapparaît dans le cas de lésions amygdaliennes (Anderson et Phelps, 2001). Trippe *et al.* (2007) montrent également une diminution plus importante du masquage chez des patients phobiques.

\* D'autres paradigmes consistent à donner aux participants une tâche qui n'est pas focalisée sur le contenu affectif des stimulations (catégorisation de genre, appariement sur des caractéristiques différentes du contenu émotionnel...). Ainsi, Vuilleumier *et al.* (2001) ont mis en évidence, dans une tâche manipulant l'attention spatiale, que l'activité de l'amygdale gauche est semblable lorsque l'attention est dirigée ou non vers des visages de peur. Carretié *et al.* (2004) ont utilisé un paradigme *oddball* qui consiste à présenter une image fréquente sans contenu affectif (ici une montre) et des images déviantes positives, négatives ou neutres beaucoup moins fréquentes. Toutes les images ont un contour vert ou rouge et les participants doivent compter mentalement le nombre de changements de couleur du cadre d'une image à l'autre. Bien que l'attention des participants ne soit pas dirigée vers le contenu affectif des images, les auteurs mettent en évidence des modulations d'ordre émotionnel sur plusieurs composantes évoquées,

P1, P2 et N2. Pourtant, certaines études, dont celles de Pessoa et collaborateurs (2002, 2005a, b), ont contesté ce point de vue. Dans leur première étude, ces auteurs ont également manipulé l'attention spatiale en présentant des visages masculins et féminins au centre du champ visuel alors que des barres de différentes orientations étaient présentées de manière légèrement excentrée. Lorsque les participants réalisent une tâche de choix de genre, au cours de laquelle les participants doivent catégoriser les visages présentés, les auteurs mettent en évidence une activation plus importante de l'amygdale pour les visages émotionnels. Par contre, lors de la tâche d'orientation des barres qui est particulièrement difficile et qui doit mobiliser le maximum de ressources attentionnelles, les auteurs ne retrouvent plus cette différence. Holmes *et al.* (2003) ont également montré des modulations de composantes évoquées précoces et tardives par des visages émotionnels lorsque l'attention des participants est portée sur ces visages mais ces modulations disparaissaient lorsque leur attention était dirigée sur d'autres éléments.

En résumé, les paragraphes précédents soulignent la détection préférentielle des stimulations émotionnelles lorsqu'elles apparaissent dans le champ visuel. Cet avantage persiste lorsque ces informations visuelles sont masquées ou que les ressources attentionnelles sont diminuées. Dans ces conditions, l'organisme doit pouvoir détecter rapidement le contenu affectif des stimuli et il est probable que la voie sous-corticale thalamo-amygdalienne constitue une voie privilégiée pour le traitement rapide, pré-attentif des informations émotionnelles. Selon les modèles d'Öhman et Robinson, la discrimination rapide de ces informations doit se baser sur des informations visuelles globales, superficielles, plutôt que sur une extraction complète et détaillée. Cette distinction entre informations visuelles globales et détaillées pourrait correspondre aux caractéristiques fonctionnelles de la voie M précédemment décrite. En effet, nous avons montré que la voie M (magnocellulaire) permet une analyse rapide des informations visuelles, en basse résolution, par l'intermédiaire des fréquences spatiales basses. La voie M pourrait donc constituer le support neuronal de l'orientation rapide et pré-attentive vers les stimulations émotionnelles.

Un ensemble de travaux a donc porté à l'étude de l'interaction entre les fréquences spatiales et le traitement des informations émotionnelles.

### 2.2.3 Influence des fréquences spatiales

Vuilleumier *et al.* (2003) ont utilisé des stimuli constitués uniquement de fréquences spatiales hautes ou basses. Comme cela a déjà été souligné, les hautes fréquences spatiales sont principalement traitées par la voie ventrale qui est majoritairement constituée de cellules parvocellulaires. Les basses fréquences sont plutôt traitées par la voie dorsale, principalement constituée de cellules magnocellulaires et ayant comme support de projection le collicule supérieur et le pulvinar (Livingstone et Hubel, 1988 ; Merigan et Maunsell, 1993). A partir de cette distinction, Vuilleumier et ses collaborateurs ont modifié des visages en filtrant soit les basses, soit les hautes fréquences (figure 2.3). Ils obtenaient trois types de visages, un visage « brut », sans filtrage, un visage qui ne comportait que les fréquences spatiales hautes et enfin un autre qui ne présentait que les fréquences spatiales basses. Ces auteurs mettent en évidence une augmentation de l'activité de l'amygdale lors de la présentation des visages « bruts » et des visages ne comportant que les fréquences spatiales basses, alors que les participants doivent effectuer une tâche de genre et effectuent donc un traitement **implicite** des informations émotionnelles. De plus, les auteurs retrouvent le même pattern d'activations dans le thalamus et le collicule ce qui les amène à suggérer une implication de la voie rétino-colliculo-pulvino-amygdalienne.

L'influence des fréquences spatiales sur le traitement émotionnel a été étendue à d'autres stimuli que les visages (Alorda *et al.*, 2007 ; Carretié *et al.*, 2007). Alorda *et al.* (2007) ont filtré trois types d'images issues de l'IAPS : des scènes complexes neutres, plaisantes et déplaisantes (figure 2.3). Les auteurs obtiennent ainsi des images neutres, plaisantes et déplaisantes qui ne contiennent que des fréquences spatiales hautes, ou que des fréquences basses. Les auteurs ont également utilisé des images « brutes » auxquelles ils n'ont appliqué aucun filtre spatial. Ils analysent ensuite l'activité électrophysiologique, dans cinq fenêtres temporelles, notamment une précoce (100-150 ms), pour étudier les interactions entre émotion et fréquences spatiales sur la P100. Dans cette fenêtre temporelle, les auteurs montrent que les images déplaisantes, composées uniquement de fréquences spatiales basses, engendrent des amplitudes plus importantes que les images neutres alors qu'il n'y a pas de différences d'amplitude pour les mêmes images déplaisantes qui ne contiennent que les fréquences spatiales hautes.

Dans une autre étude, Carretié *et al.* (2007) montrent qu'une autre composante précoce peut également révéler ces interactions. Ainsi, ces auteurs ont présenté à 31 participants des



images émotionnelles négatives, positives et neutres soit de manière intacte (sans application de filtre) soit de façon à ne faire apparaître que les fréquences spatiales basses. Les auteurs mettent en évidence une interaction entre contenu fréquentiel et contenu émotionnel des images. Les amplitudes à 135 ms étaient plus grandes pour les images négatives que pour les images neutres et plaisantes. Selon les auteurs, l'activité des cellules magnocellulaires, particulièrement dédiée à l'analyse des fréquences spatiales basses, faciliterait la détection des informations négatives.



Figure 2.3. Illustration des différents types d'images utilisées dans l'étude de l'influence du contenu en fréquences spatiales sur les traitements émotionnels. *Pour chaque étude, les images présentées à gauche ne sont pas filtrées, celles de droite sont constituées de fréquences spatiales basses et celles du milieu, de fréquences spatiales hautes.*

Dans l'ensemble, ces auteurs soutiennent l'idée selon laquelle une voie sous-corticale utilisant la plus grande vitesse de conduction des fibres des cellules magnocellulaires, aiderait à la mise en place rapide de réponses nécessaires à l'adaptation et à la survie. La détection précoce de la valeur émotionnelle pourrait ainsi se baser sur des informations visuelles de « bas niveau », portées par les fréquences spatiales basses, qui contiennent les caractéristiques globales et superficielles des stimuli. Par ailleurs, les données de la littérature montrent d'une part que les neurones M, associés à la voie dorsale et à la VP, sont performants dans l'analyse de stimuli en mouvement, d'autre part que l'animation des informations émotionnelles permet de meilleures performances comportementales dans différentes tâches. En conséquence, l'association de la détection préférentielle des informations émotionnelles et des meilleures performances liées au mouvement des stimuli permettrait de mobiliser au maximum les ressources visuelles de la VP.

## 2.2.4 Informations émotionnelles en mouvement

Alors que notre vision porte sur un monde dynamique, animé, la plupart des études explorant le traitement des informations émotionnelles ont utilisé des supports expérimentaux statiques (scènes émotionnelles, visages). Pourtant, en ce qui concerne les visages, il s'avère que plusieurs recherches ont utilisé des vidéos (Harwood *et al.*, 1999), des schémas (Wehrle *et al.*, 2000) ou des points animés (Bassili, 1979) et ont montré de meilleures performances pour les stimuli dynamiques par rapport aux stimuli statiques. Cette facilitation engendrée par le dynamisme des visages existe également dans d'autres tâches impliquant la détection de l'âge et de la familiarité (Berry, 1990 ; Lander *et al.*, 1999).

### \* Données lésionnelles et comportementales

DeGelder *et al.* (1999) présentent des vidéos et des images statiques d'une actrice prononçant une phrase avec différentes expressions (joie/tristesse/peur/colère) dans les champs visuels intacts et lésés d'un patient blindsight. Ces auteurs montrent que le patient, qui rapporte ne pas voir consciemment ce qui lui est présenté, répond correctement, au-dessus du niveau de chance, lors de tâches de discrimination d'expressions faciales. De plus, les performances du patient sont meilleures lorsque les vidéos sont utilisées plutôt que des images, suggérant un traitement plus efficace des informations émotionnelles lorsqu'elles sont présentées de façon animée.

Ambadar *et al.* (2005) ont réalisé une série d'expériences avec des visages présentés dans trois conditions différentes : une statique, constituée de visages exprimant l'une des six émotions basiques ; une dynamique, constituée de visages animés par la présentation successive de visages qui aboutissent à l'expression finale d'une des six émotions ; une condition multi-statique constituée de visages identiques à la condition dynamique mais séparés par des masques cachant les visages entre chaque image. Les auteurs montrent une meilleure identification de l'expression en condition dynamique par rapport aux deux autres conditions. Cet effet est rapporté pour toutes les expressions étudiées excepté celle de joie qui était l'expression la mieux reconnue en condition statique. L'absence de différences entre visages statiques et multi-statiques suggère que la quantité d'informations n'est pas pertinente. Les auteurs ont également utilisé une condition dite première-dernière où ils présentent la première et la dernière image des visages ayant permis l'animation. Cette condition permet selon les auteurs de conserver la perception de l'animation tout en « cassant » les caractéristiques temporelles de l'animation qui pourraient être spécifiques de chaque expression. Les auteurs retrouvent dans cette condition les résultats

obtenus en condition dynamique ce qui les amène à supposer que c'est une propriété inhérente à l'animation qui permet les meilleurs résultats.

#### \* Données en imagerie

Plusieurs études ont exploré les substrats neuronaux de la perception des expressions faciales dynamiques (Kilts *et al.*, 2003 ; Labar *et al.*, 2003 ; Sato *et al.*, 2004).

Sato *et al.* (2004) utilisent des visages exprimant la peur et la joie, animés à l'aide d'une technique de morphing, comparés à des stimuli statiques. Ces stimuli émotionnels dynamiques évoquent des activations plus importantes de l'amygdale et d'un ensemble de régions localisées au niveau occipito-temporal, dont le STS. Du fait de l'existence de connexions réciproques entre le STS et l'amygdale (Amaral *et al.*, 1992), les auteurs suggèrent que la plus grande activation de cette région pourrait être liée à la facilitation du traitement émotionnel par l'animation des expressions faciales ; en effet, d'autres études ont aussi montré une activation du STS en réponse à des mouvements de la bouche et des yeux (Puce *et al.*, 1998). Les auteurs mettent également en évidence une plus grande activation d'autres structures impliquées dans le traitement des visages : le gyrus inféro-occipital et le gyrus fusiforme. L'animation des visages permettrait donc une plus grande activité de ces structures à l'origine de leur meilleur traitement. D'autres régions impliquées dans le système visuel sont également plus activées par les visages dynamiques, comme l'aire MT, généralement associée au traitement des stimuli en mouvement.

Dans leur étude, Labar *et al.* (2003) ont également présenté des morphings de colère et de peur. Ils montrent une augmentation d'activité dans l'amygdale en réponse aux visages dynamiques par rapport aux visages ayant la même expression mais statique. Les auteurs obtiennent également une plus grande activation dans le STS mais qui n'est pas significativement différente de celle obtenue en réponse aux visages émotionnels statiques. Les auteurs rapportent que le STS est également activé par des images représentant des grimaces, des bâillements et d'autres expressions courantes dans les interactions sociales car elles pourraient évoquer des actions dynamiques. De même, les auteurs montrent une activation de l'aire MT en réponse à tous les stimuli dynamiques, indépendamment de leur contenu affectif.

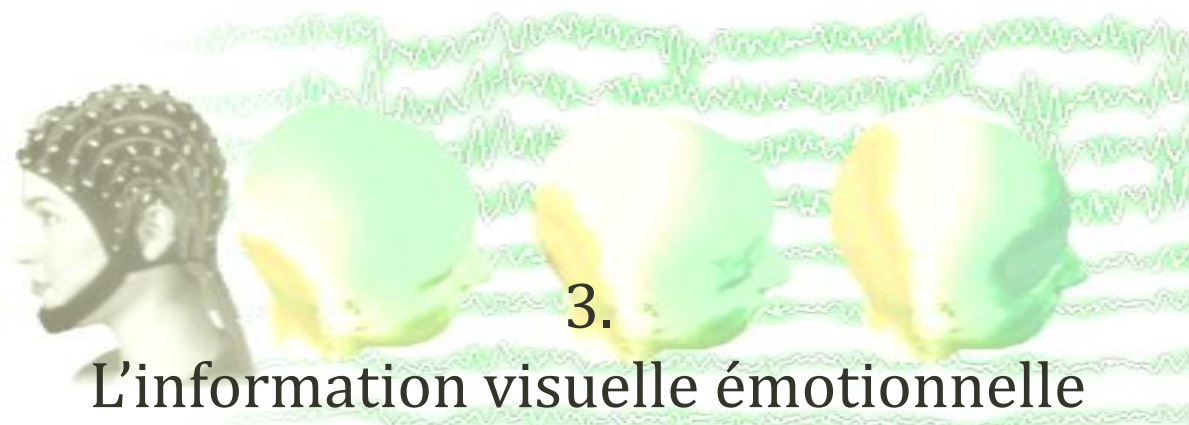
L'ensemble de ces données montre que l'animation des expressions faciales joue un rôle important dans le traitement des visages. De nombreuses structures impliquées dans la

perception des visages émotionnels pourraient interagir avec celles impliquées dans l'analyse du mouvement et aboutir à une plus grande activité, témoignant d'une analyse plus approfondie de stimulations particulièrement saillantes. De plus, du fait de la sensibilité différente de la VP et de la VC aux stimuli en mouvement, nous pouvons nous interroger si la potentialisation des effets émotionnels liée à l'animation pourrait être plus importante en VP.

En conclusion, les informations émotionnelles sont préférentiellement traitées en VC et déclenchent une orientation attentionnelle privilégiée, y compris dans des conditions de vision dégradées que nous pourrions comparer à celles de la VP. Au niveau cérébral, les réponses neuronales diffèrent en fonction de la coloration affective des stimulations. L'étude de ces réponses peut s'effectuer grâce à des techniques d'enregistrement sensibles aux variations des traitements introduites par les conditions expérimentales. Dans ce cadre, il existe deux grandes catégories de techniques, celles basées sur la réponse hémodynamique cérébrale (Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle : IRMf ; Tomographie par Emission de Positons : TEP), et celles basées sur la réponse électromagnétique cérébrale (Electroencéphalographie, Magnétoencéphalographie). Les premières possèdent une résolution spatiale élevée, de l'ordre du mm (Haynes et Rees, 2006) mais ne permettent pas de décrypter la succession rapide des différents traitements nerveux associés aux processus cognitifs (Buckner et Logan, 2001). Au contraire, les techniques basées sur les réponses électromagnétiques cérébrales possèdent une résolution spatiale médiocre mais présentent l'avantage d'être sensibles à des variations de l'activité nerveuse de l'ordre de la ms. Les potentiels évoqués (PE) en sont une illustration majeure. Nous avons décidé de tirer parti de cet avantage pour aborder l'étude des différentes étapes du traitement de l'information émotionnelle.







### 3. L'information visuelle émotionnelle et les Potentiels évoqués

*L'impact cérébral des informations visuelles émotionnelles a été mis en évidence à l'aide de différentes techniques tels que l'imagerie par l'IRMf, la TEP ou encore les potentiels évoqués (PE). Du fait de la résolution temporelle de l'EEG, la technique des potentiels évoqués est particulièrement indiquée pour analyser la dynamique des traitements émotionnels (Codispoti et al., 2007 ; Schupp et al., 2006). Cet avantage est particulièrement utile étant donné la rapidité concernant certains aspects du traitement de l'information émotionnelle. De plus, la sensibilité des potentiels évoqués au contenu affectif de stimulations visuelles telles que les scènes complexes, les visages ou les mots, est désormais bien documentée. En conséquence, nous avons retenu cette technique pour aborder l'impact des informations émotionnelles en VP.*

## 3.1 Les Potentiels Evoqués (PE)

Avant de préciser son analyse dans le cadre de nos recherches, nous présentons ci-après les principes généraux de la technique des PE, puis son utilisation en tant que marqueur des traitements émotionnels.

### 3.1.1 De l'électroencéphalographie (EEG) aux PE

L'EEG correspond à l'enregistrement de l'activité électrique cérébrale, obtenu grâce à des électrodes disposées sur le scalp. Ce signal traduit la somme, dans le temps et dans l'espace, des activités neuronales essentiellement post-synaptiques (Nunez, 1990).

Les variations électriques qui résultent du traitement d'une stimulation sont à la fois transitoires et de très faible amplitude. Celle-ci peut varier de quelques dixièmes à quelques dizaines de microvolts alors que l'amplitude moyenne de l'EEG est plutôt de l'ordre de plusieurs centaines de microvolts (Quiari Quiroga et Garcia, 2003). Il faut donc recourir à des techniques qui permettent d'extraire les événements électriques propres au traitement de la stimulation, appelés **potentiels évoqués (PE)**.

La technique de **moyennage** ne constitue pas la seule technique d'enregistrement des PE mais il s'agit de la technique la plus classique et la plus fréquemment utilisée. Cette technique est fondée sur le postulat que les différents événements électriques provoqués par une stimulation durant une tâche déterminée correspondent à l'activité de populations de neurones spécialisés dans le traitement de cette stimulation. De plus, ces événements devraient réapparaître systématiquement, et à la même latence, si cette stimulation est répétée dans les mêmes conditions. Ainsi, en additionnant le voltage des différentes périodes EEG obtenues après un stimulus répété un certain nombre de fois, et en faisant coïncider les moments où cette stimulation a été appliquée, les événements électriques propres au traitement de cette stimulation se somment et se différencient du reste du signal électrique (figure 3.1). A l'inverse, les événements électriques aléatoires et non dépendants de ce traitement vont s'annuler entre eux.

La technique de moyennage permet d'améliorer le rapport entre le signal et le bruit et il est possible de démontrer que ce rapport signal/bruit est amélioré proportionnellement à la racine carrée du nombre d'essais moyennés (Guérit, 1991, 1998). Cette technique de moyennage est malgré tout limitée par la supposition même que le fonctionnement de populations de neurones est identique à chaque occurrence d'une même stimulation.

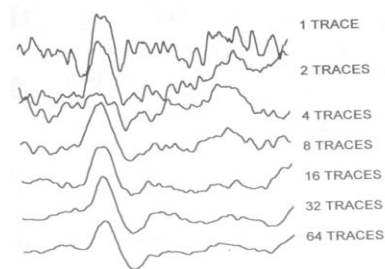


Figure 3.1. Illustration de l'influence du nombre d'essais (variant de 1 à 64) dans l'extraction des PE (issue de Guérit, 1998).

En conséquence, effectuer un moyennage implique de perdre une partie de l'information relative à la variabilité systématique de l'activité présente d'un essai à l'autre. L'utilisation de la technique de moyennage n'est donc pas parfaite mais reste fiable (Coles et Rugg, 1995).

Le PE se présente sous forme d'un graphique dont l'ordonnée est exprimée en  $\mu\text{V}$  et l'abscisse en ms. Nous pouvons y distinguer des déflexions, ondes ou composantes, positives et négatives, appelées exogènes et endogènes (Sutton *et al.*, 1965, 1967 ; figure 3.2). Les composantes exogènes dépendent exclusivement des caractéristiques du stimulus, elles sont donc liées aux propriétés extérieures du stimulus, d'où sa dénomination exogène. Les composantes endogènes correspondent à des traitements internes, cognitifs effectués sur le stimulus. Toutefois, cette classification est maintenant controversée notamment par la mise en évidence de traitements cérébraux sur des composantes exogènes. Ainsi, la composante P100, classée dans les composantes exogènes est sensible à des traitements de type attentionnel (Di Russo *et al.*, 1999).

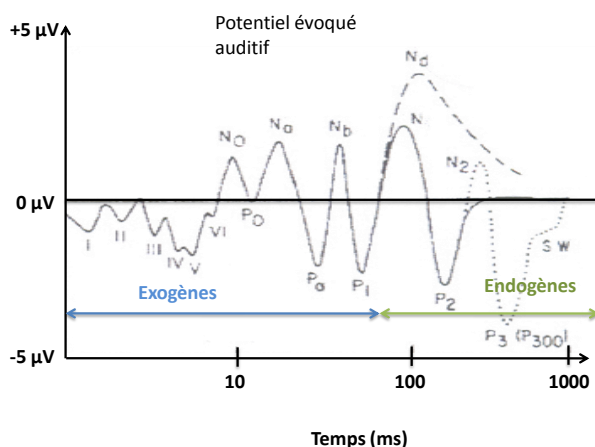


Figure 3.2. Représentation des différentes déflexions classiquement observées lors de stimulations auditives, en fonction de leur caractère exogène ou endogène (modifiée d'après Hillyard *et al.*, 1995).



### 3.1.2 Localisation des électrodes et choix de l'électrode de référence

Le recueil de l'EEG et donc des PE s'effectue à l'aide de bonnets intégrant un nombre variable d'électrodes. Un premier système définissant et harmonisant les positions des électrodes d'enregistrement de l'EEG a vu le jour sous le nom de Système International 10-20 (Jasper, 1958). Ce système a ensuite été étendu avec l'augmentation du nombre d'électrodes placées sur les bonnets (Système International 10-10, Chatrian *et al.*, 1985 ; Système International 5-10, Oostenveld et Praamstra, 2001).

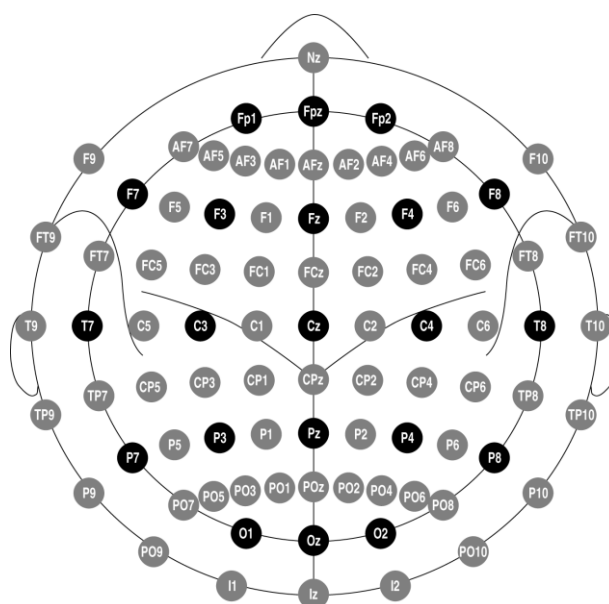


Figure 3.3. Représentation du positionnement des électrodes sur le scalp suivant le système 10-20 étendu (issue d'Oostenveld et Praamstra, 2001). La position d'une électrode est représentée par la lettre F, C, P, T ou O selon qu'elle est localisée au niveau des régions frontale, centrale, pariétale, temporale ou occipitale. Cette lettre est suivie d'un nombre pair pour l'hémisphère droit, impair pour l'hémisphère gauche, ou par la lettre z pour l'axe médian.

L'enregistrement d'un PE est en fait celui d'une différence de potentiel et doit donc être réalisé entre deux électrodes. Ces électrodes sont désignées de différentes manières, respectivement électrode active, cathode ou négative et une électrode de référence, anode, ou positive. Une modification de potentiel entre les deux électrodes peut provenir de l'une ou l'autre de ces électrodes. Idéalement, il faut faire en sorte que le potentiel de l'une des électrodes, la référence, ne varie pas, et dans l'absolu, soit nul. Le choix de l'emplacement de la référence est donc particulièrement important (Hagemann *et al.*, 2001). Une première approche a consisté à placer cette électrode de référence le plus loin possible du cerveau, par exemple au niveau du

pie. Le champ électrique diminuant avec la distance, cette électrode aura théoriquement un potentiel nul. Mais l'inconvénient majeur de cette référence extracéphalique est l'enregistrement de l'activité électrique cardiaque de grande amplitude. D'autres références ont été utilisées, telles les références situées au niveau de l'oreille, mais elles présentaient l'inconvénient majeur d'atténuer les PE de l'hémisphère ipsilatéral (Guérit, 1998). Cet inconvénient est en principe évité par l'utilisation d'une référence physique joignant les deux oreilles, droite et gauche, mais toute différence de potentiel entre les deux oreilles peut engendrer un courant entre celles-ci et biaiser les courants cérébraux enregistrés. De la même manière, une référence placée au niveau du scalp est contaminée par les activités d'origine corticale. Il n'existe aucune solution simple au problème crucial du choix de la référence. Ainsi, différents placements ont été recommandés selon les types de PE étudiés (Dien, 1998a).

Dès 1950, Offner proposait une référence moyenne comme référence inactive. Cette référence repose sur le principe que les événements électriques produisent des pôles positifs et négatifs dont l'intégrale dans une sphère est égale à zéro. Etant donné que l'enregistrement des champs de potentiels au niveau du scalp fournit une estimation de l'activité électrique générale, la moyenne des activités des électrodes est donc une estimation de l'activité générale, représentée de manière égale sur toutes les électrodes. Elle peut donc ensuite être soustraite au niveau de chaque électrode. Desmedt *et al.* (1990) ont critiqué le choix de cette méthode car l'estimation donnée par l'enregistrement des électrodes au niveau du scalp n'est pas assez bonne et ne tient compte que de la partie supérieure de la tête. Cependant, Dien (1998a) note que si certains biais sont engendrés par le choix de cette référence, c'est également le cas des autres types de références. Dans leur étude, ces auteurs concluent sur le fait que si le montage ne contient pas suffisamment d'électrodes, il faut tout de même éviter ce type de référence alors que si le nombre est suffisamment important (sans en préciser toutefois le nombre exact), le choix de la référence moyenne est pertinent. Cette conclusion, et la possibilité d'utiliser plus de soixante électrodes pour nos enregistrements électrophysiologiques, nous a conduits à choisir ce type de référence.

### 3.1.3 Notion de composante évoquée et techniques d'analyse

Comme déjà souligné, les déflexions qui constituent les PE se caractérisent par une polarité, une latence et une distribution topographique. L'activité neurophysiologique sous-jacente est supposée correspondre à certains traitements cognitifs. L'utilisation des PE a donc

pour objectif l'appariement des déflexions qui les composent aux traitements qu'elles représentent.

Dans ce cadre, il est nécessaire d'aborder le concept de composante évoquée qui ne possède pas de définition simple, universellement acceptée. La définition globale intègre essentiellement trois aspects fondamentaux, auxquels les divers auteurs attribuent une importance relative différente (Fabiani *et al.*, 1987 ; Rugg et Coles, 1995).

Le premier aspect de la composante se réfère aux caractéristiques spatio-temporelles des ondes obtenues. Une composante peut ainsi être décrite en termes de pics et de latence, qui permettent de définir les zones du scalp et la fenêtre temporelle de son activité maximale. Le deuxième aspect concerne la signification fonctionnelle de la composante, qui correspond aux modulations qu'elle subit en fonction des manipulations expérimentales. Le troisième aspect renvoie aux sources cérébrales qui génèrent cette composante. Ce troisième aspect est le plus difficile à mettre en évidence dans le cadre d'études utilisant les PE. En effet, alors que la haute résolution temporelle de l'EEG est indéniable, sa résolution spatiale est beaucoup plus faible. De plus, la relation entre l'activité électrique mesurée au niveau du scalp et l'activité des sources est très difficile à décrire. Il n'existe pas de solution unique et résoudre ce qu'on appelle « le problème inverse », i.e. trouver le générateur responsable de l'activité recueillie sur le scalp, fait appel à de nombreuses hypothèses *a priori*. Les approches existantes sont basées sur des efforts de modélisation qui se heurtent à la multiplicité des combinaisons de sources possibles pour une seule configuration électrique, enregistrée au niveau du scalp.

Ce qui précède conduit à considérer une définition de la composante essentiellement basée sur son aspect descriptif d'une part et sur ses caractéristiques fonctionnelles d'autre part. En effet, la majorité des définitions s'accorde sur le fait que chaque composante reflète des mécanismes qui contribuent de façon indépendante et contrôlable à la variance du tracé et que l'apparition ou les modulations de ces composantes dépendent de l'introduction de modifications dans la situation expérimentale. Ainsi, deux stratégies ont été principalement utilisées dans l'analyse des PE. La première, classique, consiste à déterminer les pics positifs et négatifs des déflexions du PE. La seconde est fondée sur la détermination statistique de groupes d'électrodes et de fenêtres temporelles d'intérêt (e.g., analyses en composantes principales, ACP ; analyses en composantes indépendantes, ACI).

### \* Analyse classique

Les techniques classiques d'extraction des PE reposent sur le fait que l'EEG moyenné consiste en une série de pics positifs et négatifs qui ont une latence typique. Il est donc possible de mesurer ces pics, leur latence et d'effectuer des analyses statistiques sur ces valeurs. Différents types de mesures et d'analyses sont détaillés par Hoormann *et al.* (1998), comme l'analyse de pics, la mesure moyenne de voltages dans une fenêtre temporelle donnée ou encore l'analyse de la différence entre deux PE obtenus dans deux conditions expérimentales différentes. Par exemple, l'analyse de pics peut se faire entre deux pics ou par rapport à une ligne de base (*baseline-to-peak*). Cette ligne de base est définie en moyennant les valeurs de voltage dans une fenêtre temporelle, généralement 100 millisecondes précédant l'apparition du stimulus, et en soustrayant cette valeur moyenne aux voltages obtenus après l'apparition du stimulus. De cette manière, les PE sont comparés par rapport à une ligne de base qui correspond à une activité cérébrale non liée à la tâche. Ce type d'analyse peut poser des problèmes dans le cas de composantes pouvant se superposer, comme la P3a et la P3b, mais elle reste très utilisée pour l'étude de composantes précoces comme la P100 ou la N170.

### \* Analyse en composantes principales (ACP)

Il existe des méthodes d'analyse statistique descriptives qui permettent, **sans hypothèse *a priori***, de synthétiser des données **sur la base de leur variabilité**. Ce sont les analyses factorielles qui ont pour objectif général la représentation optimale, selon différents critères, de plusieurs items caractérisés par un ensemble de variables descriptives. Parmi ces analyses factorielles, l'analyse en composantes principales (ACP) est une méthode d'analyse multivariée, descriptive et exploratoire. Elle fournit le moyen de condenser la représentation des données en conservant au mieux leur organisation globale. Elle a donc pour objectif de résumer les variables initiales à l'aide d'un plus petit nombre de variables synthétiques, les composantes principales, qui sont obtenues comme des combinaisons linéaires des variables initiales. Ses propriétés en font un outil intéressant pour la décomposition des PE (Chapman et McCrary, 1995 ; Dien *et al.*, 2005 ; Kayser et Tenke, 2003 ; Picton *et al.*, 2000 ; Pourtois *et al.*, 2008 ; Van Boxtel, 1998). L'utilisation de l'ACP n'est pas limitée aux composantes évoquées et peut servir à filtrer les données, dans le cas d'artefacts oculaires par exemple (Tiejun et Dezhong, 2006) ou dans des cas spécifiques de localisation de sources (Kayser et Tenke, 2006a, b).

Il est intéressant de remarquer que le débat sur la notion de composante a également été soulevé dans la littérature sur l'ACP (Picton *et al.*, 2000 ; Spencer *et al.*, 2001). Définir une composante évoquée comme un pic à un moment donné n'est plus considéré comme une définition satisfaisante, mais on préfère maintenant lui associer une fonction ou un processus psychologique. Les analyses factorielles, dont l'ACP, peuvent extraire des composantes dont la variabilité peut être liée à celle des conditions expérimentales (Skrandies, 1989). Ainsi, sans hypothèse *a priori*, l'ACP met en évidence les relations complexes entre un grand nombre de variables (le voltage à chaque point temporel pour une **ACP dite temporelle** et le voltage à chaque électrode pour une **ACP dite spatiale**) et les résume en termes de nouvelles variables dépendantes (les facteurs spatiaux ou temporels) qui sont équivalentes aux composantes enregistrées. De cette manière, l'ACP fournit une mesure de la contribution de chaque facteur aux PE observés et permet ainsi d'appliquer des tests statistiques ultérieurs pour mettre en évidence des différences statistiques entre les conditions expérimentales.

De manière simplifiée, l'ACP permet d'associer dans un même facteur des points qui covarient ensemble. Les fenêtres temporelles (ou les groupes d'électrodes) qui semblent se comporter de la même manière entre les participants, les conditions et les électrodes (ou le temps) vont être résumées dans un même facteur temporel (ou spatial). Ainsi, pour identifier les composantes, **l'ACP recherche les données hautement corrélées, au lieu de se focaliser arbitrairement sur des pics apparaissant sur les données comme dans les analyses conventionnelles.**

La première étape de l'ACP est constituée par le calcul de l'association entre chacune des variables. Le résultat de ce calcul est une matrice d'association symétrique dont la taille dépend du nombre de variables. Il existe différents types d'association entre les variables, et la plus souvent utilisée est la matrice de covariance. Par la suite, la matrice permet d'extraire les facteurs, qui sont des combinaisons linéaires des données originales. Cependant, un nombre infini de combinaisons linéaires peut potentiellement apparaître. L'application d'une rotation sur ces matrices a pour objectif de trouver la solution qui possède la structure la plus simple, en prenant pour critère qu'une variable doit avoir une relation plus importante avec un facteur plutôt qu'avec les autres. Il existe plusieurs procédures de rotation (Dien *et al.*, 2005) et la plus communément utilisée est la rotation varimax (Chapman et McCrary, 1995) qui fournit la structure la plus simple et des facteurs indépendants (orthogonaux). La rotation varimax aboutit au fait que la variance des poids factoriels au carré est la plus grande possible. Ainsi, cette rotation identifie les facteurs principaux dont la contribution relative aux données est soit grande,

soit petite, mais pas intermédiaire, ce qui minimise les possibles recouvrements temporels entre composantes différentes. De plus, les facteurs extraits sont indépendants les uns des autres ce qui est utile lorsqu'il s'agit de mettre en évidence des composantes spécifiquement associées à des variables expérimentales qui sont également supposées indépendantes. Il s'agit d'une limite dans l'exploration des générateurs sous-jacents des facteurs avec des algorithmes de localisation de sources (Makeig *et al.*, 2004) et d'autres rotations sont, dans ce cas, plus intéressantes (promax par exemple ; Dien *et al.*, 2005).

Chaque facteur est extrait par l'analyse en suivant un ordre hiérarchique : le premier facteur rend compte de la plus grande proportion de variance dans les données. Le facteur suivant est orthogonal au précédent et rend compte de la plus grande portion de la variance restante. Pour les PE, ce pourcentage chute rapidement après l'extraction des cinq ou six premiers facteurs qui rendent généralement compte de 90 à 95 % de la variance totale. Il est vrai que les facteurs successifs expliquent de moins en moins de variance dans les données mais cela n'implique pas que la part de variabilité qu'ils expliquent n'est pas pertinente. En effet, il faut rappeler que la pertinence naît des variations introduites par les conditions expérimentales, même si ces variations ne représentent pas une part importante dans la variance globale des données.

Plusieurs auteurs ont souligné des problèmes inhérents à l'utilisation systématique de l'ACP notamment des biais liés à la variabilité des latences (Chapman et McCrary, 1995) ou encore à la mauvaise attribution de variance (Beauducel et Debener, 2003 ; Chapman et McCrary, 1995 ; Dien, 1998b ; Wood et McCarthy, 1984). Mais ces restrictions ne sont pas spécifiques de l'ACP et plusieurs auteurs soulignent que l'analyse classique est tout autant soumise à ces différents biais (Beauducel et Debener, 2003 ; Chapman et McCrary, 1995 ; VanBoxtel, 1998).

### 3.1.4 L'ACP spatio-temporelle

L'ACP spatio-temporelle (ACPst) va permettre de décomposer les PE dans deux dimensions, l'espace et le temps. Elle consiste en deux ACP successives, l'une spatiale, l'autre temporelle, la rotation appliquée dans les deux cas étant une rotation varimax. Le choix d'effectuer d'abord une ACP spatiale (ACPs) est arbitraire et se base sur le fait qu'une distribution spatiale est relativement stable alors que, temporellement, la variabilité est beaucoup plus importante (Dien, 1998b ; Donchin *et al.*, 1978). Les données sont représentées dans un espace qui contient autant de dimensions que d'électrodes, et **l'ACP spatiale peut être envisagée comme**

une manière d'identifier les groupes d'électrodes qui se comportent de la même manière (Spencer *et al.*, 2001). L'ACP permet d'obtenir des **facteurs spatiaux (FS)** dont nous pouvons visualiser l'activité en cartographiant les poids factoriels ; nous avons vu qu'ils correspondent aux corrélations entre les variables originelles (les électrodes) et le facteur obtenu.

Nous avons également vu que la contribution de chaque facteur était mesurable à l'aide des scores du facteur qui peuvent être représentés graphiquement comme des séries temporelles pour chaque condition et chaque sujet. Ils peuvent donc être ensuite moyennés pour représenter l'activité temporelle associée à un facteur spatial (figure 3.4).

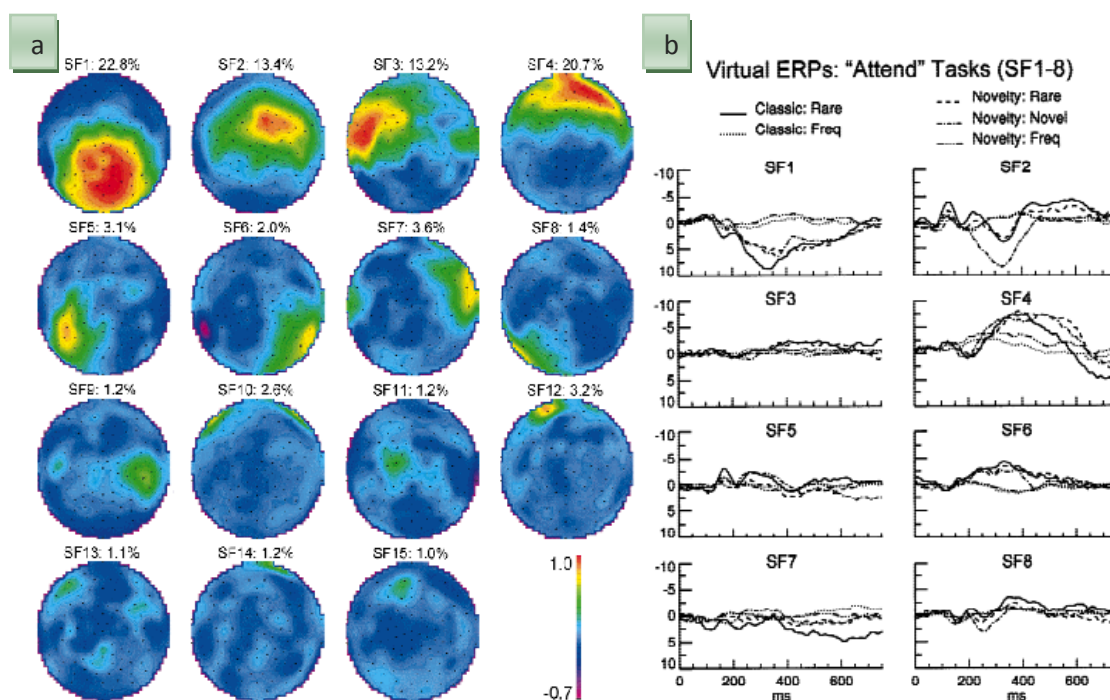


Figure 3.4. a) Cartes topographiques des poids factoriels des FS extraits par une ACP spatiale. Le pourcentage de variance expliquée par ces FS est également indiqué. b) Grand moyennage des scores des FS (PE virtuels) aux différents types de stimulus dans une tâche particulière. Les FS sont notés de 1 à 8 et les scores de ces FS sont représentés, sans unité, sur l'axe des ordonnées (Issue de Spencer *et al.*, 2001).

Une fois que la dimension spatiale des données a été réduite par l'ACP spatiale, l'ACP temporelle sur les scores des facteurs spatiaux permet de réduire leur dimension temporelle. Les scores des **facteurs temporels (FT)** obtenus mesurent la contribution de chaque facteur temporel à chaque observation et représente ainsi des mesures de l'activité des PE qui permettront de tester les hypothèses expérimentales.

A notre connaissance, une seule étude a utilisé l'ACPst pour explorer des modulations de composantes évoquées liées au contenu émotionnel des stimuli, celle d'Hot *et al.* (2006). Ces auteurs ont présenté à deux populations différentes, française et japonaise, des images de l'IAPS constituées en trois groupes, plaisant, neutre et déplaisant. Les auteurs extraient à l'aide de l'ACP spatiale trois facteurs spatiaux d'intérêt, le premier correspondant à une activité fronto-centrale, le second à une activité pariéto-occipitale et le troisième à une activité plutôt frontale. L'ACP temporelle permet d'extraire cinq facteurs temporels correspondant à cinq fenêtres temporelles d'intérêt. Ainsi, les auteurs mettent en évidence dans la première fenêtre temporelle (autour de 120 ms) un effet du contenu émotionnel au niveau fronto-central et occipital. Ils montrent également un effet émotionnel dans la deuxième fenêtre temporelle (autour de 200 ms) au niveau fronto-central. De plus, ils mettent en évidence un effet émotionnel dans une fenêtre plus tardive (autour de 300 ms) au niveau occipital et frontal. La topographie, la fenêtre d'activité et la sensibilité au contenu affectif des images de la première composante permettent aux auteurs de suggérer qu'elle correspond à un complexe P1/N1. Comme il n'y a pas d'interaction avec l'origine culturelle des participants, les auteurs concluent que l'allocation de ressources attentionnelles précoces n'est pas influencée par la culture des participants. A l'inverse, il existe une interaction sur la dernière composante que les auteurs, du fait de sa topographie et de sa latence, associent à une composante tardive, la LPC (*late positive complex*). Au final, de manière cohérente avec des études précédentes, les auteurs montrent ainsi une modulation de composantes évoquées par le contenu émotionnel des images à l'aide de la technique de l'ACPst.

## 3.2 PE et traitement émotionnel

Historiquement, les premières études consacrées à la modulation des composantes évoquées par le contenu affectif de stimulations remontent aux années 1960. Ainsi, Lifshitz (1966) suggère que des images plaisantes (érotiques) et déplaisantes (photographies d'ulcères de la jambe) déclenchent une composante positive entre 350 et 450 ms. Malheureusement, l'auteur ne donne qu'une description qualitative des ondes EEG et fait très peu de commentaires sur les relations entre le contenu affectif des images et les ondes obtenues. Begleiter *et al.* (1967, 1969) ont montré des différences d'amplitude entre des composantes générées par des flèches de différentes orientations, associées auparavant, lors d'une procédure de conditionnement, avec des mots plaisants, neutres ou déplaisants. Les auteurs mettent également en évidence le rôle de l'implication des participants dans la tâche puisqu'ils montrent que les stimuli associés aux mots neutres engendrent de plus grandes amplitudes si les participants sont naïfs par rapport aux buts



de l'expérience alors qu'il n'y a pas de modulation affective si les participants ont été au préalable informés des procédures de conditionnement.

Ces études, malgré leurs faiblesses méthodologiques (mesures pic à pic, faible nombre d'électrodes, petit nombre d'essais) permettent déjà de supposer l'existence de modulations des composantes évoquées en fonction du contenu émotionnel des stimulations et de la pertinence de ces dernières pour la tâche et pour le sujet.

De nombreuses recherches ont donc par la suite exploré ces modulations à l'aide des PE. Ces travaux ont utilisé différents supports expérimentaux, mots, images de scènes complexes ou visages. Plusieurs banques regroupant des items d'un même support ont été construites et publiées : l'International Affective Picture System (Lang *et al.*, 2005) pour les scènes complexes, et la Face Action Coding System (FACS, Ekman et Friesen, 1976), la Karolinska Directed Emotional Face (KDEF, Lundqvist *et al.*, 1998) et la « NimStim » (MacBrain Face Stimulus Set, Tottenham *et al.*, 2002) pour les visages. Nous avons donc choisi d'aborder ces études en les présentant suivant le type de support utilisé, scènes complexes ou visages, et suivant l'ordre d'apparition ou de modulation des composantes.

### 3.2.1 Composantes générées par des scènes complexes

Cette section présente les différents travaux sur la modulation émotionnelle des PE, lors de la présentation d'images de scènes complexes, majoritairement issues de l'IAPS (voir la revue d'Olofsson *et al.*, 2008).

#### \* *Composantes précoces (P100, EPN, N100)*

Lors du traitement d'une stimulation visuelle, une déflexion positive maximale au niveau occipital est évoquée entre 100 et 150 ms après l'occurrence de la stimulation (Hopf et Mangun, 2000). Cette déflexion est appelée P100 (ou P1). Elle est souvent associée à une déflexion négative qui la suit et qu'on nomme N100 (ou N1). La P100 serait ainsi le reflet du traitement sensoriel précoce au niveau du cortex extrastrié et serait influencée par des modulations corticales en retour (top-down) comme le suggère l'influence de l'attention sélective sur cette composante (Clark *et al.*, 1995 ; Clark et Hillyard, 1996 ; Vogel et Luck, 2000). Il s'avère que les composantes P1 et N1 sont également très sensibles aux caractéristiques physiques des stimuli,

telles que la couleur (Taylor, 2002), la complexité des images (Bradley *et al.*, 2007) et les fréquences spatiales (Baas *et al.*, 2002 ; Heslenfeld *et al.*, 1997).

Une série de travaux récents met en évidence une relation entre des traitements sensoriels précoces et des modulations de type émotionnel (Carretié *et al.*, 2004 ; Delplanque *et al.*, 2004 ; Schupp *et al.*, 2003a, b ; Smith *et al.*, 2003). Keil *et al.* (2001) rapportent ainsi, pour la P1 et la N1, une plus grande amplitude pour les stimulations émotionnelles que pour les neutres. Dans le même sens, et lors d'une tâche de discrimination émotionnelle, Smith *et al.* (2003) ont montré que des cibles émotionnelles, comparées à des neutres, déclenchent des amplitudes plus importantes au niveau de la P100. De plus, parmi les stimulations émotionnelles, ces auteurs montrent une plus grande activité en réponse aux images déplaisantes, ce qui est en accord avec le concept de biais de négativité décrit par d'autres études (Cacioppo et Gardner, 1999 ; Carretié *et al.*, 2004).

Alors que la P100 semble principalement sensible aux variations visuospatiales de l'attention, la N100 reflèterait également d'autres traitements d'ordre attentionnel, comme ceux impliqués dans la discrimination visuelle (Vogel et Luck, 2000). De plus, plusieurs études ont mis en évidence une sensibilité de cette composante à la répétition des stimuli (Bruin *et al.*, 2000 ; Kenemans *et al.*, 1989). Dans une expérience visant à explorer l'habituation attentionnelle en réponse à des stimuli émotionnels, Carretié *et al.* (2003) ont montré une résistance à l'habituation plus importante pour les images déplaisantes par rapport aux autres images, plaisantes et neutres. Cette configuration est une nouvelle manifestation du biais de négativité et les auteurs suggèrent que les images déplaisantes ont une plus grande capacité à capter les ressources attentionnelles, ce qui réduit le phénomène d'habituation spécifiquement pour ce type de stimuli.

Des modulations émotionnelles ont également été trouvées sur des fenêtres temporelles un peu plus tardives lorsque les images émotionnelles apparaissent de manière déviante dans un paradigme *oddball* (150-160 ms ; Delplanque *et al.*, 2004). Schupp *et al.* (2003a) présentent des images déplaisantes, neutres et plaisantes que les participants doivent catégoriser à la fin de leur présentation. Les auteurs mettent en évidence des négativités plus importantes au niveau temporo-occipital pour les images émotionnelles par rapport aux neutres au niveau de la pente négative de la P100 (ils appellent cette négativité la Négativité Postérieure Précoce : *Early Posterior Negativity*, EPN). Il est intéressant de noter que ces auteurs ont reproduit leur résultat

dans une expérience similaire, dans des conditions implicites au cours desquelles l'attention des participants n'était pas dirigée vers le contenu affectif des images (Schupp *et al.*, 2003b).

Au total, ces études suggèrent que les images émotionnelles, en particulier déplaisantes modulent les traitements sensoriels précoces ; cette modulation serait le reflet d'une attribution supplémentaire de ressources attentionnelles aux stimulations émotionnelles, et pourrait se mettre en place de manière automatique (Cacioppo *et al.*, 1999 ; Öhman et Mineka, 2001).

#### \* *Composantes intermédiaires (P200, N200)*

Les composantes évoquées entre 200 et 300 ms reflètent généralement des processus de discrimination précoce des stimuli et des traitements de sélection de réponses (Di Russo *et al.*, 2006). Parmi ces composantes, nous pouvons distinguer la P200 et la N200. La P200 est une composante mal connue car les conditions expérimentales nécessaires à sa formation ne sont pas clairement identifiées. Pourtant, cette composante semble très sensible aux variations de l'attention (Crowley et Colrain, 2004 pour une revue). Elle semble également sensible au contenu affectif des images (Carretié *et al.*, 2001, 2004 ; Junghöfer *et al.*, 2001). Carretié *et al.* (2001) ont ainsi présenté des paires d'images plaisantes, neutres et déplaisantes qui étaient identiques (condition concordante) ou différentes (condition non concordante). Les participants doivent répondre « oui » lorsque les images concordent et « non » lorsque ce n'est pas le cas. Les auteurs mettent en évidence des amplitudes plus importantes pour la P200 en réponse aux stimulations déplaisantes par rapport aux stimulations neutres et plaisantes. Une autre étude (Carretié *et al.*, 2004) montre également une composante P200 avec des amplitudes maximales observées au niveau pariéto-occipital, plus importantes en réponse à des images déplaisantes, activatrices, préalablement annoncées par une amorce. Junghöfer *et al.* (2001) ont présenté à 12 participants des séquences très rapides d'images issues de l'IAPS, chaque image étant présentée pendant 200 (présentation très rapide) ou 333 ms (présentation rapide). Les images se distinguaient selon leur contenu, très ou peu activateur, et une image très activatrice était toujours suivie d'une image peu activatrice (et inversement). Les auteurs mettent en évidence des modulations émotionnelles sur deux composantes qui présentent des amplitudes plus importantes en réponse aux images plus activatrices : la première est une composante positive qu'ils associent à la P200 ; la seconde, de polarité négative, apparaît 260 ms après l'apparition du stimulus (N260).

L'amplitude de la N200 s'accroît en présence d'informations et de réponses conflictuelles et elle signalerait dans quelle mesure le contrôle attentionnel est requis. Elle pourrait ainsi refléter un mécanisme d'entrée dans le cortex frontal à travers lequel les informations saillantes accèdent aux systèmes de contrôle cognitif (Dennis et Chen, 2007 ; Nieuwenhuis *et al.*, 2004 ; Van Veen et Carter, 2002). Carretié *et al.* (2004) mettent en évidence, dans un paradigme *oddball* dans lequel les participants voient passivement les images émotionnelles, une négativité moins importante pour les stimuli déplaisants par rapport aux neutres. À l'aide d'une analyse de sources, ces auteurs placent l'origine de cet effet dans le cortex cingulaire antérieur et suggèrent que la N200 qu'ils mettent en évidence pourrait correspondre à la N2b obtenue lors de stimulations auditives. Cette composante représenterait temporellement la frontière entre les phases automatique et contrôlée de l'orientation spatiale (Näätänen et Gaillard, 1983; Näätänen et Picton, 1987).

En résumé, les composantes dites intermédiaires montrent des variations en fonction des processus attentionnels, de la valeur et de l'intensité affective des stimulations. Elles semblent de cette manière témoigner du rôle de l'attention sélective dans la capture des éléments saillants de l'image.

#### \* Composantes tardives (P300, onde tardive)

Parmi les composantes tardives classiquement décrites, nous pouvons distinguer plus particulièrement la P300 et l'onde lente (slow wave).

La P300 est souvent obtenue dans des paradigmes *oddball*, encore nommés paradigmes discordants, dans lesquels deux stimuli qui diffèrent par un paramètre physique apparaissent avec des probabilités contrastées (Hansenne, 2000a, b). Elle peut également être obtenue après des présentations simples de stimulus (Katayama et Polich, 1996). Elle reflèterait la mise à jour des schémas internes à la suite de la présentation d'une nouvelle information et traduirait donc l'adaptation de la mémoire de travail aux données de l'environnement (Donchin et Coles, 1988). Son amplitude est en relation avec un grand nombre de variables cognitives comme la probabilité du stimulus, l'attention du sujet, le type de réponse, et la valeur affective du stimulus (Delplanque *et al.*, 2004, 2005 ; Keil *et al.*, 2002 ; Schupp *et al.*, 2000).

Dans les fenêtres temporelles les plus tardives d'un PE moyen, il est fréquent de trouver une composante évoquée plus positive pour les images activatrices (*slow wave* ou onde tardive,

Cuthbert *et al.*, 2000 ; Keil *et al.*, 2002 ; Olofsson et Polich, 2007 ; Palomba *et al.*, 1997 ; Schupp *et al.*, 2000). L'onde tardive serait impliquée dans la formation des traces mnésiques (Dolcos et Cabeza, 2002 ; Palomba *et al.*, 1997). Dans cette dernière étude, les auteurs montrent que des images activatrices engendrent des composantes tardives, dont la P300, plus positives ; ils observent aussi que ces composantes sont associées à un meilleur rappel de ces images activatrices. Enfin, Carretié *et al.* (2006) montrent l'augmentation d'une composante tardive pour des images déplaisantes lors d'une tâche de discrimination implicite, qui ne portait pas sur le contenu affectif des images. Par une technique de localisation de sources, les auteurs placent l'origine de cet effet dans le gyrus précentral gauche et spéculent sur l'implication d'un biais moteur engendré par les images déplaisantes.

En résumé, ces études montrent que le contenu affectif des images module les amplitudes des composantes évoquées dans des fenêtres temporelles précoces, intermédiaires et tardives ; ces composantes sont le reflet des différentes étapes de traitement des images au cours desquelles interagissent leur coloration affective et les processus attentionnels mis en jeu lors de la tâche.

### 3.2.2 Composantes générées par des visages

Un grand nombre d'études utilisant les PE et consacrées au traitement des visages s'est focalisé sur une composante négative apparaissant environ 170 ms après la présentation d'un visage, la N170. Le traitement des visages implique aussi d'autres composantes, plus précoces et plus tardives. Ainsi, les composantes précoces comme la P100 (Herrmann, 2005 ; Itier et Taylor, 2002, 2004a, b) et la N170 (Bentin *et al.*, 1996 ; George *et al.*, 1996 ; Goffaux *et al.*, 2003 ; Rossion *et al.*, 2000 ; Taylor *et al.*, 2001) seraient le reflet de l'analyse structurelle des visages. Les composantes tardives reflèteraient la catégorisation et l'attention à des informations pertinentes telles que l'expression émotionnelle, le genre ou l'identité. Ces composantes tardives pourraient également être modulées par la nature de la tâche dans laquelle est impliqué le participant. De plus, les interactions entre la structure et le contenu émotionnel des visages ont été explorées à l'aide de différentes expressions faciales dont la peur, la colère, la joie, la surprise ou encore le dégoût, et ont montré des résultats contradictoires.

\* *Composantes précoces (C1, P1)*

Un nombre important d'études a montré que des modulations émotionnelles pouvaient avoir lieu au niveau de composantes précoces, dès les 100 premières ms suivant l'apparition d'un visage (Batty et Taylor, 2003 ; Eger *et al.*, 2003 ; Eimer et Holmes, 2002 ; Pizzagalli *et al.*, 1999 ; Pourtois *et al.*, 2004 ; Streit *et al.*, 2003 ; Vuilleumier et Pourtois, 2007).

Eimer et Holmes (2002) ont présenté de manière séquentielle des visages neutres, de peur et des images de maisons ; la tâche des participants consistait à détecter toute répétition de deux stimuli consécutifs. Etant donné que l'inversion des visages perturbe la reconnaissance des expressions faciales (DeGelder *et al.*, 1997 ; Searcy et Bartlett, 1996), la moitié des visages était présentée inversée afin de distinguer les effets émotionnels des effets structurels des visages sur les composantes. Les auteurs mettent en évidence une positivité accrue pour les visages de peur par rapport aux neutres, dès 120 ms, au niveau d'électrodes fronto-centrales. Il faut d'ailleurs noter que ces effets émotionnels sont diminués lorsque les visages sont inversés. Pourtois *et al.* (2004) ont présenté des paires de visages, neutres et émotionnels (joie, peur), à 14 participants dont la tâche était de discriminer l'orientation de barres apparaissant après les visages. Les auteurs mettent en évidence des modulations émotionnelles sur la composante C1, aux alentours de 90 ms, avec des amplitudes plus importantes pour les visages de peur que pour ceux de joie. Cette composante est liée à l'activité des aires striées et se distingue de la P100 lorsque les stimuli sont présentés dans le champ visuel supérieur (Clark *et al.*, 1995).

Dans une étude explorant les corrélats électrophysiologiques de la présentation de six expressions faciales (colère, joie, peur, surprise, dégoût, surprise), Batty et Taylor (2003) mettent en évidence un effet émotionnel sur l'amplitude de la P1 (94ms) qui est moins importante pour les visages neutres que pour ceux exprimant la surprise.

Ces effets précoces sont également présents lorsque les auteurs utilisent, non plus des photographies de visages mais des représentations schématiques de ces visages. Ainsi, Eger *et al.* (2003) montrent des différences dans la distribution topographique de l'activité des PE aux alentours de 85 ms en réponse aux visages schématisant l'expression de peur et ceux schématisant l'expression de joie ou une expression neutre (figure 3.5).



Figure 3.5. Représentations schématiques des expressions de peur, neutre et de joie utilisées dans l'étude d'Eger *et al.*, 2003.

Nous avons déjà évoqué l'influence des fréquences spatiales sur le traitement précoce des informations émotionnelles, en IRMf avec des visages (Vuilleumier *et al.*, 2003), et en PE avec des scènes complexes (Alorda *et al.*, 2007 ; Carretié *et al.*, 2007). Une étude de Pourtois *et al.* (2005) corrobore les résultats trouvés par Vuilleumier *et al.* (2003) avec des visages constitués uniquement de fréquences spatiales basses ou hautes. Pourtois *et al.* (2005) utilisent des images hybrides, constituées d'un visage composé uniquement de fréquences spatiales basses ayant une expression de peur ou neutre sur lequel se superpose le même visage, avec la même expression, mais composé uniquement de fréquences spatiales hautes. L'un des deux visages constituant l'hybride est inversé, ce qui, du fait des temps de présentation utilisés dans cette expérience (250 ms), empêche sa perception consciente. De cette manière, les auteurs construisent quatre groupes de visages hybrides consciemment perçus dont les caractéristiques physiques sont semblables (2 expressions émotionnelles, peur ou neutre, sur 2 types de visages, présentant uniquement des fréquences spatiales hautes ou basses). Les auteurs mettent en évidence une augmentation des amplitudes de la P1 (130 ms après l'apparition du stimulus) en réponse à des visages de peur mais uniquement dans le cas des visages « basses fréquences ». Il est d'ailleurs intéressant de noter que cette procédure n'évoque pas de N170 ce qui suppose que l'utilisation de visages hybrides interrompt l'analyse structurelle des visages liée à la N170.

Ces résultats suggèrent donc une modulation de composantes évoquées précoces (C1, P1) par des visages émotionnels, en particulier négatifs. Les données obtenues semblent indiquer l'implication de générateurs situés dans les aires extrastriées, responsables de l'apparition de ces composantes. Une telle modulation pourrait refléter une augmentation de ressources attentionnelles envers les visages émotionnels et des interactions au niveau du cortex visuel entre l'analyse structurelle des visages et le traitement de leur expression émotionnelle.

#### \* *La composante N170*

La plupart des auteurs s'accordent sur le fait que le gyrus fusiforme, localisé dans le cortex inféro-temporal, est une structure spécialisée dans l'analyse des visages. De même, la composante N170, présentée plus haut, semble le reflet de cette analyse spécifique (Bentin *et al.*, 1996 ; George *et al.*, 1996). La N170 traduirait l'encodage perceptuel et de catégorisation des visages (Eimer, 2000), et correspondrait à l'étape d'analyse structurelle des visages dans les modèles cognitifs (Bruce et Young, 1986). Ainsi, certaines études ne mettent pas en évidence de modulations émotionnelles sur la N170 (Eimer et Holmes, 2002, 2007 ; Hermmann *et al.*, 2002 ;

Krolak-Salmon *et al.*, 2001), contrairement à d'autres (Batty et Taylor, 2003 ; Campanella *et al.*, 2002 ; Eger *et al.*, 2003 ; Pizzagalli *et al.*, 2002 ; Rossignol *et al.*, 2005).

Nous avons déjà évoqué les études de Batty et Taylor (2003) ainsi que celles d'Eger *et al.* (2003) dans le cadre des modulations précoces liées au contenu affectif des visages. Ces modulations sont associées dans ces études à des modulations de la N170. En présentant des visages avec six expressions différentes, Batty et Taylor (2003) montrent des différences de latence de la N170 avec une apparition significativement plus tardive pour les visages de peur, de dégoût et de tristesse par rapport aux visages neutres, joyeux et de surprise. De même, les amplitudes de la N170 sont significativement plus négatives pour les visages de peur par rapport aux autres visages. Les auteurs interprètent l'augmentation de latence pour des expressions négatives comme le reflet d'une intégration plus longue des informations liées au contenu émotionnel des visages au niveau du gyrus fusiforme. Si la N170 présente des amplitudes plus importantes pour les visages de peur, cela impliquerait que l'activité du gyrus fusiforme évoquée par cette expression a été augmentée, ce qui pourrait traduire une intégration des informations plus longue, à l'origine de l'apparition plus tardive de la N170 pour cette expression émotionnelle. L'étude d'Eger *et al.* (2003) montre également une plus grande activité électrophysiologique en réponse à des visages schématisés négatifs, au niveau d'une composante apparaissant aux alentours de 160 ms et qu'ils associent à la N170.

Pizzagalli *et al.* (2002) ont présenté à 18 participants des visages qu'ils devaient regarder passivement, sans avoir à effectuer une tâche particulière. A la suite de l'enregistrement, les participants devaient évaluer les visages sur une échelle de 0 à 10 selon qu'ils les appréciaient ou non, permettant ainsi de construire trois groupes de visages : neutres, appréciés ou aversifs. Les auteurs mettent en évidence une amplitude plus importante de la N170 pour les visages appréciés par rapport aux autres types de visages. Cette modulation était précédée par des différences d'amplitude entre visages appréciés et aversifs, apparaissant dès 112 ms dans les régions postérieures. Il est intéressant de noter que les auteurs trouvent également des variations selon l'hémisphère cérébral impliqué car la N170 est plus importante au niveau d'électrodes situées dans l'hémisphère droit par rapport à celles localisées dans l'hémisphère gauche, en accord avec l'idée admise d'un traitement préférentiel des visages dans l'hémisphère droit (Benton, 1990).



Au total, ces données suggèrent donc une interaction entre le traitement structurel des visages et le traitement de leur contenu affectif. De plus, cette interaction ne semble pas spécifique d'une expression puisqu'elle apparaît pour des visages de peur (Campanella *et al.*, 2002), de dégoût et de joie (Ashley *et al.*, 2004).

*\* Composantes intermédiaires (P200, EPN)*

Les composantes évoquées précocement permettent de différencier le contenu affectif et neutre des visages. Cette différenciation persiste au niveau de composantes plus tardives, qui apparaissent entre 200 et 300 ms (Ashley *et al.*, 2004 ; Sato *et al.*, 2001 ; Schupp *et al.*, 2004).

Ainsi, Ashley *et al.* (2004) ont présenté des visages joyeux, neutres, de peur et de dégoût à 16 sujets. Un deuxième groupe d'images était formé avec les mêmes visages mais inversés pour distinguer les effets liés à la configuration du visage et ceux liés à leur contenu émotionnel. Les auteurs mettent ainsi en évidence des modulations émotionnelles sur la N170 (en interaction avec l'orientation des visages) et sur une composante positive, maximale aux alentours de 200 ms après l'apparition du stimulus, au niveau d'électrodes fronto-centrales. Pour cette dernière composante, les auteurs l'associent à une P200 et montrent une augmentation de son amplitude en réponse à des visages de peur par rapport à ceux de joie.

Sato *et al.* (2001) présentent à 12 sujets des visages exprimant la joie, la peur ou sans expression qu'ils doivent catégoriser selon le genre des visages. Les auteurs ont observé des amplitudes plus négatives pour les visages émotionnels que pour les neutres au niveau d'une composante négative apparaissant aux alentours de 270 ms après l'apparition du visage (N270). À l'aide d'une analyse en composantes indépendantes (ACI), les auteurs mettent en évidence une modulation émotionnelle de l'activité électrophysiologique au niveau de sites temporo-postérieurs et suggèrent des interactions entre l'amygdale et les aires visuelles.

Schupp *et al.* (2004) présentent des visages amicaux, neutres ou menaçants de différentes orientations et les participants doivent les regarder passivement. Ils mettent en évidence des négativités plus importantes en réponse aux visages menaçants environ 200 ms après leur présentation, au niveau de sites temporo-postérieurs. Les auteurs associent ces modulations à l'EPN qu'ils ont déjà décrite avec des images complexes.

En résumé, les composantes dites intermédiaires montrent des variations en fonction de la valeur affective des stimulations, généralement au niveau occipito-temporal. Elles semblent de cette manière témoigner du rôle de l'expression faciale émotionnelle dans l'augmentation des ressources attentionnelles vers des stimuli particulièrement pertinents pour l'individu.

*\* Composantes tardives (P300, LPP)*

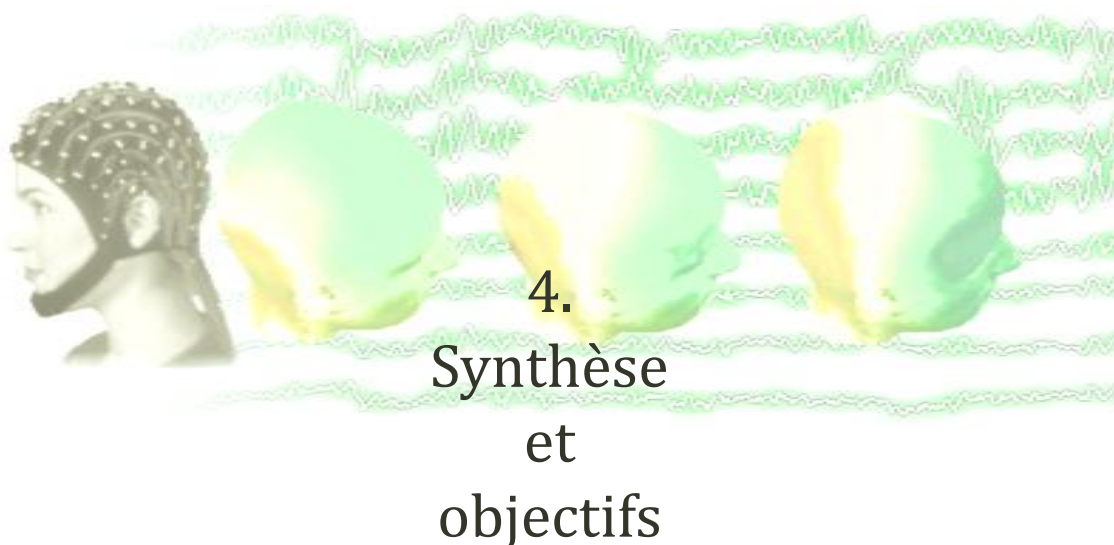
Des modulations émotionnelles apparaissent également au niveau de composantes évoquées plus tardives telles que la P300 ou la composante positive tardive (*Late Positive Potential, LPP*) au niveau centro-pariétal (Ashley *et al.*, 2004 ; Campanella *et al.*, 2002 ; Carretié *et al.*, 1995 ; Krolak-Salmon *et al.*, 2001 ; Marinkovic et Halgren, 1998 ; Schupp *et al.*, 2004).

Dans l'étude déjà citée, Ashley *et al.* (2004) mettent en évidence deux résultats importants. Le premier concerne l'existence d'une négativité spécifique à l'expression de dégoût, aux alentours de 300 ms après l'apparition de la stimulation, au niveau temporo-occipital. La spécificité de cette composante est cohérente avec d'autres études qui ont montré l'existence d'une structure spécialisée dans l'analyse de cette expression, l'insula (Calder *et al.*, 2000a). Le second résultat correspond à la mise en évidence d'une interaction entre le traitement émotionnel et l'orientation des visages. Alors qu'ils ne montrent pas de différences sur les visages présentés dans la bonne orientation, ils trouvent des différences lorsque les visages sont inversés, contrairement aux résultats obtenus lors d'une étude similaire conduite par Eimer et Holmes (2002). Les auteurs suggèrent que la présentation d'un nombre plus important d'expressions faciales a entraîné les participants à porter plus d'attention sur les visages inversés. De cette manière, les auteurs interprètent la LPP comme le reflet de processus attentionnels plutôt qu'émotionnels. Dans l'étude précédemment décrite, Schupp *et al.* (2004) mettent également en évidence des amplitudes plus importantes sur la composante positive tardive lorsque des visages menaçants sont présentés (entre 400 et 500 ms). Les auteurs interprètent ce résultat comme le maintien d'un traitement accru dédiés aux mêmes visages.

Enfin, Marinkovic *et al.* (1998) montrent également, en présentant des visages de joie et de tristesse, des amplitudes plus importantes pour ces visages que pour des visages neutres sur une composante tardive comprise entre 270 et 540 ms, au niveau temporo-occipital, qu'ils associent également à la LPP.

En conclusion, ces résultats suggèrent des interactions entre les traitements émotionnels et l'analyse des visages. La variabilité des tâches utilisées et des conditions d'attention des participants au contenu affectif des images semble influencer les résultats sur certaines composantes. Bien que les données ne soient pas toutes cohérentes sur le codage automatique de l'expression faciale émotionnelle (Marinkovic *et al.*, 1998 vs Sato *et al.*, 2001), les études révèlent globalement une influence des informations émotionnelles sur les différentes étapes du traitement des visages.





#### \* Voies visuelles

Nous avons montré l'existence de deux voies visuelles qui codent des caractéristiques particulières des éléments situés dans le champ visuel. La première, la voie P, se base préférentiellement sur les fréquences spatiales élevées et les informations chromatiques ; elle permet d'aboutir à une représentation détaillée et colorée de l'élément perçu. Fonctionnellement, cette voie permettrait, par son extension au niveau de la voie ventrale, son identification. La seconde, voie M, traite majoritairement les fréquences spatiales basses et les fréquences temporelles élevées, et génère une représentation en basse résolution, basée sur des caractéristiques plus grossières telle que la forme. La capacité de la voie M à traiter le mouvement et son association à la voie dorsale lui permettent d'assurer la localisation d'un objet dans le champ visuel. Ensemble, ces voies participent à l'émergence de représentations corticales de la réalité visuelle, basées sur les caractéristiques particulières du signal.

Dans l'analyse des informations visuelles, il est possible de distinguer deux types de vision : la vision centrale (VC) et la vision périphérique (VP). La VC traite les informations situées au centre du champ visuel, et par son association avec la voie P, permet une analyse fine et détaillée des éléments qui s'y trouvent. La VP examine les informations situées en périphérie du champ visuel et, du fait de sa liaison avec la voie M, résulte en une représentation moins nette des éléments perçus. De ce fait, la VC permet les meilleures performances comportementales

dans les paradigmes expérimentaux dédiés à l'exploration de la vision, ce qui a abouti à une relative méconnaissance des capacités de la VP dans des conditions écologiques.

#### \* Vision et émotion

Il est également établi que les informations visuelles subissent un traitement préférentiel en rapport avec leur capacité variable à mobiliser les ressources attentionnelles, c'est-à-dire en fonction de leur caractère plus ou moins saillant. Dans ce cadre, les informations émotionnelles ont une pertinence remarquable pour l'individu dans la mesure où elles ont été associées, au cours de l'évolution, à des comportements liés à la survie ou au bien-être, tels que des comportements d'évitement ou d'approche. Quel que soit leur support (mots, visages, scènes naturelles), les informations visuelles émotionnelles sont souvent associées à une analyse plus approfondie que celle consacrée aux informations sans contenu affectif. Cet avantage dans la sélection et le traitement des informations visuelles émotionnelles a été décrit dans les études d'imagerie cérébrale, et en particulier à l'aide de la technique des PE qui, par sa haute résolution temporelle, permet de rendre compte de la rapidité de l'extraction des caractéristiques affectives des stimuli.

#### \* Vision périphérique et émotion

En dépit du traitement privilégié dédié aux informations visuelles émotionnelles d'une part et du fait que les performances visuelles diffèrent entre VC et VP d'autre part, aucune recherche n'a exploré l'existence d'un traitement émotionnel en VP. Certes, quelques études ont présenté des images légèrement excentrées (Kayser *et al.*, 1997, 2000 ; Pizzagalli *et al.*, 1999), en particulier dans le cadre d'une spécialisation hémisphérique des informations émotionnelles (Davidson, 1995 ; Etcoff, 1989 ; Gainotti, 1989 ; Heller, 1993 ; Tucker, 1981). Toutefois, les excentricités explorées ne permettent pas d'évoquer des traitements associés à la perception des informations émotionnelles en VP.

Des études sur les mouvements oculaires montrent que les informations saillantes dans une scène peuvent être extraites même si elles sont excentrées, ce qui permet de guider l'exploration de cette scène vers ses éléments pertinents (Henderson *et al.*, 1999 ; Rayner et Pollatsek, 1992). Dans ce cadre, et sur la base de la saillance particulière des informations émotionnelles, une étude récente (Calvo et Lang, 2005) a analysé les limites du traitement émotionnel au-delà des recherches classiques en hémichamp, en présentant les images, selon les

termes des auteurs, en vision parafovéale. Dans une première expérience, les auteurs présentent aux participants des paires d'images constituées d'une image émotionnelle et d'une image neutre, à 10° d'excentricité, de part et d'autre d'un point de fixation central. Ils mettent en évidence que la première fixation se fait plus souvent du côté de l'image émotionnelle, en accord avec une autre étude de la même équipe (Nummenmaa *et al.*, 2006). Etant donné que les différences perceptuelles entre images neutres et émotionnelles ont été minimisées, ils suggèrent que le contenu affectif des images était responsable de cette première fixation. Les auteurs ont ensuite montré, dans une série d'expériences, que les images émotionnelles étaient également mieux reconnues que les images neutres dans des tâches de reconnaissance suivant leur présentation, y compris lorsque le temps d'affichage des images n'était que de 150 ms. Enfin, par la mise en place d'une tâche de rappel, cette étude pose la question de la nature des informations extraites par la vision parafovéale. Les auteurs concluent que les informations extraites en vision parafovéale sont très précises et que le contenu émotionnel des images permet de rassembler les ressources attentionnelles pour un meilleur traitement.

Cette conclusion des auteurs est cohérente avec le fait que les images présentées à 10° d'excentricité, recrutent encore les ressources d'une zone où l'acuité spatiale est la meilleure. **Que se passerait-il lors d'une présentation d'images en vision périphérique ?** En effet, nous avons vu que la vision périphérique, malgré une acuité visuelle réduite, peut réaliser des performances inattendues dans des tâches comme l'identification d'objets (Jebara *et al.*, soumis), la détection de la couleur (Naïli *et al.*, 2006) et la discrimination d'animaux (Thorpe *et al.*, 2001). En particulier, les résultats de cette dernière étude suggèrent que la vision périphérique pourrait analyser des informations à haute valeur adaptative. Or, il est reconnu parmi ces informations que celles de nature émotionnelle ont un impact majeur sur le comportement et sur les traitements cérébraux. De plus, cet impact persiste dans des conditions de perception dégradée, voire inconsciente (Silvert *et al.*, 2004).

### \* Objectifs

L'ensemble de ces données nous amène à poser l'hypothèse générale d'un traitement des informations émotionnelles lorsqu'elles sont présentées en vision périphérique. Du fait de leur saillance et de leur capacité à recruter préférentiellement les ressources attentionnelles, elles pourraient permettre d'augmenter les performances de la VP dans différentes tâches et de ce fait, participer à des rééducations neurovisuelles (Altpeter *et al.*, 2000 ; Kerkhoff, 2000). **Notre travail vise donc à étudier d'un point de vue comportemental et électrophysiologique : 1) les réponses**

**de la VP lors de la présentation de scènes complexes et de visages ; 2) l'impact de la valeur émotionnelle de ces stimulations, dans des conditions de traitement explicite et implicite.**

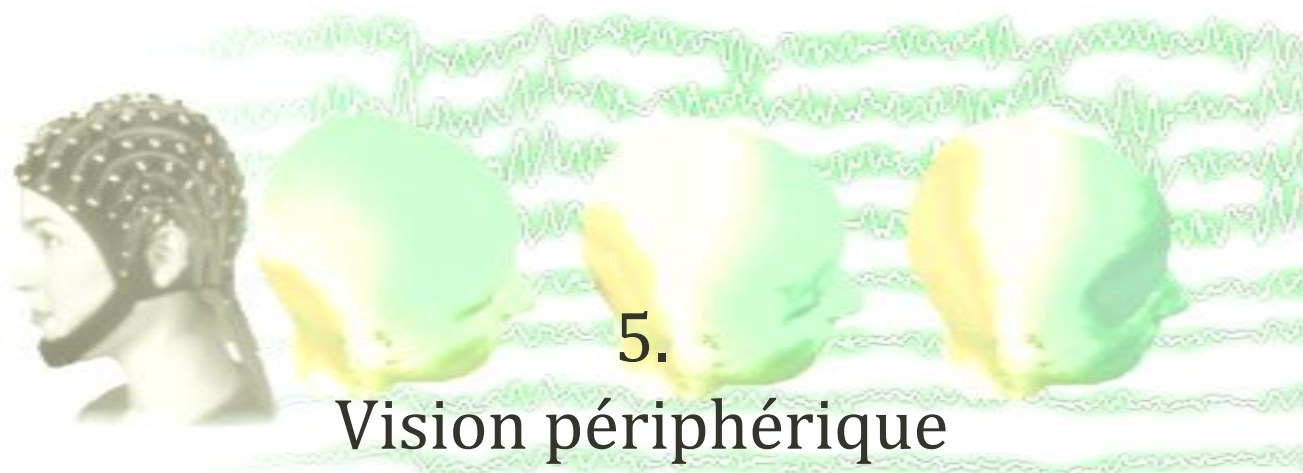
D'un point de vue opérationnel, nous avons donc choisi dans une série de 4 expériences, de présenter des images de scènes naturelles puis des visages statiques et dynamiques, afin d'optimiser les réponses de la VP. Ces différents types de stimuli ont été présentés au cours de deux paradigmes principaux, impliquant soit une tâche d'identification de la valeur émotionnelle des stimuli, soit une tâche de discrimination entre des stimulations affectives positives et négatives d'une part et des stimulation sans contenu émotionnel d'autre part. De cette manière, nous avons pu étudier les performances comportementales de la VP par l'analyse du pourcentage de bonnes réponses et des temps de réaction des participants à chaque image, en fonction de sa position dans le champ visuel et de sa valeur émotionnelle. Pour étudier les réponses électrophysiologiques de la VP et leur possible modulation par le contenu affectif des stimulations, nous avons choisi les potentiels évoqués qui constituent une technique de choix dans la mesure où nous avons montré qu'ils varient en fonction du type de traitement effectué et que leur excellente résolution temporelle permet l'étude de la succession de traitements cognitifs. De plus, nous avons potentialisé cette technique par l'utilisation d'une ACP spatio-temporelle, particulièrement recommandée dans le cas où, du fait de l'absence de données existantes, il est difficile de faire des hypothèses *a priori* sur l'apparition de telle ou telle composante.

Dans la mesure où l'activité électrophysiologique en réponse à des images complexes présentées en VP n'a jamais été étudiée et que la nature affective de ces images pourrait moduler les performances comportementales et les corrélats électrophysiologiques de la VP, nous proposons de caractériser l'ensemble de ces réponses lors de la première expérimentation.









5.

Vision périphérique  
et  
scènes émotionnelles

## 5.1 Introduction

La détection visuelle de scènes émotionnelles constitue une aptitude essentielle d'un point de vue adaptatif. Cependant, la diminution des performances visuelles avec l'excentricité réduit la possibilité d'appréhender certains éléments des stimuli environnementaux. Ainsi, la détection d'un stimulus visuel entraîne la réalisation de saccades oculaires qui vont amener la cible d'intérêt en VC où une analyse visuelle détaillée peut être effectuée. Pourtant, comme souligné plus haut, plusieurs études suggèrent que la VP pourrait traiter des stimulations ayant une forte signification phylogénétique ou individuelle. La détection de ces stimulations en vision périphérique devrait apporter un avantage comportemental indéniable en favorisant la mise en place de réponses adaptées.

Dans ce cadre, les modèles de Robinson et Öhman considèrent que l'individu doit évaluer rapidement la valeur intrinsèque du stimulus, sans nécessité absolue d'en avoir conscience. Ces auteurs proposent que cette identification rapide de la valeur de la stimulation puisse se faire sur la base de ressources visuelles de bas niveau, c'est-à-dire en basse résolution. Lorsqu'un stimulus représentant une menace est détecté dans le champ visuel, il se produirait une activation du système d'éveil afin d'assurer une réponse comportementale rapide, et l'attention serait simultanément orientée vers ce stimulus afin qu'il puisse être sélectionné de façon prioritaire pour un traitement cognitif approfondi, contrôlé et conscient.

Parmi les stimulations à forte signification, les stimulations émotionnelles font l'objet d'un traitement préférentiel (Öhman *et al.*, 2001) qui persiste dans des conditions où les ressources visuelles sont moins disponibles, comme dans des paradigmes de masquage visuel ou de présentation rapide des images (Anderson et Phelps, 2001 ; Fox *et al.*, 2005).

La présente étude vise deux objectifs majeurs. Le premier consiste à explorer pour la première fois les performances comportementales et électrophysiologiques de la VP lors de la présentation d'images complexes. En particulier, nous nous sommes intéressé à une composante évoquée précoce, la P100, qui est le reflet de l'activité des aires cérébrales visuelles. Le second objectif vise à mettre en évidence un traitement des informations émotionnelles lorsqu'elles sont présentées en VP, à de grandes excentricités.

A cette fin, nous avons projeté des images émotionnelles, déplaisantes et neutres, en VC et en VP. Nous avons mesuré l'impact comportemental et cérébral de ces stimulations à l'aide respectivement de temps de réaction et de PE. Etant donné qu'il y a peu de données électrophysiologiques disponibles en VP, nous avons choisi d'appliquer une ACP spatio-

temporelle, technique statistique reconnue pour sa pertinence dans l'exploration des données électrophysiologiques (Spencer *et al.*, 2001).

## 5.2 Matériel et méthodes

### 5.2.1 Participants

Dix-huit étudiantes droitières, âgées de 18 à 24 ans (moyenne :  $20,5 \pm 2,2$  ans), ont participé à l'expérience. Elles furent recrutées au sein des Universités lilloises. Leur vision était normale ou corrigée à la normale. Avant la mise en place du matériel expérimental, un questionnaire leur était remis afin d'évaluer leur latéralité (Hécaen, 1984) et de vérifier qu'elles ne consommaient pas de médicaments ni ne présentaient d'antécédents neurologiques ou psychiatriques.

### 5.2.2 Environnement expérimental

#### \* Salle expérimentale

La salle d'expérimentation comprend un écran rigide semi-cylindrique en bois de couleur gris clair mat ( $68\text{cd/m}^2$ ). Sa taille est de 2,4 m de hauteur et de 4 m de diamètre. Cet écran (figure 5.1) couvre, à partir d'un point de fixation central ( $0^\circ$ ),  $90^\circ$  à gauche ( $-90^\circ$ ) et  $90^\circ$  à droite ( $+90^\circ$ ). En face du point de fixation central, et à une distance de 2 m, se situent un fauteuil, sur lequel s'assoit le sujet lors de l'expérimentation, ainsi qu'une table. Sur celle-ci sont disposés une mentonnière et un boîtier de réponse à deux boutons.

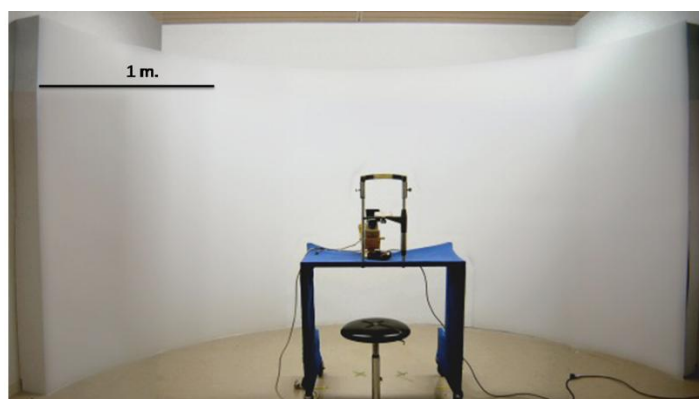


Figure 5.1. Photographie de l'environnement expérimental, en particulier l'écran panoramique sur lequel sont projetées les images.

Face à cet écran, derrière la table et le fauteuil, trois vidéoprojecteurs (SONY CS5) sont fixés au plafond de telle manière que les stimuli visuels sont projetés au-dessus du sujet. Leur orientation permet de couvrir la totalité de l'écran (figure 5.2). Ces trois vidéoprojecteurs sont connectés à un ordinateur (Hewlett-Packard Pentium III 1000 MHz) comprenant cinq cartes graphiques Gforce 2 NVIDIA et une carte Meteor II. Ce PC (système d'exploitation Windows XP professionnel) dispose du logiciel «Vision 180», conçu par P. Desprez, ingénieur au laboratoire (CNRS UMR 8160). Ce logiciel permet de gérer la présentation des stimuli sur l'écran à différents degrés d'excentricité et l'enregistrement des modes de réponse. De plus, ce logiciel assure le contrôle des déformations générées par le système de projection dans la mesure où les images planes sont projetées sur une surface cylindrique.

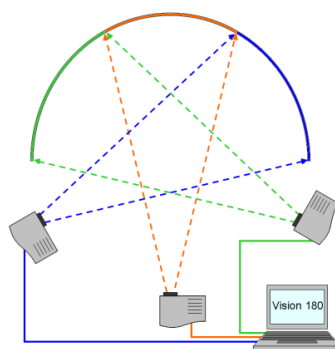


Figure 5.2. Représentation schématique du dispositif de projection des images sur l'écran panoramique de la salle d'expérimentation. L'orientation des trois vidéoprojecteurs permet d'assurer une projection couvrant la totalité de l'écran.

### \* Stimuli

Les images sélectionnées ( $n=100$ ) sont issues de la banque IAPS (Lang *et al.*, 2005) auxquelles nous avons ajouté 38 images de notre propre sélection. Ces dernières ont été préalablement évaluées par 100 étudiantes, différentes de celles participant à l'expérience, selon les recommandations qui ont permis la constitution de la banque IAPS.

Cette évaluation s'est faite selon deux échelles de valence et d'activation, notées de 1 à 9 (figure 5.3). Ces échelles sont symbolisées par cinq personnages schématisés, qui passent, pour l'échelle de valence, d'un personnage au visage mécontent à un personnage au visage souriant, avec des intervalles entre deux personnages qui se suivent pour permettre de nuancer les évaluations. Pour l'échelle d'activation, un premier personnage a l'air détendu alors que le dernier est énervé, excité, activé. Selon l'axe de valence, la valeur 1 représentait une image déplaisante, 9 une image plaisante et 5 une image tout à fait neutre. Selon l'axe d'activation, la

valeur 1 représentait une image relaxante, alors que la valeur 9 représentait une image tout à fait activatrice, révoltante ou excitatrice.

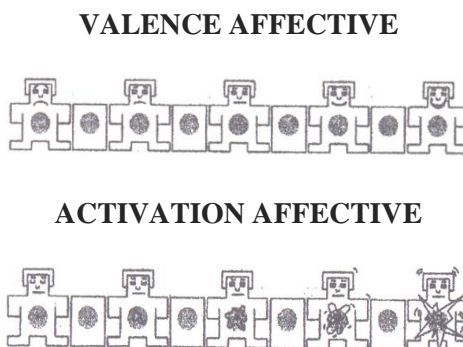


Figure 5.3. Echelles utilisées pour l'évaluation des images. Echelle d'évaluation de la valence (en haut) et de l'activation (en bas) du Self-Assessment Manikin (SAM ; Bradley et Lang, 1994).

A partir des 138 images retenues, nous avons formé deux groupes de 69 images : déplaisant (D) et neutre (N). Ces images représentaient des visages humains, des animaux, des objets et des scènes et il y avait le même nombre d'images de ces 4 catégories sémantiques dans les deux groupes<sup>3</sup>.

Les valeurs moyennes de valence et d'activation des images diffèrent entre les deux groupes d'images (d'après les évaluations données par les femmes ; valence : D = 2,15 ± 0,6 ; N = 5,2 ± 0,5 ; F(1,137) = 1075 ; p < 0,001 ; activation : D = 6,4 ± 0,6 ; N = 2,8 ± 0,6 ; F(1,137) = 1280 ; p < 0,001 ; voir figure 5.4).

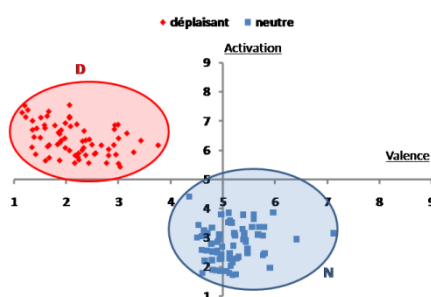


Figure 5.4. Distribution des valeurs de valence et d'activation des images sélectionnées. Le groupe des images déplaisantes (D) correspond aux points rouges, celui des images neutres (N) aux points bleus.

<sup>3</sup> Numéro des images issues de l'IAPS : déplaisantes, 1052, 1090, 1111, 1114, 1201, 1932, 2053, 2120, 2352.2, 2683, 2691, 2692, 2710, 2800, 3015, 3030, 3051, 3060, 3064, 3100, 3102, 3130, 3150, 3180, 3230, 3400, 5940, 6190, 6211, 6230, 6242, 6243, 6312, 6510, 6560, 6821, 8480, 8485, 9040, 9042, 9160, 9181, 9250, 9253, 9300, 9301, 9340, 9373, 9405, 9410, 9433, 9571, 9600, 9621, 9622, 9635.1, 9800, 9911, 9920, 9921 ; neutres, 1333, 1670, 2190, 2191, 2210, 2214, 2215, 2235, 2383, 2393, 2435, 2493, 2579, 2745.1, 2749, 2840, 2850, 2870, 2880, 2980, 5520, 5530, 7036, 7038, 7090, 7100, 7140, 7150, 7175, 7190, 7224, 7491, 7493, 7500, 7503, 7550, 7705, 7950, 8311, 9210.



Figure 5.5. Exemples d'images utilisées, à gauche pour le groupe déplaisant, à droite pour le groupe neutre.

Le choix d'images émotionnelles déplaisantes plutôt que plaisantes est justifié par l'ensemble des données de la littérature suggérant de plus grandes différences entre images déplaisantes et neutres qu'entre images plaisantes et neutres. Ces différences se manifestent sur les plans comportemental et électrophysiologique, notamment au niveau des traitements précoces (e.g., Pourtois et al., 2004).

Nous avons été particulièrement attentifs à la sélection des images en termes de catégories sémantiques, mais également au niveau des paramètres physiques: la luminance et le contraste moyens, la luminance et le contraste sur les trois couches de couleur, le contenu énergétique lié aux fréquences spatiales. Nous avons mesuré la luminance et le contraste moyens de l'image globale et sur ses trois couches de couleur de manière séparée, à l'aide du logiciel Adobe Photoshop, en accord avec la procédure appliquée par Calvo et Lang (2005). Les deux groupes d'images ne diffèrent pas sur ces paramètres.

	Déplaisant	Neutre	F	p
Valence	2,15 (0,61)	5,18 (0,47)	1075,3	< 0,05
Activation	6,38 (0,55)	2,80 (0,62)	1280,1	< 0,05
Luminance moyenne	100,9 (27,64)	101,0 (29,58)	7,9.10 <sup>-5</sup>	0,99
Contraste moyen	70 (11,68)	67,1 (12,53)	2,0	0,16
Luminance (Rouge)	118,4 (35,75)	113,0 (30,32)	0,9	0,35
Contraste (Rouge)	69,6 (12,76)	68,7 (13,22)	0,2	0,69
Luminance (Vert)	98,8 (30,44)	101,4 (31,52)	0,3	0,62
Contraste (Vert)	65,8 (12,43)	64,6 (12,70)	0,3	0,56
Luminance (Bleu)	85,1 (30,69)	88,4 (33,36)	0,4	0,55
Contraste (Bleu)	63,4 (15,85)	62,8 (14,12)	0,1	0,81

Tableau 5.1. Moyennes (et écart-types) de la valeur, de l'activation et des paramètres physiques contrôlés dans chaque groupe d'images, déplaisant et neutre. Les valeurs de F et p sont présentées.

Nous avons souligné plus haut que la perception visuelle est fortement influencée par les propriétés physiques des images et en particulier par les fréquences spatiales (Baas *et al.*, 2002 ; Kenemans *et al.*, 2000 ; Singh *et al.*, 2000). Ces fréquences spatiales étant mesurées en cycles par degré d'angle visuel, le contenu fréquentiel varie en fonction de la distance de l'observateur à l'image (Sowden et Schyns, 2006).

Pour le contrôle du contenu fréquentiel des images, nous avons suivi la procédure complète de Delplanque *et al.* (2007). La première étape consiste à décomposer l'image selon les 3 couches de couleur (bleu, rouge, vert) pour obtenir à partir d'une image originale ses versions dans les tons de gris, et ses couches bleu, rouge et vert (figure 5.6). Cette première étape est nécessaire car les seuils de discrimination des fréquences spatiales de couleur et de gris ne sont pas identiques (e.g. Vimal, 2002). La décomposition des images se poursuit par la méthode des ondelettes qui sont des fonctions mathématiques permettant de différencier et d'analyser séparément le contenu en basses et en hautes fréquences spatiales d'une image. Les étapes suivantes et la procédure complète, les résultats et les différents codes pour réaliser les analyses avec S-plus et Matlab sont disponibles à l'adresse internet <http://affectco.unige.ch/spatfreq>.



Figure 5.6. Exemple d'une image d'origine et de ses versions dans les tons de gris et sur les trois couches de couleurs. Les informations de couleur sont perdues sur chaque couche et remplacées par des variations de luminosité.

Pour chaque image, nous avons donc mesuré le contenu fréquentiel pour des bandes de fréquences basses, inférieures à 0,6 cycles par degré, et hautes, pour des bandes de fréquences supérieures à 4,8 cycles par degré pour chaque couche de couleur (bleu, rouge, vert). Le choix de ces limites est basé sur des études qui montrent que l'activité des aires visuelles V1, V2, V3 varie en fonction du contenu fréquentiel spatial des stimuli, élevé ou faible (Baas *et al.*,

2002 ; Kenemans *et al.*, 2000 ; Winston *et al.*, 2003). Les valeurs obtenues étaient ensuite moyennées et réduites pour homogénéiser les valeurs entre les bandes de fréquence (tableau 5.2). Aucune différence significative n'a été constatée entre les deux groupes d'images, déplaisant et neutre ( $F(1,137) > 2,65$  ;  $p < 0,1$  ; quel que soit le paramètre considéré).

	Déplaisant	Neutre	F	p
Valence	2,15 (0,61)	5,18 (0,47)	1075	< 0,05
Activation	6,38 (0,55)	2,80 (0,62)	1280	< 0,05
Couche Bleu Basses fréquences	-0,07 (0,86)	0,07 (1,13)	0,7	0,41
Couche Bleu Hautes fréquences	-0,07 (0,87)	0,07 (1,12)	0,8	0,39
Couche Rouge Basses fréquences	0,08 (1,07)	-0,08 (0,93)	1,0	0,33
Couche Rouge Hautes fréquences	-0,14 (0,85)	0,14 (1,12)	2,6	0,11
Couche Vert Basses fréquences	-0,05 (0,94)	0,05 (1,06)	0,4	0,53
Couche Vert Hautes fréquences	-0,11 (0,84)	0,11 (1,13)	1,6	0,20

Tableau 5.2. Valeurs moyennes et écart-types de la valence, de l'activation et du contenu fréquentiel des images sur les trois couches de couleur et selon des bandes de fréquences basses ou élevées, en fonction du groupe d'images.

En résumé, nous avons constitué deux groupes d'images, déplaisant et neutre, pour lesquels les caractéristiques physiques pertinentes ont été homogénéisées. Ainsi, ces deux groupes ne varient que sur leur contenu affectif, c'est-à-dire sur leur niveau de valence et d'activation.

### 5.2.3 Paramètres de présentation

Les images étaient projetées aléatoirement sur l'écran panoramique à l'une des trois excentricités : dans le champ visuel gauche, à  $-30^\circ$  ; au centre du champ visuel, à  $0^\circ$  ; et dans le champ visuel droit, à  $+30^\circ$ .



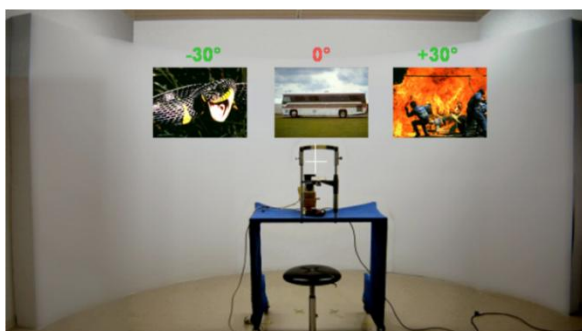


Figure 5.7. Excentricités de projection des images sur l'écran panoramique. Sur la figure, les images apparaissent légèrement surélevées afin de faciliter leur visualisation.

Les images (800 x 600 pixels) avaient une taille angulaire de 20° à une distance de 2,1 mètres et couvraient un champ visuel dont l'excentricité s'étendait de 20° jusqu'à 40°. De cette manière, les images se situaient bien dans la VP telle que nous l'avons définie. Les images étaient présentées pendant 200 ms et l'intervalle inter-stimulus variait entre 2,5 et 4 s (figure 5.8). Les participantes devaient, à l'apparition de l'image, évaluer celle-ci, en termes d'image déplaisante ou neutre, grâce au boîtier de réponse à deux boutons situé devant elles. L'ordre des boutons était contrebalancé entre les participants.

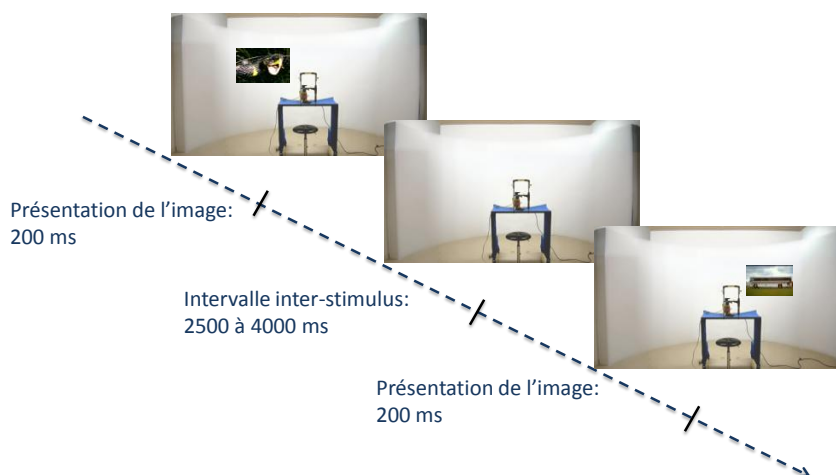


Figure 5.8. Illustration de la présentation successive de deux images. Les temps de présentation ainsi que l'intervalle inter-stimulus sont indiqués.

Les images étaient organisées en trois blocs, chacun constitué de 23 images déplaisantes et 23 images neutres. En moyenne, les paramètres physiques précédemment discutés des images qui constituent les blocs ne différaient pas entre eux, ni de la sélection globale. Les trois blocs étaient présentés aux participantes et chaque bloc était associé aux excentricités de présentation

de telle manière qu'à chaque fois qu'un sous-ensemble de trois participantes avait effectué l'expérience, toutes les images aient été vues à toutes les excentricités (-30, 0 et +30°).

### 5.2.4 Procédure

Après avoir écouté les informations relatives au poste expérimental et avoir donné leur consentement, les participantes étaient installées dans un fauteuil confortable dans la salle d'expérimentation. La pose des électrodes d'enregistrement de l'activité électroencéphalographique dure environ 60 minutes. Les sujets étaient ensuite informés de la tâche et l'expérimentateur insistait sur la nécessité d'être attentif et d'éviter tout mouvement, en particulier d'yeux et de paupières. Avant la présentation du premier bloc, une dizaine d'images, différentes de celles constituant l'expérimentation, étaient projetées sur l'écran panoramique pour vérifier la compréhension et la bonne exécution de la consigne.

### 5.2.5 Enregistrement de l'activité EEG

L'activité électroencéphalographique était enregistrée au niveau de 63 électrodes en étain, disposées sur un bonnet d'électrodes (Electrocap©) selon le système international 10/20 (Jasper, 1958 et extensions). Le positionnement des électrodes correspondait aux sites Fp1/2, Fpz, AF3/4, AFz, F7/8, F5/6, F3/4, F1/2, Fz, FT9/10, FC5/6, FC3/4, FC1/2, FCz, T7/T8, C5/6, C3/4, C1/2, Cz, TP10/9, TP7/TP8, CP5/6, CP3/4, CP1/2, CPz, P7/8, P5/6, P3/4, P1/2, Pz, PO7/8, PO3/4, POz, O1/2, Oz, A1/2 avec une référence moyennée (figure 5.9).

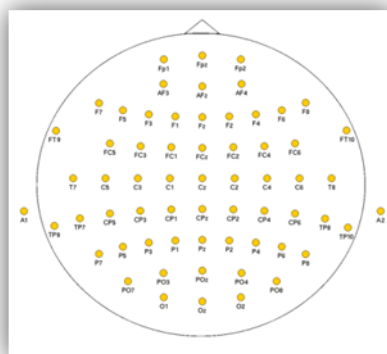


Figure 5.9. Schéma illustrant la disposition sur le scalp des électrodes d'enregistrement de l'EEG.

L'activité électrooculaire (EOG) verticale était enregistrée à l'aide d'électrodes infra et supra orbitaires alignées sur l'axe central de la pupille des yeux droit et gauche. L'activité EOG horizontale était enregistrée par l'intermédiaire d'électrodes situées au niveau des pointes temporales des yeux. Les impédances étaient contrôlées et ajustées à un seuil inférieur à 5 k $\Omega$ . L'acquisition des signaux se déroulait en continu à une fréquence de 1024 Hz.

## 5.2.6 Traitement des données électrophysiologiques

### \* Moyennage des données

Nous avons appliqué un filtre passe-haut à 0,016 Hz et un filtre passe-bas à 30 Hz. Tous les essais contenant des artefacts supérieurs à  $\pm 100$   $\mu$ V furent exclus de l'analyse. De plus, nous avons retiré de l'analyse les essais contenant des mouvements oculaires dans les 250 premières millisecondes suivant la présentation du stimulus car la durée de présentation de 200 ms ne permettait pas d'exclure la possibilité de saccades oculaires vers le stimulus (Rayner, 1998). Les périodes d'EEG restantes étaient alors moyennées sur une période de 700 ms en fonction de la catégorie de l'image et de sa position sur l'écran avec comme niveau de base la moyenne des amplitudes obtenues sur 100 ms avant la stimulation. La catégorie de l'image retenue correspondait à la catégorisation *a priori*, c'est-à-dire fondée sur les valeurs fournies par la banque IAPS. Elle ne prenait donc pas en compte la catégorisation effectuée *a posteriori* par les participants. Le nombre moyen d'essais valides était de 21,65 ce qui représente 94,1 % du total des essais potentiels.

### \* Analyses classiques

Pour explorer le comportement précoce des aires visuelles en réponse aux images présentées en vision centrale et en vision périphérique, et en particulier de la P100, nous avons effectué une analyse classique de mesure d'amplitude et de latence du pic par rapport à la ligne de base dans une fenêtre temporelle de 70 à 110 ms sur trois électrodes occipitales (PO7, Oz, et PO8).

### \* Analyses en composantes principales

Nous avons fait le choix d'une ACP spatio-temporelle pour identifier les groupes d'électrodes et les périodes de voltage qui varient en fonction des conditions expérimentales et qui sont par conséquent assimilables à des composantes. L'ACP spatio-temporelle consiste en deux ACP successives sur les ondes EEG pour réduire les dimensions spatiales et temporelles des données. Comme déjà souligné plus haut, les détails de la méthode sont décrits dans Spencer *et al.* (2001). Dans une première étape, une ACP spatiale a été réalisée pour chaque excentricité, avec, comme variables, les sites d'électrodes (63) et les points temporels, les participants et les conditions étant considérées comme des observations. L'ACP spatiale identifie les groupes d'électrodes dont l'activité est hautement corrélée et les réduit par de nouvelles variables dépendantes, les facteurs spatiaux (FS).

Pour illustrer les résultats obtenus par cette technique, des cartes topographiques des poids factoriels de deux facteurs spatiaux (FS1 et FS3) obtenus lorsque les images sont projetées à  $-30^\circ$  sont présentées sur la figure 5.10. Nous avons également représenté les facteurs spatiaux et leur activité (scores factoriels) en fonction du temps. Cette représentation en « PE virtuels » est moyennée entre les sujets en fonction des conditions émotionnelles. L'ACP spatiale permet ainsi de localiser les groupes d'électrodes qui se comportent de la même manière. Par exemple, FS1 regroupe un ensemble d'électrodes frontales et FS3 un ensemble d'électrodes pariéto-occipitales droites. Grâce à la représentation en « PE virtuels », nous pouvons décrire plusieurs pics d'activité au cours du temps, aux alentours de 100, 200, 300 et 400 ms pour FS1 et aux alentours de 100 et 300 ms pour FS3. Pour rappel, les poids factoriels représentent les corrélations entre les facteurs spatiaux et les variables d'origine mais ne peuvent pas être comparés directement aux voltages.

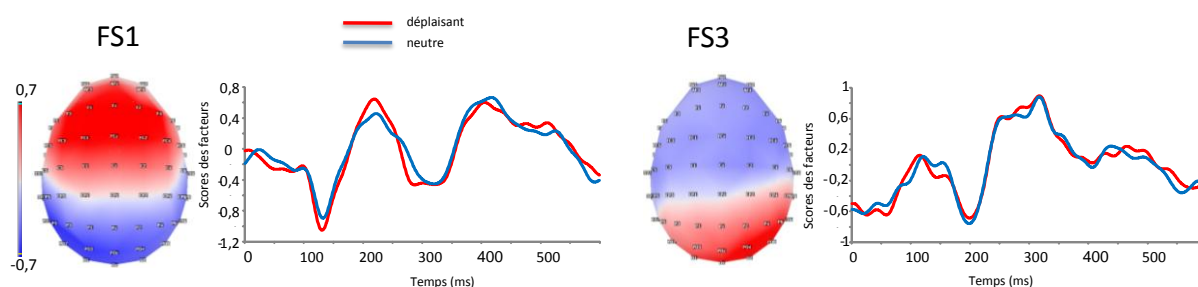


Figure 5.10. Cartes topographiques des poids factoriels de deux facteurs spatiaux et activité de ces facteurs spatiaux en fonction du temps ("PE virtuels") et du contenu affectif des images. Les poids et les scores factoriels n'ont pas d'unité.

Dans un second temps, les scores de ces facteurs spatiaux sont soumis à une ACP temporelle. Les points temporels (617) sont soumis à une ACP temporelle avec comme observations les participants et les conditions. L'ACP temporelle identifie les périodes temporelles hautement corrélées et les réduit par des variables dépendantes, les facteurs temporels.

Le poids factoriel de ces facteurs peut être représenté au cours du temps et permet d'observer ainsi des fenêtres temporelles délimitées par les pics d'activité de ces facteurs. A titre d'illustration, nous représentons 10 facteurs temporels extraits lors de l'ACP temporelle appliquée aux données obtenues lorsque les images sont présentées à  $-30^\circ$  (figure 5.11). Par exemple, le facteur temporel 6 (FT6) évoque un pic d'activité électrophysiologique à 147 ms et FT4 un pic à 220 ms.

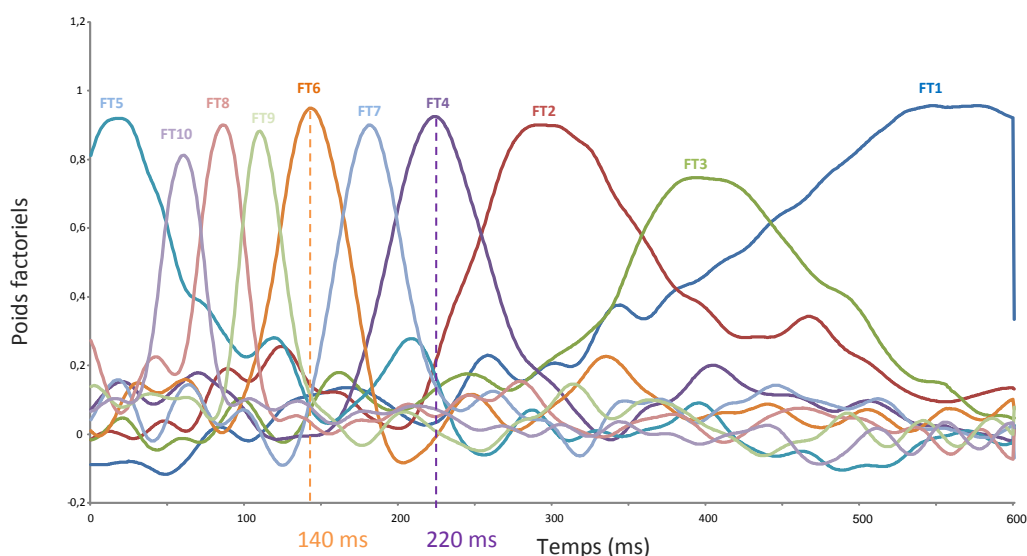


Figure 5.11. Représentation des poids factoriels de 9 facteurs temporels (FT) extraits lors de l'ACP sur les données obtenues lors de la présentation des images à  $-30^\circ$ , en fonction du temps (ms).

FT1 est le résultat de la nature auto-corrélée des données EEG durant cette période temporelle (VanBoxtel, 1998 ; Wastell, 1981) et FT5 est systématiquement produit par ce type de solution d'ACP rapportant des poids factoriels normalisés (Kayser *et al.*, 2000 ; Kayser et Tenke, 2003). Ils ne seront donc plus considérés dans les analyses ultérieures.

Le résultat de l'ACP spatio-temporelle est un ensemble de scores des facteurs qui peuvent être utilisés pour comparer l'activité de groupes d'électrodes à des temps particuliers (pour chaque facteur temporel) en réponse aux images neutres et déplaisantes, présentées à chaque position de l'écran.

## 5.2.7 Analyses statistiques

### \* Mesures comportementales

Les mesures retenues sont le pourcentage de bonnes réponses et le temps de réaction moyen des participants pour chaque catégorie et chaque position de l'image. Les données expérimentales ont fait l'objet d'analyses de variances (ANOVA) en mesures répétées (SPSS v15.0). La significativité des résultats est déclarée pour une probabilité d'erreur de type I inférieur à 5 % ( $p < 0,05$ ), après correction de Greenhouse-Geisser lorsque le plan comprend une variable répétée à plus de deux degrés. Toutefois, par commodité de lecture, l'épsilon ( $\epsilon$ ) ne sera pas indiqué dans les présentations statistiques. Lorsque les analyses concluent à des différences significatives entre les conditions, des comparaisons complémentaires ont été effectuées par la méthode des contrastes, quand les hypothèses *a priori* le permettaient, ou grâce à des tests *post hoc* (Tuckey HSD).

### \* Mesures électrophysiologiques

Des analyses de variance similaires sont effectuées sur les valeurs de pics d'amplitude et de latence dans le cas des analyses classiques ainsi que sur les scores des facteurs dans le cas de l'ACP spatio-temporelle.

Concernant la représentation des effets, nous avons indiqué la significativité par des étoiles. Etant donné que l'étude de la statistique ne prend pas en compte la variabilité des réponses entre les sujets, nous avons décidé de ne pas représenter les écart-types au niveau des figures. De plus, nous avons parfois choisi d'illustrer les données obtenues par excentricité alors qu'il n'y avait pas d'effet d'interaction. Dans ces cas, les figures ne représentent pas l'effet statistique.

## 5.3. Résultats

### 5.3.1 Effets comportementaux

#### \* Pourcentage de bonnes réponses

Nous avons effectué une ANOVA en mesures répétées avec l'excentricité (-30, 0, +30°) et le contenu émotionnel (neutre, déplaisant) comme facteurs intra-sujets sur le taux de réponses

correctes de catégorisation. Cette analyse met en évidence une interaction entre l'excentricité et le contenu émotionnel ( $F(2,34) = 15,91$  ;  $p < 0,001$  ; figure 5.12). Les comparaisons *post hoc* montrent un meilleur taux de bonnes réponses pour les images neutres par rapport aux images déplaisantes lorsqu'elles sont présentées dans le champ visuel gauche ( $-30^\circ$  : neutre =  $89,2\% \pm 10,8$ ; déplaisant =  $53,7\% \pm 19,6$ ;  $p < 0,001$ ) et dans le champ visuel droit ( $+30^\circ$  : neutre =  $90,6\% \pm 11,1$ ; déplaisant =  $51,5\% \pm 18,1$ ;  $p < 0,001$ ). Cependant, nous n'avons pas pu mettre en évidence de différences lorsque les images étaient présentées en vision centrale ( $0^\circ$  : neutre =  $95,1\% \pm 10,4$ ; déplaisant =  $85,7\% \pm 14,5$  ;  $p = 0,21$ ). Ces comparaisons *post hoc* montrent que le pourcentage de réponses correctes aux images neutres ne varie pas selon la position spatiale des images ( $-30^\circ$  vs.  $0^\circ$ :  $p = 0,612$ ;  $-30^\circ$  vs.  $+30^\circ$ :  $p = 0,987$ ;  $0^\circ$  vs.  $+30^\circ$ :  $p = 0,934$ ). Enfin, les pourcentages de réponses correctes pour les images déplaisantes ne sont pas différents du niveau de chance en vision périphérique, à gauche ( $t = 0,84$ ;  $p = 0,588$ ) et à droite ( $t = 0,65$ ;  $p = 0,474$ ).

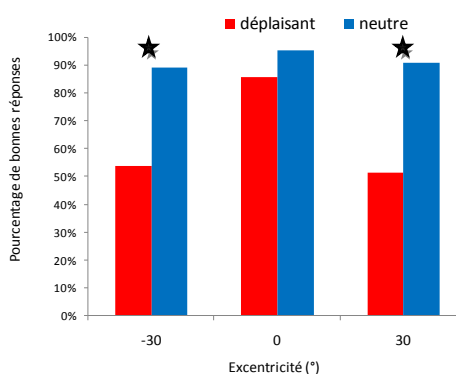


Figure 5.12. Pourcentage de bonnes réponses en fonction de l'excentricité et du contenu émotionnel des images.\* :  $p < 0,05$ .

### \* Temps de réaction

Nous avons effectué une ANOVA en mesures répétées selon la sélection *a priori* des images. Cette analyse met en évidence un effet de l'excentricité (tendance quadratique :  $F(1,17) = 19,34$  ;  $p < 0,001$  ; figure 5.13a) lié à des temps de réaction plus longs pour les images présentées en vision périphérique par rapport aux images présentées en vision centrale ( $-30^\circ$  : déplaisant =  $977 \pm 325$  ms ; neutre =  $943 \pm 292$  ms ;  $0^\circ$  : déplaisant =  $869 \pm 279$  ms ; neutre =  $869 \pm 271$  ms ;  $+30^\circ$  : déplaisant =  $981 \pm 315$  ms ; neutre =  $956 \pm 341$  ms).

De plus, nous mettons en évidence un effet du contenu émotionnel ( $F(1,17) = 4,44$ ;  $p < 0,05$ ) lié à une augmentation des temps de réaction en réponse aux images déplaisantes par rapport aux images neutres (figure 5.13b). Toutefois, nous n'avons pas pu mettre en évidence d'interaction entre le contenu émotionnel et l'excentricité ( $F(1,17) = 0,85$  ;  $p = 0,45$ ).

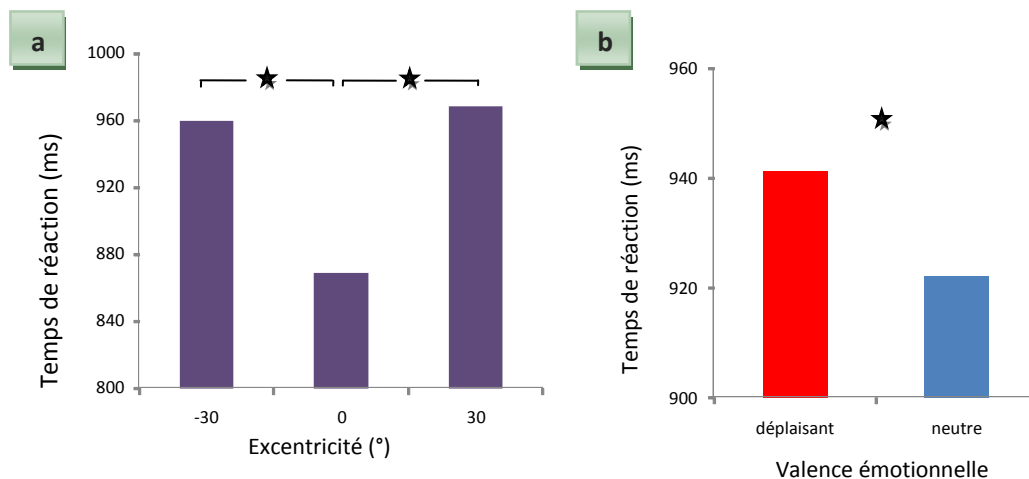


Figure 5.13. a) Temps de réaction en fonction de l'excentricité ; b) Temps de réaction en fonction du contenu affectif des images. \*,  $p < 0,05$ .

### 5.3.2 Potentiels évoqués

#### \* Grand moyennage

D'un point de vue descriptif, les déflexions les plus importantes sont localisées dans les zones occipitales et pariéto-occipitales (figure 5.14). Nous pouvons aussi noter que les amplitudes des déflexions générées par la VC sont plus importantes que celles générées par la VP et qu'il ne semble pas y avoir de correspondance exacte entre les composantes générées par la VC et par la VP, ce qui pourrait signifier que ces deux types de vision impliquent des réseaux neuronaux différents. C'est le cas en ce qui concerne la P100 qui apparaît clairement lorsque les images sont projetées en VC alors qu'en VP, la première déflexion apparaît plutôt dans les zones pariéto-occipitales aux alentours de 150 ms.



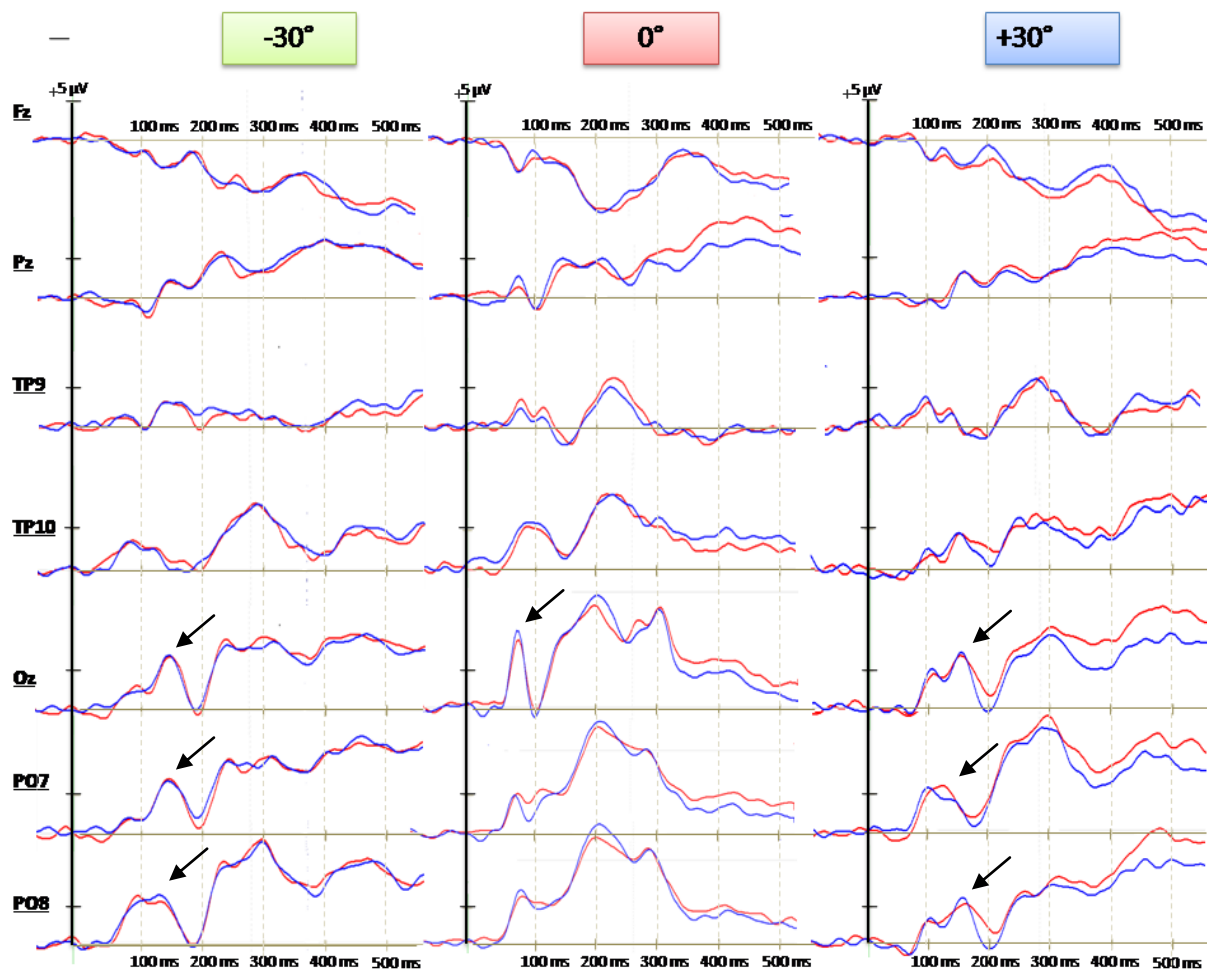


Figure 5.14. Potentiels évoqués moyens ( $n=18$  participants) en réponse aux images neutres (en bleu) et déplaisantes (rouge).

#### \* Effets de l'excentricité sur les PE

Pour explorer le comportement précoce des aires visuelles en réponse aux images présentées en vision centrale et en vision périphérique (figure 5.15a), et notamment de la P100, qui reflète cette activité, nous avons effectué une analyse classique de mesure d'amplitude et de latence du pic par rapport à la ligne de base, dans une fenêtre temporelle comprise entre 70 et 100 ms après l'apparition du stimulus. Cette analyse a porté sur trois électrodes occipitales : Oz au centre du scalp, PO7 et PO8 pour les hémisphères gauche et droit respectivement. L'analyse de variance sur les amplitudes a pris en compte le contenu émotionnel (D, N), l'excentricité (-30, 0 +30°) et l'électrode (PO7, Oz, PO8) comme facteurs intra-sujets. Cette analyse met en évidence une interaction entre l'électrode et l'excentricité ( $F(4,68) = 8,99 ; p < 0,001$ ) ce qui nous autorise à étudier chaque excentricité séparément (figure 5.15b). Quand les images sont présentées à

gauche (-30°), les amplitudes augmentent significativement de l'hémisphère gauche vers l'hémisphère droit (tendance linéaire :  $F(1,17) = 19,67$  ;  $p < 0,001$ ). Pour les images présentées en vision centrale (0°), les amplitudes sont plus importantes sur l'électrode centrale comparées à celles des électrodes latérales (PO7 et PO8, tendance quadratique :  $F(1,17) = 5,18$  ;  $p < 0,05$ ) ; une amplitude plus importante est également observée pour l'électrode située à droite (PO8) par rapport à celle de gauche (PO7 ; tendance linéaire :  $F(1,17) = 5,82$  ;  $p < 0,05$ ). Enfin, quand les images sont présentées à droite (+30°), les amplitudes augmentent significativement de droite à gauche dans les aires occipitales (tendance linéaire :  $F(1,17) = 6,82$  ;  $p < 0,05$ ). Cette analyse n'a révélé aucun effet émotionnel.

Nous avons réalisé le même type d'analyse de variance sur les latences d'apparition du pic d'amplitude dans cette même fenêtre temporelle [70-110 ms]. Cette analyse met en évidence des latences plus longues aux images périphériques qu'aux images centrales (tendance quadratique :  $F(1,17) = 8,78$  ;  $p < 0,01$  ; -30° =  $99 \pm 9$  ms ; 0° =  $95 \pm 9$  ms ; +30° =  $102 \pm 8$  ms).

De plus, parmi les facteurs spatiaux extraits par l'ACP spatiale réalisée sur chaque excentricité, trois montrent une augmentation d'activité aux alentours de 100 ms (figure 5.15c). Ces topographies peuvent être associées à la P100 décrite classiquement en vision centrale. Quand les images sont présentées dans le champ visuel gauche (-30°), une composante similaire à la P100 apparaît du côté controlatéral de présentation, dans les aires pariéto-occipitales droites. Quand les images sont présentées dans le champ visuel droit (+30°), cette composante similaire à la P100 apparaît dans les aires pariéto-occipitales gauches. Enfin, quand les images apparaissent au centre, l'activité augmente au niveau d'électrodes plus médianes entre 80 et 100 ms et peut être raisonnablement associée à la P100. Il est intéressant de noter dès à présent la cohérence des données obtenues par les deux types d'analyses choisies (analyses classiques de pics et ACP) pour l'exploration des données électrophysiologiques.

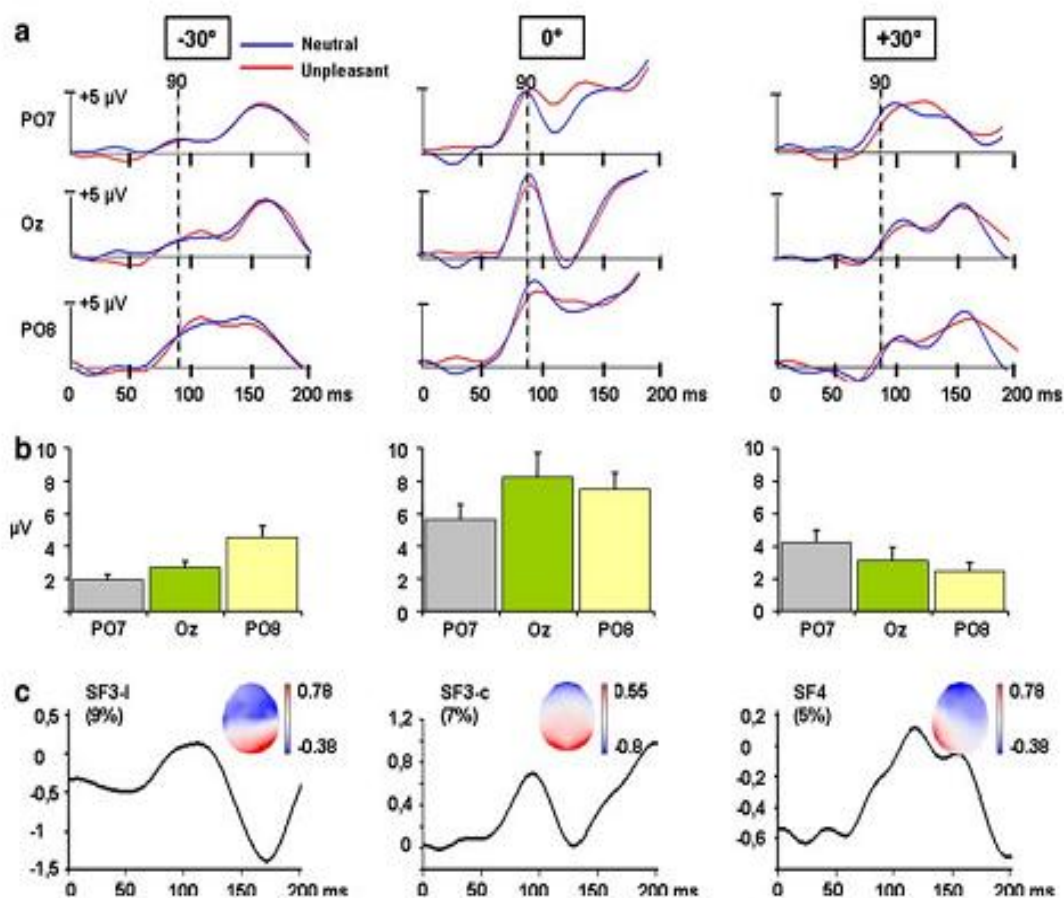


Figure 5.15. Effets de la position centrale ou périphérique de l'image sur les PE. a) PE moyennés en réponse aux images neutres (ligne bleue) et déplaisantes (ligne rouge) présentées à -30, 0 et +30°, au niveau d'électrodes pariéto-occipitales gauche (PO7), médiane (Oz) et droite (PO8). La ligne brisée représente la latence du pic enregistré à 0°. b) Moyenne des pics d'amplitude entre 70 et 110 ms. c) PE virtuels et cartes topographiques des poids factoriels des FS (le pourcentage de variance expliquée est indiquée entre parenthèses ; *issue de Rigoulot et al., 2008a*).

### \* Effets émotionnels sur les PE

#### Excentricité gauche : -30°

Quand les images sont projetées dans le champ visuel gauche, à -30°, le premier effet émotionnel apparaît à 140 ms (FT6) au niveau pariéto-occipital droit du scalp (FS3 ; figure 5.16). Cet effet se traduit par une négativité plus importante pour les images déplaisantes par rapport aux neutres ( $F(1,17) = 6,15$  ;  $p < 0,05$ ). Plus tard, 225 ms après l'apparition du stimulus (FT4), un effet émotionnel apparaît en frontal (FS1) avec une positivité plus importante pour les images déplaisantes par rapport aux neutres ( $F(1,17) = 9,4$  ;  $p < 0,01$ ) et en temporel droit (FS5) avec des images neutres plus négatives que les déplaisantes. Enfin, 390 ms après l'apparition du stimulus

(FT3), les images neutres engendrent plus de positivité que les déplaisantes en position centro-pariétale (FS2 ;  $F(1,17) = 8,041$  ;  $p < 0,05$ ).

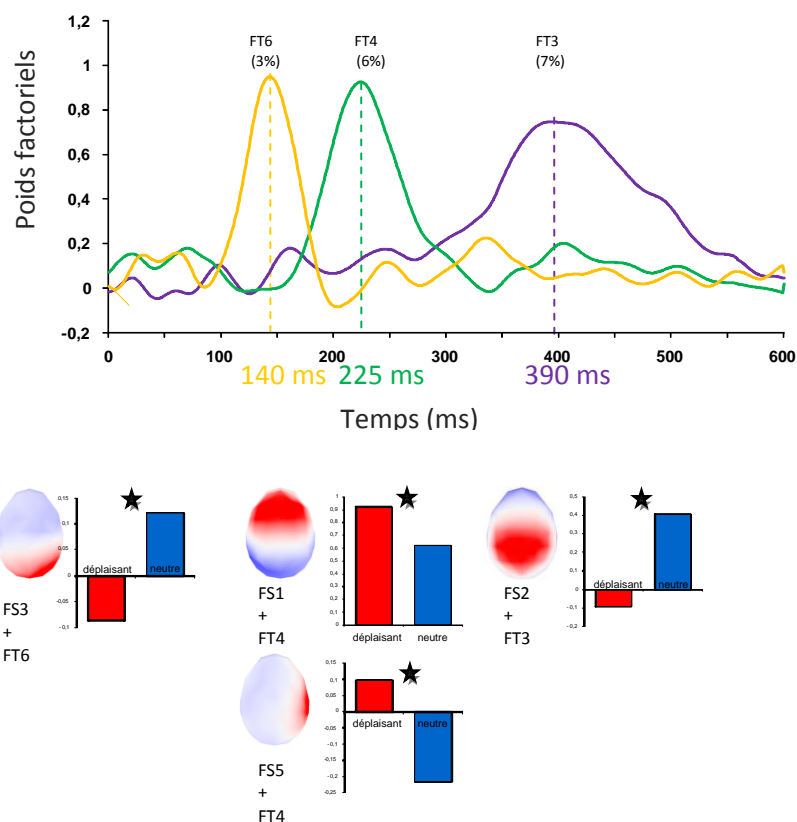


Figure 5.16. Présentation à  $-30^\circ$  : ACP temporelle et modulations émotionnelles sur les scores factoriels. En haut, poids factoriels en fonction du temps (le pourcentage de variance expliquée est indiqué entre parenthèses). En bas, scores factoriels en fonction du contenu affectif des images pour les couples FS3+FT6, FS1+FT4, FS5+FT4 et FS2+FT3. \* :  $p < 0,05$ .

### Présentation centrale : $0^\circ$

Quand les images sont projetées à  $0^\circ$ , le premier effet émotionnel apparaît 90 ms après l'apparition du stimulus (FT8) au niveau centro-pariétal (FS2) avec une positivité plus importante pour les images neutres que pour les déplaisantes ( $F(1,17) = 6,33$  ;  $p < 0,05$  ; figure 5.17). Au niveau des mêmes aires (FS2) mais après 140 ms (FT7), une négativité plus importante apparaît pour les images déplaisantes par rapport aux neutres ( $F(1,17) = 4,53$  ;  $p < 0,01$ ). Enfin, après 390 ms (FT3) et toujours dans les aires centro-pariétales, l'ACP met en évidence une positivité plus importante pour les images déplaisantes par rapport aux neutres ( $F(1,17) = 7,312$  ;  $p < 0,05$ ).

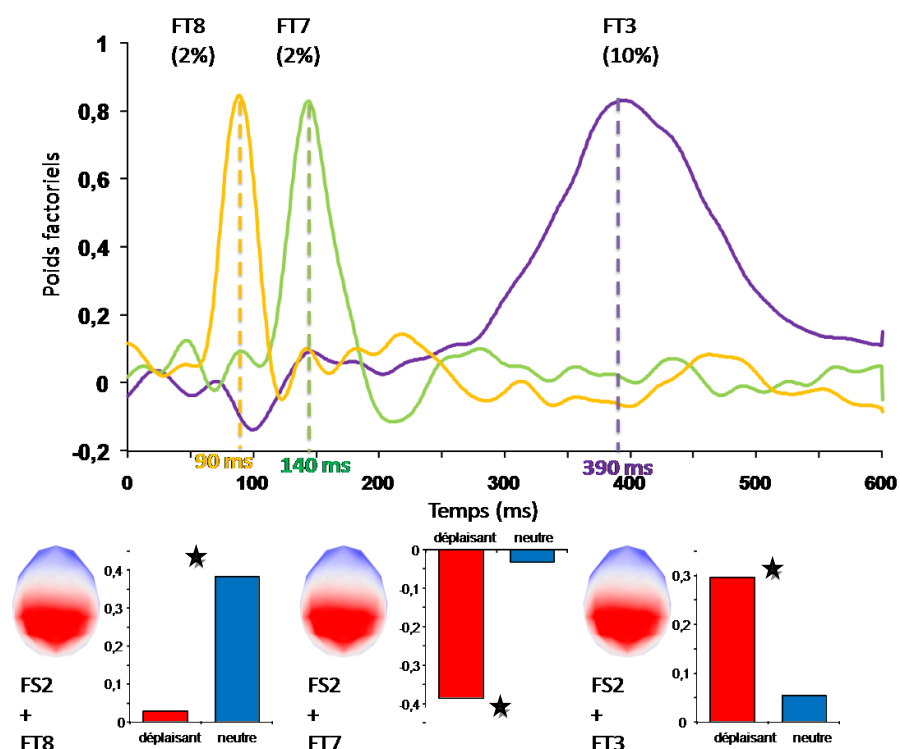


Figure 5.17. Présentation à 0° : ACP temporelle et modulations émotionnelles sur les scores factoriels. En haut, poids factoriels en fonction du temps (le pourcentage de variance expliquée est indiqué entre parenthèses). En bas, scores factoriels en fonction du contenu affectif des images pour les couples FS2+FT8, FS2+FT7, FS+FT3. \* :  $p < 0,05$ .

### Excentricité droite : +30°

Enfin, quand les images sont présentées dans le champ visuel droit (+30°), l'activité enregistrée à 123 ms (FT7) dans les aires pariéto-occipitales gauches (FS4) est significativement plus négative pour les images neutres que pour les images déplaisantes ( $F(1,17) = 6,92$  ;  $p < 0,05$  ; figure 5.18). Des différences plus tardives (FT5, 220 ms) apparaissent au niveau des mêmes aires avec une activité plus positive pour les images déplaisantes que pour les neutres ( $F(1,17) = 9,4$  ;  $p < 0,01$ ), mais également dans les aires centro-pariétales avec une négativité plus importante pour les images neutres par rapport aux images déplaisantes (FS1;  $F(1,17) = 6,2$  ;  $p < 0,05$ ). Enfin, après 290 ms (FT2), dans les aires temporelles droites (FS3), les images neutres étaient plus négatives que les déplaisantes ( $F(1,17) = 5,248$  ;  $p < 0,05$ ).

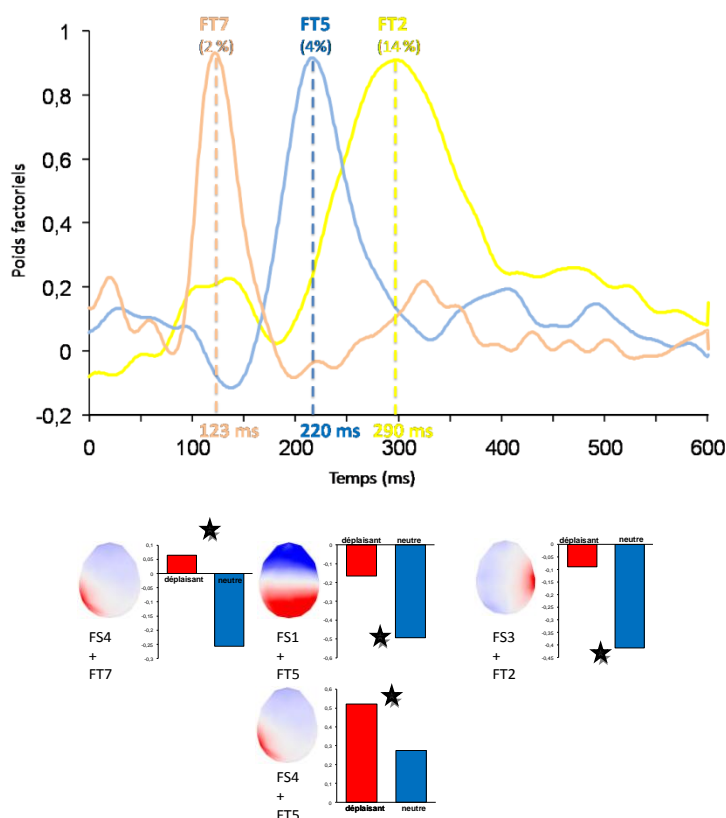


Figure 5.18. Présentation à +30° : ACP temporelle et modulations émotionnelles sur les scores factoriels. En haut, poids factoriels en fonction du temps (le pourcentage de variance expliquée est indiqué entre parenthèses). En bas, scores factoriels en fonction du contenu affectif des images pour les couples FS4+FT7, FS1+FT5, FS4+FT5, FS3+FT2. \* :  $p < 0,05$ .

### 5.3.3 Résumé des résultats

Cette première expérience nous permet de retenir les principaux résultats suivants :

- \* Les performances comportementales des participants se dégradent lorsque les images sont présentées en VP par rapport à la VC.

- \* Le pourcentage de bonnes réponses aux images neutres est plus important que celui aux images déplaisantes quand elles apparaissent en VP. Il n'y a pas de différences en VC.

- \* Les temps de réaction des participants sont plus longs pour les images déplaisantes que pour les images neutres.

- \* En VP, nous montrons l'existence d'une composante évoquée semblable à la P100 décrite en VC, que nous avons appelée **P100-like**. Sa distribution est cependant plus latéralisée, au niveau d'électrodes pariéto-occipales, et son apparition plus tardive.

\* Nous mettons également en évidence des différences d'activité d'un ensemble de composantes évoquées par la VC et la VP, en fonction de la valeur neutre ou déplaisante de l'image. Lorsque les images sont présentées à  $-30^\circ$ , ces composantes sont d'abord latéralisées dans l'hémisphère droit (zones pariéto-occipitales et temporales) puis elles deviennent bilatérales (zones frontales et pariétales) alors que si les images sont projetées à  $+30^\circ$ , elles sont d'abord latéralisées dans l'hémisphère gauche (zones pariéto-occipitales), puis dans l'hémisphère droit (zones temporales). Lorsque les images sont présentées à  $0^\circ$ , les composantes sensibles au contenu émotionnel des images apparaissent de manière bilatérale, dans des zones pariétales. Les différences de localisation et d'apparition de ces composantes suggèrent que différents réseaux sous-jacents sont impliqués dans le traitement des informations émotionnelles selon la portion du champ visuel dans lequel elles apparaissent (central, périphérique droit et gauche).

## 5.4 Discussion

L'objectif de cette première étude était d'explorer les réponses comportementales et électrophysiologiques lors de la présentation de scènes complexes émotionnelles en vision centrale et périphérique, en particulier de mettre en évidence des modulations de ces réponses en fonction du caractère émotionnel de l'image projetée.

### 5.4.1 Effets comportementaux

#### \* Pourcentage de bonnes réponses

Nous avons d'abord montré une diminution de la performance en fonction de l'excentricité de présentation des images, avec des pourcentages de réponses correctes inférieurs lorsque les images sont présentées en VP. De plus, cette diminution est plus prononcée lorsque les images sont déplaisantes. Cette diminution plus marquée est particulièrement surprenante et pourrait être liée à un biais dans notre sélection *a priori* car les images neutres seraient plus faciles à catégoriser que les images déplaisantes. Cependant, lorsque les images sont présentées en vision centrale, dans des conditions optimales de vision, ce biais disparaît ce qui plaide en faveur d'une sélection fiable des images. Une autre possibilité serait que la vision périphérique soit dirigée de manière préférentielle vers des stimulations neutres plutôt qu'émotionnelles. Une étude récente de Koster *et al.* (2007) montre, dans des paradigmes de présentation rapide (34 et

100 ms) et masquée, que des visages neutres peuvent capturer préférentiellement les ressources attentionnelles par rapport à des visages joyeux et colériques. Cependant, le résultat de cette étude n'est pas associé à une meilleure reconnaissance des visages neutres et les différences de paramètres de présentation des images entre cette étude et la nôtre rendent peu probable la possibilité que les images neutres soient associées à de meilleures performances d'identification lorsqu'elles sont présentées en VP.

Il est davantage probable que ce résultat soit lié à un biais de réponse ; en effet, les participantes nous ont rapporté avoir catégorisé les images comme neutres lorsqu'elles n'étaient pas sûres de leur choix. Ainsi, dans des conditions de vision dégradées, comme en vision périphérique, leur stratégie a artificiellement augmenté le taux de réponses correctes aux images neutres et diminué celui des images déplaisantes. Si nous nous intéressons aux temps de réaction des participantes aux images qu'elles ont catégorisées comme neutres, nous pouvons distinguer deux configurations selon que l'image était, dans notre sélection *a priori*, neutre ou déplaisante (figure 5.19). Cela suggère que, bien que les participantes aient catégorisé ces images comme neutres, elles n'y ont pas réagi de la même manière ; nous pouvons alors nous interroger sur la fiabilité de la réponse des participantes. Il est d'ailleurs intéressant de remarquer que les images que nous avons sélectionnées comme déplaisantes et catégorisées comme neutres par les participantes déclenchent des temps de réaction plus longs, comme c'est le cas pour les images considérées comme déplaisantes par les participantes.

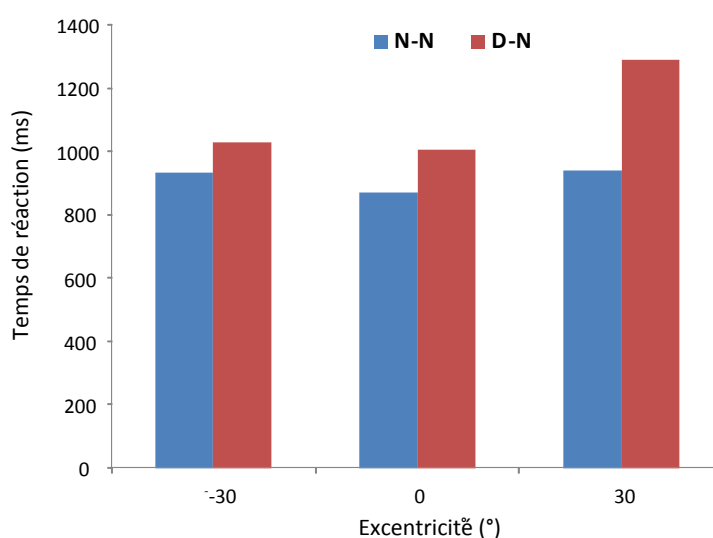


Figure 5.19. Temps de réaction en fonction de l'excentricité et de la catégorisation *a priori* et *a posteriori* des images (N-N, images catégorisées *a priori* et *a posteriori* comme neutre ; D-N, images catégorisées *a priori* comme déplaisantes mais évaluées comme neutres par les participants).



De ce fait, et étant donné les critères de sélection de nos images et l'absence de différence dans le pourcentage de bonnes réponses des participants lorsqu'elles étaient présentées en vision centrale, nos analyses sur les temps de réaction et sur les données électrophysiologiques se sont basées sur la sélection *a priori* de la catégorie de l'image, contrairement aux analyses habituelles qui prennent en compte la catégorisation *a posteriori* des images. Cette dernière nous semblait biaisée, et la sélection *a priori* ayant été effectuée à l'aide d'échantillons comparables (étudiantes lilloises âgées de moins de 25 ans), nous avons décidé de conserver les catégorisations définies *a priori*.

### **\* Temps de réaction**

Quel que soit le contenu affectif des images, la performance des participantes a diminué lorsque la vision périphérique était stimulée par rapport à la vision centrale. Nous avons ainsi mis en évidence une augmentation du temps de réaction lorsque les images étaient présentées à -30° et à +30°. Une telle augmentation est cohérente avec l'étude de Thorpe *et al.* (2001) qui a utilisé des images non émotionnelles. La diminution de performance est probablement liée à la diminution globale d'acuité visuelle en vision périphérique et, comme suggéré par les mêmes auteurs, à la diminution du nombre de cellules ganglionnaires observée entre la fovéa et la rétine périphérique. En particulier, la faible densité de cônes en VP et le nombre important de cônes qui se connectent à une seule cellule ganglionnaire à partir de 10° d'excentricité pourraient se traduire par une moindre intégration du signal de phototransduction et expliquer *in fine* la diminution des performances de la VP.

Une augmentation des temps de réactions spécifique aux images déplaisantes a également été mise en évidence, quelle que soit la position de l'image. Cette augmentation pourrait être liée à une capture des ressources attentionnelles plus importante pour ce type d'images, réduisant celles pour la tâche effectuée par le participant. Plusieurs études (Fox *et al.*, 2001 ; Koster *et al.*, 2004 ; 2007) ont ainsi montré que la détection de cibles est ralentie si des images négatives apparaissent dans la partie du champ visuel où les cibles doivent apparaître. Ce type de résultats suggère une difficulté à désengager ses ressources de l'image émotionnelle, ce qui pourrait ralentir la réalisation de la tâche. L'augmentation des temps de réaction en réponse aux images déplaisantes pourrait également être consécutive à une plus grande hésitation des participantes dans leur choix. Dans ce cas, cette hésitation reste spécifique aux images déplaisantes, et étant donné qu'elles ne diffèrent des images neutres que par leur contenu affectif, nous pouvons considérer que la valeur émotionnelle des images a « focalisé » les

participants et a entraîné un temps d'intégration plus important. Cette interprétation revient donc à envisager le statut particulier des images déplaisantes par rapport aux images neutres, y compris en VP.

## 5.4.2 Réponses électrophysiologiques

### \* Effet de l'excentricité

Nous montrons pour la première fois la possibilité d'explorer les réponses électrophysiologiques de la VP lors de la présentation d'images de scènes complexes. Des études sur le traitement d'images latéralisées (Kayser, 1997 ; 2000) ont été réalisées mais jamais à de telles excentricités. En particulier, l'analyse classique de pics d'amplitude et l'ACP spatiale montrent l'existence d'une composante évoquée précoce, dans les régions occipitales, sensible aux conditions de présentation de l'image. Nous pouvons raisonnablement associer cette composante à la P100 décrite en vision centrale, qui est le reflet de l'activité visuelle précoce des aires extrastriées. Cette composante serait dès lors de plus faible amplitude et plus tardive lorsque le stimulus est présenté en VP. Les différences dans les valeurs d'amplitude et de latence pourraient être expliquées par la taille des populations neuronales recrutées par la VC et la VP. En effet, nous avons rappelé que le phénomène de convergence affectait de manière plus importante les informations issues de la VP que celles issues de la VC. La plus faible proportion de neurones impliquée par la VP pourrait expliquer l'apparition plus tardive et la plus faible amplitude de la *P100-like*. De plus, sa distribution est sensible à la position de l'image dans le champ visuel. Lorsque l'image apparaît en périphérie, la distribution de la *P100-like* est controlatérale au côté de présentation alors que la P100 évoquée en VC est distribuée bilatéralement sur les électrodes occipitales médianes. L'information visuelle venant de l'hémichamp droit est transmise vers les aires cérébrales gauches (et vice-versa pour l'hémichamp droit) via des voies ipsi- et controlatérales (voir section 1.2). Cette activation controlatérale des lobes occipitaux avaient déjà été mise en évidence en IRM fonctionnelle, en MEG et en EEG (Fize *et al.*, 2005 ; Liu et Ioannides, 2006 ; Whittingstall *et al.*, 2007), mais à notre connaissance, jamais à de telles excentricités. La distribution plus latérale des activités visuelles pourrait également provenir de la plus grande innervation des aires visuelles secondaires par les fibres magnocellulaires, tel que cela a été décrit chez le singe (Foster *et al.*, 1985) et le chat (Movshon *et al.*, 1978). Notre étude constitue ainsi une première exploration du traitement visuel précoce d'images complexes présentées en VP.

### \* Effet du contenu émotionnel

Egalement pour la première fois, nous mettons en évidence un traitement de l'information émotionnelle lorsqu'elle est présentée en vision périphérique, confirmant ainsi la capacité de la vision périphérique à extraire les informations émotionnelles d'une image complexe. De plus, ce résultat élargit à la vision périphérique ceux obtenus par Calvo et Lang (2005) en vision parafovéale. Du fait des précautions méthodologiques et de notre soin particulier dans le choix des images, nous pouvons fortement présumer que ces résultats sont bien liés au contenu affectif des images et non pas aux paramètres physiques des images. Le premier effet apparaît à 90 ms lorsque les images sont projetées en vision centrale alors qu'il apparaît plus tardivement en vision périphérique (123 et 140 ms). Cette différence de latence entre VC et VP peut être liée à la difficulté plus importante à extraire en VP les informations de scènes complexes.

Ces différences précoces peuvent être liées à l'activité d'aires frontales susceptibles de moduler les aires visuelles ou à une modulation des aires visuelles elles-mêmes (Amaral *et al.*, 2003). L'amygdale est connectée à ces aires visuelles et pourrait traiter rapidement le contenu déplaisant des images et contribuer à la distinction entre les images neutres et déplaisantes au niveau de ces aires. D'autres composantes évoquées sensibles au contenu émotionnel des images apparaissent plus tardivement dans les aires centro-pariétales quand les images sont projetées en vision centrale et dans les aires frontales et temporales droites lorsqu'elles sont projetées en vision périphérique ; ce constat suggère l'existence de réseaux neuronaux différents dans le traitement des informations émotionnelles lors de leur présentation en vision centrale et en vision périphérique. En particulier, l'association de l'EEG avec les techniques d'imagerie cérébrale permettrait de préciser les structures responsables des modulations émotionnelles décrites dans cette expérience.

Il est intéressant de noter que, dans des fenêtres temporelles tardives, les zones temporales droites sont impliquées, que l'image soit présentée dans le champ visuel gauche ou dans le droit. La rétinitopie décrite pour la P100 semble donc disparaître et ce résultat suggère une implication plus importante de l'hémisphère droit dans le traitement des informations émotionnelles négatives. Les travaux qui ont porté sur la latéralisation hémisphérique du traitement des informations émotionnelles ont abouti à deux théories (Borod, 1992, Liotti et Tucker, 1995). La première renvoie à une dominance de l'hémisphère droit pour le traitement des émotions (Tucker *et al.*, 1981) alors que la seconde (l'hypothèse de valence, *valence hypothesis*) suggère une dominance de l'hémisphère droit pour les stimulations émotionnelles négatives ou

déplaisantes et une dominance de l'hémisphère gauche pour les positives ou plaisantes (Davidson, 1995). Bien que nos résultats semblent confirmer la latéralisation du traitement émotionnel, nos résultats ne peuvent pas plaider en faveur de l'une ou l'autre de ces théories étant donné que nous n'avons pas utilisé d'images plaisantes.

Nous avons mis en évidence des différences liées à une plus grande activité électrophysiologique en réponse aux images neutres par rapport aux déplaisantes. Ce type de résultats semble incohérent avec les études classiques sur le traitement émotionnel en EEG qui montrent une activité plus importante pour les images déplaisantes par rapport aux neutres. Cependant, certaines études montrent également une plus grande activité pour les images neutres pour des composantes précoces (Begleiter *et al.*, 1967) et tardives (Batty et Taylor, 2003 ; Kayser *et al.*, 1997 pour des visages). Ainsi, le constat classique d'une supériorité des images émotionnelles par rapport aux neutres ne devrait pas être considéré comme systématique (cf. Koster *et al.*, 2007 d'un point de vue comportemental). De plus, il n'y a aucune donnée électrophysiologique à notre connaissance sur la stimulation en vision périphérique. Le pattern complexe de résultats obtenus par l'ACP spatio-temporelle demande la mise en place d'autres études pour comprendre l'ensemble des effets émotionnels engendrés par la présentation en vision centrale et en vision périphérique.

Enfin, l'apparition plus tardive d'effets émotionnels en vision périphérique est contre-intuitif à la lumière des caractéristiques des projections magnocellulaires, plus rapides que les projections parvocellulaires, associées à la vision centrale. D'un point de vue anatomique, nous avons insisté dans la partie théorique sur l'implication probable de cellules parvocellulaires en VP, ainsi que sur les nombreuses connexions qui existent entre les différentes voies visuelles, en particulier au niveau de V1 (Sincich et Horton, 2005). D'autres études devraient permettre de différencier le rôle des voies magnocellulaire et parvocellulaire dans le traitement des informations en VP, en utilisant des stimulations propres à recruter spécifiquement ces voies, par exemple des images filtrées (Leonova *et al.*, 2003). D'un point de vue fonctionnel, l'encodage des informations issues de la VP pourrait demander un temps d'intégration plus long du fait de la convergence plus importante des données, et de ce fait être à l'origine de l'apparition plus tardive de la modulation émotionnelle.

En conclusion, cette première expérience montre que la VP peut traiter des images complexes malgré la baisse d'acuité visuelle qui la caractérise par rapport à la VC. Cette étude valide l'exploration électrophysiologique de la VP par la mise en évidence de composantes

évoquées par les images présentées en excentricité. Enfin, conformément à notre hypothèse, les informations émotionnelles ont un impact sur les performances comportementales et l'activité neuronale, y compris lorsqu'elles sont présentées en VP.

Dans le but général d'optimiser les performances de la VP, nous nous sommes intéressés dans une deuxième étude au traitement de stimuli particuliers, les visages. Leur configuration spatiale est plus simple que celle de scènes complexes et leur saillance est particulièrement importante du fait de leur rôle dans les interactions sociales.







6a.

Vision périphérique

et

visages émotionnels:  
conditions explicites

## 6a.1 Introduction

Nous avons montré dans la première expérience que le contenu affectif de scènes émotionnelles présentées en VP a un impact sur le comportement et l'activité électrophysiologique des participants. Nous confirmons ainsi la possibilité que la VP puisse traiter des scènes complexes et que leur valeur émotionnelle puisse moduler ce traitement. Parmi ces stimulations complexes, les visages ont une grande importance dans les interactions sociales et des régions corticales sont spécialisées dans leur traitement (Damasio *et al.*, 1982). La lésion de certaines de ces régions entraîne notamment une incapacité à reconnaître un visage familier, signe clinique de la prosopagnosie (e.g., Damasio *et al.*, 1982 ; Lhermitte *et al.*, 1972; Meadows, 1974). Le statut perceptif privilégié des visages apparaît très tôt au cours du développement puisque les bébés sont préférentiellement attirés par des visages plutôt que par d'autres stimuli visuels (Macchi Cassia *et al.*, 2004, 2006). Enfin, comme évoqué précédemment, des études électrophysiologiques ont montré l'existence d'une composante évoquée spécifique, la N170, préférentiellement déclenchée par le traitement des visages (Itier et Taylor, 2004a, b ; Rousselet *et al.*, 2004).

Par ailleurs, les visages, de par leur saillance, constituent un support de choix dans les études de neurosciences dédiées aux traitements émotionnels. Dans ce cadre, des études en imagerie montrent une plus grande activation de l'amygdale en réponse à des visages qu'en réponse à des scènes (Hariri *et al.*, 2002 ; revue dans Sergerie *et al.*, 2008). Aussi, la plupart des expressions faciales émotionnelles, positives (joie) et négatives (peur, colère, menace,...) modulent l'activité cérébrale liée à l'analyse des visages. Ces modulations sont révélées à la fois par des méthodes d'imagerie et d'électrophysiologie (Morris *et al.*, 1998 ; Vuilleumier *et al.*, 2004 ; revues dans Eimer et Holmes, 2007 ; Vuilleumier et Pourtois, 2007).

**Ainsi, la saillance inhérente aux visages émotionnels** pourrait participer à une mobilisation plus importante des ressources attentionnelles en VP. De plus, par leur valence positive et leur capacité à déclencher des comportements d'approche, les expressions faciales positives de joie constitueraient des stimulations potentiellement intéressantes dans le cadre de rééducations neurovisuelles telles que celles décrites par Kerkhoff (2000). Enfin, nous avons évoqué plus haut l'existence de disparités dans les résultats obtenus par certaines études en fonction de la tâche des participants (voir Marinkovic et Halgren, 1998). Nous avons donc créé



deux paradigmes expérimentaux similaires (chapitres 6A et 6B), dans lesquels les participants catégorisaient l'expression faciale émotionnelle de manière **explicite** (6A) ou **implicite** (6B).

Avec le premier paradigme, correspondant à un traitement des informations émotionnelles dans des conditions explicites, nous avons mené deux expériences séparées dans lesquelles nous avons présenté des visages neutres associés à des visages exprimant la peur dans une expérience, et à des visages exprimant la joie dans l'autre. Étant donné la riche littérature existant sur le traitement des visages en VC, nous avons choisi de les présenter uniquement en VP, à deux excentricités (15 et 30°). En effet, les études de Thorpe (2001) suggèrent une dégradation progressive des performances en vision périphérique. Notre première expérimentation confirmait déjà cette dégradation des performances sans en explorer l'évolution. En conséquence, nous avons retenu deux positions supplémentaires, intermédiaires entre la VC et la VP : -15° et +15°.

Dans un souci de clarté, et étant donné leur similitude, nous présentons ensemble le matériel et les méthodes utilisées pour ces deux expériences (joie et peur). Les résultats obtenus seront ensuite présentés et discutés séparément.

## 6a.2 Matériel et méthodes

### 6a.2.1 Participants

Seize étudiantes droitières, âgées de 18 à 24 ans (moyenne :  $19,1 \pm 3,5$  ans), ont participé à l'expérience avec des visages de peur, et seize autres étudiantes, dont 3 gauchères, âgées de 19 à 25 ans (moyenne :  $20,5 \pm 1,5$  ans) ont participé à l'expérience avec des visages de joie. Elles étaient recrutées au sein des Universités lilloises. Leur vision était normale ou corrigée à la normale. Avant la mise en place du matériel expérimental, un questionnaire leur était remis afin d'évaluer leur latéralité (Hécaen, 1984) et de vérifier qu'elles ne consommaient pas de médicaments ni ne présentaient d'antécédents neurologiques ou psychiatriques.

### 6a.2.2 Environnement expérimental et stimuli

La salle et le matériel expérimentaux sont identiques à ceux de l'expérience précédente.

### \* Stimuli

Les images sélectionnées sont des visages issus de deux banques de données : la NimStim (MacBrain Face Stimulus Set, Tottenham *et al.*, 2002) et la KDEF (Karolinska Directed Emotional Faces System ; Lundqvist *et al.*, 1998).

Préalablement à l'expérience, nous avons sélectionné un ensemble de visages issus de ces deux banques et nous les avons présentés à 22 participantes, différentes de celles qui participeront aux expériences ( $22,5 \pm 2$  ans). Leur tâche consistait d'une part à rapporter pour chaque visage l'expression émotionnelle perçue (choix libre), d'autre part à évaluer le degré de certitude de leur réponse (sur une échelle de 0 à 10). Les critères de sélection des visages étaient un pourcentage de détection de la dimension émotionnelle (neutre, joie, peur), supérieur ou égal à 70% (pourcentage de réponses équivalentes à la sélection *a priori*), et une médiane des certitudes supérieure ou égale à 7. Nous avons ainsi sélectionné 72 visages que nous avons séparés en trois groupes selon leur expression (neutre, joie, peur). Pour chacun de ces trois groupes, le nombre de visages féminins était équivalent à celui des visages masculins.



Figure 6.1. Exemple de visages utilisés lors de l'expérience. A-B : visages masculin et féminin exprimant la joie ; C-D : visages neutres ; E-F : visages exprimant la peur.

De plus, nous avons mesuré et ajusté le contraste et la luminance des trois groupes de visages à l'aide du logiciel Adobe Photoshop CS (Tableau 6.1). Dans un souci de comparabilité des deux expériences, nous avons vérifié qu'il n'existe pas de différence significative sur les paramètres cités entre les visages de joie et les visages de peur.

VISAGES de PEUR	Neutre	Peur	F	p
Luminance	80,14	97,46	0,006	0,9
Contraste	60,5	66	0,568	0,4
Luminance (rouge)	121,3	128,2	0,01	0,9
Contraste (rouge)	72,1	77	0,08	0,8
Luminance (vert)	69,2	87,4	0,005	0,94
Contraste (vert)	43,7	54,7	0,6	0,45
Luminance (bleu)	49,8	76,7	0,004	0,95
Contraste (bleu)	30,5	48	0,57	0,45

VISAGES de JOIE	Neutre	Joie	F	p
Luminance	80,14	86,9	0,11	0,74
Contraste	60,5	63	0,02	0,9
Luminance (rouge)	121,3	122,6	0,11	0,74
Contraste (rouge)	72,1	74,8	0,27	0,6
Luminance (vert)	69,2	75,2	0,05	0,83
Contraste (vert)	43,7	48,4	0,11	0,74
Luminance (bleu)	49,8	62,8	0,18	0,67
Contraste (bleu)	30,5	40	0,05	0,82

Tableau 6.1. Valeurs moyennes de luminance et de contraste de l'image et valeurs de ces mêmes paramètres calculées séparément sur les trois couches de couleur, en fonction du groupe d'images (les F et p sont présentés).

En résumé, nous avons constitué trois groupes de visages, dont l'expression émotionnelle est la peur, la joie ou neutre, pour lesquels les caractéristiques physiques pertinentes ont été homogénéisées. Ainsi, ces trois groupes ne varient que sur leur expression affective.

### 6a.2.3 Paramètres de présentation et procédure

Pour chaque expérience, nous avons choisi quatre blocs d'images, chacun étant constitué de 48 visages (24 neutres et 24 émotionnels, joie ou peur). Chaque image est répétée au total quatre fois et les blocs sont organisés de telle manière qu'à la fin de l'expérience, tous les visages sont apparus aux 4 excentricités sur l'écran panoramique. Les images sont projetées, à une distance de 2,1 mètres, aléatoirement dans le champ visuel gauche, excentrées à  $-30^\circ$  et à  $-15^\circ$ , ou dans le champ visuel droit, excentrées à  $+15^\circ$  et à  $+30^\circ$ . Chacune de ces images a une taille angulaire horizontale de  $20^\circ$  et verticale de  $25^\circ$ . Pour que les conditions de vision des participantes soient optimales, nous avons augmenté le temps de présentation des visages à 300 ms, même si cela risquait d'augmenter le nombre de saccades automatiques (Rayner, 1998). Les conséquences de cette augmentation devaient s'avérer faibles car, au cours de l'expérimentation précédente, nous avons relevé très peu de saccades automatiques et peu d'essais avaient donc été écartés de l'analyse. L'intervalle inter-stimulus varie entre 2 et 4 secondes.

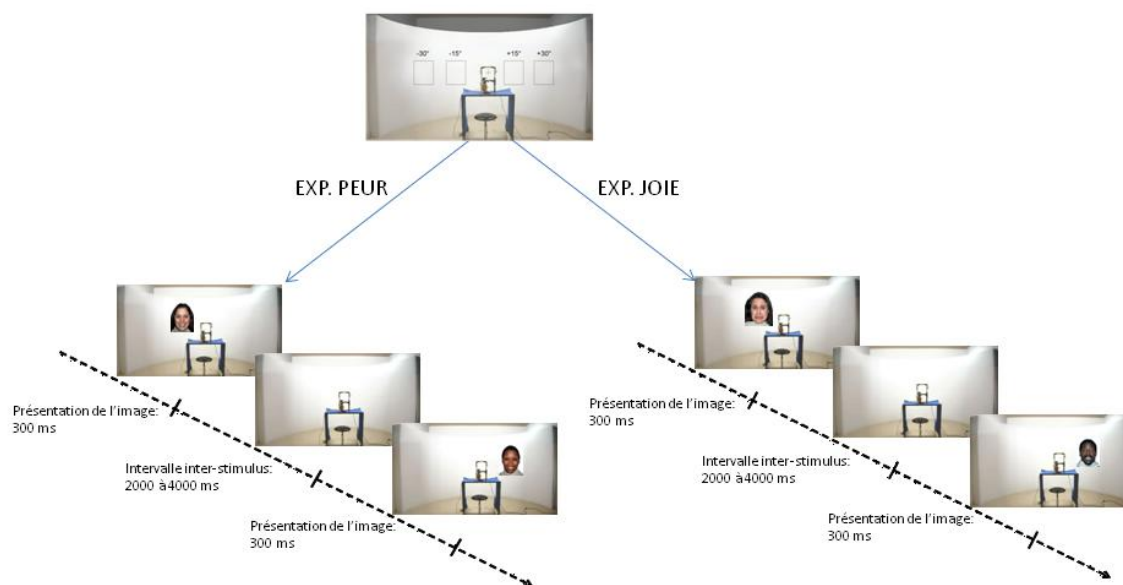


Figure 6.2. Illustration de la présentation successive de deux images pour chacune des expériences (peur, joie). Les temps de présentation ainsi que l'intervalle inter-stimulus sont également indiqués.

L'ordre de présentation des images était contrebalancé pour éviter de possibles effets de latéralisation (les images étaient présentées d'abord dans le champ visuel droit ou dans le champ visuel gauche) et d'éloignement par rapport au centre du champ visuel (les visages étaient présentés d'abord à + ou - 15° puis à + ou - 30° et inversement).

La procédure suit les mêmes étapes que celles décrites lors de l'expérience précédente. Toutefois, dans la présente expérimentation, lors de l'apparition du visage, les participants doivent identifier son expression émotionnelle, à l'aide du boîtier de réponses à deux boutons. L'ordre des boutons est contrebalancé entre les participants dans les deux expérimentations. Avant la présentation du premier bloc, une dizaine d'images différentes de celles constituant l'expérimentation sont projetées sur l'écran panoramique pour vérifier la compréhension et la bonne exécution de la consigne.

#### 6a.2.4 Enregistrement et traitement électrophysiologique

L'enregistrement est effectué à l'aide du même matériel que dans l'expérience précédente, et le traitement des données est similaire. Nous avons retiré de l'analyse les essais

contenant des mouvements oculaires dans les 300 premières ms suivant la présentation du stimulus (Rayner, 1998). Les périodes d'EEG restantes étaient alors moyennées sur une période de 900 ms en fonction de la catégorie de l'image définie *a priori* (neutre/peur ou neutre/joie) et de son excentricité. Le niveau de base électrophysiologique correspondait à la moyenne des amplitudes obtenues sur 100 ms avant la stimulation.

Le nombre moyen d'essais valides pour l'expérience avec les visages de peur était de 21,3 ce qui représente 88,7 % des essais. Pour l'expérience avec les visages de joie, le nombre moyen d'essais valides était de 22, ce qui correspond à 92 % des essais. Ces résultats permettent de justifier l'augmentation du temps de présentation des stimuli.

### 6a.2.5 Analyse des données

#### \* Mesures comportementales

Les mesures effectuées, pourcentage de bonnes réponses effectuées par les participants et temps de réaction aux images projetées (selon la catégorie définie *a priori*) font l'objet d'analyses de variance en mesures répétées (correction Greenhouse-Geisser).

#### \* Mesures électrophysiologiques

Analyses classiques : pour explorer la réactivité précoce des aires visuelles en réponse aux visages présentés en vision périphérique, nous avons effectué une analyse classique des mesures d'amplitude et de latence du pic des composantes P100 et N170 par rapport à la ligne de base, dans une fenêtre temporelle comprise entre 70 et 120 ms après l'apparition du stimulus pour la P100 et entre 140 et 240 ms pour la N170. Ces fenêtres étaient déterminées après examen du grand moyennage et correspondent à celles utilisées dans les études qui prennent en compte ces deux composantes.

ACP spatio-temporelle : nous avons effectué une ACP spatio-temporelle pour identifier les groupes d'électrodes et les périodes de voltage qui varient en fonction des conditions expérimentales. D'après Spencer *et al.* (2001), des ACP spatio-temporelles réalisées séparément en fonction de certaines conditions sont comparables à une ACP commune effectuée sur les mêmes conditions. En conséquence, et contrairement à l'expérimentation précédente, nous avons introduit la position spatiale des visages, ou excentricité, comme facteur dans l'ACP. En

effet, l'un des objectifs de cette seconde expérimentation est d'observer les effets de la présentation plus ou moins excentrée des visages.

Dans une première étape, une ACP spatiale est réalisée avec, comme variables, les sites d'électrodes (63) et comme observations, les points temporels, les participants et les conditions. Dans une seconde étape, les scores des facteurs spatiaux obtenus sont soumis à une ACP temporelle. Les points temporels (818) sont alors soumis à une ACP temporelle avec, comme observations, les participants et les conditions.

Des analyses de variance (ANOVA) en mesures répétées (correction Greenhouse-Geisser) prenant en compte les facteurs expression faciale (peur, neutre) et excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°) sont effectuées sur les valeurs de pics d'amplitude et de latence dans le cas des analyses classiques ainsi que sur les scores des facteurs dans le cas de l'ACP spatio-temporelle.

## 6a.3 Visages de peur : résultats et discussion

Comme annoncé, nous allons traiter dans une première partie les résultats obtenus lors de la présentation de visages neutres (N) ou exprimant la peur (P).

### 6a.3.1 Résultats

#### **\*Pourcentage de bonnes réponses**

L'analyse des pourcentages de réponses correctes avec l'excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°) et l'expression du visage (peur, neutre) comme facteurs intra-sujets, met en évidence un effet de la position des visages (Tableau 6.2). La performance est meilleure lorsque le visage est moins excentré, à -15° et à +15° (-30° = 88,6 % ± 1,1 ; -15° = 95 % ± 1,2 ; +15° = 94 % ± 0,7 ; +30° = 91,1 % ± 1,3 ;  $F(3,45) = 9,32$  ;  $p < 0,01$ ). L'analyse permet de montrer aussi un effet de l'expression faciale ( $F(1,15) = 15,21$ ;  $p < 0,01$ ) avec un pourcentage de bonnes réponses plus élevé pour les visages neutres (N = 94,9% ± 1 ; P = 89,2% ± 0,9).

	-30°	-15°	+15°	+30°
<b>Peur</b>	85,4 % ± 35,4	92,8 % ± 25,8	90,7 % ± 29	87,7 % ± 32,8
<b>Neutre</b>	90,6 % ± 29,3	96,8 % ± 17,6	96,8 % ± 17,6	93,7 % ± 24,3

Tableau 6.2. Pourcentages de bonnes réponses en fonction de l'expression faciale (peur, neutre) et de l'excentricité.

### \*Temps de réaction

Une analyse similaire est réalisée sur les temps de réaction des sujets. Elle révèle un effet de la position des visages puisque les participantes répondent plus rapidement aux visages qui sont moins excentrés (-30° : peur = 727 ± 224 ms ; neutre = 761 ± 220 ms ; -15° : peur = 708 ± 209 ms ; neutre = 717 ± 216 ms ; +15° : peur = 685 ± 241 ms ; neutre = 718 ± 279 ms ; +30° : peur = 745 ± 215 ms ; neutre = 769 ± 225 ms ;  $F(3,45) = 10,16$  ;  $p < 0,01$ ). De plus, bien que le seuil de significativité ne soit pas atteint ( $F(1,15) = 4,3$  ;  $p = 0,056$ ), les participantes répondent plus rapidement aux visages de peur qu'aux visages neutres (figure 6.3).

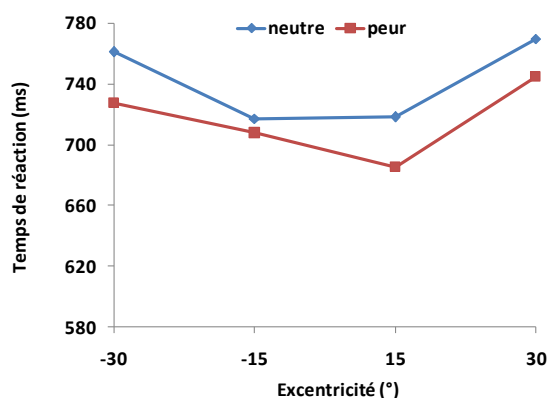


Figure 6.3. Temps de réaction en fonction de l'excentricité et de l'expression faciale. L'analyse statistique révèle deux effets principaux, non représentés ici, de la position des visages dans le champ visuel et de leur contenu émotionnel, sans interaction entre ces deux variables.

### \* Grand moyennage

Une inspection rapide du grand moyennage suggère que la présentation de visages en VP déclenche un ensemble de composantes évoquées, dans des zones pariéto-occipales et fronto-centrales (figure 6.4). Deux composantes retiennent particulièrement l'attention. La première se distribue au niveau de PO7 et PO8, aux alentours de 100 ms, et pourrait, de ce fait, être assimilée à une P100 telle que nous l'avons décrite dans l'expérimentation précédente. La seconde est de

polarité négative et apparaît au niveau de P7 et P8 aux alentours de 170 ms. Ces caractéristiques spatio-temporelles sont semblables à celles décrivant la N170, composante générée classiquement par la présentation de visages en VC.

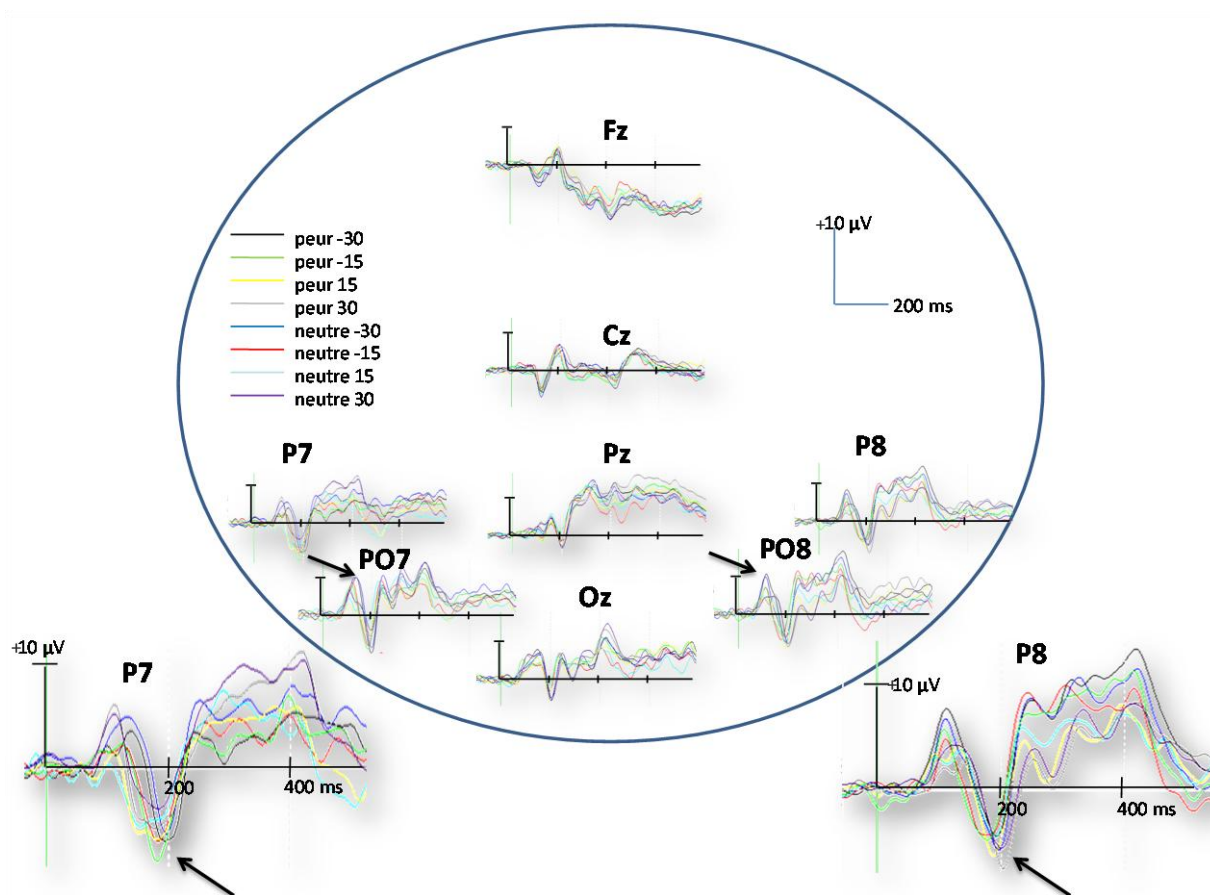


Figure 6.4. Illustration à partir de 8 électrodes des potentiels évoqués moyens ( $n=16$  participants) en réponse aux visages neutres et exprimant la peur à  $-30$ ,  $-15$ ,  $+15$  et  $+30^\circ$ . Les flèches indiquent respectivement la *P100-like* (PO7, PO8) et la N170 (P7, P8).

### \* Analyses classiques

En ce qui concerne la P100, une première analyse de variance est effectuée sur les amplitudes, dans une fenêtre temporelle comprise entre 70 et 120 ms, avec l'expression faciale (peur, neutre), l'excentricité ( $-30^\circ$ ,  $-15^\circ$ ,  $+15^\circ$ ,  $+30^\circ$ ) et les électrodes (PO7, Oz, PO8) comme facteurs intra-sujets. Ces électrodes nous permettent d'explorer les amplitudes de la P100 au niveau de l'hémisphère gauche (PO7), de l'hémisphère droit (PO8) et dans une position médiane (Oz ; figure 6.5a).

Cette analyse révèle une interaction significative entre le degré d'excentricité et la position de l'électrode ( $F(6,90) = 6,55$  ;  $p < 0,001$  ; figure 6.5b). Cette interaction nous autorise à



rechercher un effet des électrodes à chaque excentricité séparément. Comme attendu, les analyses montrent que lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel gauche, l'amplitude augmente significativement de gauche à droite ( $-30^\circ$  :  $p < 0,001$  ;  $-15^\circ$  :  $p < 0,01$ ). Lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel droit, nous mettons en évidence une augmentation significative de l'amplitude de droite à gauche uniquement à  $+30^\circ$  ( $+30^\circ$  :  $p < 0,01$ ). A  $+15^\circ$ , les amplitudes sont semblables pour les trois électrodes.

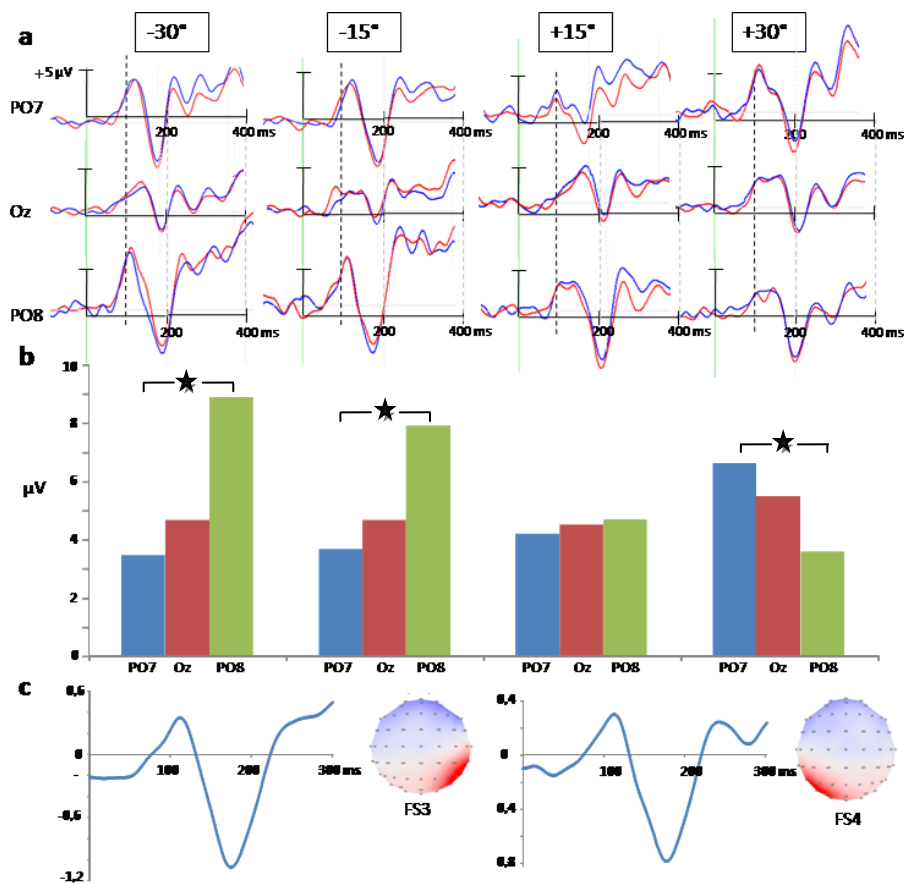


Figure 6.5. Effets de la position centrale ou périphérique de l'image sur les PE. a) PE moyens en réponse aux visages neutres (ligne bleue) et de peur (ligne rouge) présentés à  $-30^\circ$ ,  $-15^\circ$ ,  $+15^\circ$  et  $+30^\circ$ , au niveau d'électrodes pariéto-occipitales gauche (PO7), médiane (Oz) et droite (PO8). La ligne brisée représente la latence de 100 ms. b) Pics d'amplitude entre 70 et 120 ms, moyennés pour les deux conditions (neutre, peur). \* :  $p < 0,05$ . c) PE virtuels et cartes topographiques des poids factoriels des FS. *Noter que lorsque les visages sont présentés à  $-30^\circ$  et à  $-15^\circ$ , la P100 apparaît plus rapidement en PO8 qu'en PO7 alors que c'est l'inverse lorsque les visages sont présentés à  $+15^\circ$  et  $+30^\circ$ . De manière cohérente, l'ACP spatiale révèle deux topographies, situées dans les zones pariéto-occipitales droite et gauche, ayant un pic d'activité positif aux alentours de 100 ms, pouvant correspondre à la P100-like (figure 6.5c).*

L'analyse effectuée sur les latences du pic de la P100 met en évidence un effet de la position des visages. Cet effet se traduit par des latences plus importantes lorsque les visages sont

présentés aux plus grandes excentricités ( $F(3,45) = 3,592$  ;  $p < 0,05$ ) ;  $-30^\circ = 107,7 \pm 15$  ms ;  $-15^\circ = 101 \pm 17$  ms ;  $+15^\circ = 101,5 \pm 19$  ms ;  $+30^\circ = 106,3 \pm 15$  ms).

Pour la N170, nous avons effectué la même analyse sur les amplitudes dans une fenêtre temporelle comprise entre 140 et 240 ms, au niveau de deux électrodes généralement utilisées dans l'étude de cette composante, P7 et P8 (figure 6.6a). Les facteurs intra-sujets étaient l'expression faciale (peur, neutre), l'excentricité ( $-30^\circ$ ,  $-15^\circ$ ,  $+15^\circ$ ,  $+30^\circ$ ) et l'électrode (P7, P8). Nous mettons ainsi en évidence un effet de l'expression du visage, l'amplitude de la N170 étant plus négative pour les visages de peur que pour les visages neutres ( $F(1,15) = 6,55$  ;  $p < 0,05$  ; figure 6.6b).

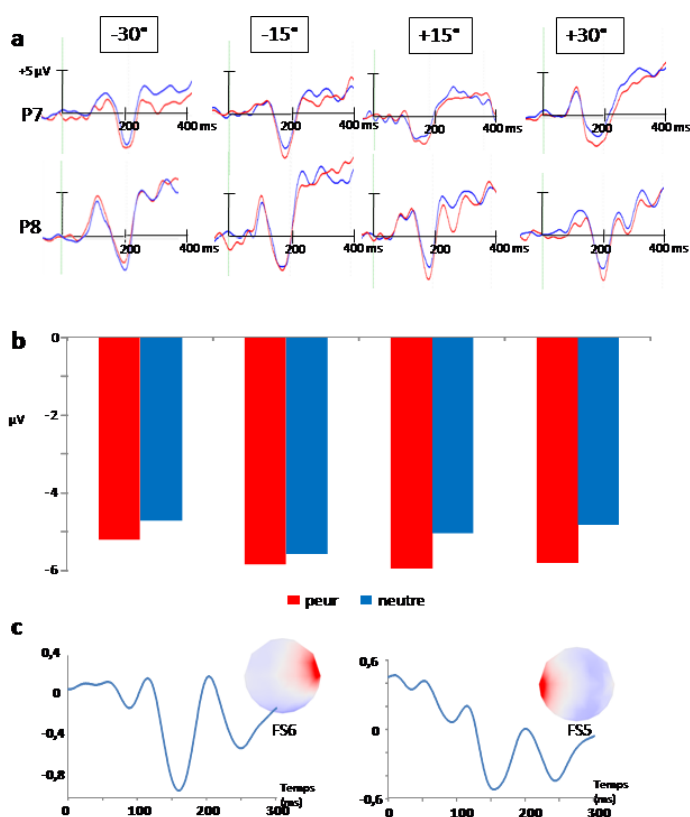


Figure 6.6. Effets de la position et de l'expression émotionnelle des visages sur les PE. a) PE moyennés en réponse aux visages neutres (ligne bleue) et de peur (ligne rouge) présentés à  $-30^\circ$ ,  $-15^\circ$ ,  $+15^\circ$  et  $+30^\circ$ , au niveau des électrodes P7 et P8. b) Pics d'amplitude entre 140 et 240 ms, moyennés sur les deux électrodes P7 et P8, en fonction de l'expression faciale émotionnelle. L'analyse statistique révèle un effet global du contenu émotionnel des visages, non représenté ici, sans interaction avec la position des visages dans le champ visuel. c) PE virtuels et cartes topographiques des poids factoriels des FS. *Noter que le pic de la N170 apparaît plus tardivement lorsque les visages sont présentés aux excentricités  $-30^\circ$  et  $+30^\circ$ . De plus, l'ACP spatiale révèle deux topographies, dans les zones temporelles droite et gauche, ayant des pics d'activité négatifs entre 150 et 200 ms, qui pourraient correspondre à la N170.*

Une analyse similaire sur les latences de la N170 montre un effet significatif de l'excentricité ( $F(3,45) = 7,87$  ;  $p < 0,01$  ; figure 6.7), le pic de la N170 apparaissant plus tardivement lorsque les visages sont présentés aux excentricités les plus extrêmes ( $-30^\circ = 188 \pm 21$  ms ;  $+30^\circ = 185,7 \pm 20$  ms ;  $-15^\circ = 177,4$  ms  $\pm 22$  ms ;  $+15^\circ = 177 \pm 22$  ms).

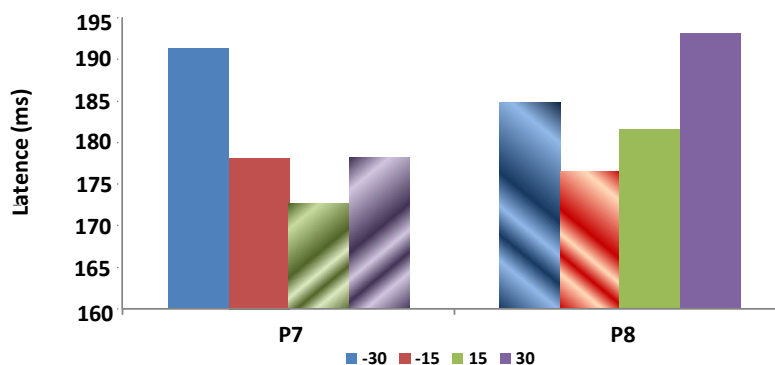


Figure 6.7. Moyenne des latences de la N170 en fonction de l'électrode et de l'excentricité des visages. L'analyse statistique révèle un effet global de l'excentricité, non représenté ici, avec des latences plus importantes pour les excentricités les plus importantes. Remarquer les latences plus courtes pour les présentations controlatérales, représentées hachurées.

### \* Facteurs spatiaux

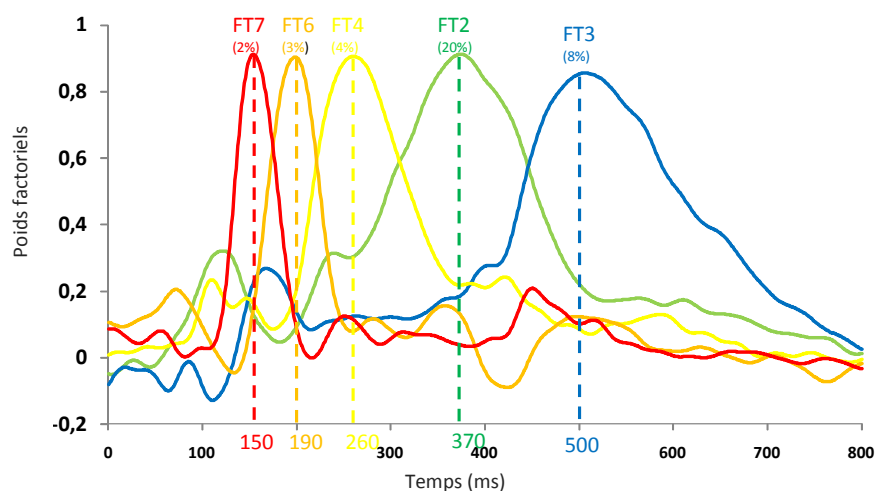
L'ACP spatiale extrait de 7 facteurs spatiaux. L'ensemble de ces facteurs comptent pour 90 % de la variance expliquée. Parmi les facteurs spatiaux extraits, deux topographies localisées dans les aires pariéto-occipitales gauche (FS4) et droite (FS3) montrent une augmentation d'activité aux alentours de 100 ms (figure 6.5c). Ces activités peuvent être associées à la *P100-like* décrite dans l'expérience précédente. Quand les images sont présentées dans le champ visuel gauche ( $-15$  et  $-30^\circ$ ), l'activité de FS3 située dans les aires pariéto-occipitales droites est maximale alors que lorsqu'elles sont présentées dans le champ visuel droit ( $+15$  et  $+30^\circ$ ), l'activité de FS4 située dans les mêmes aires à gauche est maximale.

De la même manière, nous pouvons distinguer deux facteurs spatiaux, FS6 et FS5, dont la topographie temporelle droite et gauche et l'activité négative aux alentours de 160 ms suggèrent une association avec la N170 (figure 6.6c). Les visages présentés dans le champ visuel gauche ( $-30$  et  $-15^\circ$ ) semblent activer la N170 dans les aires temporelles droites (FS6) de façon plus importante que les visages présentés dans le champ visuel droit. Inversement, ce sont les visages dans le champ visuel droit qui activent préférentiellement la N170 dans les aires temporelles gauches (FS5).

### \* Facteurs temporels

L'ACP temporelle a permis l'extraction de 29 facteurs temporels. Pour chaque couple composé d'un facteur spatial et d'un facteur temporel, représentant l'activité d'une « électrode virtuelle » à un temps spécifique, nous avons réalisé une analyse de variance en mesures répétées corrigée (Greenhouse-Geisser) avec le contenu émotionnel comme facteur inter-sujets sur les scores des facteurs temporels. Afin d'en faciliter la lecture nous n'avons représenté que les comparaisons significatives entre expressions faciales et les interactions avec l'excentricité.

Le premier effet significatif lié à l'expression des visages de peur apparaît environ 150 ms après l'apparition du stimulus (FT7) dans les aires pariéto-occipitales droites (FS3) avec des scores plus négatifs pour les visages de peur que pour les neutres ( $F(1,15) = 5,58$  ;  $p < 0,05$  ; figure 6.8). L'analyse met en évidence une interaction significative entre l'expression du visage et son excentricité 190 ms après l'apparition du stimulus (FT6) au niveau d'aires temporales gauches (FS5 ;  $F(3,45) = 3,571$  ;  $p < 0,05$ ). Les analyses postérieures montrent des scores plus négatifs pour les visages de peur quand ils sont présentés dans le champ visuel gauche, à  $-15^\circ$  ( $-15^\circ$ :  $F(1,15) = 6,92$  ;  $p < 0,05$ ). Un effet de l'expression faciale est mis en évidence 260 ms après l'apparition du stimulus (FT4) au niveau des aires pariéto-occipitales droites (FS3) avec une activité plus importante pour les visages neutres par rapport aux visages de peur ( $F(1,15) = 106,13$  ;  $p < 0,001$ ). Plus tard, 370 ms après l'apparition du stimulus (FT2) dans les aires temporales gauches (FS5), un effet lié au contenu émotionnel des visages est proche de la significativité ( $F(1,15) = 4,36$  ;  $p = 0,054$ ) avec des scores plus négatifs pour les visages de peur. Enfin, 500 ms après l'apparition du stimulus (FT3), dans les aires pariétales (FS1), l'analyse met en évidence une interaction significative entre le contenu affectif des visages et leur position ( $F(1,15) = 4,85$  ;  $p < 0,05$ ). Les analyses effectuées séparément pour chaque excentricité montrent que les visages de peur ont engendré une plus grande activité que les neutres lorsqu'ils étaient présentés dans le champ visuel gauche, à  $-15^\circ$  ( $F(1,15) = 9,13$  ;  $p < 0,05$ ).



	FT7 (150 ms)	FT6 (190 ms)	FT4 (260 ms)	FT2 (370 ms)	FT3 (500 ms)
FS3	Peur > Neutre		Neutre > Peur		
FS5		Peur > Neutre		Peur > Neutre	
FS1					Peur > Neutre

Figure 6.8. En haut, poids factoriels en fonction du temps (le pourcentage de variance expliquée est indiqué entre parenthèses). En bas, résumé des résultats liés à l'expression des visages. *L'activité de plusieurs composantes est modulée par l'expression émotionnelle des visages. Ces composantes se distribuent dans les hémisphères droit et gauche, dans des zones pariéto-occipitales, temporales et pariétales. Sur la majorité des composantes, les visages exprimant la peur ont déclenché des activités plus importantes que les visages neutres.*

### 6a.3.2 Résumé des résultats

Cette étude nous permet de retenir les principaux résultats suivants :

- \* Les performances comportementales se dégradent progressivement en VP, au fur et à mesure que les stimulations s'éloignent du centre du champ visuel.
- \* Le pourcentage de bonnes réponses aux visages neutres est plus important que celui aux visages de peur, de manière similaire aux données obtenues dans la première expérience.
- \* Les participants répondent plus rapidement aux visages dont l'expression est la peur, quelle que soit leur excentricité.

\* Deux composantes évoquées, similaires à la P100 et à la N170 classiquement décrites en VC, sont déclenchées par la présentation de visages en VP.

\* L'expression faciale de peur déclenche des activités plus importantes pour un ensemble de composantes évoquées précoces et tardives, dont la N170, qui apparaissent dans des zones pariéto-occipitales, pariétales et temporales. Ces composantes se distribuent bilatéralement et il est intéressant de noter que les modulations émotionnelles mises en évidence dans la première expérience étaient distribuées dans les mêmes zones. De plus, les composantes situées dans la zone temporale gauche et la zone pariétale sont modulées par la valeur émotionnelle des visages uniquement lorsqu'ils sont projetés dans le champ visuel gauche.

### 6a.3.3 Discussion

L'objectif de cette étude était d'explorer les réponses comportementales et électrophysiologiques évoquées par des visages présentés à plusieurs niveaux d'excentricité et de mettre en évidence une modulation de ces traitements par l'expression émotionnelle de ces visages.

#### \* Effets comportementaux

Comme les scènes complexes de la première expérimentation, les visages neutres sont mieux identifiés que les visages émotionnels. Cet effet ne semble pas lié à un biais dans notre sélection *a priori* car cette sélection s'est faite précautionneusement, avec des critères plus drastiques que ceux généralement utilisés dans les études portant sur le traitement des visages. Ce résultat est plus probablement la conséquence d'une stratégie de réponse de la part des participants qui appuient sur le bouton neutre quand ils ne sont pas sûrs de leur réponse. Cette stratégie augmente artificiellement le nombre de bonnes réponses des visages neutres et diminue celui des visages émotionnels. De ce fait, nos analyses des temps de réaction et des données électrophysiologiques ont porté sur la sélection *a priori* de la catégorie des visages, de la même manière que dans la première expérience.

L'augmentation des temps de réaction avec l'excentricité suggère une dégradation progressive des performances en VP, en accord avec les résultats de Thorpe *et al.* (2001). Cette relation particulière pourrait être liée à la diminution progressive du nombre des cellules

ganglionnaires rétiniennes, établie dans des études chez le singe (Wässle *et al.*, 1990) et chez l'Homme (Curcio et Allen, 1990). Cette diminution serait à l'origine de la moins bonne acuité visuelle en VP et expliquerait la dégradation des performances de la VP comparativement à la VC, en particulier dans des tâches utilisant des images complexes (ici des visages).

Les temps de réaction sont diminués pour les visages émotionnels. L'expression de peur des visages a donc entraîné une réponse plus rapide, probablement en augmentant les ressources attentionnelles dont on sait qu'elles sont dirigées préférentiellement vers des stimuli de type émotionnel (Fox, 2002 ; Koster *et al.*, 2004 ; Öhman *et al.*, 2001). Ceci est cohérent avec la nécessité de répondre plus rapidement à ces stimulations particulièrement importantes pour l'individu, d'un point de vue social et adaptatif. Ce résultat est différent de celui obtenu dans la première expérience utilisant des scènes complexes. Plusieurs études s'accordent sur l'existence de différences dans les processus cognitifs induits par les visages et les scènes émotionnels (Britton *et al.*, 2006 ; Hariri *et al.*, 2002). Outre l'augmentation de la durée de présentation, la différence de complexité entre une scène émotionnelle et un visage présenté en VP pourrait expliquer la disparité des résultats entre les deux types de stimuli. En effet, la configuration structurelle est similaire d'un visage à l'autre alors que les scènes émotionnelles sont beaucoup plus variables. De ce fait, le codage des visages pourrait se faire de manière plus automatique (Ekman, 1992a, b, 1994 ; Izard, 1994) ce qui pourrait être à l'origine de temps de réaction plus rapides.

### **\* Réponses électrophysiologiques**

#### *Effet de l'excentricité*

Pour la première fois à de telles excentricités, nous montrons que la VP peut traiter des stimulations visuelles telles que des visages. D'autres études ont analysé les variations de la N170 en fonction de l'excentricité mais se sont limitées à des présentations à 10° (Rousselet *et al.*, 2005) ou ont appliqué un facteur d'agrandissement cortical (Liu et Ioannides, 2006 ; Mäkelä *et al.*, 2001). Les analyses classiques de pics d'amplitude et les ACP spatiales ont mis en évidence dans les aires pariéto-occipitales une activité précoce évoquée 100 ms après l'apparition du stimulus. Comme dans l'expérimentation précédente, nous pouvons assimiler cette activité à une composante similaire à la P100 qui est le reflet de l'activité des aires extrastriées (Clark et Hillyard, 1996 ; Hopf et Mangun, 2000) et que nous avons nommée *P100-like*. Sa distribution, plus antérieure que celle de la P100 évoquée par des scènes et des visages présentés en VC, pourrait être liée à l'innervation plus importante des aires visuelles secondaires par les fibres

magnocellulaires (voir discussion de l'expérimentation 1). Dans ce cadre, Bullier (2001) propose même, sur la base d'enregistrements de latences de réponses de neurones situés dans différentes aires visuelles, que les fibres magnocellulaires du CGL activeraient en premier lieu des aires situées au niveau pariétal, lesquelles en second lieu, activeraient les aires visuelles primaires et secondaires. La mise en évidence de cette composante dans ces deux expérimentations confirme qu'elle reflète une activité visuelle générale, non spécifique à un support particulier, image ou visage.

Nous montrons que l'influence de l'excentricité s'étend à une autre composante évoquée, la N170. L'ACP spatiale met en évidence des topographies d'activité localisées dans les régions temporales droite et gauche qui ont un pic d'activité négatif aux alentours de 170 ms, que nous **pouvons raisonnablement associer à la N170**. Etant donné que sa distribution est identique à celle de la N170 évoquée en VC, une dénomination spécifique (N170-like par exemple) ne nous paraît pas utile, même si l'excentricité de présentation a une influence sur la latence d'apparition de la N170. Tout d'abord, la topographie temporelle gauche est plus activée par les présentations de visages dans le champ visuel droit (+15° et +30°) et vice-versa pour la topographie temporelle droite. Ensuite, les visages excentrés déclenchent une N170 plus tardive (190 ms en moyenne à -30 et +30°). Le faible nombre de cellules ganglionnaires recrutées par la VP pourrait expliquer que l'analyse structurelle d'un visage, reflétée par l'apparition de la N170, soit plus tardive en VP, et ce, malgré la plus grande rapidité des fibres magnocellulaires. A -15 et +15°, dans des positions intermédiaires, la N170 apparaît en moyenne entre 175 et 180 ms, ce qui est légèrement plus tardif que les données obtenues lorsque les visages sont présentés en VC : 161 ms dans l'étude d'Ashley *et al.* (2004), 140 ms dans celle de Batty et Taylor (2003), 156 et 170 ms dans celles d'Itier et Taylor (2002, 2004a). Ces données de la littérature révèlent que la fenêtre d'apparition de la N170 est très variable en fonction des études et des paradigmes expérimentaux. Ainsi, il paraît peu fondé d'affirmer que les visages présentés dans ces positions intermédiaires déclenchent une N170 significativement plus tardive que celles des visages présentés en VC.

#### *Effet de l'expression faciale émotionnelle*

Pour la première fois, nous mettons en évidence un traitement de visages émotionnels présentés en VP. Ceci confirme l'hypothèse que la VP peut analyser des stimuli ayant une haute valeur adaptative et sociale. Du fait des précautions méthodologiques et de notre soin particulier dans le choix des visages, nous pouvons fortement présumer que ces résultats sont bien liés à l'expression émotionnelle des visages et non pas aux paramètres physiques des images.



L'expression faciale émotionnelle module l'activité électrophysiologique dans des fenêtres temporelles précoces et tardives. La première modulation liée à l'expression de peur des visages apparaît 150 ms après l'apparition du stimulus, sur les aires pariéto-occipitales droites. Un effet similaire en réponse aux images complexes déplaisantes a été trouvé dans la première expérimentation, dans les mêmes aires et à la même latence. En particulier, nous mettons en évidence **une plus grande amplitude de la N170 en réponse aux visages de peur**. Alors que certaines études n'ont pas mis en évidence de modulations émotionnelles de la N170 (Eimer et Holmes, 2002, 2007 ; Hermmann *et al.*, 2002 ; Krolak-Salmon *et al.*, 2001), d'autres ont montré des modulations pour l'expression de peur (Batty et Taylor, 2003 ; Eger *et al.*, 2003). Par ailleurs, d'autres recherches (Batty et Taylor, 2003 ; Kawasaki *et al.*, 2001 ; Pizzagalli *et al.*, 1999 ; Pourtois *et al.*, 2004) ont montré une modulation encore plus précoce, entre 120 et 150 ms, entre les visages neutres et les visages de peur, à l'origine d'une orientation préférentielle vers ce type de stimuli (Pourtois *et al.*, 2004).

Ces modulations persistent tardivement, entre 450 et 500 ms, dans les aires pariétales, qui ont une activité plus importante pour les visages de peur. Ces modulations seraient le reflet d'une attention soutenue aux visages émotionnels par rapport aux visages neutres qui persiste dans les traitements tardifs (Schupp *et al.*, 2004). La mise en évidence d'une activité électrophysiologique plus importante en réponse aux visages de peur comparativement aux neutres au niveau de composantes précoces et tardives serait le reflet de leur saillance particulière, qui s'exprimerait à différents niveaux de leur traitement. L'analyse structurelle des visages et celle des informations émotionnelles liées à leur expression se ferait de manière concomitante et la nature affective des visages pourrait alors moduler plusieurs étapes du traitement des visages. Le rôle de l'amygdale dans les interactions sociales (Adolphs *et al.*, 1999 ; Brothers, 1990) et dans l'extraction des informations émotionnelles, ainsi que ses connexions anatomiques avec les aires occipito-temporales (Lang *et al.*, 1998 ; Morris *et al.*, 1998) suggèrent qu'elle pourrait moduler l'activité des structures impliquées dans le traitement des visages.

Les interactions entre excentricité et traitement émotionnel persistent sur des composantes tardives évoquées 500 ms après l'apparition du stimulus. En effet, les visages de peur ont modulé l'activité électrophysiologique uniquement lorsqu'ils apparaissent à  $-15^\circ$ . Cette influence pourrait rendre compte de différences de traitement émotionnel selon la partie du champ visuel où est apparue la stimulation. Nos résultats évoquent un traitement préférentiel des visages de peur dans le champ visuel gauche, ce qui est en accord avec les études en VC suggérant une dominance de l'hémisphère droit dans le traitement des stimulations émotionnelles, en

particulier négatives (Borod, 1992, Borod *et al.*, 1998 ; Calvo et Avero, 2008 ; Davidson et Irwin, 1999 ; Ley et Briden, 1979 ; Pizzagalli *et al.*, 1999 ; Sato et Aoki, 2006). De ce fait, l'asymétrie hémisphérique sous-tendant le traitement de stimulations émotionnelles négatives en VC peut être étendue pour la première fois à la VP.

En conclusion, cette étude renforce les données de la première expérimentation et confirme que les visages de peur constituent des stimulations saillantes y compris en VP. Cette saillance se traduit par des réactions plus rapides et par une activité électrophysiologique plus importante en réponse aux visages de peur. Nous présentons ci-après l'analyse portant sur les effets comportementaux et électrophysiologiques induits par des visages joyeux présentés en VP.

## 6a.4 Visages de joie : résultats et discussion

### 6a.4.1 Résultats

#### \* Pourcentage de bonnes réponses

Nous avons effectué une ANOVA en mesures répétées (correction Greenhouse-Geisser) avec comme facteurs l'excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°) et l'expression faciale (joie, neutre). Cette analyse révèle un effet de l'excentricité ( $F(3,45) = 7,6$  ;  $p < 0,05$ ). Les analyses comparant les réponses des participants selon la position distale (-30° et +30°) ou proximale (-15° et +15°) montrent que les réponses sont meilleures à -15° et à +15° ( $p < 0,001$ ). Cette analyse met également en évidence une interaction entre l'excentricité et l'expression des visages ( $F(3,45) = 9,334$  ;  $p < 0,01$ ). Les analyses *post hoc* montrent que le pourcentage de bonnes réponses est plus important pour les visages neutres à -30° et à +30° (tableau 6.3).

	-30°	-15°	+15°	+30°
<b>Joie</b>	87,1 % ± 33,6	97,3 % ± 16,1	97,3 % ± 16,2	92,1 % ± 27,0
<b>Neutre</b>	97,4 % ± 16,0	97,5 % ± 18,3	97,9 % ± 14,5	97,6 % ± 15,2

Tableau 6.3. Pourcentages de bonnes réponses en fonction de l'expression faciale (joie, neutre) et de l'excentricité.

### \* Temps de réaction

L'analyse des temps de réaction révèle un effet de l'excentricité ( $F(3,45) = 8,76$  ;  $p < 0,01$ ). Les analyses *post hoc* (Tuckey HSD) montrent que les temps de réaction sont plus rapides lorsque les visages sont présentés à  $-15^\circ$  et à  $+15^\circ$  qu'à  $-30^\circ$  et  $+30^\circ$ . Cette analyse met également en évidence une interaction significative entre l'expression du visage et son excentricité ( $F(1,15) = 8,42$  ;  $p < 0,05$  ; figure 6.9). Les comparaisons *post hoc* (Tuckey HSD) montrent que les participantes répondent plus rapidement aux visages de joie qu'aux neutres à  $-15$  et à  $+15^\circ$ .

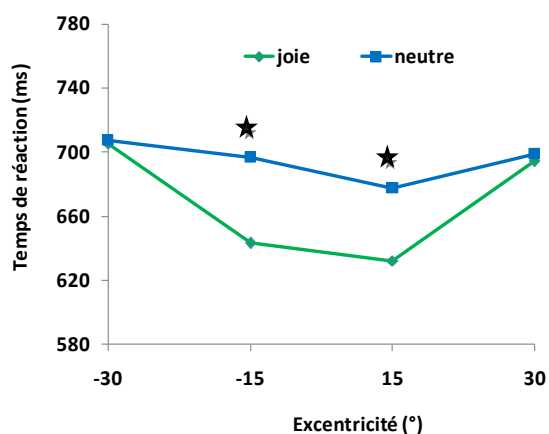


Figure 6.9. Temps de réaction en fonction de l'excentricité et de l'expression faciale émotionnelle. \* :  $p < 0,05$ .

### \* Grand moyennage

Descriptivement, le grand moyennage semble confirmer que la présentation de visages en VP déclenche un ensemble de composantes évoquées dans des zones pariéto-occipitales et fronto-centrales, topographie comparable à celle obtenue avec les visages de peur (figure 6.10).

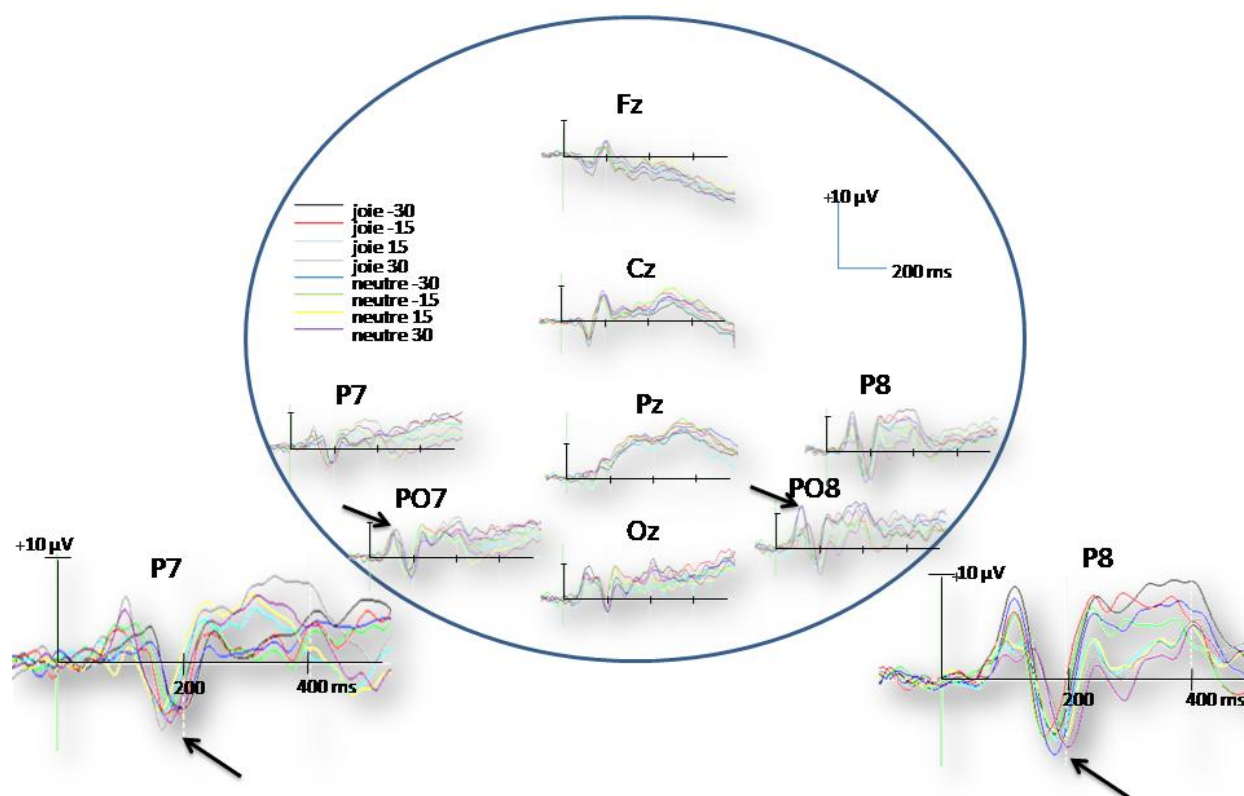


Figure 6.10. Les flèches indiquent respectivement la *P100-like* (PO7, PO8) et la N170 (P7, P8).

### \* Analyses classiques

Une analyse classique de mesure d'amplitude et de latence semblable à celle effectuée pour les visages de peur a été réalisée. Pour pouvoir comparer les deux expérimentations, nous avons choisi les mêmes fenêtres temporelles d'analyse.

En ce qui concerne la *P100*, l'analyse de variance sur les pics d'amplitude dans une fenêtre temporelle comprise entre 70 et 120 ms prend en compte l'expression faciale (joie, neutre), l'excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°) et l'électrode (PO7, Oz, PO8) comme facteurs intra-sujets. Cette analyse révèle une interaction significative entre le degré d'excentricité et la position de l'électrode ( $F(6,90) = 12,07$ ;  $p < 0,001$ ). Cette interaction conduit à rechercher un effet éventuel des électrodes, séparément pour chaque excentricité. Les analyses montrent comme précédemment que lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel gauche (à -30 et -15°), l'amplitude augmente significativement de gauche (PO7) à droite (PO8 ; -30° :  $p < 0,001$  ; -15° :  $p < 0,05$ ). Lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel droit (à +15 et +30°), nous mettons en évidence une augmentation significative de l'amplitude de droite (PO8) à gauche (PO7) uniquement à +30° (+30° :  $p < 0,05$ ). A +15°, les amplitudes sont semblables pour les trois électrodes.

L'analyse des latences du pic de la P100 ne révèle aucun effet significatif.

Pour la N170, nous avons effectué une analyse similaire dans une fenêtre temporelle comprise entre 140 et 240 ms sur les amplitudes avec comme facteurs intra-sujets l'expression faciale (joie, neutre), l'excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°) et l'électrode (P7, P8). Nous mettons ainsi en évidence un effet de l'électrode car l'amplitude de la N170 est plus négative en P8 qu'en P7 (-30° : P7 =  $-4,2 \pm 2,9 \mu\text{V}$  ; P8 =  $-5,9 \pm 3,6 \mu\text{V}$  ; -15° : P7 =  $-4,4 \pm 2,7 \mu\text{V}$  ; P8 =  $-6,0 \pm 3,5 \mu\text{V}$  ; +15° : P7 =  $-4,8 \pm 2,9 \mu\text{V}$  ; P8 =  $5,4 \pm 2,5 \mu\text{V}$  ; +30° : P7 =  $-4,9 \pm 2,2 \mu\text{V}$  ; P8 =  $-5,8 \pm 2,4 \mu\text{V}$  ;  $F(1,15) = 5,071$  ;  $p < 0,05$  ; figure 6.11a et b).

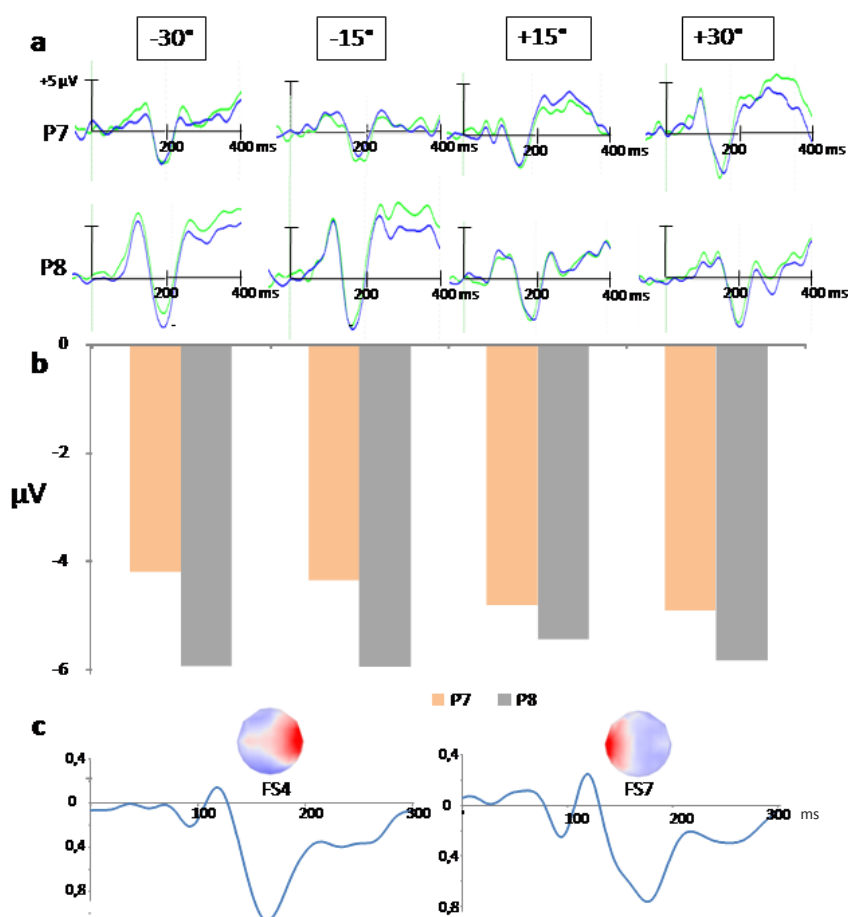


Figure 6.11. Effets de la position des visages sur la N170. a) PE moyennés en réponse aux visages neutres (ligne bleue) et de joie (ligne verte) présentés à -30, -15, +15 et +30°, au niveau des électrodes P7 et P8. b) Pics d'amplitude entre 140 et 240 ms, moyennés sur les deux conditions, en fonction de l'électrode et de l'excentricité de présentation. L'analyse statistique révèle un effet global de l'électrode, non représenté ici, sans interaction avec la position des visages dans le champ visuel. c) PE virtuels et cartes topographiques des poids factoriels des FS. *Noter les amplitudes plus importantes au niveau de P8, située dans l'hémisphère droit. De manière similaire à l'expérience de peur, l'ACP spatiale extrait deux facteurs spatiaux que nous avons, du fait de leur topographie et de leur pic d'activité négatif entre 150 et 200 ms, associés à la N170.*

Une analyse similaire sur les latences montre une interaction entre l'excentricité et l'électrode (figure 6.12). Quand les visages sont présentés dans le champ visuel gauche (-30° et -15°), la N170 apparaît plus rapidement en P8 qu'en P7 alors que lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel droit, la N170 apparaît plus rapidement en P7 qu'en P8.

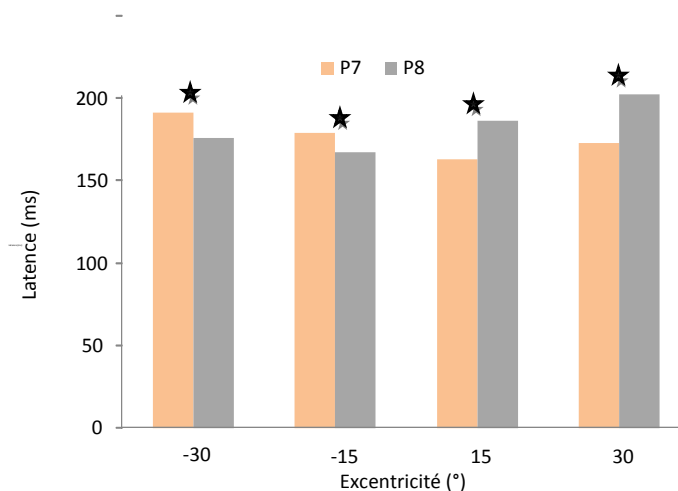


Figure 6.12. Latence d'apparition de la N170 en fonction de l'électrode et de l'excentricité des visages.

### \* Facteurs spatiaux

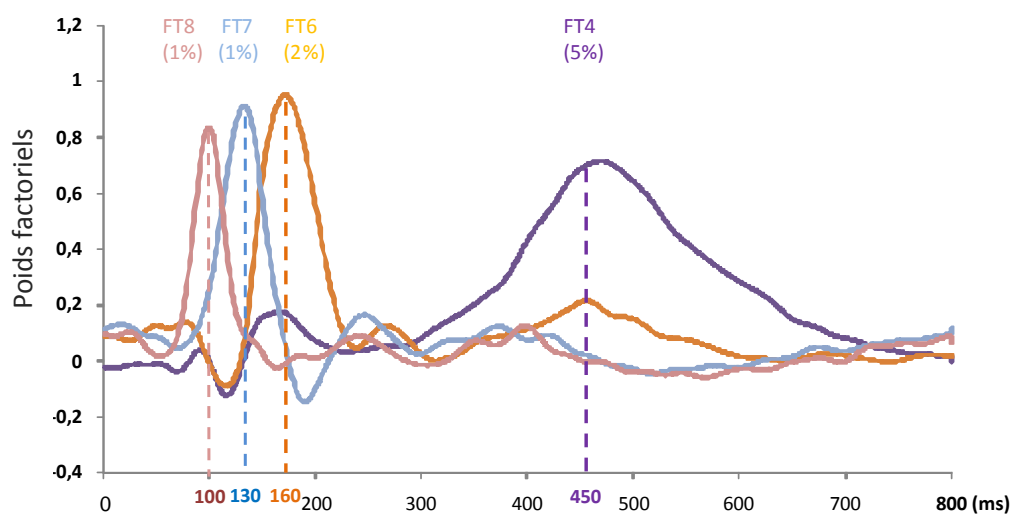
L'ACP spatiale extrait 9 facteurs spatiaux. L'ensemble de ces facteurs comptent pour 90 % de la variance expliquée. Parmi ces facteurs spatiaux, deux topographies (FS3 et FS8) ont une activité maximale aux alentours de 100 ms et se distribuent dans les aires pariéto-occipitales droites (FS3) et gauches (FS8). L'analyse des « PE virtuels » montre que l'activité des topographies distribuées dans les aires pariéto-occipitales droites est maximale lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel gauche (-30 et -15°). A l'inverse, l'activité des topographies distribuées dans les aires pariéto-occipitales gauches est maximale lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel droit (+15 et +30°). Nous associons ces topographies à la *P100-like* que nous avons déjà décrite dans les expériences précédentes.

De la même manière, nous pouvons distinguer deux facteurs spatiaux dont la topographie temporelle gauche et droite et l'activité négative aux alentours de 160 ms suggèrent une association **avec la N170**. Les visages présentés dans le champ visuel gauche (-30 et -15°) semblent activer la N170 située dans les aires temporelles droites (FS4) de façon plus importante que les visages présentés dans le champ visuel droit. Inversement, ce sont les visages dans le champ visuel droit qui activent préférentiellement la N170 située dans les aires temporelles gauches (FS7 ; figure 6.11c).

### \* Facteurs temporels

L'ACP temporelle a réduit l'ensemble des données en 26 facteurs temporels. Pour chaque couple composé d'un facteur spatial et d'un facteur temporel, représentant l'activité d'une « électrode virtuelle » à un temps spécifique, nous avons réalisé sur les scores des facteurs temporels une analyse de variance avec le contenu émotionnel comme facteur inter-sujets. Afin d'en faciliter la lecture, nous n'avons représenté que les comparaisons significatives entre expressions faciales et les interactions avec l'excentricité.

Le premier effet significatif du contenu émotionnel des visages apparaît environ 100 ms après le début du stimulus (FT8), au niveau des aires occipitales (FS5 ; figure 6.13). Les scores générés par les visages de joie sont plus importants que ceux générés par les neutres ( $F(1,15) = 8,364$ ;  $p < 0,05$ ). Plus tard (130 ms, FT7), les analyses mettent en évidence des scores plus grands pour les visages joyeux que pour les neutres ( $F(1,15) = 6,56$  ;  $p < 0,05$ ), sur ces mêmes aires occipitales (FS5). A la même latence, dans les aires frontales (FS6), les visages neutres ont engendré une activité plus importante que les visages joyeux ( $F(1,15) = 7,52$  ;  $p < 0,05$ ). De même, 160 ms après l'apparition du stimulus (FT6), au niveau des aires pariétales (FS2), les visages neutres ont engendré plus d'activité que les visages joyeux ( $F(1,15) = 7,149$  ;  $p < 0,05$ ). A la même latence, dans les aires temporales droites (FS4), l'analyse met en évidence une interaction significative entre la position des visages et leur expression ( $F(3,45) = 3,4$  ;  $p < 0,05$ ). L'analyse contrastée des scores selon la présentation dans le champ visuel gauche ( $-30^\circ$  et  $-15^\circ$ ) ou le droit ( $+15^\circ$  et  $+30^\circ$ ) montre des scores plus négatifs pour les visages joyeux par rapport aux neutres lorsqu'ils sont présentés dans le champ visuel droit ( $F(1,15) = 6,2$  ;  $p < 0,05$ ). Enfin, 450 ms après l'apparition du stimulus (FT4), un effet du contenu émotionnel des visages est proche de la significativité ( $F(1,15) = 4,13$  ;  $p = 0,06$ ), les visages joyeux ayant engendré plus d'activité que les neutres.



	FT8 (100 ms)	FT7 (130 ms)	FT6 (160 ms)	FT4 (450 ms)
FS5	Joie > Neutre	Joie > Neutre		
FS6		Neutre > Joie		
FS2			Neutre > Joie	Joie > Neutre
FS4			Joie > Neutre	

Figure 6.13. En haut, poids factoriels en fonction du temps (le pourcentage de variance expliquée est indiqué entre parenthèses). En bas, résumé des résultats liés à l'expression des visages. *Les modulations liées à l'expression faciale émotionnelle apparaissent très rapidement, dès 100 ms après l'apparition du visage. Ces modulations persistent dans des fenêtres temporelles tardives. En majorité, les composantes sensibles à l'expression des visages ont plus d'activité pour les visages joyeux que pour les visages neutres, mais deux d'entre elles présentent le pattern inverse.*

### 6a.4.2 Résumé des résultats

Cette étude nous permet de retenir les principaux résultats suivants :

- \* Comme dans la première expérience et dans celle avec les visages de peur, les bonnes réponses sont plus fréquentes pour les visages neutres que pour les visages joyeux.

- \* Les temps de réaction se dégradent au fur et à mesure qu'on s'éloigne du centre du champ visuel. Cette dégradation est moins importante pour les visages joyeux, comme c'était le cas pour les visages exprimant la peur.



\* Deux composantes évoquées, similaires à la P100 et à la N170 classiquement décrites en VC, sont déclenchées par la présentation de visages en VP. En particulier, la N170 est plus importante dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche. De plus, son apparition est plus précoce dans l'hémisphère gauche quand les visages apparaissent dans le champ visuel droit et vice-versa.

\* Le contenu affectif des visages module un ensemble de composantes évoquées précoces et tardives, dans des zones pariétales, temporales et frontales, de manière comparable à l'expérience avec les visages de peur. Cependant, le premier effet émotionnel apparaît plus rapidement dans cette expérience, 100 ms après l'apparition du visage. En majorité, ces composantes sont davantage activées pour les visages joyeux que pour les neutres. Il existe cependant quelques différences notables par rapport à l'expérience précédente. En particulier, ces effets pourraient impliquer plus souvent l'hémisphère droit.

### 6a.4.3 Discussion

#### \* Effets comportementaux

A l'instar de l'expérimentation précédente, le plus grand pourcentage de bonnes réponses aux visages neutres n'est selon nous que la conséquence d'un biais de réponses lié à la stratégie qu'ont développée les participants d'appuyer plus souvent sur le bouton neutre quand ils n'étaient pas sûrs de leur réponse (sections 5.4.1 et 6.3.3). Aussi, l'augmentation des temps de réaction avec l'excentricité semble confirmer la dégradation progressive des performances en VP, en accord avec les résultats obtenus dans l'expérience précédente et celle de Thorpe *et al.* (2001).

Comme les visages exprimant la peur, les visages joyeux sont catégorisés plus rapidement que les neutres. L'expression faciale émotionnelle, de peur ou de joie a donc entraîné une réponse plus rapide, probablement en augmentant les ressources attentionnelles dont on sait qu'elles sont dirigées préférentiellement vers des stimuli de type émotionnel. Ce résultat est cohérent avec la nécessité de répondre plus rapidement aux stimulations particulièrement importantes pour l'individu, d'un point de vue social et adaptatif, qu'elles soient positives ou négatives. En comparant les deux expériences utilisant des visages exprimant la peur ou la joie, nous remarquons que les temps de réaction sont plus courts pour les visages joyeux (en moyenne, peur : 715 ms ; joie : 670 ms). L'identification plus rapide de l'expression de joie par rapport à celle de peur est montrée dans d'autres études (Byrne et Eysenck, 1995 ; Hughdal *et al.*, 1993 ; Juth *et al.*, 2005 ; Kirouac et Doré, 1983 ; Marinkovic et Halgren, 1998). Calvo et

Nummenmaa (2008) suggèrent que la configuration structurale d'un visage exprimant la joie (toujours caractérisé par un sourire) est moins variable entre les individus que celle d'un visage exprimant d'autres émotions, ce qui permettrait une réponse plus automatique. La localisation des informations pertinentes dans la reconnaissance de l'expression de joie (bouche) et de peur (yeux ; voir Calder et al., 2000) pourrait également jouer un rôle dans l'identification plus rapide des visages joyeux.

Nous pouvons remarquer qu'il existe une différence entre les temps de réaction obtenus pour les visages neutres dans cette expérience (700 ms en moyenne) et dans celle utilisant des visages de peur (740 ms). Cette variabilité peut s'expliquer par les variations de l'évaluation d'un visage neutre selon le contexte de son apparition. Russell et Fehr (1987) ont montré que les visages neutres ont tendance à être évalués comme tristes s'ils suivent une expression joyeuse et inversement. De ce fait, il est possible que les participantes aient évalué de manière légèrement différente les visages neutres entre les deux expériences selon qu'ils étaient présentés en association à des visages positifs ou négatifs. Dans ce sens, il est également possible que l'état intrinsèque des participants, en particulier d'anxiété, aient pu jouer un rôle dans l'évaluation de la neutralité des visages, qui peuvent être perçues comme légèrement froid du fait du relâchement musculaire qui les caractérise.

### \* Réponses électrophysiologiques

#### *Effet de l'excentricité*

Nous confirmons dans cette étude que la VP peut traiter des visages, y compris lorsqu'ils sont présentés à de grandes excentricités. La présentation de visages en VC évoque classiquement deux composantes qui sont bien décrites dans la littérature, la P100 et la N170.

**L'amplitude de la N170 générée par les visages présentés en VP est plus importante dans l'hémisphère droit que dans le gauche.** Ce résultat est classiquement décrit en VC et est généralement interprété comme le reflet d'une dominance de l'hémisphère droit dans le traitement des visages ; cette interprétation est appuyée par des études comportementales (Burt et Perrett, 1997 ; Ricciardelli *et al.*, 2002), cliniques (Gazzaniga et Smylie, 1983 ; Wada et Yamamoto, 2001), en IRMf (Kanwisher *et al.*, 1997 ; McCarthy *et al.*, 1997) et en EEG/MEG (Itier et Taylor, 2004a, b ; Sagiv et Bentin, 2001 ; Watanabe *et al.*, 1999a, 1999b ; Yovel *et al.*, 2003). Cette étude permet donc pour la première fois d'étendre cette configuration de résultats aux visages présentés à grandes excentricités.

### *Effet de l'expression faciale de joie*

Comme dans l'expérimentation avec les visages de peur, l'expression faciale de joie a modulé l'activité électrophysiologique dans des fenêtres temporelles précoces et tardives. En particulier, la première modulation apparaît plus rapidement pour les visages joyeux que pour les visages exprimant la peur (100 *versus* 150 ms). Un résultat similaire a été décrit par Fichtenholtz *et al.* (2007) qui montrent une modulation de l'activité électrophysiologique plus précoce pour des visages exprimant la joie par rapport à des visages exprimant la peur, en VC. Les auteurs interprètent leur résultat comme le reflet d'une mobilisation plus importante des ressources visuelles lorsqu'un stimulus positif, associé à des comportements adaptatifs d'orientation et d'approche, apparaît dans le champ visuel. Ces modulations persistent tardivement, entre 450 et 500 ms, dans les aires pariétales, qui ont une activité plus importante pour les visages de joie. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Marinkovic et Halgren (1998) et seraient le reflet d'une attention plus soutenue aux visages émotionnels qu'aux visages neutres, persistant dans les traitements tardifs. Un effet similaire est également décrit pour des images de scènes (Schupp *et al.*, 2000) avec une augmentation des amplitudes de la LPP (mesurée entre 350 et 750 ms) en réponse aux images déplaisantes et plaisantes. Selon la conception bidimensionnelle des émotions, nos résultats évoquent plutôt des effets d'activation émotionnelle et non de valence puisque les visages exprimant la peur et ceux exprimant la joie activent de manière plus importante les composantes évoquées tardives.

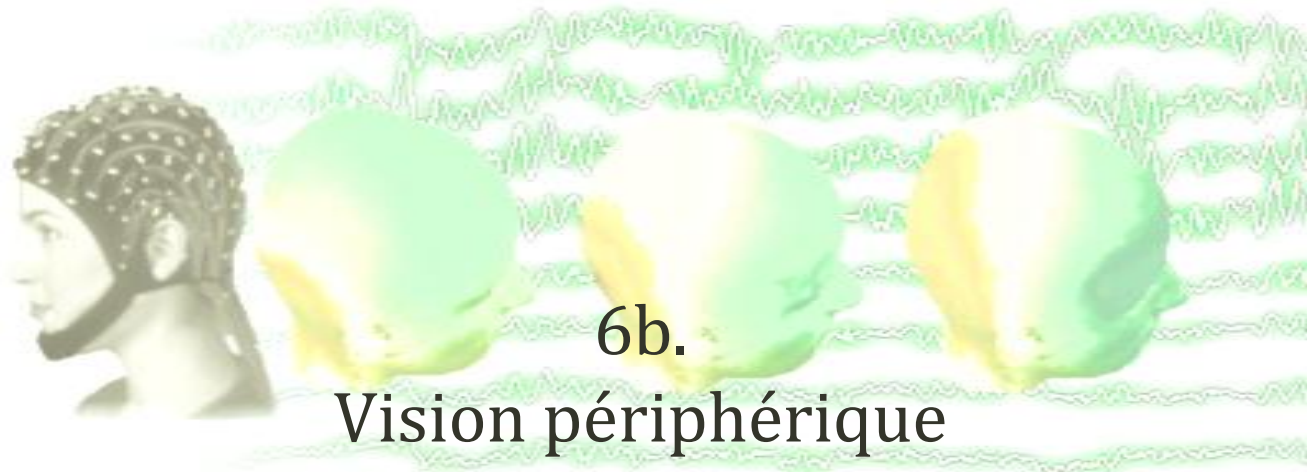
Nous mettons également en évidence une interaction entre la position des visages dans le champ visuel et la modulation liée à leur expression joyeuse. Cet effet est surprenant à deux égards. Tout d'abord, il apparaît dans l'hémisphère droit alors que les visages sont présentés dans le champ visuel droit, ce qui ne rend pas compte de l'activation controlatérale décrite plusieurs fois dans nos expériences. Ensuite, Davidson (1992) propose que les informations positives, associées à des comportements d'approche, seraient plutôt traitées dans l'hémisphère gauche alors que les informations négatives, associées à des comportements d'évitement, seraient davantage pris en charge dans l'hémisphère droit. Pourtant, les résultats obtenus pourraient être liées à l'activation préférentielle de l'hémisphère droit dans le traitement des visages (Rossion *et al.*, 2003). De plus, d'autres études en VC semblent montrer une dominance de l'hémisphère droit dans le traitement des stimulations émotionnelles, positives et négatives (Borod, 1992, Borod *et al.*, 1998 ; Calvo et Avero, 2008 ; Davidson et Irwin, 1999 ; Ley et Briden, 1979 ; Pizzagalli *et al.*, 1999 ; Sato et Aoki, 2006). L'implication préférentielle de l'hémisphère droit en réponse à des visages de peur est également suggérée par les résultats de l'expérience précédente, ce qui nous

amène à supposer que l'hémisphère droit pourrait traiter les informations émotionnelles, quelle que soit leur valence, de manière plus importante que le gauche.

En conclusion, Les visages de joie et de peur constituent donc des stimulations saillantes **en VC et en VP**, et ont un impact sur le comportement et sur l'activité électrophysiologique. Par leur nature, ces stimulations peuvent capter les ressources attentionnelles et entraîner une identification plus rapide. Toutefois, une question encore débattue porte sur la possibilité de traiter ces stimulations émotionnelles dans des conditions dites implicites, c'est-à-dire lorsque les ressources attentionnelles sont détournées du contenu affectif des images ou des visages par la tâche que doit effectuer le participant. Dans le cadre des pathologies de la vision centrale, le déplacement des ressources attentionnelles en VP pourrait s'avérer difficile. Il serait alors intéressant d'envisager l'utilisation de paradigmes implicites de traitement de l'information émotionnelle, qui permettraient d'engager de façon discrète une partie de l'attention vers les stimulations utiles à la rééducation. Nous avons donc reproduit les mêmes expériences avec les visages de joie et de peur en changeant la tâche des participants, qui doivent désormais catégoriser le visage non plus selon son expression, mais selon son genre.







6b.

Vision périphérique  
et

visages émotionnels:  
conditions implicites

## 6b.1 Introduction

L'étude précédente montre deux résultats importants : le traitement des visages peut avoir lieu à des excentricités élevées de la VP ; ce traitement est modulé par le contenu émotionnel des expressions faciales. Ce double constat permet d'étendre désormais à la VP des résultats connus en VC.

La plupart des recherches en VC explorent le traitement émotionnel dans des conditions explicites, c'est-à-dire dans des conditions où l'attention des participants, qui s'attendent à analyser des informations émotionnelles, est dirigée vers le caractère émotionnel des stimulations. Pourtant, habituellement, nous analysons les stimulations qui apparaissent dans notre environnement sans orientation spécifique des ressources attentionnelles vers ces stimulations ; le traitement des informations est alors effectué de manière **implicite**. La question se pose alors de savoir s'il est encore possible d'analyser le contenu émotionnel d'un visage lorsque l'attention n'est pas focalisée sur la saillance émotionnelle de la stimulation. En VC, cette question est encore source de débat et il n'y a pas de consensus établi. Ainsi, des effets liés à l'expression émotionnelle des visages ont été mis en évidence dans des conditions implicites, alors que les participants n'avaient pas de tâche particulière et regardaient passivement les visages (Pizzagalli *et al.*, 2002 ; Schupp *et al.*, 2004) ; des effets similaires ont été obtenus lorsque les participants étaient engagés dans des tâches qui ne portaient pas directement sur l'expression du visage, comme des tâches de catégorisation de genre du visage ou d'éléments extérieurs aux visages (des barres horizontales et verticales par exemple ; Eimer et Holmes, 2002 ; Pourtois *et al.*, 2005 ; Sato *et al.*, 2001). A l'inverse, certaines études ont montré des modulations liées à l'expression faciale émotionnelle dans des conditions explicites mais pas dans des conditions implicites (Marinkovic et Halgren, 1998).

Nous pouvons donc nous interroger sur la persistance du traitement émotionnel en VP lorsque les ressources attentionnelles des participants sont détournées de l'expression émotionnelle des visages. Dans l'affirmative, il pourrait être alors intéressant, dans le cadre des pathologies de la vision centrale, d'envisager des rééducations utilisant des paradigmes de présentations implicites plutôt qu'explicites. En effet, dans un contexte où les ressources visuelles sont limitées à celles de la VP, le déplacement volontaire des ressources attentionnelles en périphérie, inhérent aux conditions explicites, pourrait nécessiter un effort plus important que dans des situations où l'ensemble du champ visuel est disponible. Dans ces conditions, l'évaluation de l'impact d'une présentation implicite s'avère nécessaire.

Nous avons donc mené une étude similaire à la précédente, à l'exception près que la tâche de catégorisation ne porte plus sur le contenu affectif des visages mais sur leur genre.

## 6b.2 Matériel et méthodes

### 6b.2.1 Participants, environnement expérimental et procédure

Seize étudiantes, dont deux gauchères, âgées de 18 à 25 ans (moyenne :  $20,2 \pm 1,7$  ans), ont participé à l'expérience avec des visages exprimant la peur, et seize autres étudiantes, dont une gauchère, âgées de 18 à 23 ans (moyenne :  $19,9 \pm 1,7$  ans) ont participé à l'expérience avec des visages exprimant la joie et respectaient les conditions de sélection annoncées dans les expériences précédentes.

Le matériel, les stimulations (de peur, de joie et neutre) et leur présentation sont en tout point identiques à l'expérience précédente. La tâche des participants consiste à catégoriser le genre du visage (homme ou femme) qui vient de s'afficher, à l'aide du boîtier de réponses à deux boutons. L'ordre des boutons est contrebalancé entre les participants dans les deux expérimentations. Avant la présentation du premier bloc, une dizaine d'images différentes de celles constituant l'expérimentation sont projetées sur l'écran panoramique pour vérifier la compréhension et la bonne exécution de la consigne.

### 6b.2.2 Enregistrement de l'activité EEG et analyse des données comportementales et électrophysiologiques

Les paramètres d'enregistrement de l'activité EEG et leur traitement sont identiques à ceux de l'expérience précédente. Le nombre moyen d'essais valides pour l'expérience avec les visages de peur est de 20,8 ce qui représente 87 % des essais. Pour l'expérience avec les visages de joie, le nombre moyen est de 21,3, soit 89 % des essais.

Les analyses comportementales concernent le pourcentage de réponses correctes et le temps de réaction des participants. Les analyses électrophysiologiques classiques sont identiques à celles de l'expérience précédente. Comme dans la partie précédente, nous allons traiter séparément les résultats obtenus lors de l'utilisation des visages exprimant la peur et ceux exprimant la joie.



## 6b.3 Visages de peur : résultats et discussion

### 6b.3.1 Résultats

#### \* Effets comportementaux

##### *Pourcentage de bonnes réponses*

L'analyse de variance effectuée sur le pourcentage de réponses correctes, avec l'expression faciale (neutre, peur), l'excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°) et le genre (homme, H, ou femme, F) comme facteurs intra-sujets, montre un effet de la position des visages ( $F(3,45) = 4,14$  ;  $p < 0,05$ ). Les pourcentages de bonnes réponses sont plus élevés pour les visages présentés à -15° et à +15°. Cette analyse révèle également une interaction significative entre le genre et la position des visages ( $F(3,45) = 10,61$  ;  $p < 0,01$  ; figure 6.14), les visages masculins étant mieux reconnus à toutes les excentricités, excepté à -15°.

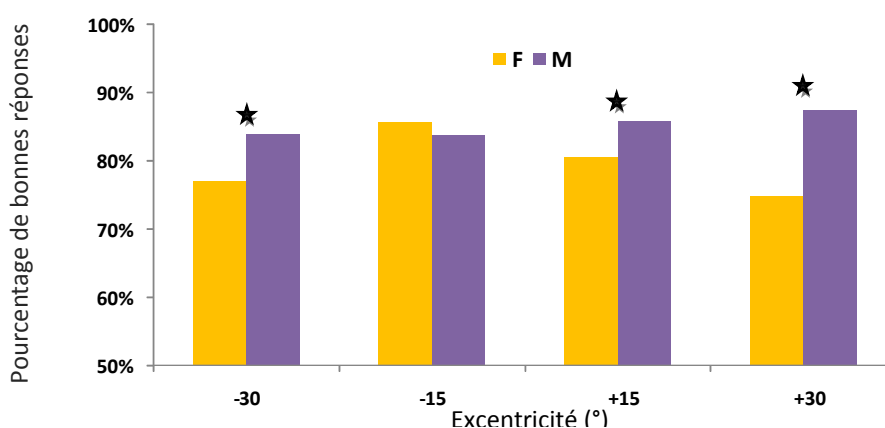


Figure 6.14. Pourcentage de bonnes réponses en fonction du genre du visage (F : féminin ; M : masculin) et de l'excentricité. \* :  $p < 0,05$ .

##### *Temps de réaction*

L'analyse réalisée sur les temps de réaction des participants (figure 6.15) révèle une tendance en ce qui concerne l'excentricité de présentation ( $F(3,45) = 2,81$  ;  $p = 0,059$ ). Des analyses comparant spécifiquement -15 et +15° d'une part à -30 et +30° d'autre part, montrent que les temps de réaction ont tendance à être plus courts pour les excentricités proximales ( $p = 0,07$ ). Cette analyse met également en évidence un effet de l'expression ( $F(1,15) = 5,038$  ;  $p < 0,05$ ), avec des temps de réaction plus longs pour les visages exprimant la peur que pour les visages neutres (-30° : peur =  $659 \pm 214$  ms ; neutre =  $651 \pm 190$  ms ; -15° : peur =  $652 \pm 201$  ms ;

neutre =  $641 \pm 183$  ms ;  $+15^\circ$  : peur =  $640 \pm 208$  ms ; neutre =  $622 \pm 179$  ms ;  $+30^\circ$  : peur =  $646 \pm 212$  ms ; neutre =  $648 \pm 210$  ms.

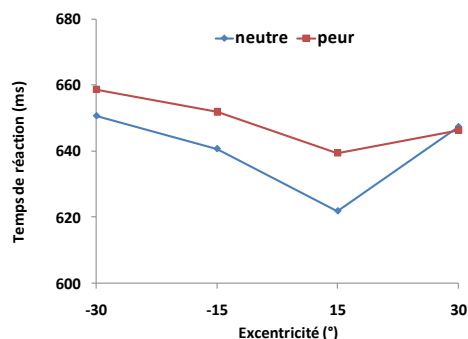


Figure 6.15. Temps de réaction en fonction de l'excentricité et de l'expression faciale. L'analyse statistique révèle un effet global de l'expression faciale de peur, non représenté ici, sans interaction avec la position des visages dans le champ visuel.

### \* Effets électrophysiologiques

#### Grand moyennage

Le grand moyennage est descriptivement similaire aux précédents et montre en particulier la présence de deux composantes, la *P100-like* et la *N170* (figure 6.16).

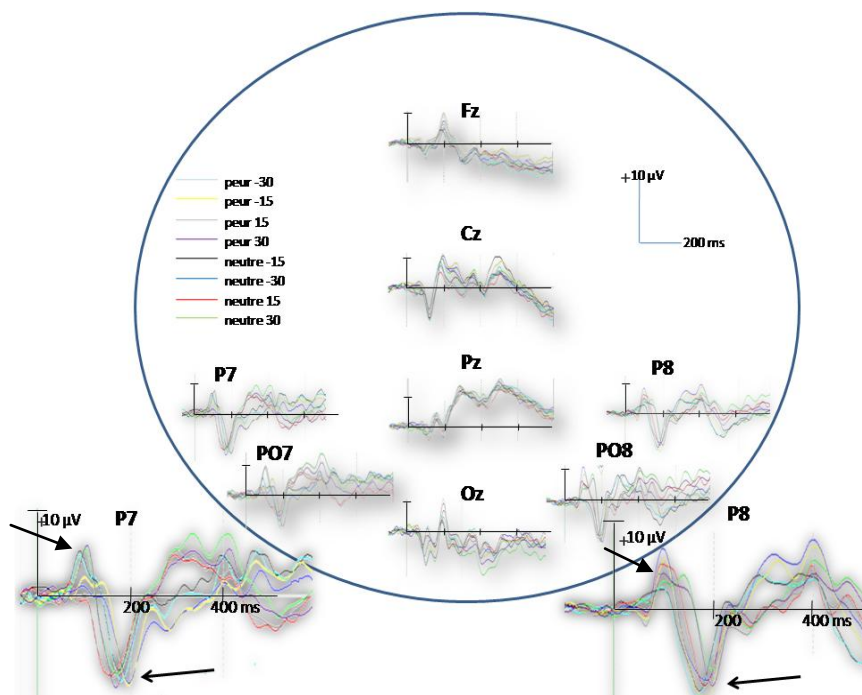


Figure 6.16. Illustration, à partir de 8 électrodes, des PE moyens ( $n=16$  participants) obtenus en réponse aux visages neutres et ceux exprimant la peur, présentés à  $-30$ ,  $-15$ ,  $+15$  et  $+30^\circ$ . Les flèches indiquent respectivement la *P100-like* (PO7, PO8) et la *N170* (P7, P8).

### *Analyses classiques*

Nous avons effectué une analyse classique de mesure d'amplitude et de latence du pic par rapport à la ligne de base dans une fenêtre temporelle comprise entre 70 et 120 ms après l'apparition du stimulus pour la P100 et entre 140 et 220 ms pour la N170.

En ce qui concerne la P100, l'analyse de variance sur les pics d'amplitude, dans une fenêtre temporelle comprise entre 70 et 120 ms, avec l'expression faciale (peur, neutre), l'excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°) et les électrodes (PO7, Oz, PO8) comme facteurs intra-sujets, montre une interaction significative entre l'excentricité et l'électrode ( $F(6,90) = 6,627$ ;  $p < 0,001$ ). Comme dans l'expérimentation précédente, pour les visages dans le champ visuel gauche, à -30°, l'amplitude augmente linéairement de gauche à droite (tendance linéaire :  $F(1,15) = 5,221$  ;  $p < 0,05$ ). Dans le champ visuel droit, à +30°, l'amplitude augmente linéairement de droite à gauche ( $F(1,15) = 12,776$  ;  $p < 0,01$ ). Nous n'avons pas mis en évidence d'effets lorsque les images étaient présentés à -15 et à +15°. Aucun effet significatif n'a émergé de l'analyse des latences du pic de la P100.

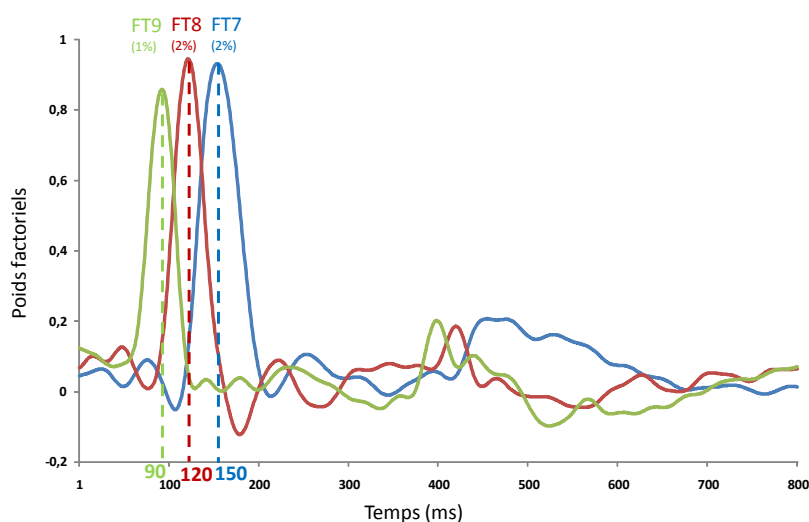
Pour la N170, nous avons effectué la même analyse sur les amplitudes dans une fenêtre temporelle comprise entre 140 et 240 ms, au niveau de deux électrodes généralement utilisées dans l'étude de cette composante, P7 et P8. Les facteurs intra-sujets étaient l'expression faciale (peur, neutre), l'excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°) et l'électrode (P7, P8). Cette analyse ne met en évidence aucun effet. Aussi, aucun effet significatif n'émerge sur les latences du pic de la N170.

### *Facteurs spatiaux et temporels*

L'ACP spatiale extrait 8 facteurs spatiaux. L'ensemble de ces facteurs compte pour 87 % de la variance expliquée. Nous retrouvons les quatre topographies décrites au cours de l'expérience en conditions explicites, que nous assimilons à la *P100-like* (FS1 et FS4) et à la N170 (FS5 et FS6).

L'ACP temporelle extrait 29 facteurs temporels. Pour chaque couple composé d'un facteur spatial et d'un facteur temporel, représentant l'activité d'une « électrode virtuelle » à un temps spécifique, nous avons réalisé une analyse de variance sur les scores des facteurs temporels, avec le contenu émotionnel comme facteur inter-sujets. Par souci de clarté, nous n'avons représenté que les comparaisons significatives entre expressions faciales et les interactions avec l'excentricité.

Le premier effet significatif apparaît 90 ms après l'apparition du stimulus (FT9) au niveau des aires temporales gauches (FS6). Il s'agit d'une interaction entre l'expression faciale et l'excentricité ( $F(3,45) = 3,518$  ;  $p < 0,05$  ; figure 6.17). Les analyses effectuées séparément pour chaque excentricité montrent que, lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel droit, à  $+15^\circ$ , les scores sont plus élevés pour les visages exprimant la peur que pour les visages neutres ( $F(1,15) = 6,801$  ;  $p < 0,05$ ). Plus tardivement (120 ms, FT8), au niveau des aires temporales droites (FS5), l'analyse révèle une interaction significative entre l'expression faciale et l'excentricité. Les analyses suivantes montrent que les scores sont plus élevés pour les visages de peur par rapport aux neutres lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel gauche, à  $-15^\circ$  ( $F(1,15) = 5,272$  ;  $p < 0,05$ ). Un effet proche du seuil de significativité est mis en évidence 150 ms après l'apparition du stimulus (FT7) au niveau des aires pariétales (FS2 ;  $F(1,15) = 4,038$  ;  $p = 0,064$ ) avec des scores plus positifs pour les visages exprimant la peur que pour les visages neutres.



	FT9 (90 ms)	FT8 (120 ms)	FT7 (150 ms)
FS6	Peur > Neutre		
FS5	Peur > Neutre		
FS2	Peur > Neutre		

Figure 6.17. En haut, poids factoriels en fonction du temps (le pourcentage de variance expliquée est indiqué entre parenthèses). En bas, résumé des résultats liés à l'expression des visages. *Noter l'apparition rapide du premier effet émotionnel (90 ms). L'expression faciale de peur déclenche une activité plus importante au niveau de trois composantes qui se distribuent dans les deux hémisphères, et qui apparaissent dans les 150 premières ms.*

### 6b.3.2 Résumé des résultats

Les principaux résultats de cette expérience sont les suivants :

- \* Les performances comportementales ont tendance à se dégrader au fur et à mesure qu'on s'éloigne du centre du champ visuel.

- \* Le pourcentage de bonnes réponses est plus important pour les visages masculins que pour les visages féminins. Il n'y a pas de différence au niveau des temps de réaction selon le genre du visage. De plus, les participantes mettent plus de temps à catégoriser le genre des visages lorsque ceux-ci ont une expression de peur.

- \* Le contenu affectif des visages module un ensemble de composantes évoquées précoces, dans les aires temporales et pariétales. Ces composantes sont davantage activées par les visages de peur que par les visages neutres. Nous n'avons mis en évidence aucun effet de latéralisation du traitement de l'expression faciale émotionnelle, des modulations apparaissant à la fois dans l'hémisphère droit et l'hémisphère gauche.

### 6b.3.3 Discussion

L'objectif de cette étude était de mettre en évidence, dans des conditions implicites, l'impact de l'expression émotionnelle de visages présentés en VP sur la réactivité comportementale et l'activité cérébrale associées à ces mêmes visages.

#### \* Effets comportementaux

Les participantes identifient mieux les visages qui appartiennent au sexe opposé. Les relations entre expression faciale émotionnelle et genre des participants ont été très peu étudiées. Bien que les résultats présentent de nombreuses disparités, il semble que les femmes aient de meilleures performances dans l'identification des expressions faciales (Hall, 1978, 1984; McClure, 2000 ; Thayer et Jonsen, 2000). Erwin *et al.* (1992) ont mis en évidence que des femmes catégorisaient mieux la joie sur des visages masculins que sur des visages féminins. Plus récemment, une étude de Rahman *et al.* (2004) montre que les femmes catégorisent mieux les visages du sexe opposé, quelle que soit leur expression. Même si nous n'obtenons pas le même résultat, les auteurs précédents montrent également que les participantes ont mis moins de temps à catégoriser des visages de joie et de tristesse sur des visages masculins par rapport à des

visages féminins portant la même expression. Ces modulations liées au sexe des participants et au genre des visages qui leur sont présentés ne sont généralement ni interprétées ni contrôlées malgré les recommandations d'Erwin *et al.* (1992). Il est pourtant connu que le genre du visage peut interagir avec certains processus cognitifs, comme ceux d'identification des visages (Baudouin et Tiberghien, 2002). Dans notre expérimentation, l'augmentation du pourcentage de bonnes réponses aux visages masculins pourrait être le reflet d'un comportement d'attraction exercée par l'apparition d'un visage du sexe opposé.

Ce travail confirme également la dégradation des performances avec l'excentricité, telle que nous l'avons décrite lors des expériences précédentes. Les participantes mettent également plus de temps à répondre lorsqu'apparaissent des visages qui expriment la peur. L'expression faciale émotionnelle a clairement perturbé la réalisation de la tâche, probablement en captant une partie des ressources attentionnelles engagée dans la tâche, suggérant la possibilité d'une capture attentionnelle automatique, involontaire (Öhman, 2002). Ce résultat va dans le même sens que ceux obtenus dans plusieurs études comportementales (Bradley *et al.*, 1997 ; Fox *et al.*, 2001 ; Hartikainen *et al.*, 2000 ; Koster *et al.* 2004, 2005 ; Tipples *et al.*, 2002) qui montrent une orientation attentionnelle plus marquée pour des items émotionnels, en particulier négatifs. Cette configuration est cohérente avec la nécessité de réagir à des stimuli pertinents, y compris lorsqu'ils apparaissent en VP, pour permettre la mise en place de comportements adaptatifs. En effet, plusieurs travaux en VC ont montré une activation physiologique plus importante en réponse à des images émotionnelles comparativement à des neutres, suggérant une disposition à l'action suivant la détection de ces stimuli (Esteves *et al.*, 1994 ; Halgren et Marinkovic, 1995). A la lumière de ces données et de nos résultats, il est probable qu'une telle activation pourrait être mise en évidence lors de la présentation de visages en VP.

En conclusion, nous constatons, dans des conditions implicites, l'augmentation du temps de réaction aux visages ayant une expression émotionnelle. Dans ces conditions, les participants ont moins de ressources attentionnelles disponibles pour analyser les expressions faciales émotionnelles. Malgré cela, les informations émotionnelles ont un impact sur les performances comportementales, probablement parce qu'elles captureraient automatiquement une partie de l'attention, et entrer en compétition avec celles nécessaires à la tâche.

### **\* Réponses électrophysiologiques**

D'un point de vue électrophysiologique, la première différence entre les visages neutres et les visages de peur apparaît à 90 ms. Cette modulation émotionnelle ne correspond pas à un

effet sur la P100 car elle apparaît plus rapidement et concerne les aires temporales gauches. Il est d'ailleurs intéressant de noter que l'expression faciale de peur a déclenché une activité plus importante que les visages neutres dans une fenêtre temporelle très courte et très précoce, dans les 150 premières ms suivant l'apparition des visages.

Tout d'abord, l'implication du lobe temporal dans le traitement des visages et des informations pertinentes d'un point de vue social est connue (Rolls, 2007). Des lésions du lobe temporal peuvent ainsi entraîner des déficits dans les comportements sociaux et émotionnels (Leonard *et al.*, 1985 ; Rolls, 2005). En particulier, les neurones du STS répondent à des mouvements de tête (Perrett *et al.*, 1985) ou de paupières (Hasselmo *et al.*, 1989) présents dans certains comportements sociaux chez le singe. De plus, étant donné que ces neurones sont connectés à l'amygdale et au cortex orbito-frontal (Rolls, 1999, 2000, 2005; Rolls et Deco, 2002), ils pourraient participer à la différenciation émotionnelle précoce au niveau du lobe temporal.

Ensuite, la précocité d'apparition des modulations liées à l'expression faciale de peur s'accorde avec l'idée d'un traitement rapide des informations relatives à un danger et à la nécessité de mettre en place rapidement des comportements adaptés. La rapidité de ce traitement pourrait être sous-tendue par la voie sous-corticale colliculo-pulvino-amygdalienne, qui est constituée de fibres magnocellulaires, et dont plusieurs études ont suggéré l'implication dans la perception des visages (Morris *et al.*, 1999, 2001 ; Vuilleumier *et al.*, 2003). Les résultats de Vuilleumier *et al.* (2003) sont à cet égard intéressants pour cette étude. En effet, dans des conditions implicites, la tâche des participants étant également une tâche de catégorisation de genre, les auteurs rapportent que l'amygdale est activée par des visages qui sont constitués uniquement de basses fréquences spatiales, dont nous avons montré qu'elles sont préférentiellement traitées par les cellules magnocellulaires. Les auteurs trouvent la même configuration de résultats dans le collicule et le pulvinar et suggèrent l'implication de la voie colliculo-pulvino-amygdalienne. La plus grande rapidité des voies magnocellulaires pourrait servir de support à la détection rapide des informations négatives portées par les visages et pourraient expliquer l'apparition de modulations émotionnelles avant que l'analyse structurelle des visages ait été réalisée et révélée par le déclenchement de la N170. Nous avons également évoqué plus haut le modèle intégratif de Bullier (2001) qui propose que les informations portées par les fibres magnocellulaires pourraient atteindre en premier lieu les aires pariéto-temporales puis en second lieu les aires visuelles. Ce modèle pourrait ainsi expliquer l'activation en première instance des aires temporales lorsque les visages émotionnels sont présentés en VP.

En résumé, cette expérience montre que le traitement de l'expression faciale de peur peut se faire de manière précoce en VP alors que l'attention de l'individu n'est pas directement focalisée sur cette expression.

## 6b.4 Visages de joie : résultats et discussion

### 6b.4.1 Résultats

#### \* Effets comportementaux

##### *Pourcentage de bonnes réponses*

L'analyse de variance effectuée sur le pourcentage de bonnes réponses, avec comme facteurs intra-sujets l'expression faciale (joie, neutre), le genre (H,F), l'excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°), montre également une interaction entre l'excentricité et le genre des visages ( $F(3,45) = 4,59$  ;  $p < 0,01$  ; figure 6.18), les réponses des participantes étant meilleures lorsque les visages sont masculins, ceci, d'autant plus que l'excentricité de présentation est élevée.

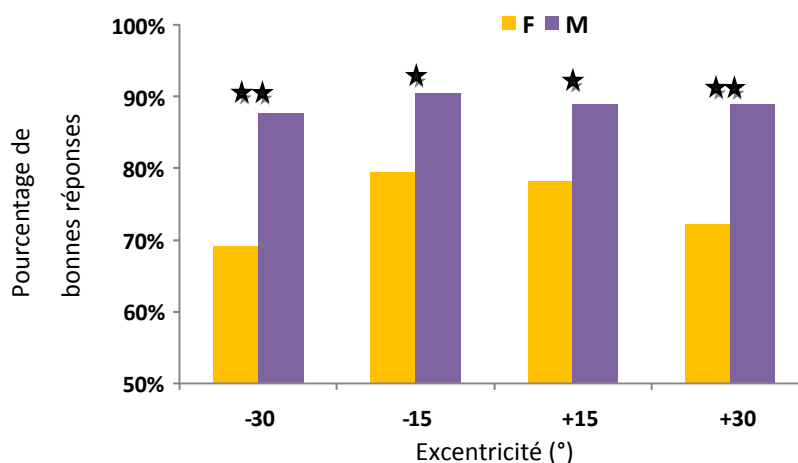


Figure 6.18. Pourcentage de bonnes réponses en fonction du genre du visage (F : féminin ; M : masculin) et de l'excentricité. \* :  $p < 0,05$  ; \*\* :  $p < 0,001$ .

##### *Temps de réaction*

L'analyse des temps de réaction montre un effet de la position des visages, les temps de réaction étant plus longs quand l'excentricité est plus élevée (tendance quadratique:  $F(1,15) = 20,387$ ;  $p < 0,001$ ). Les temps de réaction sont plus courts pour les visages masculins par rapport aux visages féminins ( $F(1,15) = 15,76$  ;  $p < 0,01$ ). L'analyse révèle également un effet de



l'expression faciale ( $F(1,15) = 7,307$  ;  $p < 0,05$ ). Les participants mettent plus de temps à répondre aux visages joyeux qu'aux visages neutres ( $-30^\circ$  : joie =  $766 \pm 272$  ms ; neutre =  $741 \pm 268$  ms ;  $-15^\circ$  : joie =  $713 \pm 257$  ms ; neutre =  $704 \pm 239$  ms ;  $+15^\circ$  : joie =  $711 \pm 251$  ms ; neutre =  $684 \pm 213$  ms ;  $+30^\circ$  : joie =  $755 \pm 275$  ms ; neutre =  $737 \pm 254$  ms ; figure 6.19)

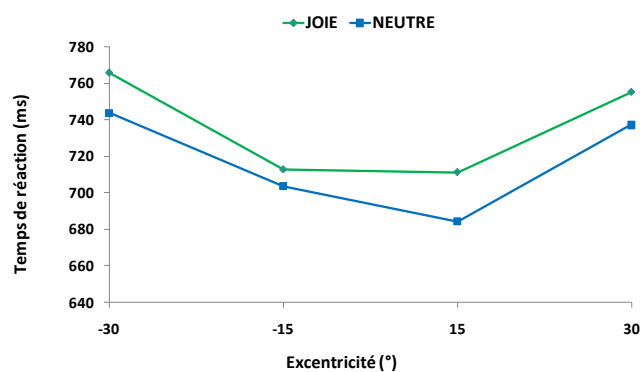


Figure 6.19. Temps de réaction en fonction de l'excentricité et de l'expression faciale. L'analyse statistique révèle un effet global de l'expression faciale émotionnelle, non représenté ici, sans interaction avec la position des visages dans le champ visuel.

### \* Effets électrophysiologiques

*Grand moyennage*

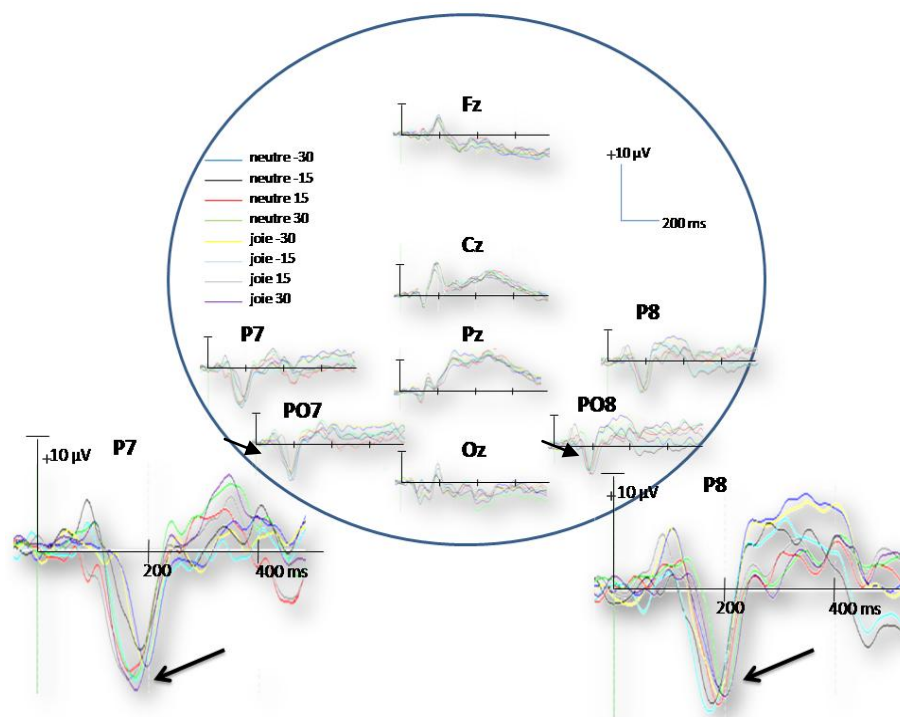


Figure 6.20. Illustration, à partir de 8 électrodes, des PE moyens ( $n=16$  participants) en réponse aux visages neutres et exprimant la joie, présentés à  $-30$ ,  $-15$ ,  $+15$  et  $+30^\circ$ . Les flèches indiquent respectivement la *P100-like* (PO7, PO8) et la N170 (P7, P8).

### *Analyses classiques*

Nous avons effectué une analyse classique de mesure d'amplitude et de latence du pic par rapport à la ligne de base dans une fenêtre temporelle comprise entre 70 et 120 ms après l'apparition du stimulus pour la P100 et entre 140 et 220 ms pour la N170.

En ce qui concerne la P100, l'analyse de variance est conduite sur les mesures d'amplitude avec 3 facteurs intra-sujets : l'expression faciales (joie, neutre), l'excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°) et l'électrode (PO7, Oz, PO8). Comme attendu, cette analyse révèle une interaction significative entre l'excentricité et l'électrode ( $F(6,90) = 4,775$ ;  $p < 0,05$ ). Quand les visages sont présentés à -30°, les amplitudes augmentent linéairement de gauche à droite ( $F(1,15) = 10,671$  ;  $p < 0,01$ ). Quand ils sont présentés à +30°, l'amplitude est significativement supérieure dans l'hémisphère gauche (PO7 ; tendance quadratique :  $F(1,15) = 5,283$  ;  $p < 0,05$ ). Aucun effet n'est mis en évidence à -15 et +15°.

Une analyse similaire sur la latence des pics montre un effet de l'excentricité proche de la significativité ( $F(3,45) = 2,99$  ;  $p = 0,051$ ) : les pics d'amplitudes sont plus tardifs quand les visages sont présentés aux excentricités les plus éloignées (-15° =  $91,3 \pm 15$  ms ; +15° =  $93,8 \pm 17$  ms ; -30° =  $98 \pm 15$  ms ; + 30° =  $98 \pm 11$  ms).

Pour la N170, nous avons effectué une analyse de variance sur les pics d'amplitude dans une fenêtre temporelle comprise entre 140 et 220 ms sur deux électrodes où la N170 est généralement maximale (P7 et P8 ; figure 6.21a). L'analyse réalisée sur les valeurs d'amplitude avec comme facteurs intra-sujets le contenu émotionnel des visages (joie, neutre), l'excentricité (-30°, -15°, +15°, +30°) et l'électrode (P7, P8), révèle une interaction entre l'expression faciale et l'excentricité  $F(3,45) = 3,708$  ;  $p < 0,05$  ; figure 6.21b). Les analyses montrent que lorsque les visages sont présentés à -15°, les visages joyeux ont engendré une N170 plus importante que les neutres ( $F(1,15) = 4,714$  ;  $p < 0,05$ ) alors qu'à +15°, les visages neutres ont engendré une N170 plus négative que les visages joyeux.

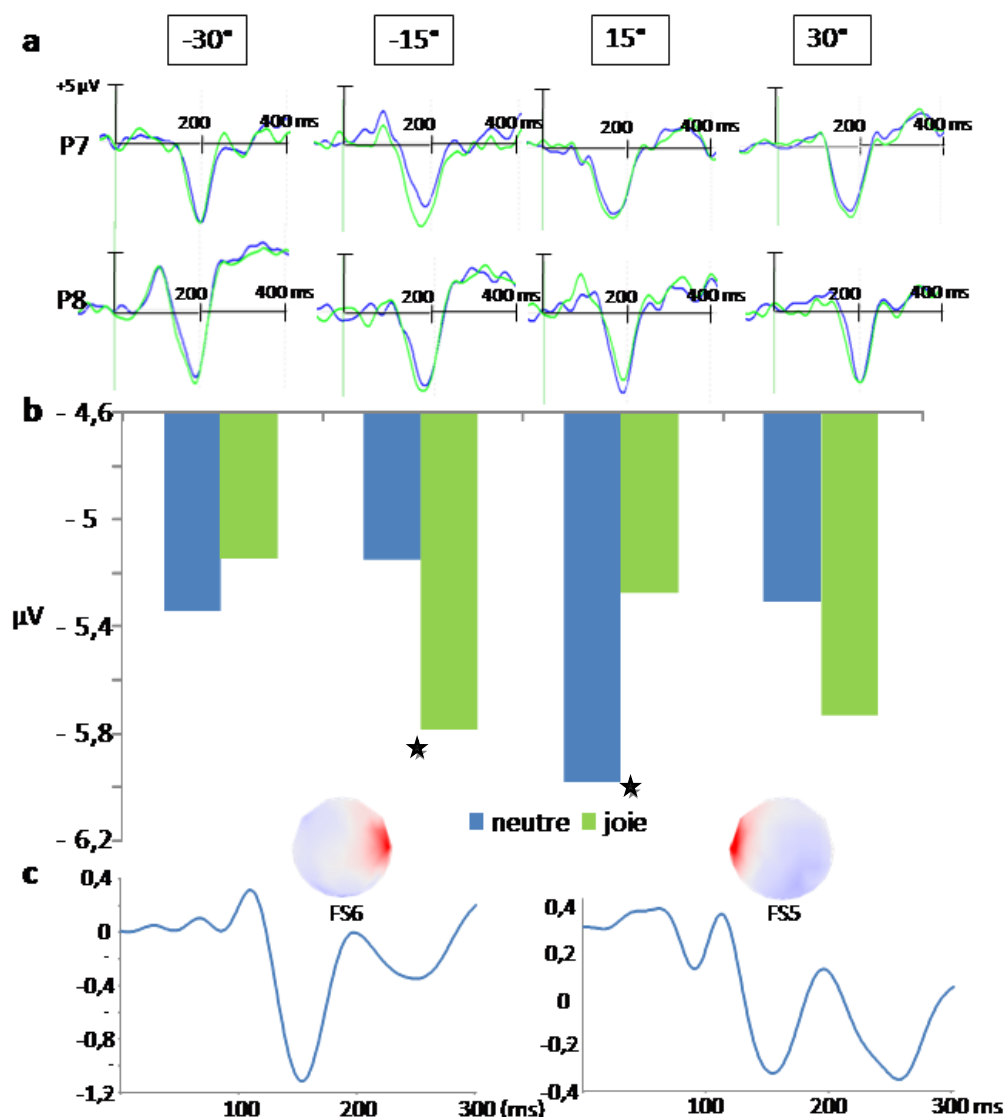


Figure 6.21. Effets de la position des visages et de leur expression émotionnelle sur la N170. a) PE moyennés en réponse aux visages neutres (ligne bleue) et de joie (ligne verte) présentés à -30, -15, +15 et +30°, au niveau des électrodes P7 et P8, topographie classique de la N170. b) Pics d'amplitude entre 140 et 220 ms, moyennés (P7 et P8) en fonction de l'excentricité et de l'expression faciale émotionnelle. \* :  $p < 0,05$ . c) PE virtuels et cartes topographiques des poids factoriels des FS5 et FS6. *Noter les amplitudes plus importantes en réponse aux visages de joie, lorsqu'ils sont projetés dans le champ visuel gauche, à -15°. De manière similaire à l'expérience de peur, l'ACP spatiale extrait deux facteurs spatiaux que nous avons, du fait de leur topographie et de leur pic d'activité négatif entre 150 et 200 ms, associés à la N170.*

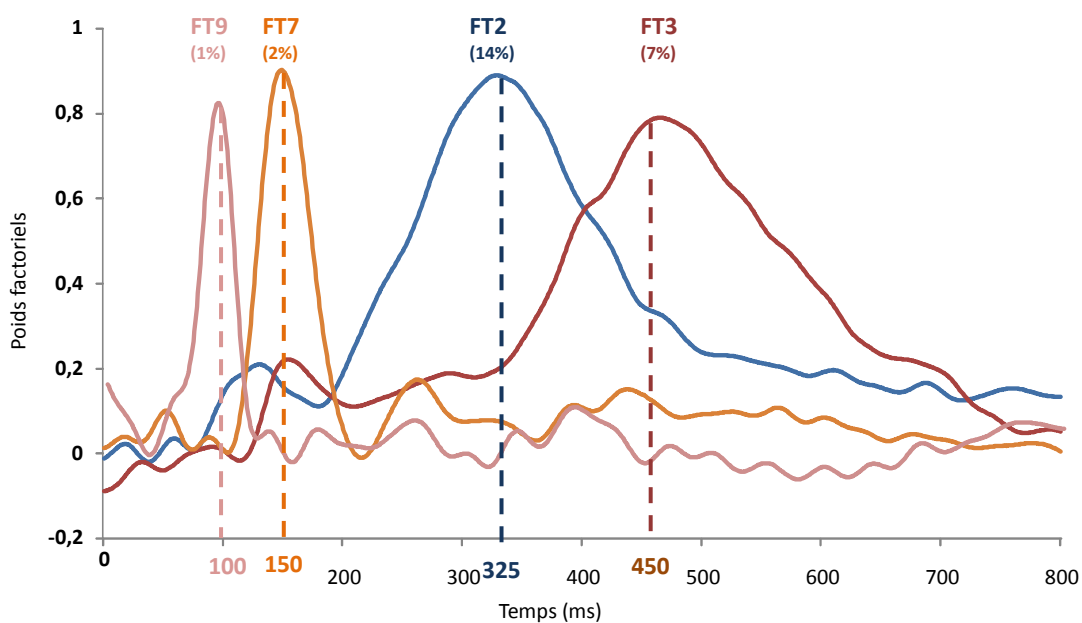
Une analyse similaire sur les latences des pics d'amplitude révèle une interaction entre l'excentricité et l'électrode. Quand les visages sont présentés dans le champ visuel gauche, à -30 et -15°, le pic de la N170 apparaît plus tardivement dans l'hémisphère gauche (P7) que dans l'hémisphère droit (P8 ; -30° :  $F(1,15) = 20,101$  ;  $p < 001$ ) ; -15° :  $F(1,15) = 17,069$  ;  $p < 0,05$ ). Lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel droit, à +15 et +30°, le pic de la N170 apparaît plus

tardivement dans l'hémisphère droit (P8) que dans le gauche (P7), mais l'effet n'est pas significatif à +15° (+15°:  $F(1,15) = 2,392$  ;  $p = 0,143$  ; +30°:  $F(1,15) = 10,727$  ;  $p < 0,001$ ).

### *Facteurs spatiaux et temporels*

Comme dans l'expérience utilisant des visages exprimant la peur, l'ACP spatiale extrait 8 facteurs spatiaux. L'ensemble de ces facteurs rend compte de 87 % de la variance expliquée. Nous retrouvons les quatre topographies décrites au cours de l'expérience en conditions explicites, que nous assimilons à la *P100-like* (FS3 et FS4) et à la N170 (FS5 et FS6 ; figure 6.21c).

L'ACP temporelle a permis l'extraction de 28 facteurs temporels qui expliquent 98 % de la variance des données. Pour chaque couple composé d'un facteur spatial et d'un facteur temporel, nous avons réalisé une analyse de variance similaire aux précédentes. Le premier effet significatif apparaît 100 ms après le début du stimulus (FT9) dans les aires pariéto-occipitales droites (FS3) avec des scores plus importants pour les visages joyeux que pour les neutres ( $F(1,15) = 4,921$  ;  $p < 0,05$ ). Plus tard (150 ms, FT7), au niveau des aires temporales droites (FS6), l'analyse met en évidence une interaction significative entre l'expression faciale et l'excentricité ( $F(3,45) = 5,51$  ;  $p < 0,05$ ). Les analyses postérieures montrent que lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel droit, il n'y a pas de différences entre les types de visages. Quand les visages sont présentés dans le champ visuel gauche, les scores sont plus négatifs pour les visages joyeux que pour les neutres, significativement lorsqu'ils sont présentés à -30° ( $F(1,15) = 6,329$  ;  $p < 0,05$ ). Un effet de l'expression faciale apparaît 325 ms après le début du stimulus (FT2) dans les aires frontales (FS2) avec des scores plus négatifs pour les visages neutres que pour les visages joyeux ( $F(1,15) = 4,751$  ;  $p < 0,05$ ). Enfin, 450 ms après l'apparition du stimulus (FT3), dans les aires pariétales (FS1), l'analyse met en évidence un effet de l'expression faciale avec des scores plus positifs pour les visages neutres que pour les visages joyeux ( $F(1,15) = 7,456$  ;  $p < 0,05$ ).



	FT9 (100 ms)	FT7 (150 ms)	FT2 (325 ms)	FT3 (450 ms)
FS3	Joie > Neutre			
FS6	Joie > Neutre			
FS2	Neutre > Joie			
FS1	Neutre > Joie			

Figure 6.22. En haut, poids factoriels en fonction du temps (le pourcentage de variance expliquée est indiqué entre parenthèses). En bas, résumé des résultats liés à l'expression des visages. *Noter que dans les premières fenêtres temporelles, l'activité déclenchée par les visages de joie est plus importante que celle déclenchée par les visages neutres et cette configuration s'inverse pour les composantes tardives.*

### 6b.4.2 Résumé des résultats

De cette étude nous retenons les résultats suivants :

- \* Les performances comportementales (pourcentage de bonnes réponses et temps de réaction) se dégradent au fur et à mesure qu'on s'éloigne du centre du champ visuel.

- \* Comme dans l'expérience utilisant des visages exprimant la peur, le pourcentage de bonnes réponses est plus important pour les visages masculins que pour les visages féminins. De plus, les participantes mettent plus de temps à catégoriser le genre des visages lorsque ceux-ci ont une expression joyeuse.

\* Le contenu affectif des visages module quatre composantes évoquées, deux évoquées dans des fenêtres temporelles précoces et deux dans des fenêtres temporelles tardives. Les composantes précoces sont davantage activées par les visages de joie que par les visages neutres. Pour les composantes évoquées tardivement, la configuration décrite pour les composantes précoces s'inverse, les visages neutres engendrant plus d'activité que les visages joyeux. Nos résultats suggèrent une implication plus importante de l'hémisphère droit dans le traitement précoce des informations émotionnelles.

### 6b.4.3 Discussion

#### \* Effets comportementaux

Les participantes identifient mieux et répondent plus rapidement aux visages qui appartiennent au sexe opposé. Ce résultat est identique à celui de l'expérience avec des visages apeurés et s'accorde avec deux études qui montrent que les femmes catégorisent mieux la joie sur des visages masculins que sur des visages féminins (Erwin *et al.*, 1992 ; Rahman *et al.*, 2004). Alors que le genre du visage peut interagir avec certains processus cognitifs comme l'identification de visages (Baudouin et Tiberghien, 2002), ces modulations ont rarement été explorées. Nous pouvons malgré tout suggérer que, comme dans l'expérience avec les visages de peur, les visages de sexe opposé ont capté prioritairement les ressources attentionnelles des participantes, ce qui leur a permis de mieux les identifier.

Les participants mettent plus de temps à répondre lorsqu'apparaissent des visages qui expriment la joie, comme c'était le cas au cours de l'expérience utilisant les visages exprimant la peur. L'expression faciale émotionnelle de joie peut donc également capter de manière automatique et involontaire des ressources attentionnelles et ralentir significativement la réalisation de la tâche. A l'instar du biais de négativité, Cacioppo et Gardner (1999) suggèrent l'existence d'un biais de positivité. A de bas niveaux d'activation émotionnelle, les comportements d'approche peuvent être plus forts que ceux d'évitement. De ce fait, la capture attentionnelle est moins fréquemment rapportée pour des visages positifs que pour des visages négatifs (voir Bradley *et al.*, 1999 ; Fox, 2002 ; Vuilleumier et Schwartz, 2001b). Les nombreux résultats divergents sur la capacité des visages joyeux à capter automatiquement l'attention suggèrent que les interactions entre les processus attentionnels et émotionnels peuvent varier en fonction des populations testées (saines, anxieuses, stressées,... ; voir en particulier les travaux de

Fox et ceux de Koster sur l'anxiété), des tâches et des stimuli (visages schématiques, véritables photos) utilisés.

### **\*Réponses électrophysiologiques**

La première différence entre les visages neutres et les visages de joie apparaît à 100 ms dans les aires pariéto-occipitales droites, assimilable, du fait de sa topographie et de sa fenêtre temporelle d'activité, à la *P100-like* décrite dans les expériences précédentes. La P100 reflète l'activité générée au niveau des aires visuelles et est sensible à un ensemble de caractéristiques physiques du stimulus (Halit *et al.*, 2000 ; Itier et Taylor, 2002 ; Linkenkaer-Hansen *et al.*, 1998 ; Taylor *et al.*, 2001). Des modulations émotionnelles de cette composante ont été décrites en réponse à des images de l'IAPS (Keil *et al.*, 2001 ; Schupp *et al.*, 2003a) et Batty et Taylor (2003) ont montré en VC que des visages de différentes expressions émotionnelles, la joie en particulier, déclenchent des P100 dont l'amplitude est plus importante dans des conditions implicites. Nous étendons donc pour la première fois ce résultat à la VP. Nous ne pouvons exclure que ces différences soient liées à des différences structurelles entre les visages de joie et les visages neutres mais ces différences sont, à notre avis, partie intégrante de l'expression émotionnelle (voir l'étude de Calvo et Nummenmaa, 2008). Une étude avec des visages exprimant la joie bouche fermée permettrait de répondre à cette question mais nous avons choisi de ne pas utiliser ce type de stimulus car il est légitime de se demander si ces visages expriment la joie ou une émotion plus complexe telle que la satisfaction par exemple. Nous reviendrons sur ce parti pris dans les commentaires méthodologiques de ce travail.

Nous mettons en évidence une composante évoquée à 150 ms dans les aires temporales droites dont l'activité est plus importante en réponse aux visages de joie. Nous avons déjà évoqué l'implication du lobe temporal dans le traitement des visages et la possibilité d'une distinction rapide des informations émotionnelles et neutres. Cette composante est légèrement plus précoce et plus antérieure que la N170 sur laquelle les analyses classiques mettent en évidence une modulation émotionnelle. Lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel gauche, l'expression faciale de joie engendre des amplitudes plus importantes que les visages neutres alors que c'est l'inverse pour les visages présentés dans le champ visuel droit. Ce résultat est en accord avec les études en VC suggérant une dominance de l'hémisphère droit, stimulé par les visages projetés dans le champ visuel gauche, dans le traitement des stimulations émotionnelles négatives et positives (Borod, 1992, Borod *et al.*, 1998 ; Calvo et Avero, 2008 ; Davidson et Irwin,

1999 ; Ley et Briden, 1979 ; Pizzagalli *et al.*, 1999 ; Sato et Aoki, 2006). Nous généralisons donc cette configuration aux présentations en VP dans des conditions implicites.

La rapidité d'apparition de ces modulations émotionnelles est cohérente avec l'importance de détecter rapidement des informations pertinentes pour l'individu. Elle pourrait être liée à l'activation de la voie sous-corticale colliculo-pulvino-amygdalienne dont nous avons déjà suggéré l'implication lors de la présentation de visages exprimant la peur (Morris *et al.*, 1999, 2001 ; Pourtois *et al.*, 2005 ; Vuilleumier *et al.*, 2003). Cette voie pourrait s'activer en réponse à l'ensemble des stimuli pertinents, qui appellent des réponses rapides, sans distinction de leur valence.

Les composantes évoquées précocement sont plus importantes pour les visages de joie que pour les neutres. Cette configuration s'inverse pour les composantes tardives, suggérant une diminution de la saillance des expressions faciales émotionnelles. Ce résultat est probablement lié à la tâche des sujets et sera donc discuté dans le paragraphe suivant qui traite directement des différences entre les présentations de visages en conditions explicites et implicites.

En résumé, ces résultats montrent que le traitement de l'expression faciale de joie peut avoir lieu de manière précoce en VP alors que l'attention de l'individu n'est pas directement focalisée sur ces informations.

## 6b.5 Conditions explicites et implicites : synthèse

Parmi les points communs à ces deux types de conditions, nous pouvons noter que l'expression faciale émotionnelle a modulé les réponses comportementales des participants. De plus, elle a déclenché dans des fenêtres temporelles précoces des composantes évoquées qui sont plus importantes par rapport à celles évoqués par les visages neutres. A l'inverse, nous mettons en évidence un certain nombre de résultats qui diffèrent entre les deux conditions :

- \* Les temps de réaction sont plus courts en réponse aux visages de peur et de joie qu'en réponse aux neutres dans des conditions explicites alors qu'ils sont plus longs dans des conditions implicites.

- \* Dans des conditions explicites, les participants répondent plus rapidement aux visages de joie qu'aux visages de peur alors que c'est l'inverse en conditions implicites.



\* L'expression faciale émotionnelle module un ensemble de composantes évoquées précoces et tardives en conditions explicites alors que dans des conditions implicites, elle ne module que les composantes évoquées précocément.

Premièrement, au niveau comportemental, le sens de l'effet émotionnel varie en fonction des conditions explicites et implicites. Cette apparente disparité est cohérente avec le fait que la saillance des informations émotionnelles peut se traduire de deux manières différentes. **Tout d'abord**, elle peut déclencher une mobilisation précoce des ressources attentionnelles permettant la mise en place plus rapide de comportements adaptés en réponse à des stimuli importants du point de vue de l'organisme. **Ensuite**, elle peut interagir avec la tâche en cours de réalisation, en capturant automatiquement et involontairement les ressources attentionnelles des participants, qui mettent donc plus de temps à effectuer la tâche dans laquelle ils sont engagés. D'un point de vue global, l'ensemble de ces données indique le caractère impérieux des informations émotionnelles, quel que soit le contexte dans lequel l'individu se trouve. Dans le cas des conditions implicites, les informations nécessaires à la réalisation de la tâche et celles de nature affective semblent entrer en compétition et les résultats des expériences précédentes montrent que les informations émotionnelles s'imposent aux participants.

Un débat soutenu existe sur l'existence d'une capture attentionnelle automatique par les informations émotionnelles. L'étude de Vuilleumier *et al.* (2001) montre ainsi une augmentation de l'activité du gyrus fusiforme en réponse à des visages de peur dans deux tâches, explicite et implicite. Ces auteurs suggèrent qu'une augmentation du gyrus fusiforme dans des conditions implicites pourrait refléter un mécanisme neuronal permettant un biais de sélection rapide vers les informations les plus saillantes lorsque, comme dans des conditions écologiques, de nombreuses informations apparaissent dans le champ visuel. Cependant, Pessoa *et al.* (2002) montrent une disparition complète de l'activité différentielle au niveau de l'amygdale lorsque les participants sont engagés dans une tâche difficile de discrimination d'orientation de lignes présentées de manière légèrement excentrée. Eimer *et al.* (2003) et Holmes *et al.* (2003) montrent également une disparition des effets émotionnels lorsque les items (des visages) apparaissent dans le champ visuel à des positions inattendues. Globalement, les informations émotionnelles semblent pouvoir capter automatiquement des ressources attentionnelles ; toutefois, plus elles sont consacrées à la tâche en cours, moins les informations émotionnelles peuvent entrer en compétition et moins l'effet de saillance émotionnelle est important. Dans certains cas, il peut même disparaître (voir Pessoa, 2005).

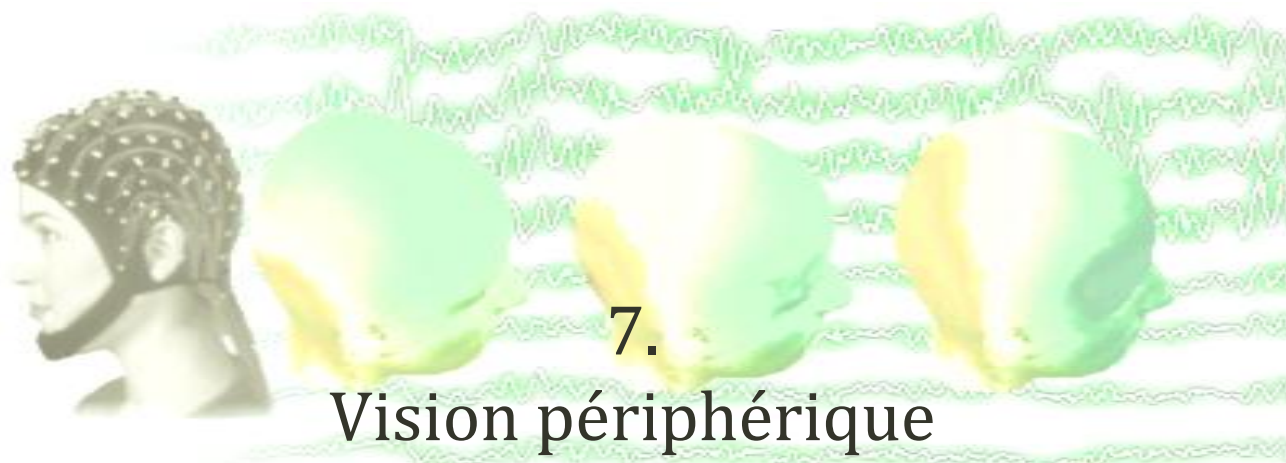
Deuxièmement, la plupart des études montrent que les participants répondent plus rapidement aux expressions faciales positives en conditions explicites (Ducci, 1981 ; Hugenberg, 2005 ; Kirita et Endo, 1995; Leppänen *et al.*, 2004 ; Stenberg *et al.*, 1998) et que cette configuration s'inverse en conditions implicites (Hugenberg, 2005 ; Leppänen *et al.*, 2004 ; Öhman *et al.*, 2001). La peur pourrait être perçue rapidement et automatiquement mais la signification aversive de cette expression (danger) pourrait entraîner une interférence dans la catégorisation ce qui expliquerait le délai supplémentaire par rapport à l'expression faciale de joie dans des conditions explicites (Dijksterhuis et Aarts, 2003 ; Eastwood *et al.*, 2003; Hugenberg, 2005; Leppänen *et al.*, 2004).

Troisièmement, dans des conditions explicites, les informations émotionnelles génèrent plus d'activité cérébrale au niveau de composantes évoquées précoces et tardives. Etant donnée la tâche, les participants maintiennent une attention soutenue aux visages émotionnels, ce qui se traduit par une plus grande activité des composantes tardives dans les aires pariétales, généralement associées aux processus attentionnels. Dans des conditions implicites, cette plus grande activité n'est mise en évidence que pour les composantes précoces. Dans ces conditions, les visages émotionnels peuvent capturer automatiquement les ressources attentionnelles et générer une activité précoce plus importante. Cette sélection automatique pourrait être à l'origine de l'interférence avec la tâche. Par la suite, les processus attentionnels seraient dirigés selon l'objectif des participants et donc en fonction de la tâche à réaliser. Ainsi, les visages émotionnels n'entraînent pas d'activité plus importante au niveau des composantes tardives.

En conclusion, la séquence expérimentale qui précède montre pour la première fois que les visages émotionnels constituent des éléments saillants lorsqu'ils sont présentés en VP. Cette saillance se manifeste dans des conditions explicites, mais également lorsque l'attention des participants est détournée du contenu affectif des stimulations, c'est-à-dire dans des conditions implicites. Etant donné que les performances de la VP semblent être améliorées par la présentation de stimuli en mouvement, nous postulons que la saillance des visages émotionnels en VP pourrait être renforcée par l'animation des expressions émotionnelles.







7.

Vision périphérique  
et  
visages émotionnels dynamiques

## 7.1 Introduction

L'expérimentation précédente a permis de montrer la saillance particulière des visages émotionnels lorsqu'ils sont présentés en VP. Cette saillance se traduit en particulier par une détection plus rapide des visages émotionnels dans des conditions explicites et par une modulation précoce et tardive des traitements cérébraux évoqués par les visages par leur contenu émotionnel. Etant donné le rôle privilégié de la VP dans le traitement de stimuli en mouvement et l'avantage connu des visages dynamiques sur les visages statiques en VC (Ambadar *et al.*, 2005), nous avons choisi d'utiliser dans cette troisième expérience des visages dont l'expression est dynamique. En conséquence, ces visages devraient constituer des stimulations d'autant plus saillantes pour mobiliser les ressources de la VP qu'elles combinent la pertinence des informations émotionnelles et les performances de la VP liées au mouvement. Ensemble, ces caractéristiques devraient ainsi optimiser la capture des ressources attentionnelles et mobiliser de manière plus importante les réseaux neuronaux stimulés par la VP.

Cette étude a trois objectifs. Premièrement, les données obtenues devraient confirmer les modulations liées à l'excentricité de présentation et aux expressions émotionnelles préalablement mises en évidence dans l'expérience précédente. Deuxièmement, cette étude devrait montrer des modulations comportementales et électrophysiologiques liées à la présentation de visages émotionnels animés comparés aux visages statiques de même expression. Troisièmement, ces modulations, associant émotion et dynamisme pourraient varier selon que les visages sont projetés en VC ou en VP étant donné la sensibilité accrue de cette dernière pour le mouvement.

## 7.2 Matériels et méthodes

### 7.2.1 Participants

Dix-huit étudiantes droitières, âgées de 19 à 24 ans (moyenne :  $21 \pm 1,6$  ans), ont participé à l'expérience et respectaient les conditions de sélection annoncées dans les expériences précédentes.

## 7.2.2 Environnement expérimental

Les expérimentations avaient lieu dans la même salle que dans les études précédemment décrites, avec un matériel identique permettant la projection des images sur l'écran panoramique et l'enregistrement de l'EEG. Seul le bonnet d'électrodes, de conception plus avancée que celui utilisé auparavant, diffère tout en respectant le système standard de disposition des électrodes (système international 10-20 ; Jasper, 1958 et extensions).

### \* Stimuli

Les images sélectionnées correspondent à celles utilisées dans l'expérience précédente. Toutefois, afin d'éliminer des indices extra-faciaux, tels que les cheveux et les vêtements, chaque visage est inscrit dans une ovale, délimitée par un masque de couleur gris, de luminance identique à celle du fond de l'écran panoramique.

Trois types de visages émotionnels, statiques et dynamiques, ont été retenus : neutres, de peur et de joie. Pour créer des stimuli émotionnels dynamiques, nous nous sommes inspirés des travaux de Sato *et al.* (2004) et avons mis au point des clips animés à l'aide d'une technique informatique de morphing (Abrosoft FantaMorph Deluxe Edition v3.7.1). Pour chaque image, entre l'expression initiale (neutre) et l'expression finale (neutre, de peur ou de joie) une série de 8 images est ainsi programmée, avec une progression, d'une image à la suivante, de 10% de modifications. La présentation de chaque type d'images, constituée donc d'une succession de 10 images différentes au cours de laquelle chacune apparaît pendant 30 ms, dure 300 ms.

Ainsi, nous avons constitué 6 groupes d'images (figure 7.1) selon leur contenu émotionnel (peur, joie ou neutre) et leur animation (statique ou dynamique). Chaque groupe était composé de 24 stimuli, à l'exception du groupe constitué de visages avec un morphing de peur, constitué de 23 images. En effet, la mauvaise qualité d'une image utilisée au cours du morphing ne nous a pas permis de construire un stimulus dynamique pour une expression de peur.

Pour la condition neutre dynamique, la construction des stimuli diffère. Nous avons utilisé 3 images intermédiaires entre une expression initiale neutre et une expression finale de peur d'intensité atténuée (40%), avec une progression, image par image, de 10% de modifications. Chacune de ces 5 images (une image neutre, 3 images intermédiaires, 1 image finale modifiée) a ensuite été présentée. L'animation neutre durait 300 ms et était constituée d'une succession d'images, d'abord dans le sens de l'image neutre à l'image finale, puis en sens inverse. Nous

avons choisi l'expression de peur pour créer nos stimuli neutres dynamiques car cette expression est moins bien reconnue que les autres à ce pourcentage d'expression (Montagne *et al.*, 2007 ; Sprengelmeyer *et al.*, 2006). De plus, au cours de pré-tests effectués pour valider nos stimulations, des participants ont rapporté qu'une animation de la partie supérieure des visages introduisait un ressenti émotionnel. De ce fait, pour cette condition, seule la partie basse du visage est animée. De cette manière, nous nous assurons au maximum de l'absence d'expression émotionnelle sur ces visages ; les stimuli neutres ainsi créés donnent une impression de « visages qui parlent ».

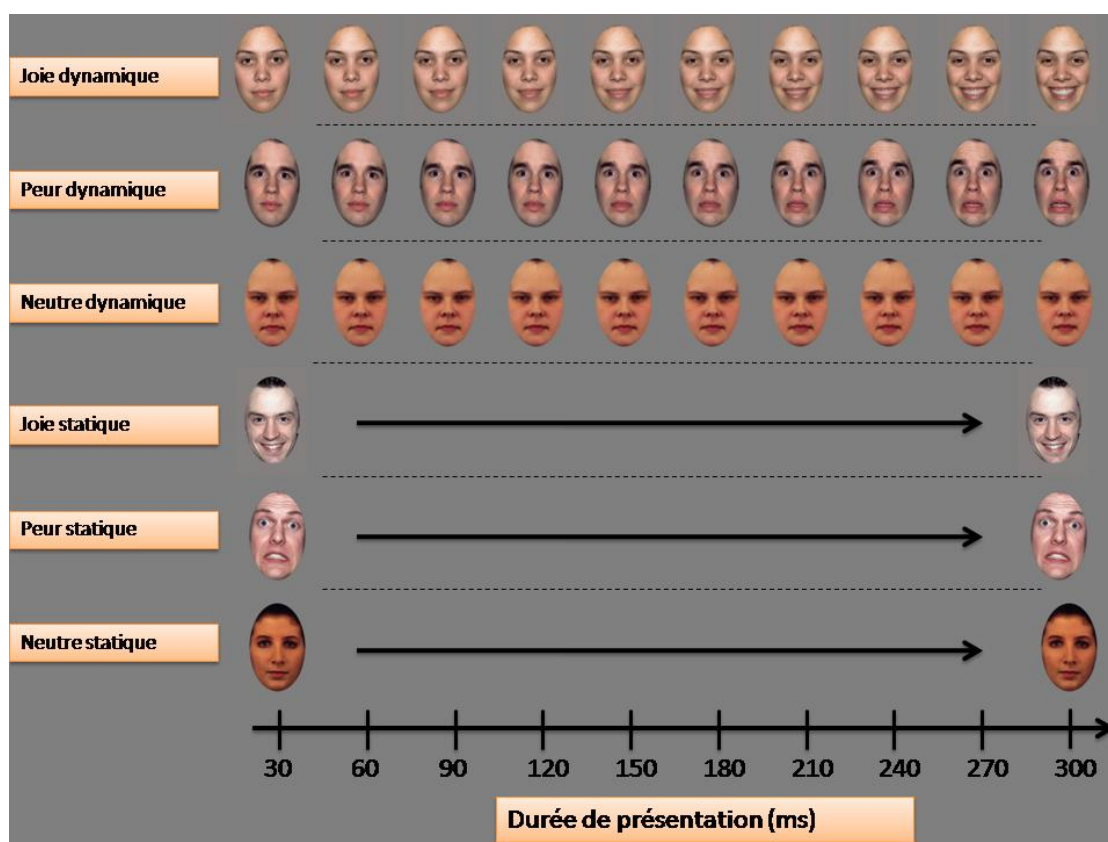


Figure 7.1. Six groupes de visages utilisés dans cette expérience en fonction de leur condition et de leur animation. Noter qu'en moyenne, les six groupes ne diffèrent pas sur les paramètres physiques des images, malgré l'utilisation de deux banques différentes.

La luminance et le contraste moyens des images sont homogénéisés à l'aide du logiciel Adobe Photoshop CS ; il n'existe aucune différence significative entre les différents groupes d'images sur ces paramètres. Ainsi, les visages ne varient que sur la composante affective.

### 7.2.3 Paramètres de présentation et procédure

Cinq blocs d'images sont construits, chaque bloc étant constitué des 143 stimuli, soit 24 images x 6 conditions : visages animés de peur, statiques de peur, animés joyeux, statiques joyeux, animés neutres, statiques neutres, sauf le groupe de visages animés de peur qui contient 23 images, comme évoqué plus haut. Les stimuli, de taille angulaire horizontale de 20° et verticale de 25,6°, sont ensuite projetés sur l'écran panoramique, à cinq excentricités différentes : au centre (0°) et sur les côtés gauche (-30° et -15°) et droit (+15° et +30°) du champ visuel. L'intervalle inter-stimulus varie entre 2 et 3 secondes, afin d'éviter que les participants ne puissent anticiper la survenue de l'image ou automatiser la tâche à effectuer. Les images sont répétées 5 fois sur les cinq positions spatiales différentes au cours des blocs, de telle sorte qu'à la fin des 5 blocs chaque image ait été présentée à toutes les excentricités possibles. L'ordre de présentation est contrebalancé et la présentation des images au niveau du point central (0°) est réalisée au cours du dernier bloc afin d'éviter tout bénéfice sur les performances en VP, pouvant être imputable aux présentations préalables en VC.

La procédure suit les mêmes étapes que celles décrites lors de l'expérience précédente. Cependant, les participants doivent cette fois-ci répondre à la présentation des images en discriminant si le visage qui vient d'apparaître a une expression émotionnelle ou non. Pour familiariser les participants avec la tâche, une courte série d'images est projetée avant la présentation du premier bloc.

### 7.2.4 Enregistrement, traitement électrophysiologique et analyse des données

L'enregistrement de l'activité électrophysiologique varie légèrement par rapport à l'expérience précédente du fait de l'utilisation d'un nouveau bonnet. L'activité électroencéphalographique est enregistrée sur 60 électrodes (Fpz, Fp1, Fp2, AF7, AF3, AF4, AF8, F7, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, F8, FT7, FC5, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, CP6, TP8, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, O2) disposées sur le scalp selon le système international 10-20 et insérées dans un bonnet élastique en nylon, avec une référence moyennée au cours de l'enregistrement et une électrode servant de masse (AFFz). Quatre autres électrodes sont fixées pour enregistrer l'activité musculaire électro-oculaire : deux sur les pointes temporales au niveau des yeux (HEOGR et HEOG), une au niveau infra-oculaire de l'œil droit (VEOGR) et une au niveau



supra-oculaire de l'œil gauche (VEOT). Les impédances de chacune des électrodes sont maintenues en dessous de 5 k $\Omega$ , et les enregistrements réalisés en continu selon une fréquence d'échantillonnage de 1024 Hz.

Le moyennage des données est identique à l'expérience précédente, ainsi que le traitement et l'analyse des données comportementales. La seule différence concerne les facteurs intra-sujets utilisés dans les analyses de variance. En conséquence, les réponses des participants, leur temps de réaction à chaque image, et les analyses électrophysiologiques ont porté sur des ANOVA en mesures répétées, avec correction Greenhouse-Geisser et comme facteurs intra-sujets la valence (peur, neutre, joie), le degré d'excentricité (-30°, -15°, 0°, +15°, +30°) et le mouvement de l'image (statique, dynamique).

## 7.3 Résultats

### 7.3.1 Pourcentage de bonnes réponses

L'analyse de variance effectuée sur le pourcentage de bonnes réponses avec comme facteurs intra-sujets l'expression faciale émotionnelle (peur, neutre, joie), l'excentricité (-30°, -15°, 0°, +15°, +30°) et l'animation des visages (dynamique, statique), révèle un effet de l'excentricité ( $F(4,68) = 23,811$  ;  $p < 0,01$ ). Les analyses *post hoc* montrent que les participants ont mieux répondu lorsque les visages étaient présentés à 0° (VC) par rapport aux autres excentricités (VP). De plus, l'analyse met en évidence une interaction entre l'excentricité et l'expression faciale ( $F(8,136) = 4,76$  ;  $p < 0,01$ ). A chacune des excentricités, le pourcentage de bonnes réponses est significativement supérieur pour les visages dont l'expression est émotionnelle par rapport aux visages dont l'expression est neutre (-30° :  $F(1,17) = 12,57$  ;  $p < 0,05$  ; -15° :  $F(1,17) = 14$  ;  $p < 0,05$  ; 0° :  $F(1,17) = 13,735$  ;  $p < 0,01$  ; +15° :  $F(1,17) = 17,9$  ;  $p < 0,01$  ; +30° :  $F(1,17) = 9,8$  ;  $p < 0,01$ , tendance quadratique pour chaque F) (figure 7.2).

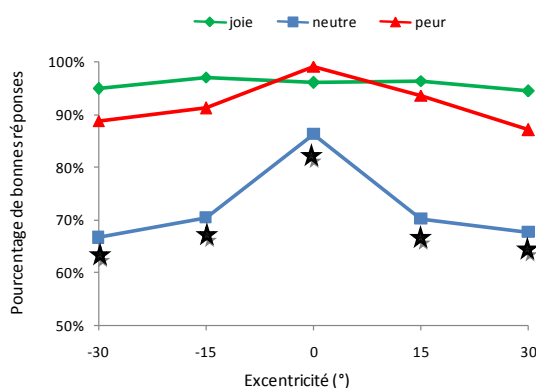


Figure 7.2. Pourcentage de bonnes réponses en fonction de l'expression faciale émotionnelle et de l'excentricité de présentation des visages. \* :  $p < 0,05$ .

De cette analyse émerge un effet de l'animation des visages car le pourcentage de bonnes réponses des participants est moins bon pour les visages dynamiques ( $83 \pm 10\%$ ) que pour les statiques ( $90 \pm 6\%$ ;  $F(1,17) = 12,6$ ;  $p < 0,01$ ). Cette analyse met également en évidence une interaction entre l'expression des visages et leur animation ( $F(2,34) = 10,1$ ;  $p < 0,01$ ). Les analyses postérieures montrent que les visages neutres dynamiques sont moins bien reconnus que les visages neutres statiques ( $F(1,17) = 11,25$ ;  $p < 0,01$ ) alors qu'il n'y a pas de différences significatives pour les autres expressions émotionnelles (figure 7.3).

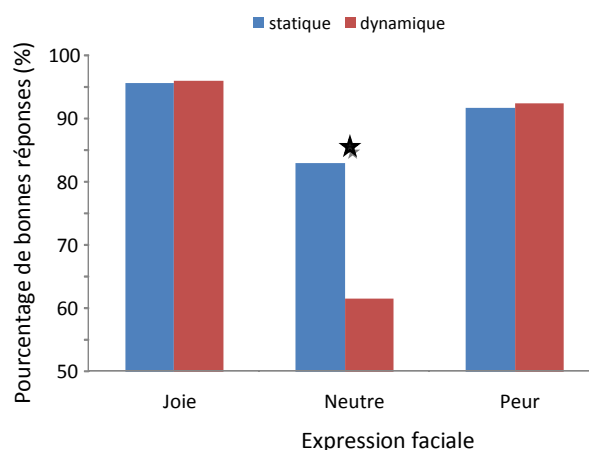


Figure 7.3. Pourcentage de bonnes réponses en fonction de l'expression émotionnelle du visage et de son animation. \* :  $p < 0,05$ .

### 7.3.2 Temps de réaction

Une analyse similaire sur les temps de réaction met en évidence un effet de l'excentricité ( $F(4,68) = 13,5$  ;  $p < 0,01$ ). Les analyses *post hoc* montrent que les temps de réaction des participants sont plus rapides lorsque les visages sont présentés à  $0^\circ$  par rapport aux autres excentricités. L'analyse met également en évidence une interaction entre l'expression émotionnelle des visages et l'excentricité ( $F(8,136) = 4,47$  ;  $p < 0,01$ ). L'analyse effectuée séparément pour chaque excentricité montre que les participants ont répondu plus rapidement aux visages émotionnels par rapport aux neutres à chaque excentricité, ( $-30^\circ$  :  $F(1,17) = 23,3$  ;  $p < 0,01$  ;  $-15^\circ$  :  $F(1,17) = 27,7$  ;  $p < 0,05$  ;  $0^\circ$  :  $F(1,17) = 34$  ;  $p < 0,01$  ;  $+15^\circ$  :  $F(1,17) = 45$  ;  $p < 0,01$  ;  $+30^\circ$  :  $F(1,17) = 18$  ;  $p < 0,01$  ; tendance quadratique pour chacun de ces F). De plus, les analyses *post hoc* montrent que les visages de joie ont entraîné des réponses plus rapides que les visages de peur à toutes les excentricités exceptés en VC.

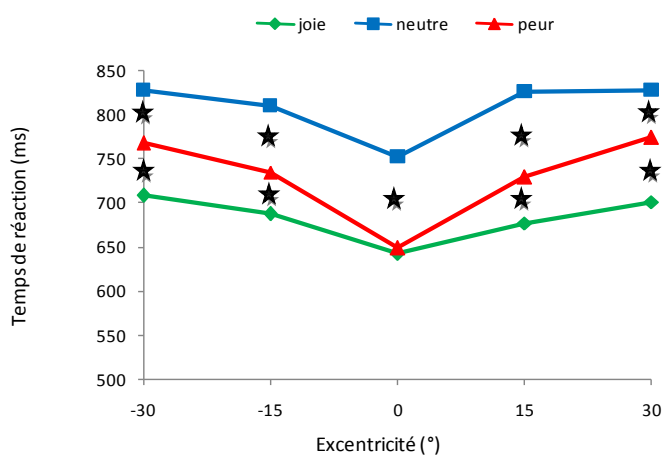


Figure 7.4. Temps de réaction en fonction de l'excentricité et de l'expression faciale émotionnelle. \* :  $p < 0,05$ .

Cette analyse révèle également un effet de l'animation des visages car les participants ont répondu plus rapidement aux visages statiques comparativement aux dynamiques ( $F(1,17) = 17$  ;  $p < 0,01$ ). Cependant, nous avons décidé de ne pas représenter cet effet car il pourrait être dû à l'apparition plus tardive de l'information émotionnelle dans le cas des visages dynamiques par rapport aux visages statiques (voir section 7.4.4)

### 7.3.3 Potentiels évoqués

\* Grand moyennage

L'analyse descriptive du grand moyennage permet d'observer l'apparition de plusieurs composantes évoquées. En particulier, nous nous sommes focalisés sur la P100 et la N170 (figure 7.5). Les visages projetés en VC semblent déclencher des amplitudes plus importantes et des latences plus courtes sur ces composantes. A titre d'illustration, en ce qui concerne la P100, au niveau d'Oz, PO7 et PO8, les visages présentés en VC génèrent des composantes descriptivement plus importantes et plus précoces que les visages présentés en VP. En ce qui concerne la N170, nous pouvons remarquer sur P7 et P8, la succession temporelle et la diminution d'amplitude des différentes N170 obtenues en fonction de l'excentricité de présentation des visages : sur P7, la N170 générée par les visages en VC apparaît en premier, suivie de la N170 déclenchée par les visages projetés à +15° qui est d'amplitude légèrement moins importante, et finalement la N170 évoquée par les visages à +30°. Au niveau de l'hémisphère droit, sur l'électrode P8, les visages centraux déclenchent une N170 plus précoce et plus importante que les visages projetés à -15°, eux-mêmes déclenchant une N170 plus précoce et d'amplitude plus importante que celle déclenchée par les visages projetés à -30°.

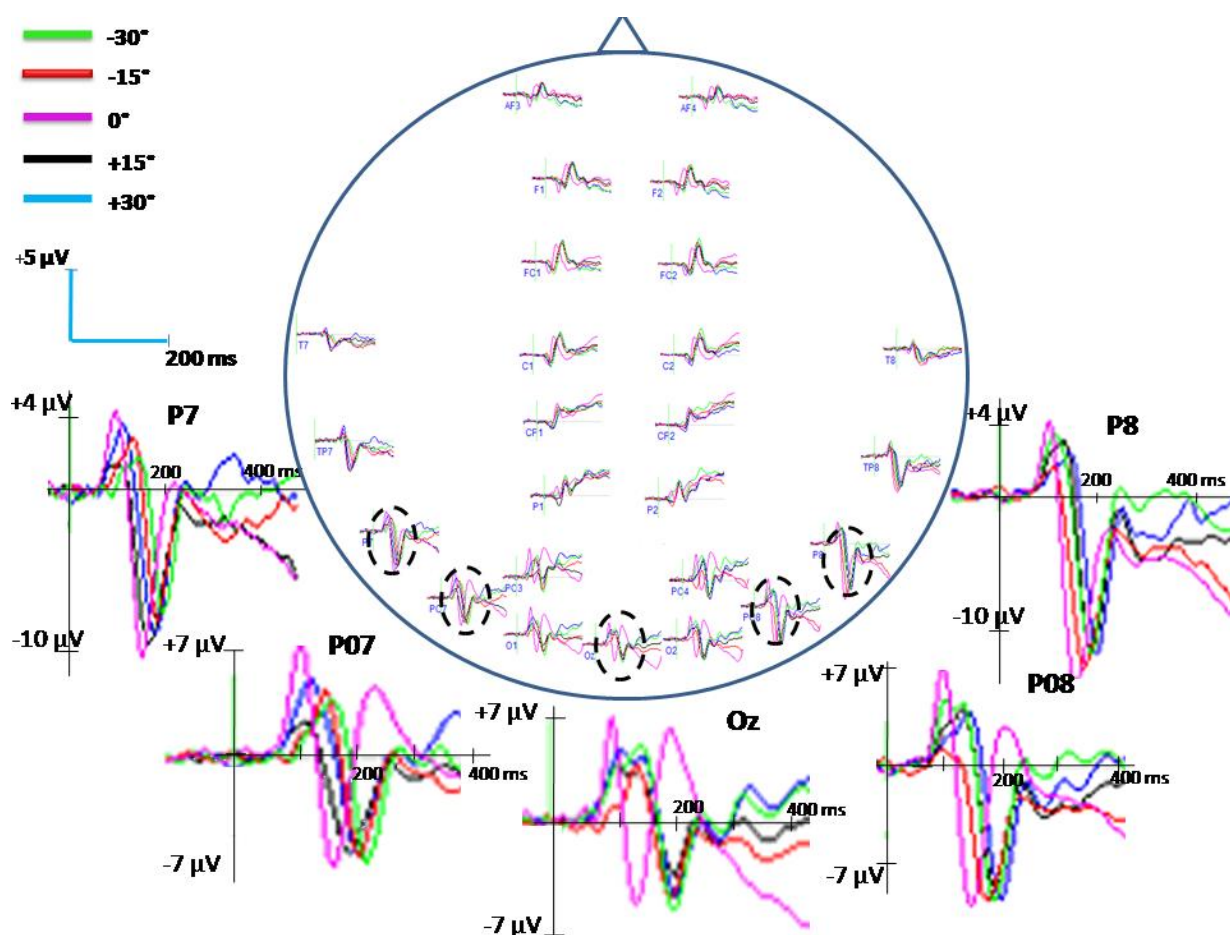


Figure 7.5. Grand moyennage sur l'ensemble des sujets en fonction de l'excentricité de présentation des visages. Pour clarifier la figure, les visages statiques et

dynamiques et les différentes expressions émotionnelles ont été moyennés ensemble.

### **\*Analyses classiques**

#### *Composante P100*

L'analyse de variance avec comme facteurs intra sujets l'émotion exprimée par le visage (peur, joie, neutre), l'excentricité de présentation (-30°, -15°, 0°, +15°, + 30°), l'animation (statique, dynamique) et les électrodes (PO7, Oz, PO8) a porté sur les pics d'amplitude dans une fenêtre temporelle comprise entre 70 et 110 ms. Elle met en évidence un effet d'interaction entre l'excentricité de présentation et la position des électrodes ( $F(8,136) = 7,4$  ;  $p < 0,01$  ; figure 7.6).

Au niveau de l'hémisphère gauche (PO7), l'amplitude varie en fonction de l'excentricité de l'image ( $F(4,68) = 12,55$  ;  $p < 0,001$ ). Les analyses *post hoc* montrent que les visages présentés au centre ont engendré des amplitudes plus importantes que les autres excentricités. De plus, étant donné les résultats obtenus dans les expériences précédentes montrant des amplitudes plus importantes dans l'hémisphère controlatéral de présentation, nous avons effectué une analyse en contraste permettant de comparer directement les stimulations issues des champs visuels gauche (-30° et -15°) et droit (+15 et +30°). Cette analyse montre que les amplitudes au niveau de PO7 sont plus importantes quand les visages apparaissent à droite ( $F(1,17) = 7,54$  ;  $p < 0,05$ ).

Au niveau du centre (Oz), l'amplitude varie également en fonction de l'excentricité ( $F(4,68) = 6,3$  ;  $p < 0,01$ ). Les analyses *post hoc* montrent que les visages présentés à 0° ont engendré une plus grande amplitude que les autres excentricités et la même analyse en contraste (-30, -15° vs +15°, +30°) ne révèle aucune différence significative entre les présentations dans les champs visuels gauche et droit.

Au niveau de l'hémisphère droit (PO8), l'analyse met en évidence un effet de l'excentricité ( $F(4,68) = 10,81$  ;  $p < 0,01$ ). Les analyses *post hoc* montrent que les visages présentés à 0° ont engendré une plus grande amplitude que les autres excentricités et que les visages présentés à -30° déclenchent une P100 de plus grande amplitude que les visages présentés à +30°

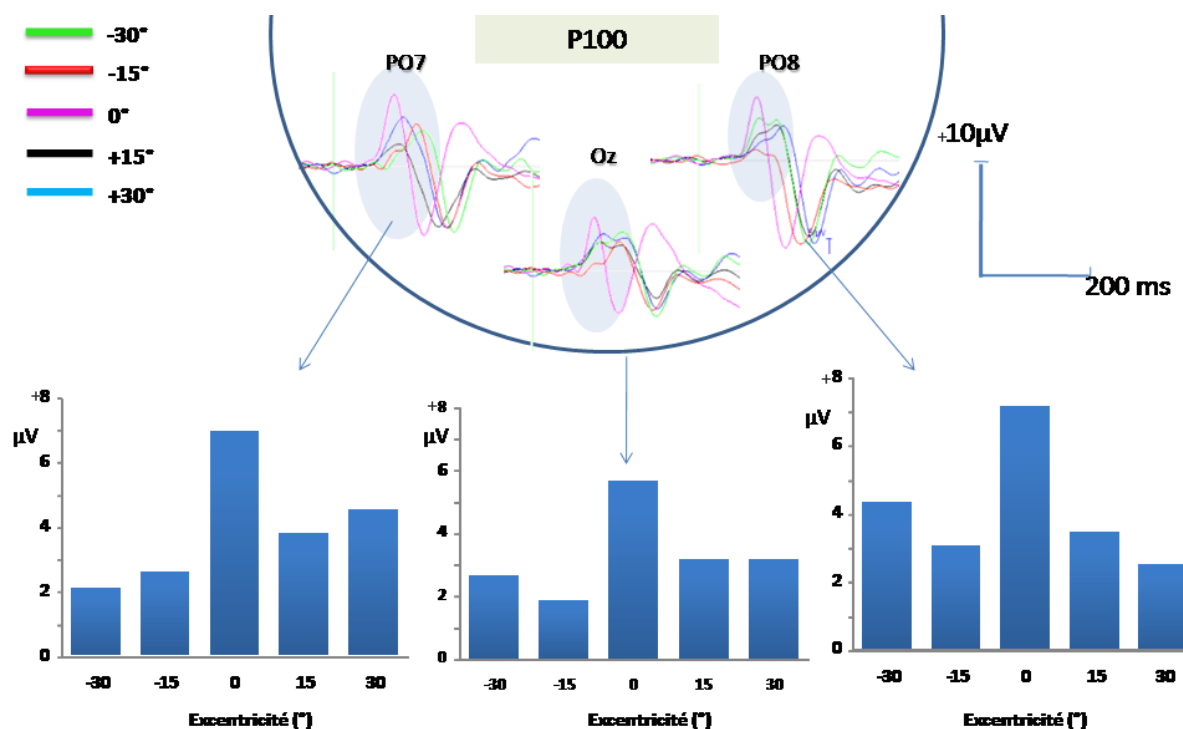


Figure 7.6. Amplitudes de la P100 en fonction de l'excentricité et de l'électrode. Pour plus de clarté, nous n'avons pas représenté les effets significatifs d'interaction entre la position des visages et celle des électrodes.

Une analyse similaire sur les latences d'apparition des pics ne met en évidence aucune différence significative.

### Composante N170

Une analyse de variances avec comme facteurs intra-sujets l'émotion exprimée par le visage (peur, joie, neutre), l'excentricité de présentation (-30°, -15°, 0°, +15°, + 30°), l'animation (statique, dynamique) et les électrodes (P7, P8) est effectuée sur les pics d'amplitude dans une fenêtre temporelle comprise entre 140 et 220 ms (figure 7.7a).

Cette analyse met en évidence une interaction entre l'excentricité du visage et la position de l'électrode ( $F(4,68) = 3,66$  ;  $p < 0,05$ ). Pour toutes les excentricités, l'amplitude de la N170 était plus négative au niveau de l'hémisphère droit (P8) par rapport à l'hémisphère gauche (P7) mais les analyses *post hoc* montrent que ces différences sont statistiquement significatives pour les présentations de visages dans le champ visuel gauche et central (-30, -15 et 0°).

Cette analyse révèle un effet de l'expression émotionnelle ( $F(2,34) = 6,61$  ;  $p < 0,05$ ), les visages émotionnels ayant déclenché une N170 plus négative que les visages neutres (contraste

quadratique ;  $p < 0,05$ ). De plus, les visages exprimant la peur ont engendré des amplitudes plus négatives que ceux exprimant la joie (contraste linéaire ;  $p < 0,05$  ; figure 7.7b).

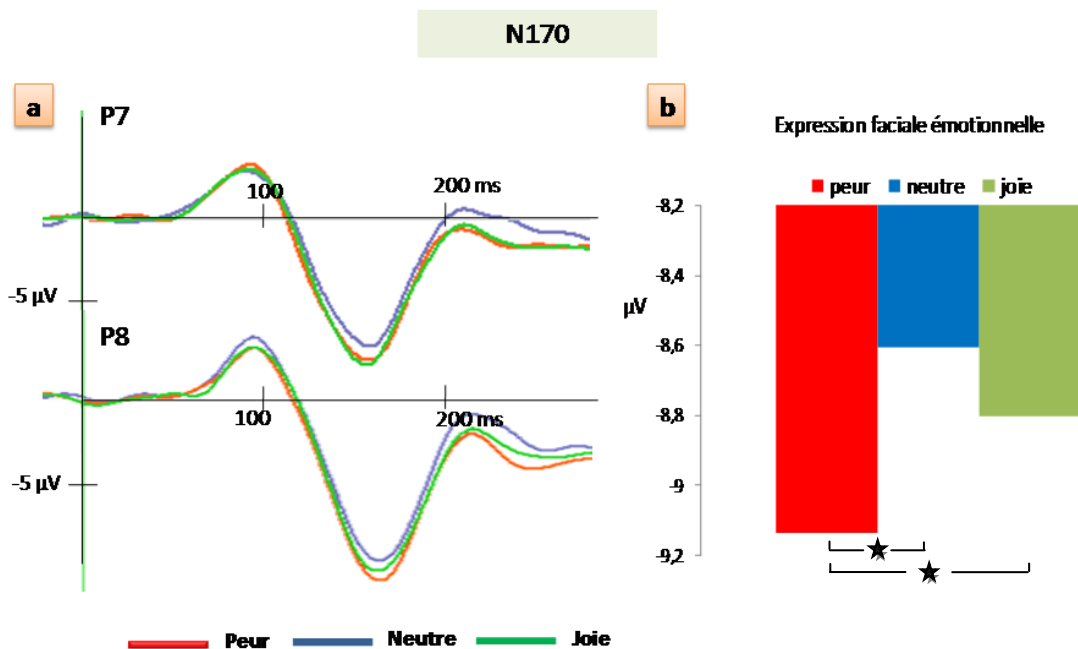


Figure 7.7. a) Composante N170 sur P7 et P8 en fonction de l'expression faciale émotionnelle. b) Amplitude de la N170, moyennée sur P7 et sur P8, en fonction de l'expression faciale émotionnelle. \* :  $p < 0,05$ .

De plus, un effet d'interaction entre l'expression émotionnelle des visages et leur animation est mis en évidence ( $F(2,34) = 6,95$  ;  $p < 0,05$ ). Les analyses *post hoc* (Tuckey HSD) montrent que les visages de peur statiques ont engendré des amplitudes plus négatives que les visages de peur dynamiques au niveau de la N170 alors qu'il n'y a pas de différences significatives pour les autres types d'expressions.

Une analyse similaire sur la latence des pics met en évidence une interaction entre l'excentricité et la position des électrodes ( $F(4,68) = 28,37$  ;  $p < 0,01$ ). Les analyses *a posteriori* montrent que lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel gauche, la N170 apparaît plus précocement dans l'hémisphère droit (P8) que dans le gauche (P7). Inversement, la N170 apparaît plus rapidement dans l'hémisphère gauche lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel droit.

### Facteurs spatiaux, facteurs temporels et analyses statistiques

L'ACP spatiale extrait 9 facteurs spatiaux. L'ensemble de ces facteurs compte pour 84 % de la variance expliquée. L'ACP temporelle a réduit l'ensemble des données à 36 facteurs temporels.

Pour chaque couple composé d'un facteur spatial et d'un facteur temporel, représentant l'activité d'une « électrode virtuelle » à un temps spécifique, nous avons réalisé une analyse de variance avec le contenu émotionnel comme facteur inter-sujets sur les scores des facteurs temporels. Afin d'en faciliter la lecture et en accord avec les objectifs de cette étude, nous présentons les résultats en deux parties : la première rend compte des effets liés à l'expression émotionnelle des visages ; la seconde des interactions entre ces effets et ceux évoqués par l'animation des visages.

#### **\*Effets émotionnels**

A 115 ms (FT7), au niveau des aires frontales (FS3), l'analyse met en évidence des scores plus négatifs pour les visages émotionnels (contraste quadratique :  $F(1,17) = 5,3$  ;  $p < 0,05$  ; figure 7.8). Plus tardivement, à 200 ms (FT3), les visages émotionnels ont engendré des scores plus importants dans les aires pariéto-occipitales gauches (FS7 ; contraste quadratique :  $F(1,17) = 4,85$  ;  $p < 0,05$ ) et droites (FS8 ; contraste quadratique :  $F(1,17) = 14,3$  ;  $p < 0,01$ ). Enfin, à 250 ms (FT6), les scores sont plus grands pour les visages émotionnels dans les aires frontales (FS3 ; contraste quadratique :  $F(1,17) = 15,3$  ;  $p < 0,01$ ) et dans les aires pariéto-occipitales droites (FS8 ; contraste quadratique :  $F(1,17) = 8,4$  ;  $p < 0,05$ ).



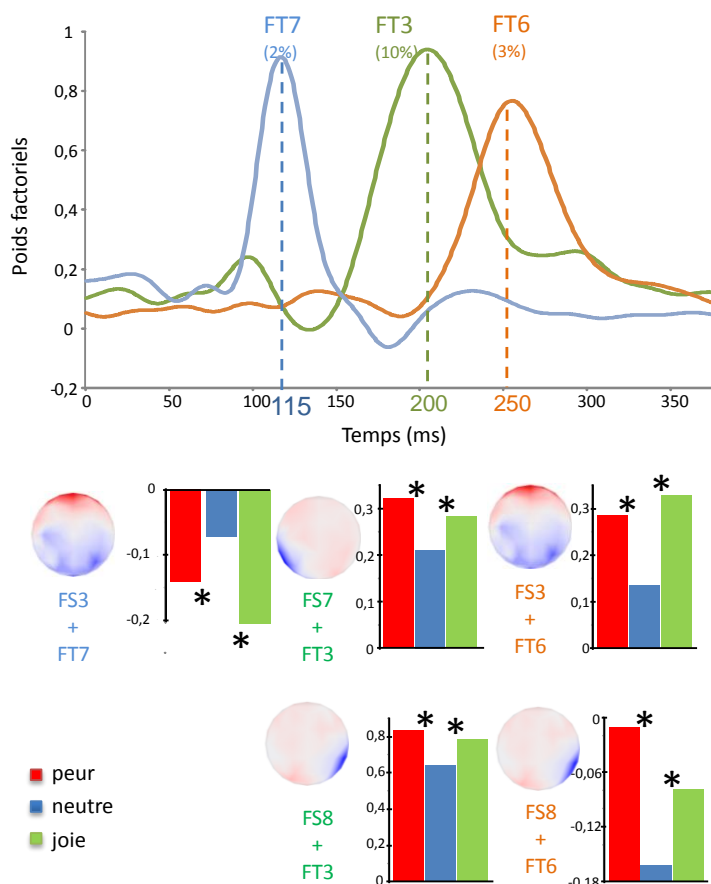


Figure 7.8. Du haut vers le bas, poids factoriels en fonction du temps puis scores de ces facteurs en fonction de l'expression émotionnelle des visages. \* :  $p < 0,05$ .

### \*Interactions entre l'expression du visage et son animation

A 115 ms (FT7), au niveau d'aires pariéto-occipitales gauches (FS7), l'analyse met en évidence une interaction entre l'expression faciale et l'animation des visages ( $F(2,34) = 4,8$  ;  $p < 0,05$  ; figure 7.9). Cette interaction est liée à des scores plus importants pour les visages statiques par rapport aux dynamiques pour l'expression faciale neutre ( $F(1,17) = 8,9$  ;  $p < 0,01$ ). A 155 ms (FT5), dans les aires pariéto-occipitales droites (FS8), l'analyse révèle une interaction entre l'expression faciale et l'animation des visages ( $F(2,34) = 5$  ;  $p < 0,05$ ). Les analyses suivantes montrent que les visages de peur statiques ont engendré des scores plus importants que les même visages dynamiques ( $F(1,17) = 22$  ;  $p < 0,01$ ). Plus tardivement, à 200 ms (FT3), dans les aires pariéto-occipitales gauches (FS7), les scores sont plus importants pour les visages statiques que pour les dynamiques ( $F(1,17) = 6,55$  ;  $p < 0,05$ ). A 250 ms (FT6), les visages dynamiques ont engendré des scores plus importants que les statiques dans les aires fronto-centrales (FS3 ;  $F(1,17) = 6,3$  ;  $p < 0,05$ ).

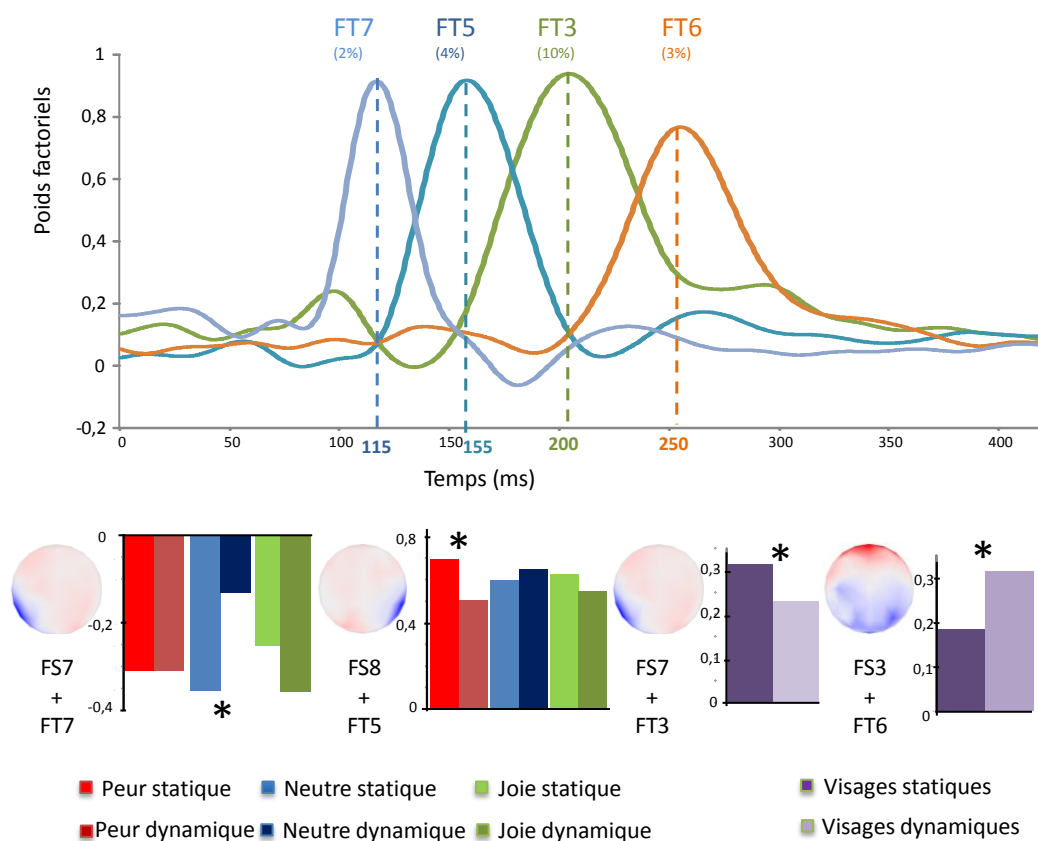


Figure 7.9. Du haut vers le bas, poids factoriels en fonction du temps puis scores de ces facteurs en fonction de l'animation des visages et des interactions avec leur expression émotionnelle. \*,  $p < 0,05$ .

### 7.3.4 Résumé des résultats

Cette expérience nous permet de retenir les principaux résultats suivants :

\* Nous confirmons une nouvelle fois que les performances comportementales se dégradent en VP mais restent meilleures pour les visages émotionnels par rapport aux neutres.

\* Contrairement à nos hypothèses, l'animation des visages n'a pas amélioré les réponses des participants et a contribué à une dégradation des performances dans le cas des visages neutres.

\* Les composantes P100 et N170 sont plus importantes lorsque les visages apparaissent en VC par rapport à la VP. De plus, nous confirmons la préférence contralatérale déjà décrite dans les expériences précédentes car les amplitudes de ces composantes sont plus grandes dans l'hémisphère droit par rapport au gauche quand les visages sont présentés dans le champ visuel gauche et inversement.

\*Plusieurs composantes évoquées, dont la N170, ont une activité supérieure lorsque les visages ont une expression faciale émotionnelle par rapport aux visages neutres. Ces composantes se distribuent dans des zones pariéto-occipitales et frontales et ne varient pas en fonction de l'excentricité.

\* Les composantes évoquées dans des fenêtres précoces sont préférentiellement activées par les visages statiques par rapport aux visages dynamiques. Seule une composante évoquée plus tardivement (250 ms) est préférentiellement activée par les visages dynamiques.

## 7.4 Discussion

Concernant les trois objectifs de cette étude, nous avons tout d'abord confirmé les modulations liées à l'excentricité de présentation et aux expressions émotionnelles préalablement mises en évidence dans l'expérience précédente. Ensuite, les résultats ne permettent pas de montrer, en VC et en VP, une potentialisation de ces modulations du fait de l'animation des expressions émotionnelles. De ce fait, nous n'avons pas pu étudier si les interactions entre expressions faciales émotionnelles et animation variaient en fonction de l'excentricité, ce qui constituait notre troisième objectif.

Quelques remarques nous paraissent nécessaires afin d'éclairer les résultats obtenus dans cette expérience et de les comparer avec ceux des expériences précédentes.

En premier lieu, nous avons étudié si la tâche des participants avait une influence sur les effets que nous avons décrits dans les expériences précédentes. De fait, afin de placer les participants dans les meilleures conditions possibles, nous avons opté pour une tâche de discrimination, moins complexe qu'une tâche d'identification, utilisée dans les expériences précédentes. En deuxième lieu, nous avons présenté dans cette expérience les trois groupes de visages dans la même procédure pour permettre une comparaison directe entre les visages de peur et les visages de joie alors que nous les avons séparés au cours des expériences précédentes. En troisième lieu, nous avons projeté les visages en VC et en VP, pour pouvoir comparer leur réponse en fonction du statut statique ou animé de l'information émotionnelle.

Ces différences devaient nous permettre d'identifier plus clairement les conditions nécessaires à une optimisation des réponses comportementales et électrophysiologiques de la VP.

### 7.4.1 Effets d'excentricité

De manière cohérente avec l'expérience précédente, nous avons mis en évidence un effet d'excentricité de présentation des visages. Du point de vue comportemental, cet effet se caractérise par un nombre de réponses correctes plus important et des réponses plus rapides lorsque les visages sont présentés en VC par rapport à la VP (voir section 5.4).

L'analyse effectuée sur les données électrophysiologiques confirme que la P100 et la N170, composantes classiquement déclenchées par les visages, sont sensibles à l'excentricité de présentation des visages. Premièrement, les amplitudes de ces composantes sont plus importantes lorsque les visages sont présentés en VC. Nous retrouvons de cette manière les résultats obtenus sur la P100 dans la première expérience (section 5.4). Deuxièmement, en ce qui concerne la P100 et la N170, les amplitudes sont plus importantes dans l'hémisphère cérébral droit lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel gauche et inversement (voir section 6.4). Nous confirmons la préférence controlatérale de ces composantes, déjà décrite (Hemond *et al.*, 2007 ; Liu et Ioannides, 2006) mais jamais à ces excentricités. Troisièmement, les amplitudes de la N170 sont plus importantes dans l'hémisphère droit mais uniquement lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel gauche et central. Lorsque les visages sont présentés dans le champ visuel droit, l'hémisphère droit est moins activé et les différences hémisphériques disparaissent. Ce résultat est cohérent avec de nombreuses études en VC suggérant une latéralisation hémisphérique dans le traitement des visages avec une implication plus importante de l'hémisphère droit par rapport au gauche (Burt et Perrett, 1997 ; Gazzaniga et Smylie, 1983 ; Itier et Taylor, 2004a, b ; Ricciardelli et al, 2002 ; Sagiv et Bentin, 2001).

### 7.4.2 Effets émotionnels

#### *Réponses comportementales*

La dégradation des performances comportementales du fait de l'excentricité est moins importante pour les visages ayant une expression émotionnelle comme le montre le pourcentage de bonnes réponses plus élevé et les temps de réaction plus rapides pour les visages émotionnels par rapport aux visages neutres, qu'ils soient animés ou non. Etant donné que nous nous sommes assurés que les groupes de visages ne variaient que sur leur contenu affectif, nous pouvons conclure que les informations émotionnelles ont permis un traitement plus efficace et plus rapide des visages, en VC et en VP. Ce type de résultats est cohérent avec la capacité de ces informations

à capter les ressources attentionnelles et à augmenter les performances comportementales (Öhman *et al.*, 2000 ; Fox *et al.*, 2001, 2002 ; Eimer *et al.*, 2003). Ces résultats sont aussi cohérents avec la nécessité de répondre plus rapidement à ces stimulations particulièrement importantes pour l'individu, d'un point de vue de son adaptation biologique et social, quelle que soit leur valence.

Le pourcentage de bonnes réponses est plus élevé pour les visages émotionnels que pour les neutres, alors que nous avons trouvé le résultat inverse dans l'expérience précédente, utilisant pourtant les mêmes stimuli. Dans cette dernière, les participants devaient catégoriser précisément l'expression émotionnelle du visage. De ce fait, la présentation en VP n'ayant pas permis une identification sûre de l'expression du visage, les participants, hésitants, ont répondu plus souvent neutre. Cette stratégie a artificiellement augmenté le nombre de bonnes réponses aux visages neutres et diminué celui aux visages émotionnels. Dans la présente expérience, la tâche des sujets ne nécessitait pas une identification claire de l'expression émotionnelle mais seulement une détection de l'information affective. La tâche est donc relativement plus simple et les participants n'ont apparemment pas développé de stratégie liée à leur incertitude. Ainsi, en accord avec l'expérience précédente, nous retrouvons : d'une part, des réponses plus rapides pour les visages émotionnels par rapport aux neutres, d'autre part, une détection plus rapide pour les visages de joie par rapport aux visages de peur, de manière cohérente avec l'identification plus aisée de l'expression de joie par rapport à l'expression de peur (Montagne *et al.*, 2007).

#### *Réponses électrophysiologiques*

Les analyses classiques et spatio-temporelles mettent en évidence des modulations émotionnelles sur un ensemble de composantes. De manière similaire aux résultats comportementaux, ces composantes sont plus activées par les visages émotionnels par rapport aux neutres, sans distinction de la valence. Tout d'abord, l'expression émotionnelle des visages augmente l'activité électrophysiologique dès 117 ms après l'apparition du stimulus, dans les aires frontales de manière cohérente avec plusieurs études (Eimer *et al.*, 2003 ; Eimer et Holmes, 2002 ; Pizzagali *et al.*, 1999). Considérant que l'amygdale est connectée au cortex orbito-frontal (Rolls, 1999), elle pourrait participer à l'apparition de différences émotionnelles précoces au niveau frontal. Les connexions de l'amygdale avec d'autres structures comme les aires visuelles pourraient ensuite expliquer les différences obtenues plus tardivement dans les aires pariéto-occipitales.

Les amplitudes de la N170 sont également plus négatives en réponse aux visages émotionnels, par rapport aux neutres, de manière semblable à l'expérience précédente et à d'autres études (Batty and Taylor, 2003; Leppänen *et al.*, 2007 ; Pourtois *et al.*, 2005; Stekelenburg et de Gelder, 2004). L'amygdale pourrait jouer un rôle dans cette différenciation précoce bien que nous ne puissions pas déduire son implication directement à partir des données électrophysiologiques. Cependant, son rôle dans le traitement des informations émotionnelles (Morris *et al.*, 2002; Whalen *et al.*, 2004) et ses relations anatomiques avec les aires impliquées dans l'analyse des visages (Amaral *et al.*, 2003; Vuilleumier, 2005) suggèrent que l'amygdale pourrait moduler l'activité de ces aires et générer une activité différentielle en fonction du contenu émotionnel des visages.

Outre cet effet d'activation, un effet de la valence se distingue sur la N170 car les visages de peur déclenchent des amplitudes plus négatives que les visages de joie. Une supériorité de l'expression de peur au niveau de la N170 a déjà été décrit en VC (Batty et Taylor, 2003) et reflète un biais de négativité (Cacioppo et Gardner, 1999). Ce biais s'explique par la nécessité de répondre préférentiellement à un stimulus négatif par rapport à un stimulus positif car les conséquences d'un stimulus négatif peuvent s'avérer plus dommageables que celles d'un stimulus positif. L'existence de ce biais a reçu un certain nombre de supports comportementaux (Cacioppo *et al.*, 1997), en électrophysiologie (Pourtois *et al.*, 2006 ; Schupp *et al.*, 2004) et en imagerie cérébrale (Ito *et al.*, 1998 ; Ito et Cacioppo, 2000).

Ces effets émotionnels d'activation et de valence ne sont pas modulés par la position des visages dans le champ visuel, contrairement à l'expérience précédente et à la différence des performances comportementales qui varient avec l'excentricité. Les composantes évoquées impliquées sont également sensibles à l'excentricité des visages mais sans interaction avec les modulations émotionnelles. L'ensemble des différences méthodologiques évoquées plus haut pourrait expliquer les disparités dans les résultats électrophysiologiques et d'autres études sont nécessaires pour expliquer l'absence d'interactions entre le contenu affectif des visages et leur position dans le champ visuel.

En conclusion, nous confirmons la saillance des visages émotionnels, en VC et en VP. La présentation dans le même paradigme de visages joyeux et apeurés nous permet de préciser les modulations émotionnelles en termes de niveaux d'activation et de valence. Nos résultats sont cohérents avec les données de la littérature qui montrent : d'une part, l'importance de détecter les informations émotionnelles, de nature positive et négative, lorsqu'elles apparaissent dans le

champ visuel (effet d'activation), d'autre part, que la N170 est plus sensible aux visages de peur qu'aux visages de joie (effet de valence).

### 7.4.3 Effets du dynamisme

Alors que nous nous attendions à une augmentation des performances comportementales, les participants ont moins bien répondu lorsque des visages dynamiques leur étaient présentés et y ont répondu moins vite. En particulier, au niveau comportemental, les réponses des participants ne sont pas meilleures pour les visages émotionnels dynamiques par rapport aux statiques et les réponses aux visages neutres dynamiques sont significativement moins bonnes que celles aux mêmes visages statiques. Bien que surprenant, une configuration de résultats identique a été mise en évidence dans l'étude de Labar *et al.* (2003). Ces auteurs utilisent une technique de morphing similaire à celle choisie dans l'expérience présente mais la durée de présentation des morphings est plus longue. Par ailleurs, bien que Labar *et al.* (2003) ne trouvent pas de différences significatives au niveau comportemental, leur étude montre une implication plus importante pour les stimuli dynamiques par rapport aux statiques au niveau d'aires cérébrales primordiales dans le traitement des visages émotionnels (amygdale, gyrus fusiforme). D'autres travaux sont aussi nécessaires pour expliquer les différences qui existent entre notre étude et celle d'Ambadar *et al.* (2005) qui montre de meilleures performances comportementales lorsque des visages dynamiques sont présentés.

Au niveau électrophysiologique, les résultats sont également contraires à nos hypothèses puisque dans les 200 premières ms, les visages statiques déclenchent de plus grandes amplitudes que les visages dynamiques. Cette étude constitue la première exploration électrophysiologique des effets de l'animation des visages sur les composantes. Au niveau cérébral, seules les études de Sato *et al.* (2004), de Kilts *et al.* (2003) et de Labar *et al.* (2003) ont porté sur ces modulations en utilisant l'IRM et elles ont montré une plus grande activité dans les structures impliquées dans le traitement des visages en réponse aux visages dynamiques.

Plusieurs raisons peuvent expliquer les différences entre ces recherches et la présente expérience. La première raison concerne l'utilisation de visages dynamiques neutres. Ils ont pu apparaître incohérents par rapport au contexte de la tâche. Ils ont été moins bien reconnus que les autres types de visages et ont ainsi pu capturer d'avantage les ressources attentionnelles des participants du fait de leur inconsistance. Ainsi, les visages émotionnels et les visages neutres

dynamiques ont pu augmenter de la même manière l'activité électrophysiologique faisant ainsi disparaître tout effet émotionnel pour les visages dynamiques.

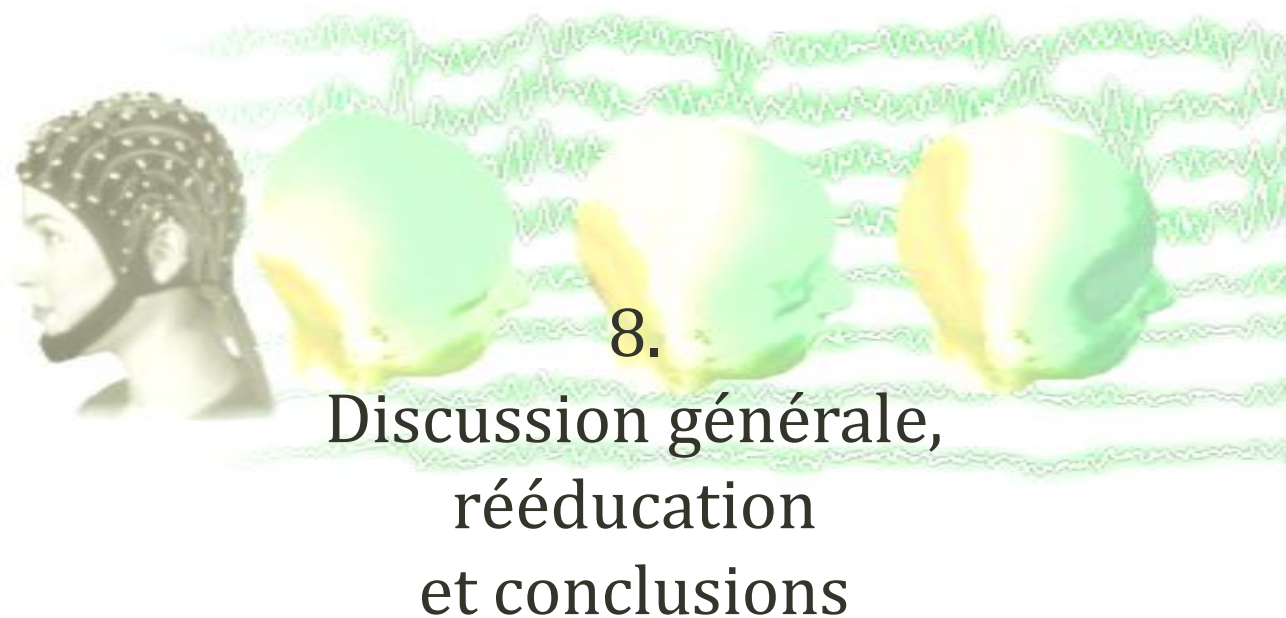
La deuxième raison concerne la courte durée de présentation des visages dynamiques. Par rapport aux autres études, cette durée a pu diminuer l'impact de l'animation des expressions sur les performances des participants. Enfin, il est possible que des différences apparaissent plus tardivement pour les visages dynamiques. En effet, l'information émotionnelle pertinente apparaît plus tardivement dans la condition dynamique par rapport à la condition statique. Par exemple, si nous considérons que l'expression faciale de joie est reconnue à 40 % d'intensité, cela suppose que, l'information émotionnelle, dans un morphing avec 10 % de modifications toutes les 30 ms, est reconnue 120 ms plus tardivement que lorsqu'elle est immédiatement présentée comme dans le cas d'une présentation statique. Ainsi, nous avons constaté que les visages dynamiques engendrent des amplitudes plus importantes que les visages statiques 250 ms après l'apparition du stimulus. Cet effet est combiné, dans les mêmes aires et aux mêmes latences, à une augmentation des amplitudes pour les visages émotionnels par rapport aux neutres. L'association de ces deux effets pourrait suggérer une plus grande activité électrophysiologique, en réponse aux visages émotionnels dynamiques, dans des fenêtres temporelles tardives.

Cette troisième étude confirme la modulation du traitement des visages par leur expression émotionnelle mais n'a pas pu mettre en évidence une facilitation des performances et un engagement plus important des réseaux neuronaux pour les visages dynamiques. Malgré cela, nous avons aussi confirmé que les informations affectives contenues dans les visages permettent de meilleures performances comportementales en VP et renforcent l'idée selon laquelle la valeur émotionnelle d'un stimulus pourrait jouer un rôle dans les rééducations des pathologies de la VC en augmentant la capture attentionnelle en VP.









*Dans cette dernière partie, nous évaluerons dans un premier temps les apports et les limitations de nos choix méthodologiques. Puis, dans un deuxième temps, nous discuterons les principaux résultats des quatre expérimentations. Enfin, dans le cadre des perspectives en rééducation neurovisuelle, nous aborderons brièvement les données préliminaires obtenues chez quatre patients souffrant de scotomes centraux.*

## 8.1 Limites et apports méthodologiques

### 8.1.1 Genre des participants

Alors que le genre des participants a une influence sur les réponses émotionnelles (Biele et Grabowska, 2007 ; Bourne, 2005 ; Campanella *et al.*, 2004 ; Cahill, 2006 ; Cahill *et al.*, 2004 ; Canli *et al.*, 2002 ; Gasbarri *et al.*, 2007 ; Gur *et al.*, 2002 ; Hofer *et al.*, 2006 ; Kemp *et al.*, 2004 ; Killgore et Yurgelun-Todd, 2001 ; Lee *et al.*, 2002 ; Montagne *et al.*, 2005 ; Pendergrass *et al.*, 2003 ; Schirmer et Kotz, 2003 ; Van Strien et Van Beek, 2000 ; Wrase *et al.*, 2003), de nombreuses études émotionnelles ne séparent pas les analyses en fonction du sexe du participant (e.g., Leppänen *et al.*, 2008).

Dans ces études portant sur les interactions entre traitement émotionnel et genre des participants, un certain nombre de résultats suggère que les femmes répondent de manière plus importante et bilatéralisée (Iaccino, 1993 ; Levy and Heller, 1992; McGlone, 1986) que les hommes aux informations émotionnelles. En effet, certaines études montrent que les femmes identifient mieux les expressions faciales émotionnelles (Kirouac et Doré, 1985 ; Thayer et Johnsen, 2000), en particulier celles de peur et de tristesse (Nowicki et Hartigan, 1988), et produisent de plus grandes réponses physiologiques lors du traitement d'informations émotionnelles (Kring et Gordon, 1998 ; Labouvie-Vief, *et al.*, 2003). Des études d'induction émotionnelle montrent aussi une plus grande activation des cortex préfrontal, orbitofrontal et frontal chez les femmes par rapport aux hommes (George *et al.*, 1996 ; Pardo *et al.*, 1993). Cette plus grande réactivité émotionnelle pourrait être à l'origine de la plus grande prévalence des syndromes de dépression et d'anxiété chez les femmes que chez les hommes (Darlington, 2002 ; Hartung et Widiger, 1998 ; Kessler, 2003 ; Sloan et Kornstein, 2003) et pourrait être la conséquence des rôles sociaux distincts de l'homme et de la femme (Grossman et Wood, 1993).

Pour éviter de possibles effets de genre, deux options existent. La première consiste à séparer les analyses en fonction du genre des participants. La seconde à n'utiliser des participants que d'un seul sexe. Dans ce cadre, et pour les raisons invoquées, nous avons choisi de sélectionner uniquement des participants du sexe féminin, à l'instar d'autres études (Delplanque *et al.*, 2004,2005 ; Dolcos et Cabeza, 2002), afin d'optimiser les résultats de nos études parce que les femmes semblent répondre de manière plus importante aux informations émotionnelles.

### 8.1.2 Conditions de stimulation visuelle

Nous avons évoqué plus haut la division du champ visuel en quatre quadrants, séparés par deux axes, l'un horizontal, permettant de définir les champs visuels supérieur et inférieur, l'autre vertical, séparant les champs visuels gauche et droit. Dans ce cadre, plusieurs études en VC ont porté sur les différences entre champs visuels supérieur et inférieur et ont montré pour ce dernier de meilleures performances visuelles (Cameron, 2005 ; He *et al.*, 1996; Levine et McAnany, 2005a, b ; McAnany et Levine, 2004a, b ; Previc, 1990). Cette différence serait la conséquence phylogénétique des contraintes environnementales favorisant le traitement des formes complexes qui apparaissent plus souvent dans le champ visuel inférieur ou qui sont, d'un point de vue adaptatif, plus importantes lorsqu'elles sont au niveau du sol (Previc, 1990). En ce qui concerne le traitement des informations émotionnelles, seules les études portant sur les modulations affectives de la composante C1 ont présenté des stimulations dans le champ visuel supérieur (Pourtois *et al.*, 2004 ; Santesso *et al.*, 2008 ; Stolarova et al, 2006). Cependant, ces présentations se situent à des excentricités très faibles, de quelques degrés.

Nous avons choisi de projeter les stimulations **sur** l'axe horizontal. Ce choix nous a notamment permis d'étudier les différences de traitement émotionnel entre les deux hémisphères, droit et gauche. Les résultats obtenus plaident plutôt pour une implication plus importante de l'hémisphère droit dans le traitement des informations émotionnelles, de manière cohérente avec un certain nombre d'études (e.g., Borod, 1992), et renforcent de ce fait la justesse du choix effectué.

Les positions intermédiaires que nous avons choisies ( $15^\circ$ ) ne se situent pas en VP définie comme contenant les valeurs situées au-delà de  $20^\circ$  d'excentricité. Cette définition prend en compte le fait que les maculopathies peuvent aboutir à des scotomes s'étendant jusqu'à  $20^\circ$  d'excentricité, bien que, à l'aide des arguments anatomiques et fonctionnels évoqués plus haut, la limite entre VC et VP puisse plutôt se situer entre  $10$  et  $20^\circ$  d'excentricité. De ce fait, les positions intermédiaires retenues ( $\pm 15^\circ$ ) ont permis d'explorer l'évolution des réponses comportementales et électrophysiologiques, au fur et à mesure que les stimulations sont éloignées du centre du champ visuel. Ce choix nous a donc paru pertinent et nécessaire à la caractérisation de la VP.

### 8.1.3 Stimuli

#### \* Scènes complexes (IAPS)

Dans la première expérience, nous avons projeté des images issues de l'IAPS, qui est une banque internationale standardisée d'images de scènes complexes. Le contenu sémantique et le contenu fréquentiel de ces images sont très variés. En particulier, il apparaît que les images évaluées comme émotionnelles constituent essentiellement des scènes impliquant des êtres humains alors que les images catégorisées comme neutres représentent majoritairement des objets et des paysages. De fait, les résultats de travaux présentant des échantillons non contrôlés d'images issues de l'APS peuvent être biaisés par les différences de contenu sémantique entre ces échantillons. Delplanque *et al.* (2007) ont également montré qu'il était important, dans des études électrophysiologiques, de contrôler le contenu fréquentiel des groupes émotionnels d'images car les effets obtenus, en particulier dans des fenêtres temporelles précoces, peuvent être biaisés par le traitement des fréquences spatiales de ces images.

Nous avons donc rigoureusement sélectionné des images de l'IAPS selon leur contenu sémantique et nous avons dû compléter cette sélection par des images de notre propre collection afin d'homogénéiser les groupes d'images neutre et déplaisant sur leur nombre de visages, d'objets, d'animaux et de scènes. Nous avons également appliqué la méthode décrite par Delplanque *et al.* (2007) pour vérifier que les groupes d'images étaient homogènes quant à leur contenu en fréquences spatiales. De plus, à l'instar de Calvo et Lang (2005), nous avons contrôlé plusieurs paramètres de luminance et de contraste moyens et sur les trois couches de couleur.

Nous nous sommes ainsi assurés de l'équivalence moyenne des deux groupes d'images utilisés, en termes de paramètres physiques visuels. De ce fait, **seul leur contenu émotionnel variait.**

#### \* Visages

Dans les expériences suivantes, nous avons utilisé un autre type d'images complexes, des visages. Malgré l'homogénéisation rigoureuse des différents groupes de visages en termes de luminance et de contraste, du nombre de visages masculins et féminins, et de visages de différentes couleurs de peau, il s'avère que des différences persistent sur certains éléments structuraux des visages.

Dans ce cadre, de nombreux travaux peuvent nous éclairer sur les liens entre ces éléments (nez, yeux, bouche, sourcil en particulier) et les expressions faciales émotionnelles associées (joie, peur, colère, tristesse, surprise, dégoût, neutre généralement ; Asghar *et al.*, 2008 ; Calder *et al.*, 2000b ; Calvo et Nummenmaa, 2008 ; Leppänen *et al.*, 2008 ; Morris *et al.*, 2002 ; Tipples *et al.*, 2002). Parmi ces études, celle de Calder *et al.* (2000) est fondamentale car elle montre que les expressions émotionnelles peuvent être divisées en deux catégories, celles reconnaissables grâce à la bouche (la joie par exemple) et celles reconnaissables par les yeux (la peur par exemple). De ce point de vue, Asghar *et al.* (2008) montrent, dans une série d'expériences en IRMf, que les yeux sont suffisants pour que l'amygdale réponde préférentiellement à des visages de peur par rapport à des visages neutres, mais qu'ils ne sont pas pour autant nécessaires à ce type de réponses. En effet, lorsque ces auteurs présentent des visages de peur dont les yeux sont couverts, l'amygdale est plus activée que si les visages sont neutres. L'étude de Leppänen *et al.* (2008) met en évidence des résultats similaires en utilisant des données EEG. L'étude de Calvo et Nummenmaa (2008) montre au travers de plusieurs manipulations expérimentales que les visages de joie sont détectés plus rapidement que les autres expressions faciales émotionnelles et ont analysé les éléments structuraux qui pourraient expliquer cette différence. En particulier, les auteurs montrent que la bouche joue un rôle important et la zone occupée par les dents serait déterminante. Ces résultats sont cohérents avec d'autres études qui montrent que les expressions de joie et de colère, qui sont les expressions faciales découvrant la plus grande surface de dents, sont reconnues plus rapidement que les autres (Fox et Damjanovic, 2006 ; Horstmann et Bauland, 2006 ; Juth *et al.*, 2005 ; Williams *et al.*, 2005).

Pour diminuer ces variations structurelles entre visages de différentes expressions émotionnelles, il serait alors possible de présenter des visages dont la bouche est fermée. Toutefois, dans ce cas, il nous semble que le ressenti émotionnel puisse varier de telle sorte qu'il ne corresponde plus à l'expression émotionnelle d'origine. À titre d'illustration, nous présentons deux visages, ayant la bouche fermée, issus de la banque NimStim (figure 8.1). Le premier devrait exprimer la peur et le second la joie, mais nous pensons qu'ils peuvent exprimer d'autres émotions, respectivement la surprise et le contentement. Nous avons donc choisi de conserver les différences structurelles évoquées car elles constituent, à notre avis, des éléments essentiels de l'expression émotionnelle.

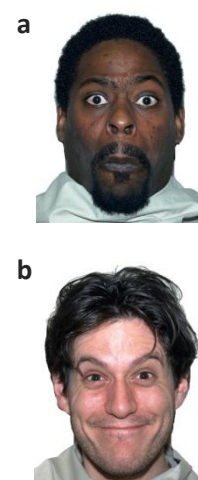


Figure 8.1. a) Peur ?  
b) Joie?

### 8.1.4 Analyses des données électrophysiologiques

Nous avons choisi d'associer analyses classiques et analyses en composantes principales car elles fournissent des informations complémentaires. L'analyse classique de pics permet de comparer efficacement le comportement de composantes évoquées classiques, largement décrites dans la littérature. Dans ce cadre, la P100 et la N170 sont deux composantes, relativement peu variables. De manière parallèle, les facteurs de l'ACP représentent uniquement la quantité d'activité électrique qui varie. Ainsi, l'ACP ne va pas déterminer des extrema mais des portions de PE dont les amplitudes covarient. Etant donné que les composantes de PE sont définies comme une source de variabilité introduite par des conditions expérimentales, il semble dès lors tout à fait pertinent d'analyser également les données avec une ACP.

L'ACP spatio-temporelle permet de situer spatialement et temporellement les composantes évoquées par la VP. Elle permet en outre de réduire, sans modification, les variables expérimentales et de les comparer en fonction des conditions. A la suite de la seule étude portant sur les traitements émotionnels et utilisant l'ACP spatio-temporelle (Hot *et al.*, 2006), les expériences menées au cours de ce travail confirment la capacité de ce type d'analyses à mettre en évidence l'influence du contenu affectif des stimulations au cours de différentes tâches. Cependant, étant donné l'originalité de la présente étude et l'absence de données disponibles dans la littérature, l'analyse de l'aspect fonctionnel de ces composantes et des générateurs impliqués appelle l'utilisation d'autres techniques. Parmi elles, les analyses de dissimilitude globale (voir Michel *et al.*, 2004) potentialisent les techniques de recherche de dipôles, sans avoir recours à des données d'imagerie fonctionnelle (Michel *et al.*, 2004 ; Pascual-Marqui, 2002 ; Richards, 2004).

### 8.1.5 Perspectives méthodologiques

La combinaison des techniques électrophysiologiques qui fournissent une excellente résolution temporelle à d'autres techniques pouvant apporter une meilleure résolution spatiale devrait s'avérer utile dans la localisation des structures recrutées par la stimulation de la VP. Nous avons déjà évoqué l'étude de Stephen *et al.* (2002) qui utilise la MEG et qui montre une activation d'aires cérébrales situées le long de la voie dorsale. L'étude de Levy *et al.* (2001) en IRMf montre une organisation particulière dans le cortex occipito-temporal : les régions impliquées dans le traitement des visages sont associées aux représentations corticales du champ visuel central alors

que celles qui traitent les bâtiments et constructions sont associées aux représentations corticales du champ visuel périphérique. A l'aide de ces techniques, il serait intéressant de situer les structures dont l'activité est modulée par les informations émotionnelles présentées en VP.

De plus, il serait intéressant de recueillir l'activité du système neurovégétatif, à l'aide de l'enregistrement de l'activité électrodermale (AED) par exemple, pour rendre compte de la capacité de la vision périphérique à engager des activations générales pouvant témoigner de la mise en place de comportements adaptatifs, d'évitement ou d'approche, dans la perspective du modèle dimensionnel des émotions (Lang, 1993).

L'objectif de ce travail était double et consistait : premièrement, à caractériser la réactivité, comportementale et électrophysiologique de la VP en réponse à des images complexes ; deuxièmement, à montrer des influences liées à la coloration affective de ces stimulations sur les réponses de la VP. Nous synthétisons ci-après les résultats des quatre expériences suivant ce double objectif tout en tenant compte des discussions déjà présentées dans les chapitres correspondants.

## 8.2 Vision périphérique, scènes et visages

### 8.2.1 Caractéristiques comportementales de la VP

Dans les 4 expériences, alors que nous avons modifié ou ajouté les types de stimulation (scènes complexes, visages statiques, visages dynamiques), nous avons montré que les performances comportementales se dégradaient en fonction de leur excentricité de présentation des stimuli ; nous avons résumé l'ensemble des données obtenues dans le tableau 8.1.

	<u>Scènes complexes</u>		<u>Visages</u>				<u>Visages</u>			<u>Scènes complexes</u>	
	Exp.1		Exp. 2A		Exp. 2B		Exp. 3			Thorpe <i>et al.</i>	
	Chapitre 5		Chapitre 6A		Chapitre 6B		Chapitre 7			(2001)	
	VC	VP2	VP 1	VP2	VP 1	VP 2	VC	VP1	VP2	VC	VP2
% de bonnes réponses	<b>90</b>	71	95	92	82	75	<b>93</b>	85	82	<b>93</b>	80
Temps de réaction (ms)	<b>869</b>	964	662	701	670	700	<b>681</b>	742	765	<b>490</b>	540

Tableau 8.1. Moyennes des pourcentages de bonnes réponses et de temps de réaction en fonction de l'excentricité, obtenues dans les quatre expériences et dans celle de Thorpe *et al.* (2001). VC : vision centrale ; VP1: vision périphérique proximale (-15° et +15°) ; VP2 : vision périphérique distale (-30° et +30°).



### \* Scènes *versus* visages

Tout d'abord, descriptivement, le pourcentage de bonnes réponses et les temps de réaction moyens obtenus dans l'expérience 1 et celle de Thorpe *et al.* (2001), utilisant des scènes complexes, sont inférieurs à ceux obtenus dans les expériences 2A et 3, utilisant des visages. Etant donné que la tâche des participants est identique, nous pouvons supposer que les performances de la VP sont plus grandes en réponse à des visages par rapport à des scènes complexes. Cette différence pourrait s'expliquer par la variabilité des scènes issues de l'IAPS, rendant plus difficile leur identification. Les visages présentent la même configuration spatiale générale, qui permettrait une identification plus aisée de ce type de stimuli. La valeur émotionnelle des stimuli pourrait aussi expliquer les meilleures performances de la VP car les visages déclenchent une activité de l'amygdale plus importante que les scènes complexes (Hariri *et al.*, 2002 ; Sergerie *et al.*, 2008).

Les résultats de l'expérience 2B appellent une remarque. Le pourcentage de réponses est le plus bas (82%) de l'ensemble des études. Les participants ont rapporté que la tâche de catégorisation de genre était difficile. Nous pouvons supposer que cette tâche demande plus de ressources cognitives qu'une tâche d'identification émotionnelle, en particulier lorsque les indices extra-faciaux comme les cheveux sont masqués. Cette différence pourrait expliquer la diminution du nombre de bonnes réponses dans l'expérience 2B.

### \* VC *versus* VP

Si nous nous intéressons aux présentations à  $-30^\circ$  et à  $+30^\circ$  d'excentricité, nous notons, pour le pourcentage de bonnes réponses, une diminution de 26 % (expérience 1), de 14 % (expérience 3), de 16 % (Thorpe *et al.*, 2001) par rapport aux réponses lorsque les images sont présentées au centre. Pour les mêmes excentricités, les temps de réaction ont augmenté de 11 % dans la première expérience, 12 % dans l'expérience 3, et de 10,2 % dans l'étude de Thorpe et collaborateurs par rapport aux images présentées en VC. Ces résultats appellent trois commentaires.

Premièrement, malgré la baisse d'acuité visuelle en périphérie, la dégradation de performances obtenues dans ces travaux est somme toute réduite. La VP peut donc extraire les informations nécessaires à la réalisation de plusieurs types de tâches visuelles, y compris dans des images complexes. Cette capacité est suggérée par des études sur les mouvements oculaires lors de l'analyse d'une scène visuelle (Henderson et Hollingworth, 1999 ; Loftus et Mackworth, 1978).

Ces travaux montrent que lors de l'exploration libre d'une image, nos yeux se déplacent par saccades vers les items d'intérêt. Or ces items apparaissent souvent, dans un premier temps, en VP. La VP peut donc, d'après ces études, extraire les informations pertinentes d'une scène pour guider les saccades oculaires et contribuer ainsi à la capture des informations pertinentes en VC. **Avec Thorpe *et al.* (2001), nous apportons pour la première fois les premières analyses systématiques des réponses comportementales de la VP.**

Deuxièmement, bien que nous ayons utilisé des stimulations de taille importante (20° d'angle visuel ; 26° dans l'étude de Thorpe et collaborateurs) pour étudier la réactivité de la VP, notre volonté était de ne pas utiliser le facteur d'agrandissement cortical, dont le but est de rendre semblable les performances de la VC et de la VP. De fait, l'un des objectifs de l'ensemble de nos travaux était justement de comparer ces performances, dans des conditions les plus naturelles possibles. Cet objectif nous a donc conduits à présenter des stimuli de taille identique, en VC et en VP.

Troisièmement, il n'est pas exclu que l'utilisation d'images émotionnelles, connues pour leur saillance et leur capacité à capturer les ressources attentionnelles ait pu entraîner une augmentation des performances de la VP, au-delà de ses capacités habituelles.

#### **\* Excentricités proximales (-15°, +15°) versus excentricités distales (-30°, +30°)**

La dégradation des performances de la VP semble progressive comme le suggère la comparaison des excentricités proximales (-15 et +15°) et distales (-30° et +30°). Elle correspond à une diminution du pourcentage de bonnes réponses de 3% dans l'expérience 2A, de 9 % dans l'expérience 2B et de 4% dans l'expérience 3. L'augmentation des temps de réaction de ces mêmes expériences se chiffre respectivement à 6, 4, et 3 %. Thorpe *et al.* (2001) ont présenté des images complexes au niveau de plusieurs excentricités (-70,5° ; -57,5° ; -44,5° ; -13° ; 0° ; +13° ; +44,5° ; +57,5° ; +70,5°) et montrent une diminution quasi-linéaire des performances comportementales des participants. Nous avons évoqué dans la partie théorique que le nombre de cellules ganglionnaires diminue et leur arborisation dendritique augmente de diamètre avec l'excentricité. De fait, la distance entre les cellules ganglionnaires augmente avec l'excentricité et cette augmentation est quasi-linéaire (Curcio et Allen, 1990 ; Wässle *et al.*, 1990). En accord avec Thorpe *et al.* (2001), nous proposons que la diminution du nombre de cellules ganglionnaires avec l'excentricité constituerait un facteur majeur pouvant expliquer la diminution des performances comportementales en VP.

## 8.2.2 Caractéristiques électrophysiologiques

**Nos études constituent les premières explorations des réponses électrophysiologiques de la VP.** Les descriptions des grands moyennages permettent d'observer la présence de déflexions positives et négatives, en particulier dans les zones occipitales, pariétales et temporales. Ces déflexions, quoique comparables, diffèrent de celles obtenues en VC, plus importantes en amplitude et localisées dans des régions différentes.

Globalement, les images projetées en VP semblent déclencher un ensemble de composantes, parmi lesquelles deux composantes semblables à la P100 et à la N170. Nos analyses classiques se sont focalisées sur ces composantes précoces, dont la distribution et les fenêtres temporelles d'apparition sont moins sujettes aux variabilités inter-expérimentales. De fait, nous avons mis en évidence une **P100-like** et une N170 qui sont évoquées par la présentation d'images complexes en VP de manière robuste dans l'ensemble de nos travaux.

La P100-like est certainement le reflet de l'activité des aires visuelles en réponse à une stimulation de la VP. Elle apparaît environ 120 ms après l'apparition de la stimulation, dans les zones pariéto-occipitales droite et gauche. Sa distribution est plus latéralisée que celle d'une P100 déclenchée par des stimulations en VC. Cette latéralisation est liée au croisement des voies visuelles, qui entraîne une activité préférentielle au niveau de l'hémisphère controlatéral à la partie du champ visuel stimulé. Lorsque les images sont projetées dans le champ visuel gauche, la P100 apparaît de manière plus importante et plus rapidement dans zones occipitales situées dans l'hémisphère droit et inversement. Des travaux chez le singe (Foster *et al.*, 1985) et chez le chat (Movshon *et al.*, 1978) montrent que les fibres magnocellulaires innervent préférentiellement les aires visuelles secondaires, ce qui expliquerait la distribution plus latérale de la P100. L'apparition de cette composante est aussi plus tardive et son amplitude moins importante car la VP pourrait impliquer un nombre moins important de neurones que la VC ; en effet, comme évoqué plus haut, le phénomène de convergence des informations visuelles touche principalement la chaîne de transmission nerveuse issue de la VP. Cette différence pourrait avoir pour conséquence un temps d'intégration des informations plus long et une réponse électrophysiologique moins élevée.

Une composante semblable à la N170 est déclenchée lorsque des visages sont présentés en VP. Cette composante se distribue bilatéralement dans des zones temporo-pariétale, de manière similaire à la N170 évoquée en VC. Son amplitude varie en fonction de la portion du champ visuel stimulé et de l'hémisphère considéré. Comme la P100 évoquée en VP, l'amplitude de la N170 est plus importante dans l'hémisphère droit quand les visages apparaissent dans le

champ visuel gauche et inversement. Le traitement préférentiel des images dans l'hémisphère controlatéral à la portion du champ visuel stimulé est bien connu dans les premières aires visuelles. Cependant, il est suggéré que cette préférence diminue à des niveaux corticaux plus élevés de l'analyse des informations visuelles (Grill-Spector *et al.*, 1999). Nos travaux montrent qu'elle persiste au moins au niveau des structures impliquées dans le déclenchement de la N170, probablement le gyrus fusiforme, en accord avec une étude récente en IRMf (Hemond *et al.*, 2007). De plus, et de manière cohérente avec les études en VC suggérant une implication plus importante de l'hémisphère droit dans l'analyse des visages, l'amplitude de cette composante est plus importante dans l'hémisphère droit par rapport à celle enregistrée au niveau de l'hémisphère gauche (Bentin *et al.*, 1996 ; Hasson *et al.*, 2002 ; Rossion *et al.*, 2003).

En conclusion, nos travaux étendent pour la première fois à la VP les résultats d'activation controlatérale de la P100 et de la N170 ; nous pouvons également généraliser à la VP l'implication préférentielle de l'hémisphère droit dans le traitement des visages.

### 8.3 Vision périphérique et émotion

L'ensemble des expériences qui compose ce travail permet de montrer que les informations émotionnelles, positives et négatives, ont eu un impact sur les performances comportementales et électrophysiologiques de la VP. Nous étendons ainsi à la VP les résultats obtenus en VC et en vision parafovéale (Calvo et Lang, 2005). Il convient toutefois d'en préciser quelques aspects.

Premièrement, les conditions méthodologiques suivies et discutées plus haut, nous permettent d'affirmer que les résultats obtenus sont bien liés au contenu affectif des stimulations émotionnelles. De cette manière sont écartés les biais souvent associés à la sélection expérimentale des images.

Deuxièmement, au niveau comportemental, et à la lumière de la littérature déjà évoquée, nous avons interprété l'augmentation significative des temps de réaction des participants, dans le cas des scènes naturelles (cf. chapitre 5), par une difficulté plus importante à se **désengager** de stimulations à haute valeur adaptative. Dans le cas des visages, cette configuration de résultats se retrouve lorsque le traitement de l'expression faciale émotionnelle se fait de manière **implicite** (chapitre 6B). A l'inverse, lorsque la tâche dirige l'attention des participants sur l'expression

émotionnelle, dans des conditions **explicites** (chapitres 6A et 7), le contenu affectif des visages permet un **engagement prioritaire** des ressources attentionnelles et entraîne une diminution significative des temps de réaction. Au niveau du pourcentage de bonnes réponses, l'influence des informations émotionnelles se caractérise par une **mobilisation des ressources attentionnelles plus importante** permettant une meilleure discrimination au cours de l'expérience 3. Cette influence n'apparaît pas lors de tâches d'identification (expériences 1 et 2A) car les réponses des participantes pourraient être biaisées par leur hésitation.

Pour la première fois, nous pouvons généraliser à la VP le statut particulier des informations émotionnelles : dans des conditions explicites, elles focalisent les ressources attentionnelles ; dans des conditions implicites, elles entrent en compétition avec les informations nécessaires à la réalisation de la tâche et de ce fait, entraînent une augmentation des temps de réaction (exp.2B).

Troisièmement, au niveau électrophysiologique, les analyses classiques et spatio-temporelles ont permis de mettre en évidence un certain nombre de composantes évoquées en VP, modulées par la valeur affective des stimulations. La variété de ces composantes, par leur localisation et leur fenêtre temporelle d'apparition, suggère que les informations émotionnelles interagissent à plusieurs niveaux avec les processus cognitifs impliqués. Ces interactions sont également dépendantes des supports utilisés (visages, images), des conditions explicites et implicites de traitement des informations émotionnelles, et des paradigmes expérimentaux (tâches, nombre de types de stimulations utilisées,...).

Globalement, le contenu affectif des stimulations déclenche des composantes évoquées de plus grande amplitude dans des fenêtres temporelles précoces, et se distribuant dans des zones pariéto-occipitales droite et gauche, frontales et temporales. Cette différenciation rapide pourrait être à l'origine d'une sélection prioritaire de ce type de stimulus, comme décrit en VC et en vision parafovéale (Calvo et Lang, 2005), en accord avec la nécessité de détecter **rapidement** des informations pertinentes pour l'individu quand elles apparaissent dans le champ visuel. Il est probable que ces composantes, du fait de leurs interactions avec la portion du champ visuel stimulé, implique des réseaux différents que ceux engagés par la VC, même si nous avons montré certains points communs, comme des modulations précoces, à partir de 120 ms, au niveau des zones frontales.

Concernant les asymétries hémisphériques, Davidson (1992) propose que les informations positives, associées à des comportements d'approche, seraient traitées dans l'hémisphère gauche alors que les informations négatives, associées à des comportements d'évitement, seraient

davantage pris en charge dans l'hémisphère droit. Nous montrons plutôt une **dominance de l'hémisphère droit dans le traitement des informations émotionnelles, positives et négatives**, en accord avec d'autres études (Borod, 1992, Borod *et al.*, 1998).

**Notre travail montre pour la première fois que les stimulations émotionnelles peuvent moduler l'activité électrophysiologique évoquée par des stimulations de la VP.** Etant donné que les stimulations visuelles émotionnelles sont associées à de meilleures performances comportementales, elles pourraient jouer un rôle chez les patients souffrant de scotomes centraux, les procédures de rééducation proposant souvent de mobiliser les portions du champ visuel jouxtant la portion lésée, en VP (Kerkhoff, 2000).

## 8.4 Vision périphérique, émotion et rééducation neurovisuelle

Les expériences précédentes ont montré que les informations émotionnelles, positives et négatives, conservent leur saillance en VP. Cette saillance se caractérise notamment par une capture attentionnelle préférentielle. Or, l'étude d'Altpeter *et al.* (2000) a montré, chez des patients atteints de maculopathies, que l'augmentation de ressources attentionnelles permettait une meilleure reconnaissance de lettres présentées à 8° d'excentricité. De fait, nous postulons que les informations émotionnelles pourraient augmenter les performances comportementales de patients souffrant de scotomes centraux, en optimisant la capture de leurs ressources attentionnelles. Nous avons donc projeté en VP, des visages ayant une expression émotionnelle ou neutre et comparé les performances des patients, au cours de deux tâches en fonction du contenu affectif des visages.

Les stimuli étaient identiques à ceux utilisés lors de l'expérimentation précédente. Les paramètres de présentation étaient identiques mais les visages ne sont plus projetés qu'à -30° et à +30° de part et d'autre du point de fixation central. La session expérimentale consistait en 4 blocs. Les images sont répétées 4 fois, mais leur excentricité varie d'un bloc à l'autre. Dans les deux premiers, les participants doivent catégoriser le genre du visage qui vient d'apparaître (conditions implicites) alors que dans les deux derniers, ils doivent discriminer si le visage exprime une émotion ou pas (conditions explicites).

Les patients sont examinés d'un point de vue clinique pour déterminer, sur chaque œil, l'étendue du scotome (figure 8.2). Après avoir donné leur consentement, les patients étaient installés en face de l'écran panoramique. Au centre de l'écran, quatre points décrivant un carré étaient présentés et servaient de repères aux patients pour qu'ils puissent fixer leur regard au centre du carré, qui correspondait au centre du champ visuel. Les patients sont ensuite informés de la tâche et l'expérimentateur insiste sur la nécessité d'être attentif et de bien fixer son regard au centre du carré. Avant la présentation du premier bloc, une dizaine d'images, différentes de celles constituant l'expérimentation, sont projetées sur l'écran panoramique pour vérifier la compréhension et la bonne exécution de la consigne.

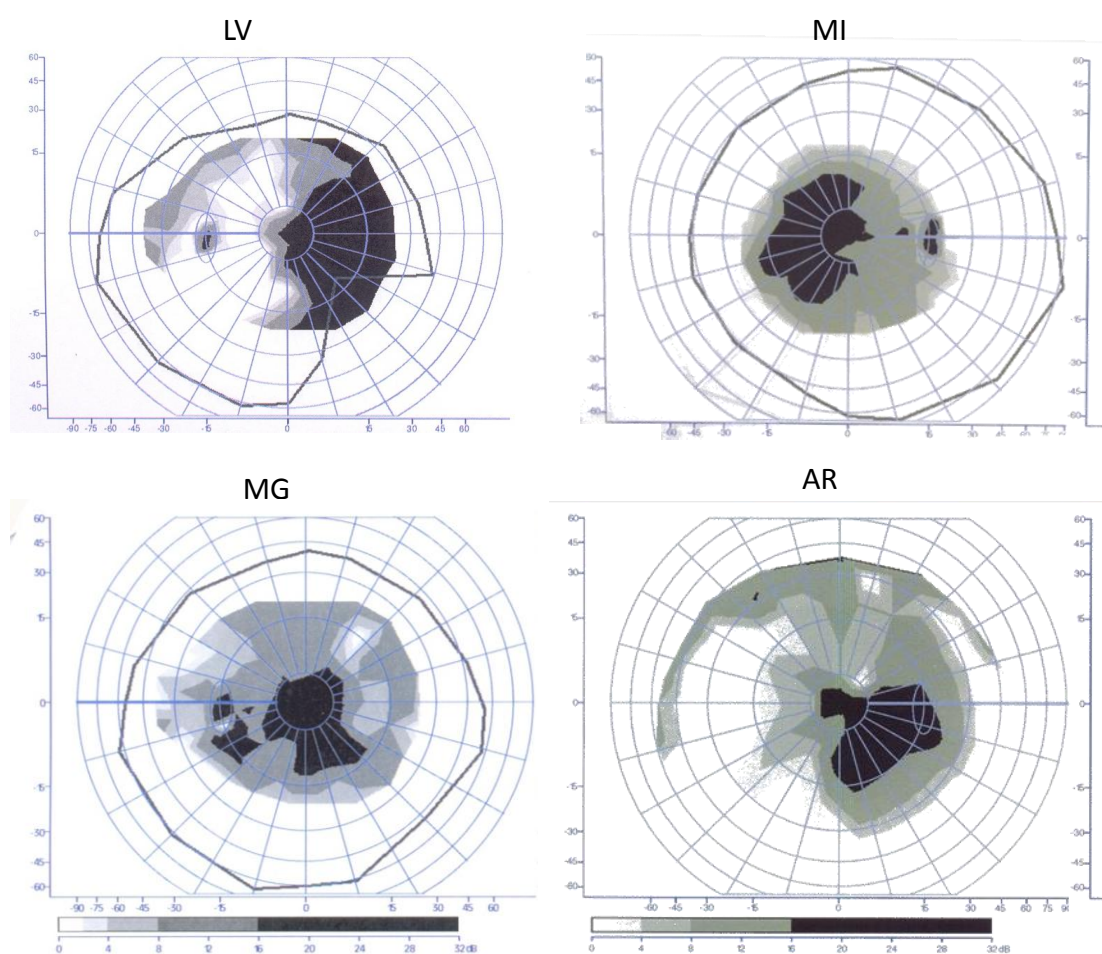


Figure 8.2. Champs visuels monoculaires des 4 patients : LV, femme de 71 ans, souffrant de neuropathie optique inflammatoire ; MI, femme de 19 ans, souffrant de *fundus flavimaculatus* ; MG, femme de 58 ans, souffrant d'atrophie aréolaire centrale ; AR, femme de 62 ans, souffrant de stries angioïdes. Ces champs visuels sont constitués en présentant des points lumineux à différents degrés d'excentricité. Les zones où l'acuité visuelle (mesurée en décibels, dB) diminue sont de plus en plus sombres, les zones noires correspondant à des zones où le patient est aveugle.

Les 4 patients inclus présentent des scotomes centraux, s'étendant à gauche (MI) à droite (AR et LV) et bilatéralement (MG). D'un point de vue global, les résultats préliminaires nous permettent de distinguer plusieurs tendances. Tout d'abord, en conditions implicites, les patients ont de meilleures réponses lorsque les visages sont joyeux par rapport aux autres expressions (figure 8.3). Cet effet semble plus important lorsque les visages sont présentés à  $-30^\circ$  alors qu'à  $+30^\circ$ , les visages émotionnels, de joie et de peur, semblent mieux catégorisés que les visages neutres. Les temps de réaction des patients semblent beaucoup plus variables, et il est difficile d'en extraire une tendance. Ensuite, dans des conditions explicites, les visages neutres et exprimant la joie semblent mieux catégorisés que les visages de peur, uniquement à  $-30^\circ$ . Les temps de réaction sont nettement plus courts pour les visages de joie que pour les autres types de visages, quelle que soit l'excentricité de projection. Enfin, les visages statiques et dynamiques semblent avoir des effets similaires (non présenté ici).

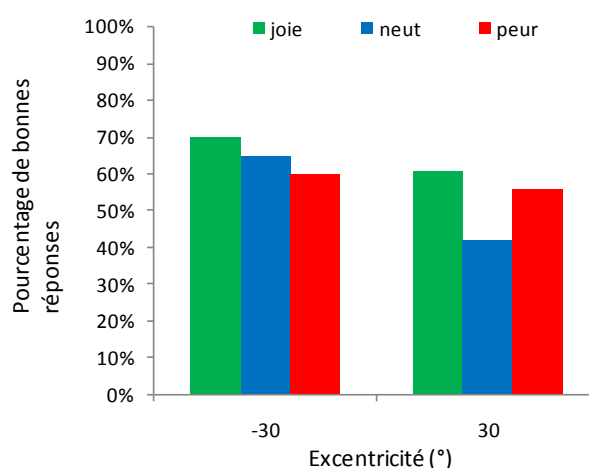


Figure 8.3. Dans des conditions implicites, pourcentage de bonnes réponses en fonction de l'excentricité et de l'expression faciale émotionnelle.

Bien que portant sur un nombre limité de patients, l'analyse des données suggère quelques tendances. Parmi elles, il semble que **les visages joyeux** puissent être associés à de meilleures performances en VP chez des patients souffrant de scotomes centraux. Cette tendance semble plus importante dans des **conditions implicites**. D'un point de vue opérationnel, ces tendances sont donc encourageantes et si elles se confirment, elles ouvriraient des perspectives dans les rééducations neurovisuelles. Dans ce cadre, l'utilisation d'images émotionnelles positives chez des patients souffrant de scotomes centraux pourrait guider l'allocation de ressources attentionnelles dans certaines portions du champ visuel, et faciliter la réalisation de tâches diverses au cours de ces rééducations.



## 8.5 Perspectives et conclusions

Les informations émotionnelles bénéficient d'une **sélection perceptive et attentionnelle** prioritaire grâce à laquelle l'individu peut privilégier, dans l'espace et dans le temps, les éléments pertinents permettant d'assurer son bien-être ou sa survie (Öhman *et al.*, 2000).

Sur le plan comportemental, les travaux que nous avons menés montrent que les informations émotionnelles peuvent être discriminées dans un large champ visuel, incluant la VP. Sur le plan électrophysiologique, nous avons choisi de focaliser nos analyses sur les composantes précoces. Toutefois, à la lumière de nos résultats, il serait intéressant d'analyser les modulations émotionnelles éventuelles sur des composantes évoquées classiques, telles la P3a et la P3b, qui pourraient être générées en VP. La connaissance des mécanismes nerveux qui les sous-tendraient pourrait tirer avantage de l'utilisation de ces nouveaux protocoles, particulièrement adaptés à l'exploration de la VP.

Il nous paraît également pertinent d'étudier comment des traitements déficitaires de la valeur émotionnelle de l'information visuelle dans des troubles comme l'anxiété et la dépression peuvent conduire à des **inadaptations comportementales significatives**. Ainsi, ces troubles pourraient être associés à des configurations de résultats différentes selon la portion du champ visuel stimulé. Il est possible de considérer que l'anxiété conduise à une extension de l'espace surveillé : elle mènerait à une utilisation accrue de toute information présente dans la totalité du champ visuel, pertinente ou non. A l'inverse, aux troubles de l'humeur observés dans la dépression, vient s'associer un ralentissement intellectuel et moteur (Rush *et al.*, 2007), qui pourrait se manifester par une exploration plus passive et restreinte de l'espace visuel. Cette perspective de recherche fait désormais l'objet d'expérimentations préliminaires conduites par F. D'Hondt, à l'université de Lille 2.

En conclusion, les deux principaux objectifs de ce travail sont atteints. Premièrement, nous avons étendu les connaissances des réponses comportementales de la VP et identifié pour la première fois son activité électrophysiologique lors de la présentation de scènes complexes et de visages. Deuxièmement, nous avons montré que l'information émotionnelle de ces stimulations module les traitements issus de la VP. L'utilisation de notre approche, en synergie avec celles de neuroimagerie magnétique et métabolique, devrait s'avérer un atout supplémentaire dans la découverte de nouvelles solutions aux difficultés adaptatives des maladies de la vision et de l'esprit.

## 9. Références bibliographiques

- Abramson, B.P. et Chalupa, M., 1985, The laminar distribution of cortical connections with the tecto- and cortico-recipient zones in the cat's lateral posterior nucleus, *Neuroscience*, 15: 81-95.
- Adolphs, R., Tranel, D., Hamann, S., Young, A.W., Calder, A.J., Phelps, E.A., Anderson, A., Lee, G.P., Damasio, A.R., 1999, Recognition of facial emotion in nine individuals with bilateral amygdala damage, *Neuropsychologia*, 37: 1111-7.
- Adolphs, R. et Spezio, M., 2006, Role of the amygdala in processing visual social stimuli, *Progress in Brain Research*, 156: 363-78.
- Allen, D., Hess, R.F., Nordby, K., 1998, Is the rod visual field temporally homogeneous?, *Vision Research*, 38: 3927-31.
- Alorda, C., Serrano-Pedraza, I., Campos-Bueno, J.J., Sierra-Vazquez, V., Montoya, P., 2007, Low spatial frequency filtering modulates early brain processing of affective complex pictures, *Neuropsychologia*, 45: 3223-33.
- Altpeter, E., Mackeben, M., Trauzettel-Klosinski, S., 2000, The importance of sustained attention for patients with maculopathies, *Vision Research*, 40: 1539-47.
- Amaral, D.G. et Insausti, R., 1992, Retrograde transport of D-[3H]-aspartate injected into the monkey amygdaloid complex, *Experimental Brain Research*, 88: 375-88.
- Amaral, D.G., Behniea, H., Kelly, J.L., 2003, Topographic organization of projections from the amygdala to the visual cortex in the macaque monkey, *Neuroscience*, 118: 1099-120.
- Ambadar, Z., Schooler, J.W., Cohn, J.F., 2005, Deciphering the enigmatic face: the importance of facial dynamics in interpreting subtle facial expressions, *Psychological Science*, 16: 403-10.
- Ambati, J., Ambati, B.K., Yoo, S.H., Anchulev, S., Adamis, A.P., 2003, Age-related macular degeneration: Etiology, pathogenesis, and therapeutic strategies, *Survey of Ophthalmology*, 48: 257-93.
- Anderson, A.K. et Phelps, E.A., 2001, Lesions of the human amygdala impair enhanced perception of emotionally salient events, *Nature*, 411: 305-9.
- Anderson, A.K. et Sobel, N., 2003, Dissociating intensity from valence as sensory inputs to emotion, *Neuron*, 39: 581-3.
- Anderson, A.K., 2005, Affective influences on the attentional dynamics supporting awareness, *Journal of Experimental Psychology. General*, 134: 258-81.
- Anderson, R.S., Evans, D.W., Thibos, L.N., 1996, Effect of window size on detection acuity and resolution acuity for sinusoidal gratings in central and peripheral vision, *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, image science, and vision*, 13: 697-706.
- Aristote, 1998, La Rhétorique, Livre II, Paris : Gallimard.
- Armony, J.L. et Dolan, R.J., 2002, Modulation of spatial attention by fear-conditioned stimuli: an event-related fMRI study, *Neuropsychologia*, 40: 817-26.
- Arnold, M. B., 1960, *Emotion and personality, Vol. 1, 2*, New York: Columbia University Press.
- Asghar, A.U., Chiu, Y.C., Hallam, G., Liu, S., Mole, H., Wright, H., Young, A.W., 2008, An amygdala response to fearful faces with covered eyes, *Neuropsychologia*, 46: 2364-70.
- Ashley, V., Vuilleumier, P., Swick, D., 2004, Time course and specificity of event-related potentials to emotional expressions, *Neuroreport*, 15: 211-6.
- Baas, J.M., Kenemans, J.L., Mangun, G.R., 2002, Selective attention to spatial frequency: an ERP and source localization analysis, *Clinical neurophysiology*, 113: 1840-54.

- Baizer, J.S., Ungerleider, L.G., Desimone, R., 1991, Organization of visual inputs to the inferior temporal and posterior parietal cortex in macaques, *Journal of Neuroscience*, 11: 168-90.
- Baker, C.I., Peli, E., Knouf, N., Kanwisher, N.G., 2005, Reorganization of visual processing in macular degeneration, *Journal of Neuroscience*, 25: 614-8.
- Baker, C.I., Dilks, D.D., Peli, E., Kanwisher, N., 2008, Reorganization of visual processing in macular degeneration: replication and clues about the role of foveal loss, *Vision Research*, 48: 1910-9.
- Baseler, H.A., Brewer, A.A., Sharpe, L.T., Morland, A.B., Jagle, H., Wandell, B.A., 2002, Reorganization of human cortical maps caused by inherited photoreceptor abnormalities, *Nature Neuroscience*, 5: 364-70.
- Bassili, J.N., 1979, Emotion recognition: the role of facial movement and the relative importance of upper and lower areas of the face, *Journal of Personality and Social Psychology*, 37: 2049-58.
- Battista, J., Kalloniatis, M., Metha, A., 2005, Visual function: the problem with eccentricity, *Clinical & Experimental Optometry: Journal of the Australian Optometrical Association*, 88: 313-21.
- Batty, M. et Taylor, M.J., 2003, Early processing of the six basic facial emotional expressions, *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 17: 613-20.
- Baudouin, J.Y. et Tiberghien, G., 2002, Gender is a dimension of face recognition, *Journal of Experimental Psychology. Learning, memory, and cognition*, 28: 362-5.
- Beauducel, A. et Debener, S., 2003, Misallocation of variance in event-related potentials: simulation studies on the effects of test power, topography, and baseline-to-peak versus principal component quantifications, *Journal of Neuroscience Methods*, 124: 103-12.
- Bechara, A., Nader, K., Van Der Kooy, D., 1995, Neurobiology of withdrawal motivation: evidence for two separate aversive effects produced in morphine-naive versus morphine-dependent rats by both naloxone and spontaneous withdrawal, *Behavioral Neuroscience*, 109: 91-105.
- Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D., Anderson, S.W., 1998, Dissociation Of working memory from decision making within the human prefrontal cortex, *Journal of Neuroscience*, 18: 428-37.
- Begleiter, H., Gross, M.M., Kissin, B., 1967, Evoked cortical responses to affective visual stimuli, *Psychophysiology*, 3: 336-44.
- Begleiter, H., Gross, M.M., Porjesz, B., Kissin, B., 1969, The effects of awareness on cortical evoked potentials to conditioned affective stimuli, *Psychophysiology*, 5: 517-29.
- Bender, D.B. et Youakim, M., 2001, Effect of attentive fixation in macaque thalamus and cortex, *Journal of Neurophysiology*, 85: 219-234.
- Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, A., McCarthy, G., 1996, Electro-physiological studies of face perception in humans, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8: 551-565.
- Bernadete, E.A. et Kaplan, E., 1999, The dynamics of primate retinal ganglion cells, *Visual Neuroscience*, 16: 355-368.
- Berry, D.S., 1990, What can a moving face tell us?, *Journal of Personality and Social Psychology*, 58: 1004-14.
- Biele, C. et Grabowska, A., 2006, Sex differences in perception of emotion intensity in dynamic and static facial expressions, *Experimental Brain Research*, 171: 1-6.
- Birbaumer, N. et Öhman, A., 1993, *The organization of emotion: Cognitive, clinical and psychophysiological aspects*, Toronto: Hogrefe and Huber.
- Bishop, G.H., 1933, Fiber groups in the optic nerves, *The American Journal of Physiology*, 106: 487-502.
- Blair, R.J., Morris, J.S., Frith, C.D., Perrett, D.I., Dolan, R.J., 1999, Dissociable neural responses to facial expressions of sadness and anger, *Brain*, 122: 883-93.

- Blakemore, C., Vital-Durand, F., 1986, Organization and post-natal development of the monkey's lateral geniculate nucleus, *The Journal of Physiology*, 380: 453-91.
- Blatt, G.J., Andersen, R.A., Stoner, G.R., 1990, Visual receptive field organization and cortico-cortical connections of the lateral intraparietal area (LIP) in the macaque, *The Journal of Comparative Neurology*, 299: 421-45.
- Boire, D., Matteau, I., Casanova, C., Ptito, M., 2004, Retinal projections to the lateral posterior-pulvinar complex in intact and early visual cortex lesioned cats, *Experimental Brain Research*, 159: 185-96.
- Borod, J.C., 1992, Interhemispheric and intrahemispheric control of emotion: a focus on unilateral brain damage, *Journal of Consulting and Clinical Psychology*, 60: 339-48.
- Borod, J.C., Cicero, B.A., Obler, L.K., Welkowitz, J., Erhan, H.M., Santschi, C., Grunwald, I.S., Agosti, R.M., Whalen, J.R., 1998, Right hemisphere emotional perception: evidence across multiple channels, *Neuropsychology*, 12: 446-58.
- Bourne, V.J., 2005, Lateralised processing of positive facial emotion: sex differences in strength of hemispheric dominance, *Neuropsychologia*, 43: 953-6.
- Boussaoud, D., Desimone, R., Ungerleider, L.G., 1991, Visual topography of area TEO in the macaque, *The Journal of Comparative Neurology*, 306: 554-75.
- Boussaoud, D., Ungerleider, L.G., Desimone, R., 1990, Pathways for motion analysis: cortical connections of the medial superior temporal and fundus of the superior temporal visual areas in the macaque, *The Journal of Comparative Neurology*, 296: 462-95.
- Boycott, B.B. et Wässle, H., 1974, The morphological types of ganglion cells of the domestic cat's retina, *The Journal of Physiology*, 240: 397-419.
- Boycott, B.B., Hopkins, J.M., Sperling, H.G., 1987, Cone connections of the horizontal cells of the rhesus monkey's retina, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing papers of a Biological character. Royal Society (Great Britain)*, 229: 345-79.
- Boycott, B.B. et Wässle, H., 1991, Morphological classification of bipolar cells of the primate retina, *The European Journal of Neuroscience*, 3: 1069-88.
- Boyd, J.D., Mavity-Hudson, J.A., Casagrande, V.A., 2000, The connections of layer 4 subdivisions in the primary visual cortex (V1) of the owl monkey, *Cerebral Cortex*, 10: 644-62.
- Bradley, B.P., Mogg, K., Millar, N.H., Bonham-Carter, C., Fergusson, E., Jenkins, J., Parr, M., 1997, Attentional biases for emotional faces, *Cognition and Emotion*, 11: 25-42.
- Bradley, M.M., Cuthbert, B.N., Lang, P.J., 1996, Picture media and emotion: effects of a sustained affective context, *Psychophysiology*, 33: 662-70.
- Bradley, M.M., Cuthbert, B. N., Lang, P. J., 1999, Affect and the startle reflex, in M.E. Dawson, A. Schell, A. Boehmelt, (Eds.), *Startle modification: Implications for neuroscience, cognitive science and clinical science*, New York: Cambridge University Press.
- Bradley, M.M., Hamby, S., Low, A., Lang, P.J., 2007, Brain potentials in perception: picture complexity and emotional arousal, *Psychophysiology*, 44: 364-73.
- Bradley, M.M. et Lang, P.J., 1994, Measuring emotion: the Self-Assessment Manikin and the Semantic Differential, *Journal of Behavior Therapy and Experimental Psychiatry*, 25: 49-59.
- Breiter, H.C., Etcoff, N.L., Whalen, P.J., Kennedy, W.A., Rauch, S.L., Buckner, R.L., Strauss, M.M., Hyman, S.E., Rosen, B.R., 1996, Response and habituation of the human amygdala during visual processing of facial expression, *Neuron*, 17: 875-87.
- Britton, J.C., Taylor, S.F., Sudheimer, K.D., Liberzon, I., 2006, Facial expressions and complex IAPS pictures: common and differential networks, *Neuroimage*, 31: 906-19.

- Brodman, K., 1909, *Localization in the cerebral cortex*, translated and edited by Garey, L.J., from *Vergleichen lokalisationslehre der grosshirnrinde in ihrem prinzipien dargestellt auf grund des zellenbaues*, Leipzig : Johann Ambrosius Barth, London : Smith-Gordon and co, Ltd.
- Brothers, L., Ring, B., Kling, A., 1990, Response of neurons in the macaque amygdala to complex social stimuli, *Behavioural Brain Research*, 41: 199-213.
- Bruce, V. et Young, A., 1986, Understanding face recognition, *British Journal of Psychology*, 77: 305-27.
- Bruin, K.J., Kenemans, J.L., Verbaten, M.N., Van Der Heijden, A.H., 2000, Habituation: an event-related potential and dipole source analysis study, *International Journal of Psychophysiology*, 36: 199-209.
- Buck, R., 1985, Motivation and Emotion, in D. Hothersall (Ed.), *Psychology*, Columbus, Ohio: Charles E. Merrill Publishing Co.
- Buck, R., 1993, Emotional communication, emotional competence, and physical illness: A developmental-interactionist view, in J. Pennebaker, H. Traue (Eds.), *Emotional Expressiveness, Inhibition, and Health*, Seattle: Hogrefe and Huber.
- Buck, S.L., Knight, R.F., Bechtold, J., 2000, Opponent-color models and the influence of rod signals on the loci of unique hues, *Vision Research*, 40: 3333-44.
- Buck, S.L., Thomas, L.P., Connor, C.R., Green, K.B., Quintana, T., 2008, Time course of rod influences on hue perception, *Visual Neuroscience*, 25: 517-20.
- Buckner, R.L. et Logan, J.M., 2001, Functional neuroimaging methods: PET and fMRI, in R. Cabeza, A. Kingstone, (Eds.) *Handbook of Functional Neuroimaging of Cognition*. Cambridge: MIT Press.
- Bullier, J., 2001, Integrated model of visual processing, *Brain Research Brain Research Rev*, 36: 96-107.
- Bullimore, M.A., Bailey, I.L., Wacker, R.T., 1991, Face recognition in age-related maculopathy, *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 32: 2020-9.
- Burns, M.E. et Lamb, T.D., 2004, Visual transduction by rod and cone photoreceptors, in L. Chalupa, J.S. Werner (Eds.), *The Visual Neurosciences*, pp. 215-33, Cambridge: MIT Press.
- Burt, D.M. et Perrett, D.I., 1997, Perceptual asymmetries in judgements of facial attractiveness, age, gender, speech and expression, *Neuropsychologia*, 35: 685-93.
- Buser, P. et Imbert, M., 1987, in *Vision Vol. 4, Neurophysiologie fonctionnelle*, Paris: Hermann.
- Bush, G., Luu, P., Posner, M.I., 2000, Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex, *Trends in Cognitive Sciences*, 4: 215-22.
- Bush, G., Whalen, P.J., Rosen, B.R., Jenike, M.A., McInerney, S.C., Rauch, S.L., 1998, The counting Stroop: an interference task specialized for functional neuroimaging--validation study with functional MRI, *Human Brain Mapping*, 6: 270-82.
- Byrne, A. et Eysenck, M.W., Trait anxiety, anxious mood, and threat detection, *Cognition and Emotion*, 9: 544-62.
- Cacioppo, J.T. et Gardner, W.L., 1999, Emotion, *Annual Review of Psychology*, 50: 191-214.
- Cacioppo, J.T., Gardner W.L., Bernston, G.G., 1999, The affect system has parallel and integrative processing components: Form follows function, *Journal of Personality and Social Psychology*, 76: 839-55.
- Cahill, L., 2006, Why sex matters for neuroscience, *Nature Reviews. Neuroscience*, 7: 477-84.
- Cahill, L., Uncapher, M., Kilpatrick, L., Alkire, M.T., Turner, J., 2004, Sex-related hemispheric lateralization of amygdala function in emotionally influenced memory: an fMRI investigation, *Learning & Memory*, 11: 261-6.
- Calder, A.J., Keane, J., Manes, F., Antoun, N., Young, A.W., 2000, Impaired recognition and experience of disgust following brain injury, *Nature Neuroscience*, 3: 1077-8.

- Calford, M.B., Wang, C., Taglianetti, V., Waleszczyk, W.J., Burke, W., Dreher, B., 2000, Plasticity in adult cat visual cortex (area 17) following circumscribed monocular lesions of all retinal layers, *The Journal of Physiology*, 524: 587-602.
- Calkins, D.J., 2001, Seeing with S cones, *Progress in Retinal and Eye Research*, 20: 255-87.
- Calkins, D.J., 2004, Retinal circuits to color opponency, in L. Chalupa, J.S. Werner (Eds.), *The Visual Neurosciences*, pp. 889-1002, Cambridge: MIT Press.
- Calkins, D. J., Schein, S. J., Tsukamoto, Y., Sterling, P., 1994, M and L cones in macaque fovea connect to midget ganglion cells by different numbers of excitatory synapses, *Nature*, 371: 70-72.
- Calkins, D.J. et Sterling, P., 1999, Evidence that circuits for spatial and color vision segregate at the first retinal synapse, *Neuron*, 24: 313-21.
- Calvo, M.G. et Lang, P.J., 2005, Parafoveal semantic processing of emotional visual scenes, *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 31: 502-19.
- Calvo, M.G. et Avero, P., 2008, Affective priming of emotional pictures in parafoveal vision: left visual field advantage, *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 8: 41-53.
- Calvo, M.G. et Nummenmaa, L., 2008, Detection of emotional faces: salient physical features guide effective visual search, *Journal of Experimental Psychology. General*, 137: 471-94.
- Cameron, E.L., 2005, Perceptual inhomogeneities in the upper visual field, *Journal of Vision*, 5: 176a.
- Campanella, S., Quinet, P., Bruyer, R., Crommelinck, M., Guerit, J.M., 2002, Categorical perception of happiness and fear facial expressions: an ERP study, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14: 210-27.
- Campanella, S., Rossignol, M., Mejias, S., Joassin, F., Maurage, P., Debatisse, D., Bruyer, R., Crommelinck, M., Guerit, J.M., 2004, Human gender differences in an emotional visual oddball task: an event-related potentials study, *Neuroscience Letters*, 367: 14-8.
- Canli, T., Sivers, H., Whitfield, S.L., Gotlib, I.H., Gabrieli, J.D., 2002, Amygdala response to happy faces as a function of extraversion, *Science*, 296: 2191.
- Carlson, J.M. et Reinke, K.S., 2008, Masked fearful faces modulate the orienting of covert spatial attention, *Emotion*, 8: 522-9.
- Carretié, L., Hinojosa, J.A., Martin-Loeches, M., Mercado, F., Tapia, M., 2004, Automatic attention to emotional stimuli: neural correlates, *Human Brain Mapping*, 22: 290-9.
- Carretié, L., Hinojosa, J.A., Lopez-Martin, S., Tapia, M., 2007, An electrophysiological study on the interaction between emotional content and spatial frequency of visual stimuli, *Neuropsychologia*, 45: 1187-95.
- Carretié, L., Hinojosa, J.A., Albert, J., Mercado, F., 2006, Neural response to sustained affective visual stimulation using an indirect task, *Experimental Brain Research*, 174: 630-7.
- Carretié, L., Hinojosa, J.A., Mercado, F., 2003, Cerebral patterns of attentional habituation to emotional visual stimuli, *Psychophysiology*, 40: 381-8.
- Carretié, L. et Iglesias, J., 1995, An ERP study on the specificity of facial expression processing, *International Journal of Psychophysiology*, 19: 183-92.
- Carretié, L., Martin-Loeches, M., Hinojosa, J.A., Mercado, F., 2001, Emotion and attention interaction studied through event-related potentials, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13: 1109-28.
- Carroll, E.W. et Wong-Riley, M.T., 1984, Quantitative light and electron microscopic analysis of cytochrome oxidase-rich zones in the striate cortex of the squirrel monkey, *The Journal of Comparative Neurology*, 222: 1-17.
- Carroll, J., 2008, Focus on molecules: the cone opsins, *Experimental Eye Research*, 86: 865-6.

- Carter, C.S., Botvinick, M.M., Cohen, J.D., 1999, The contribution of the anterior cingulate cortex to executive processes in cognition, *Reviews in the Neurosciences*, 10: 49-57.
- Cechetti, D.F. et Saper, C.B., 1990, Role of the cerebral cortex in autonomic function, in A.D. Loewy, K.M. Spyer (Eds.), *Central regulation of autonomic function*, pp. 208–23, New York: Oxford University Press.
- Chalupa, M., 1991, Visual function of the pulvinar, in B. Dreher, S.P. Robinson (Eds.), *Vision and visual dysfunction. The neural basis of visual function*, pp. 140-159, Boca Raton: CRC Press.
- Chapman, R.M. et McCrary, J.W., 1995, EP component identification and measurement by principal components analysis, *Brain and Cognition*, 27: 288-310.
- Chatrian, G.E., Lettich, E., Nelson, P.L., 1985, Ten percent electrode system for topographic studies of spontaneous and evoked EEG activity, *The American journal of EEG technology*, 25: 83-92.
- Cheung, S.H. et Legge, G.E., 2005, Functional and cortical adaptations to central vision loss, *Visual Neuroscience*, 22: 187-201.
- Chopdar, A., Chakravarthy, U., Verma, D., 2003, Age related macular degeneration, *British Medical Journal*, 326: 485–8.
- Chung, S.T.L., Mansfield, J.S., Legge, G.E., 1998, Psychophysics of reading. XVIII. The effect of print size on reading speed in normal peripheral vision, *Vision Research*, 38: 2949–62.
- Cicerone, K.D. et Tanenbaum, L.N., 1997, Disturbance of social cognition after traumatic orbitofrontal brain injury, *Archives of clinical neuropsychology*, 12: 173-88.
- Clark, V.P., Fan, S., Hillyard, S.A., 1995, Identification of early visual evoked potential generators by retinotopic and topographic analyses, *Human Brain Mapping*, 2: 170– 187.
- Clark, V.P. et Hillyard, S.A., 1996, Spatial selective attention affects early extrastriate but not striate components of the visual evoked potential, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8: 387–402.
- Codispoti, M., Ferrari, V., Bradley, M.M., 2007, Repetition and event-related potentials: distinguishing early and late processes in affective picture perception, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19: 577-86.
- Colby, C.L., Gattass, R., Olson, C.R., Gross, C.G., 1988, Topographical organization of cortical afferents to extrastriate visual area PO in the macaque: a dual tracer study, *The Journal of Comparative Neurology*, 269: 392-413.
- Coles, M.G.H. et Rugg, M.D., 1995, Event-related brain potentials: an introduction, in M.D. Rugg, M.G.H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of Mind: Event-Related Brain Potentials and Cognition*, Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press.
- Croner, L.J. et Kaplan, E., 1995, Receptive fields of P and M ganglion cells across the primate retina, *Vision Research*, 35: 7-24.
- Crowley, K.E. et Colrain, I.M., 2004, A review of the evidence for P2 being an independent component process: age, sleep and modality, *Clinical neurophysiology*, 115: 732-44.
- Curcio, C.A. et Allen, K.A., 1990, Topography of ganglion cells in human retina, *The Journal of Comparative Neurology*, 300: 5-25.
- Curcio, C.A., Sloan, K.R., Jr., Packer, O., Hendrickson, A.E., Kalina, R.E., 1987, Distribution of cones in human and monkey retina: individual variability and radial asymmetry, *Science*, 236: 579-82.
- Curcio, C.A., Sloan, K.R., Kalina, R.E., Hendrickson, A.E., 1990, Human photoreceptor topography, *The Journal of Comparative Neurology*, 292: 497-523.
- Cuthbert, B.N., Schupp, H.T., Bradley, M.M., Birbaumer, N., Lang, P.J., 2000, Brain potentials in affective picture processing: covariation with autonomic arousal and affective report, *Biological Psychology*, 52: 95-111.
- Dacey, D.M. et Lee, B.B., 1994, The 'blue-on' opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type, *Nature*, 367: 731-5.

- Dacey, D.M., Lee, B.B., Stafford, D.K., Pokorny, J., Smith, V.C., 1996, Horizontal cells of the primate retina: cone specificity without spectral opponency, *Science*, 271: 656-9.
- Dacey, D.M., Packer, O.S., Diller, L., Brainard, D., Peterson, B., Lee, B., 2000, Center surround receptive field structure of cone bipolar cells in primate retina, *Vision Research*, 40: 1801-11.
- Dacey, D.M., 2000, Parallel pathways for spectral coding in primate retina, *Annual Reviews in the Neurosciences*, 23: 743-75.
- Dacey, D.M. et Packer, O.S., 2003, Colour coding in the primate retina: diverse cell types and cone-specific circuitry, *Current Opinion in Neurobiology*, 13: 421-7.
- Damasio, A.R., Damasio, H., Van Hoesen, G.W., 1982, Prosopagnosia: anatomic basis and behavioral mechanisms, *Neurology*, 32: 331-41.
- Darlington, C., 2002, *The Female Brain*, pp. 129-62, London: Taylor & Francis.
- Darwin, C., 1872, *The Expression of the Emotions in Man and Animals*, New York: Philosophical Library, 3rd ed., 1998, London: Harper Collins, New York: Oxford University Press.
- Davidson, R.J., Ekman, P., Saron, C.D., Senulis, J.A., Friesen, W.V., 1990, Approach-withdrawal and cerebral asymmetry: emotional expression and brain physiology. I, *Journal of Personality and Social Psychology*, 58: 330-41.
- Davidson, R.J., 1992, Anterior cerebral asymmetry and the nature of emotion, *Brain and Cognition*, 20: 125-51.
- Davidson, R.J., 1993, The neuropsychology of emotion and affective style, in M. Lewis, J.M. Haviland (Eds.), *Handbook of emotion*, pp. 143-54, New York: Guilford Press.
- Davidson, R.J., 1995, Cerebral asymmetry, emotion and affective style, in R.J. Davidson, K. Hugdahl (Eds.), *Brain asymmetry*, Cambridge, MA: MIT Press.
- Davidson, R.J. et Irwin, W., 1999, The functional neuroanatomy of emotion and affective style, *Trends in Cognitive Sciences*, 3: 11-21.
- Davis, K.D., Taylor, S.J., Crawley, A.P., Wood, M.L., Mikulis, R.J., 1997, Functional MRI of pain- and attention-related activations in the human cingulate cortex, *Journal of Neurophysiology*, 77: 3370-80.
- Davis, M. et Whalen, P.J., 2001, The amygdala: vigilance and emotion, *Molecular psychiatry*, 6: 13-34.
- DeCarlo, D.K., Scilley, K., Wells, J., Owsley, C., 2003, Driving habits and health-related quality of life in patients with age-related maculopathy, *Optometry and vision science*, 80: 207-13.
- de Gelder, B., Teunisse, J. P., et Benson, P. J., 1997, Categorical perception of facial expressions: Categories and their internal structure. *Cognition and Emotion*, 11: 1-23.
- de Gelder, B., Vroomen, J., Pourtois, G., Weiskrantz, L., 1999, Non-conscious recognition of affect in the absence of striate cortex, *Neuroreport*, 10: 3759-63.
- de Gelder, B., Vroomen, J., Pourtois, G., Weiskrantz, L., 2000, Affective blindsight: are we blindly led by emotions? Response to Heywood and Kentridge (2000), *Trends in Cognitive Sciences*, 4: 126-7.
- Delplanque, S., Lavoie, M.E., Hot, P., Silvert, L., Sequeira, H., 2004, Modulation of cognitive processing by emotional valence studied through event-related potentials in humans, *Neuroscience Letters*, 356: 1-4.
- Delplanque, S., N'Diaye, K., Scherer, K., Grandjean, D., 2007, Spatial frequencies or emotional effects? A systematic measure of spatial frequencies for IAPS pictures by a discrete wavelet analysis, *Journal of Neuroscience Methods*, 165: 144-50.
- Delplanque, S., Silvert, L., Hot, P., Sequeira, H., 2005, Event-related P3a and P3b in response to unpredictable emotional stimuli, *Biological Psychology*, 68: 107-20.
- Dennis, T.A. et Chen, C.C., 2007, Neurophysiological mechanisms in the emotional modulation of attention: the interplay between threat sensitivity and attentional control, *Biological Psychology*, 76: 1-10.



- Descartes, R., 1948, Les passions de l'âme, in *Oeuvres philosophiques et morales*, art. 41. Paris : Bibliothèque des lettres.
- Desimone, R. et Duncan, J., 1995, Neural mechanisms of selective visual attention, *Annual Reviews in the Neurosciences*, 18: 193-222.
- Desimone, R., Fleming, J., Gross, C.G., 1980, Prestriate afferents to inferior temporal cortex: an ERP study, *Brain Research*, 184: 41-55.
- Desimone, R. et Ungerleider, L.B., 1989, Neural mechanisms of visual processing in monkeys, in F. Boller, J. Grafman (Eds.), *Handbook of Neuropsychology Vol. 2*, pp. 267-99, Elsevier.
- Desimone, R., Wessinger, M., Thomas, L., Schneider, W., 1990, Attentional control of visual perception: cortical and subcortical mechanisms, *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, 55: 963-71.
- Desmedt, J.E., Tomberg, C., Noel, P., Ozaki, I., 1990, Beware of the average reference in brain mapping, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology. Supplement*, 41: 22-7.
- Devinsky, O., Morrell, M.J., Vogt, B.A., 1995, Contributions of anterior cingulate cortex to behaviour, *Brain*, 118: 279-306.
- DeYoe, E.A., Carman, G., Bandetinni, P., Glickman, S., Wieser, J., Cox, R., Miller, D., Neitz, J., 1996, Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex, *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 93: 2382-86.
- Dien, J., 1998a, Issues in the application of the average reference: Review, critiques, and recommendations, *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 30: 34-43.
- Dien, J., 1998b, Addressing misallocation of variance in principal components analysis of event-related potentials, *Brain Topography*, 11: 43-55.
- Dien, J., Beal, D.J., Berg, P., 2005, Optimizing principal components analysis of event-related potentials: matrix type, factor loading weighting, extraction, and rotations, *Clinical neurophysiology*, 116: 1808-25.
- Di Russo, F. et Spinelli, D., 1999, Electrophysiological evidence for an early attentional mechanism in visual processing in humans, *Vision Research*, 39: 2975-85.
- Di Russo, F., Taddei, F., Aprile, T., Spinelli, D., 2006, Neural correlates of fast stimulus discrimination and response selection in top-level fencers, *Neuroscience Letters*, 408: 113-8.
- Dijksterhuis, A. et Aarts, H., 2003, On wildebeests and humans: the preferential detection of negative stimuli, *Psychological Science*, 14: 14-8.
- Distler, C., Boussaoud, D., Desimone, R., Ungerleider, L.G., 1993, Cortical connections of inferior temporal area TEO in macaque monkeys, *The Journal of Comparative Neurology*, 334: 125-50.
- Dolcos, F. et Cabeza, R., 2002, Event-related potentials of emotional memory: encoding pleasant, unpleasant, and neutral pictures, *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 2: 252-63.
- Donchin, E. et Coles, M. G. H., 1988, Is the P300 component a manifestation of cognitive updating? *The Behavioral and Brain Sciences*, 11: 357-427.
- Donchin, E., Ritter, W., McCallum, W.C., 1978, Cognitive psychophysiology: the endogenous components of the ERP, in E. Callaway, P. Tueting, S.H. Koslow (Eds.), *Event-related brain potentials in man*, New York: Academic Press.
- Drasdo, N. et Fowler, C.W., 1974, Non-linear projection of the retinal image in a wide-angle schematic eye, *The British Journal of Ophthalmology*, 58:709-14.
- Drevets, W.C. et Raichle, M.E., 1998, Reciprocal suppression of regional cerebral blood flow during emotional versus higher cognitive processes: Implications for interactions between emotion and cognition, *Cognition and Emotion*, 12: 353-85.
- Ducci, L., 1981, Reaction times in the recognition of facial expressions of emotion, *Italian Journal of Psychology*, 8: 183-93.

- Duncan, R.O. et Boynton, G.M., 2003, Cortical magnification within human primary visual cortex correlates with acuity thresholds, *Neuron*, 38: 659-71.
- Eastwood, J.D., Smilek, D., Merikle, P.M., 2003, Negative facial expression captures attention and disrupts performance, *Perception & Psychophysics*, 65: 352-8.
- Eger, E., Jedynak, A., Iwaki, T., Skrandies, W., 2003, Rapid extraction of emotional expression: evidence from evoked potential fields during brief presentation of face stimuli, *Neuropsychologia*, 41: 808-17.
- Eimer, M., 2000, Effects of face inversion on the structural encoding and recognition of faces. Evidence from event-related brain potentials, *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 10: 145-58.
- Eimer, M. et Holmes, A., 2002, An ERP study on the time course of emotional face processing, *Neuroreport*, 13: 427-31.
- Eimer, M., Holmes, A., McGlone, F.P., 2003, The role of spatial attention in the processing of facial expression: an ERP study of rapid Brain Researchponses to six basic emotions, *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 3: 97-110.
- Eimer, M. et Holmes, A., 2007, Event-related brain potential correlates of emotional face processing, *Neuropsychologia*, 45: 15-31.
- Ekman, P., 1972, Universals and cultural differences in facial expressions of emotion, in J. Cole (Ed.), *Nebraska Symposium on Motivation 1971*, Vol. 19, pp. 207-283, Lincoln, NE: University of Nebraska Press.
- Ekman, P., 1984, Expression and the nature of emotion, in K.R. Scherer, P. Ekman (Eds.), *Approached to emotion*, pp. 319-43, Hillsdale, NJ: LEA.
- Ekman, P., 1992a, Are there basic emotions?, *Psychological review*, 99: 550-3.
- Ekman, P., 1992b, Facial expressions of emotion: an old controversy and new findings, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 335: 63-9.
- Ekman, P., 1994, Strong evidence for universals in facial expressions: a reply to Russell's mistaken critique, *Psychological Bulletin*, 115: 268-87.
- Ekman, P. et Friesen, W.V., 1971, Constants across cultures in the face and emotion, *Journal of Personality and Social Psychology*, 17: 124-9.
- Ekman, P., et Friesen, W.V., 1976, Pictures of facial affect. Palo Alto, CA: Consulting Psychologists Press.
- Ellsworth, P. C., 1991, Some implications of cognitive appraisal theories of emotion, in K. Strongman (Ed.), *International review of studies on emotion*, pp.143-161, New York, NY: Wiley & sons.
- Enrtoh-Cugell, C. et Robson, J., 1966, The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat, *The Journal of Physiology*, 187: 517-52.
- Epstein, S., 1984, Controversial issues in emotion theory. In P. Shaver (Ed.), *Annual review of research in personality and social psychology*, pp. 64-87, Beverly Hills, CA: Sage Publications.
- Erwin, R.J., Gur, R.C., Gur, R.E., Skolnick, B., Mawhinney-Hee, M., Smailis, J., 1992, Facial emotion discrimination: I. Task construction and behavioral findings in normal subjects, *Psychiatry Research*, 42: 231-40.
- Esteves, F., Parra, C., Dimberg, U., Öhman, A., 1994, Nonconscious associative learning: Pavlovian conditioning of skin conductance responses to masked fear-relevant facial stimuli, *Psychophysiology*, 31: 375-85.
- Etcoff, N.L., 1989, Asymmetries in recognition of emotion, in F. Boller, J. Grafman (Eds.), *Handbook of Neuropsychology*, Vol. 3, pp. 363-82, Amsterdam: Elsevier.
- Fabiani, M., Gratton, G., Karis, D., Donchin, E., 1987, Definition, identification, and reliability of measurement of the P300 component of the event-related brain potential, in P.K. Ackles, J.R. Jennings, M.G.H. Coles (Eds.), *Advances in Psychophysiology*, Vol. 2, pp. 1-78, Hillsdale: JAI Press.

- Felleman, D.J. et Van Essen, D.C., 1991, Distributed hierarchical processing in primate cerebral cortex, *Cerebral Cortex*, 1: 1-47.
- Fichtenholtz, H.M., Hopfinger, J.B., Graham, R., Detwiler, J.M., Labar, K.S., 2007, Happy and fearful emotion in cues and targets modulate event-related potential indices of gaze-directed attentional orienting, *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 2: 323-33.
- Fitzpatrick, D., 2005, II: Sensibilité et traitements sensoriels, in *Neurosciences*, pp. 189-337, Deboeck University.
- Fitzpatrick, D., Usrey, W.M., Schofield, B.R., Einstein G., 1994, The sublamina organization of corticogeniculate neurons in layer 6 of macaque striate cortex, *Visual Neuroscience*, 11: 307-15.
- Fize, D., Fabre-Thorpe, M., Richard, G., Doyon, B., Thorpe, S.J., 2005, Rapid categorization of foveal and extrafoveal natural images: associated ERPs and effects of lateralization, *Brain and Cognition*, 59: 145-58.
- Fletcher, D.C. et Schuchard, R.A., 1997, Preferred retinal loci relationship to macular scotomas in a low-vision population, *Ophthalmology*, 104: 632-8.
- Fletcher, D.C., Schuchard, R.A., Livingstone, C.L., Crane, W.G., Hu, S.Y., 1994, Scanning laser ophthalmoscope macular perimetry and applications for low vision rehabilitation clinicians, *Low Vision and Visual Rehabilitation*, 7: 257-65.
- Foster, K.H., Gaska, J.P., Nagler, M., Pollen, D.A., 1985, Spatial and temporal frequency selectivity of neurons in visual cortical areas V1 and V2 of the macaque monkey, *The Journal of Physiology*, 365: 331-63.
- Fox, E., 2002, Processing emotional facial expressions: the role of anxiety and awareness, *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 2: 52-63.
- Fox, E. et Damjanovic, L., 2006, The eyes are sufficient to produce a threat superiority effect, *Emotion*, 6: 534-9.
- Fox, E., Russo, R., Bowles, R., Dutton, K., 2001, Do threatening stimuli draw or hold visual attention in subclinical anxiety?, *Journal of Experimental Psychology. General*, 130: 681-700.
- Fox, E., Russo, R., Dutton, K., 2002, Attentional Bias for Threat: Evidence for Delayed Disengagement from Emotional Faces, *Cognition and Emotion*, 16: 355-79.
- Fox, E., Russo, R., Georgiou, G.A., 2005, Anxiety modulates the degree of attentive resources required to process emotional faces, *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 5: 396-404.
- Freed, M.A. et Sterling, P., 1988, The ON-alpha ganglion cell of the cat retina and its presynaptic cell types, *Journal of Neuroscience*, 8: 2303-20.
- Frijda, N.H., 1986, *The emotions*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Frijda, N.H. et Tcherkassof, A., 1997, Facial expressions as modes of action readiness, in J.A. Russell, J.M. Fernandez-Dols (Eds.), *The psychology of facial expression*, pp. 78-102, Cambridge: Cambridge University Press.
- Gainotti, G., 1989, *The Meaning of Emotional Disturbances Resulting from Unilateral Brain Damage - Emotions and the Dual Brain*, New York: Springer.
- Garavan, H., Pendergrass, J.C., Ross, T.J., Stein, E.A., Risinger, R.C., 2001, Amygdala response to both positively and negatively valenced stimuli, *Neuroreport*, 12: 2779-83.
- Gasbarri, A., Arnone, B., Pompili, A., Pacitti, F., Pacitti, C., Cahill, L., 2007, Sex-related hemispheric lateralization of electrical potentials evoked by arousing negative stimuli, *Brain Research*, 1138: 178-86.
- Gattass, R., Sousa, A.P.B., Mishkin, M., Ungerleider, L.G., 1997, Cortical projections of area V2 in the macaque, *Cerebral Cortex*, 7: 110-29.
- Gazzaniga, M.S. et Smylie, C.S., 1983, Facial recognition and brain asymmetries: clues to underlying mechanisms, *Annals of Neurology*, 13: 536-40.

- Gazzaniga, M.S., 2001, IV: Perception et encodage, in *Neurosciences Cognitives*, pp. 121-161, De boeck University.
- Gehring, W.J., Goss, B., Coles, M.G.H., Meyer, D.E., Donchin, E., 1993, A neural system for error-detection and compensation, *Psychological Science*, 4: 385-90.
- George, N., Evans, J., Fiori, N., Davidoff, J., Renault, B., 1996, Brain events related to normal and moderately scrambled faces, *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 4: 65-76.
- Gilbert, C.D. et Kelly, J.P., 1975, The projections of cells in different layers of the cat's visual cortex, *The Journal of Comparative Neurology*, 163: 81-105.
- Gilbert, C.D. et Wiesel, T.N., 1992, Receptive field dynamics in adult primary visual cortex, *Nature*, 356: 150-2.
- Glascher, J. et Adolphs, R., 2003, Processing of the arousal of subliminal and supraliminal emotional stimuli by the human amygdala, *Journal of Neuroscience*, 23: 10274-82.
- Gloor, P., 1997, The amygdaloid system, in P. Gloor (Ed.), *The temporal lobe and limbic system*, pp. 591-721, New York: Oxford University Press.
- Goffaux, V., Gauthier, I., Rossion, B., 2003, Spatial scale contribution to early visual differences between face and object processing, *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 16: 416-24.
- Goodale, M.A. et Milner, A.D., 1992, Separate visual pathways for perception and action, *Trends in Neurosciences*, 15: 20-5.
- Goodale, M.A. et Westwood, D.A., 2004, An evolving view of duplex vision: separate but interacting cortical pathways for perception and action, *Current Opinion in Neurobiology*, 14: 203-11.
- Gouras, P., 1968, Identification of cone mechanisms in monkey ganglion cells, *The Journal of Physiology (London)*, 199: 533-47.
- Granit, R. et Harper, P., 1930, Comparative studies on the peripheral and central retina: II. Synaptic reaction in the eye, *The American journal of physiology*, 95: 211-28.
- Grieve, K.L., Acuña, C., Cudeiro, J., 2000, The primate pulvinar nuclei: vision and action, *Trends in Neurosciences*, 23: 35-9.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzhak, Y., Malach, R., 1999, Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex, *Neuron*, 24: 187-203.
- Grossman, M. et Wood, W., 1993, Sex differences in intensity of emotional experience: a social role interpretation, *Journal of Personality and Social Psychology*, 65: 1010-22.
- Grünert, U., 1997, Anatomical evidence for rod input to the parvocellular pathway in the visual system of the primate, *The European Journal of Neuroscience*, 9: 617-21.
- Guérit, J.M., 1991, *Les potentiels évoqués*, Masson.
- Guérit, J.M., 1998, *Les potentiels évoqués*, Masson.
- Gur, R.C., Schroeder, L., Turner, T., McGrath, C., Chan, R.M., Turetsky, B.I., Alsop, D., Maldjian, J., Gur, R.E., 2002, Brain activation during facial emotion processing, *Neuroimage*, 16: 651-62.
- Hadjikhani, N., Liu, A.K., Dale, A.M., Cavanagh, P., Tootell, R.B.H., 1998, retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8, *Nature Neuroscience*, 1: 235-41.
- Hagemann, D., Naumann, E., Thayer, J.F., 2001, The quest for the EEG reference revisited: a glance from brain asymmetry research, *Psychophysiology*, 38: 847-57.
- Halgren, E. et Marinkovic K., 1995, Neurophysiological networks integrating human emotions, in Gazzaniga, M. (Ed.), *The Cognitive Neurosciences*, pp. 1137-51, Cambridge, MA: MIT Press.

- Halit, H., de Haan, M., Johnson, M.H., 2000, Modulation of event-related potentials by prototypical and atypical faces, *Neuroreport*, 11: 1871-5.
- Hall, J.A., 1978, Gender effects in decoding nonverbal cues, *Psychological Bulletin*, 85: 845-57.
- Hall, J.A., 1984, *NonVerbal Sex Differences: Communication Accuracy and Expressive Style*, Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Hansenne, M., 2000a, The P300 cognitive event-related potential. I. Theoretical and psychobiologic perspectives, *Clinical neurophysiology*, 30: 191-210.
- Hansenne, M., 2000b, The P300 cognitive event-related potential. II. Individual variability and clinical application in psychopathology, *Clinical neurophysiology*, 30: 211-31.
- Hariri, A.R., Tessitore, A., Mattay, V.S., Fera, F., Weinberger, D.R., 2002, The amygdala response to emotional stimuli: a comparison of faces and scenes, *Neuroimage*, 17: 317-23.
- Hartikainen, K.M., Ogawa, K.H., Knight, R.T., 2000, Transient interference of right hemispheric function due to automatic emotional processing, *Neuropsychologia*, 38: 1576-80.
- Hartung, C.M. et Widiger, T.A., 1998, Gender differences in the diagnosis of mental disorders: conclusions and controversies of the DSM-IV, *Psychological Bulletin*, 123: 260-78.
- Harwood, N.K., Hall, L.J., Shinkfield, A.J., 1999, Recognition of facial emotional expressions from moving and static displays by individuals with mental retardation, *American Journal of Mental Retardation*, 104: 270-8.
- Hasselmo, M.E., Rolls, E.T., Baylis, G.C., 1989, The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual cortex of the monkey, *Behavioural Brain Research*, 32: 203-18.
- Hasson, U., Levy, I., Behrmann, M., Hendler, T., Malach, R., 2002, Eccentricity bias as an organizing principle for human high-order object areas, *Neuron*, 34: 479-90.
- Haverkamp, S., Grünert, U., Wässle, H., 2000, The cone pedicle, a complex synapse in the retina, *Neuron*, 27: 85-95.
- Haverkamp, S., Wässle, H., Duebel, J., Kuner, T., Augustine, G.J., Feng, G., Euler, T., 2005, The primordial, blue-cone color system of the mouse retina, *Journal of Neuroscience*, 25: 5438-45.
- Haynes, J.D. et Rees, G., 2006, Decoding mental states from brain activity in humans, *Nature Reviews. Neuroscience*, 7: 523-34.
- He, S., Cavanagh, P., Intriligator, J., 1996, Attentional resolution and the locus of visual awareness, *Nature*, 383: 334-7.
- Hécaen, H., 1984, *Les gauchers : étude neurophysiologique*, Paris : PUF.
- Heller, W., 1993, Neuropsychologica I mechanisms of individual differences in emotion, personality, and arousal. *Neuropsychology*, 7: 476-89.
- Hemond, C.C., Kanwisher, N.G., Op de Beeck, H.P., 2007, A preference for contralateral stimuli in human object- and face-selective cortex, *PLoS ONE*, 2: e574.
- Henderson, J. M., Weeks, P. A., Hollingworth, A., 1999, The effects of semantic consistency on eye movements during complex scene viewing, *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25: 210-28.
- Hendry, S.H. et Yoshioka, T., 1994, A neurochemically distinct third channel in the macaque dorsal lateral geniculate nucleus, *Science*, 264: 575-7.
- Herrmann, M.J., Aranda, D., Ellgring, H., Mueller, T.J., Strik, W.K., Heidrich, A., Fallgatter, A.J., 2002, Face-specific event-related potential in humans is independent from facial expression, *International Journal of Psychophysiology*, 45: 241-4.
- Herrmann, M.J., Ehlis, A.C., Ellgring H., Fallgatter, A.J., 2005, Early stages (P100) of face perception in humans as measured with event-related potentials (ERPs), *Journal of Neural Transmission*, 112: 1073-81.

- Heslenfeld, D.J., Kenemans, J.L., Kok, A., Molenaar, P.C., 1997, Feature processing and attention in the human visual system: an overview, *Biological Psychology*, 45: 183-215.
- Hillyard, S.A., Mangun, G. R., Woldorff, M. G., Luck, S.J., 1995, Neural systems mediating selective attention, in M.S. Gazzaniga (Ed.), *The Cognitive Neurosciences*, pp. 665-681, Cambridge, MA: MIT Press.
- Hofer, A., Siedentopf, C.M., Ischebeck, A., Rettenbacher, M.A., Verius, M., Felber, S., Fleischhacker, W.W., 2006, Gender differences in regional cerebral activity during the perception of emotion: a functional MRI study, *Neuroimage*, 32: 854-62.
- Hogan, M.J., Alvarado, J.A., Weddell, J.E., 1971, *Histology of the human eye: an atlas and textbook*, pp. 508-19, Philadelphia: WB Saunders.
- Holmes, A., Vuilleumier, P., Eimer, M., 2003, The processing of emotional facial expression is gated by spatial attention: evidence from event-related brain potentials, *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 16: 174-84.
- Hopf, J.M., Mangun, G.R., 2000, Shifting visual attention in space: an electrophysiological analysis using high spatial resolution mapping, *Clinical neurophysiology*, 11: 1241-57.
- Hoormann, J., Falkenstein, M., Schwarzenau, P., Hohnsbein, J., 1998, Methods for the quantification and statistical testing of ERP differences across conditions. *Behavior Research Methods, Instruments, and Computers*, 30: 103-9.
- Horton, J.C. et Adams, D.L., 2005, The cortical column: a structure without a function, *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 360: 837-62.
- Horstmann, G. et Bauland, A., 2006, Search asymmetries with real faces: testing the anger-superiority effect, *Emotion*, 6: 193-207.
- Hot, P., Saito, Y., Mandai, O., Kobayashi, T., Sequeira, H., 2006, An ERP investigation of emotional processing in European and Japanese individuals, *Brain Research*, 1122: 171-8.
- Hugdahl, K., 1998, Cortical control of human classical conditioning: autonomic and positron emission tomography data, *Psychophysiology*, 35: 170-8.
- Hugdahl, K., Berardi, A., Thompson, W.L., Kosslyn, S.M., Macy, R., Baker, D.P., Alpert, N.M., LeDoux, J.E., 1995, Brain mechanisms in human classical conditioning: a PET blood flow study, *Neuroreport*, 6: 1723-8.
- Hugdahl, K., Iversen, P.M., Johnsen, B.H., 1993, Laterality for facial expressions: does the sex of the subject interact with the sex of the stimulus face?, *Cortex*, 29: 325-31.
- Hugenberg, K., 2005, Social categorization and the perception of facial affect: target race moderates the response latency advantage for happy faces, *Emotion*, 5: 267-76.
- Iaccino, J.F., 1993, *Left brain–right brain differences*, New Jersey: Erlbaum.
- Inouye, T., 1909, *Die Sehstörungen bei Schussverletzungen der kortikalen Sehphäre nach Beobachtungen an Verwundeten der letzten japanische Kriege*, Leipzig: Engelmann.
- Itier, R.J. et Taylor, M.J., 2002, Inversion and contrast polarity reversal affect both encoding and recognition processes of unfamiliar faces: a repetition study using ERPs, *Neuroimage*, 15: 353-72.
- Itier, R.J. et Taylor, M.J., 2004a, Effects of repetition and configural changes on the development of face recognition processes, *Developmental Science*, 7: 469-87.
- Itier, R.J. et Taylor, M.J., 2004b, Source analysis of the N170 to faces and objects, *Neuroreport*, 15: 1261-5.
- Ito, T.A. et Cacioppo, J.T., 2000, Electrophysiological evidence of implicit and explicit categorization processes. *Journal of Experimental Social Psychology*, 36: 660-76.
- Ito, T.A., Larsen, J.T., Smith, N.K., Cacioppo, J.T., 1998, Negative information weighs more heavily on the brain: the negativity bias in evaluative categorizations, *Journal of Personality and Social Psychology*, 75: 887-900.

- Izard, C.E., 1971, *The face of emotion*, New York: Appleton.
- Izard, C.E., 1993, Four systems for emotion activation: Cognitive and noncognitive processes, *Psychological Review*, 100: 68-90.
- Izard, C.E., 1994, Innate and universal facial expressions: evidence from developmental and cross-cultural research, *Psychological Bulletin*, 115: 288-99.
- Jacoby, R., Stafford, D., Kouyama, N., Marshak, D., 1996, Synaptic inputs to ON parasol ganglion cells in the primate retina, *Journal of Neuroscience*, 16: 8041-56.
- Jasper, H.A., 1958, The ten-twenty system of the International Federation, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 10: 371-5.
- Jones, E.G., Burton, H., 1976, A projection from the medial pulvinar to the amygdala in primates, *Brain Research*, 104: 142-47.
- Junghofer, M., Bradley, M.M., Elbert, T.R., Lang, P.J., 2001, Fleeting images: a new look at early emotion discrimination, *Psychophysiology*, 38: 175-8.
- Juth, P., Lundqvist, D., Karlsson, A., Öhman, A., 2005, Looking for foes and friends: perceptual and emotional factors when finding a face in the crowd, *Emotion*, 5: 379-95.
- Kaas, J.H., Krubitzer, L.A., Chino, Y.M., Langston, A.L., Polley, E.H., Blair, N., 1990, Reorganization of retinotopic cortical maps in adult mammals after lesions of the retina, *Science*, 248: 229-31.
- Kaas, J.H., 1997, Theories of visual cortex organization in primates, in K.S. Rocheland, J.H. Kaas, A. Peters (Eds.), *Cerebral Cortex, vol.12, Extrastriate Cortex in Primates*, pp 91-125, New York: Plenum Press.
- Kamermans, M., Kraaij, D., Spekreijse, H., 2001, The dynamic characteristics of the feedback signal from horizontal cells to cones in the goldfish retina, *The Journal of Physiology*, 534: 489-500.
- Kamermans, M. et Spekreijse, H., 1999, The feedback pathway from horizontal cells to cones. A mini review with a look ahead, *Vision Research*, 39: 2449-68.
- Kanwisher, N., McDermott, J., Chun, M.M., 1997, The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception, *Journal of Neuroscience*, 17: 4302-11.
- Kanwisher, N., 2001, Neural events and perceptual awareness, *Cognition*, 79: 89-113.
- Kaplan, E. et Shapley, R.M., 1986, The primate retina contains two type of ganglion cells, with high and low contrast sensitivity, *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 82: 2755-7.
- Kaplan, E., 2004, The M, P and K pathways of the primate visual system, in L. Chalupa, J.S. Werner (Eds.), *The Visual Neurosciences*, pp. 481-93, Cambridge: MIT Press.
- Katayama, J. et Polich, J., 1996, P300 from one-, two-, and three-stimulus auditory paradigms, *International Journal of Psychophysiology*, 23: 33-40.
- Kawamura, S. et Tachibanaki, S., 2008, Rod and cone photoreceptors: molecular basis of the difference in their physiology, *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, 150: 369-77.
- Kawasaki H., Kaufman O., Damasio H., Damasio A.R., Granner M., Bakken H., Kaufman O., Howard, M., 2001, Single-neuron responses to emotional visual stimuli recorded in human ventral prefrontal cortex Cerebral Cortex, *Nature Neuroscience*, 4:15-6.
- Kayser, J., Tenke, C., Nordby, H., Hammerborg, D., Hugdahl, K., Erdmann, G., 1997, Event-related potential (ERP) asymmetries to emotional stimuli in a visual half-field paradigm, *Psychophysiology*, 34: 414-26.

- Kayser, J., Bruder, G.E., Tenke, C.E., Stewart, J.E., Quitkin, F.M., 2000, Event-related potentials (ERPs) to hemifield presentations of emotional stimuli: differences between depressed patients and healthy adults in P3 amplitude and asymmetry, *International Journal of Psychophysiology*, 36: 211-36.
- Kayser, J. et Tenke, C.E., 2003, Optimizing PCA methodology for ERP component identification and measurement: theoretical rationale and empirical evaluation, *Clinical neurophysiology*, 114: 2307-25.
- Kayser, J. et Tenke, C.E., 2006a, Principal components analysis of Laplacian waveforms as a generic method for identifying ERP generator patterns: I. Evaluation with auditory oddball tasks, *Clinical neurophysiology*, 117: 348-68.
- Kayser, J. et Tenke, C.E., 2006b, Principal components analysis of Laplacian waveforms as a generic method for identifying ERP generator patterns: II. Adequacy of low-density estimates, *Clinical neurophysiology*, 117: 369-80.
- Keil, A., Bradley, M.M., Hauk, O., Rockstroh, B., Elbert, T., Lang, P.J., 2002, Large-scale neural correlates of affective picture processing, *Psychophysiology*, 39: 641-9.
- Keil, A., Gruber, T., Muller, M.M., Moratti, S., Stolarova, M., Bradley, M.M., Lang, P.J., 2003, Early modulation of visual perception by emotional arousal: evidence from steady-state visual evoked brain potentials, *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 3: 195-206.
- Keil, A., Ihssen, N., 2004, Identification facilitation for emotionally arousing verbs during the attentional blink, *Emotion*, 4: 23-35.
- Keil, A., Muller, M.M., Gruber, T., Wienbruch, C., Stolarova, M., Elbert, T., 2001, Effects of emotional arousal in the cerebral hemispheres: a study of oscillatory brain activity and event-related potentials, *Clinical neurophysiology*, 112: 2057-68.
- Kelly, D.H., 1971a, Theory of flicker and transient responses. I. Uniform fields, *Journal of the Optical Society of America*, 61: 537-46.
- Kelly, D.H., 1971b, Theory of flicker and transient responses. II. Counterphase gratings, *Journal of the Optical Society of America*, 61: 632-40.
- Kemp, A.H., Silberstein, R.B., Armstrong, S.M., Nathan, P.J., 2004, Gender differences in the cortical electrophysiological processing of visual emotional stimuli, *Neuroimage*, 21: 632-46.
- Kenemans, J.L., Baas, J.M., Mangun, G.R., Lijffijt, M., Verbaten, M.N., 2000, On the processing of spatial frequencies as revealed by evoked-potential source modeling, *Clinical neurophysiology*, 111: 1113-23.
- Kenemans, J.L., Verbaten, M.N., Roelofs, J.W., Slangen, J.L., 1989, "Initial-" and "change-orienting reactions": an analysis based on visual single-trial event-related potentials, *Biological Psychology*, 28: 199-226.
- Kerckhoff, G., 2000, Neurovisual rehabilitation: recent developments and future directions, *American Journal of Ophthalmology*, 130: 687-8.
- Kessler, R.C., 2003, The impairments caused by social phobia in the general population: implications for intervention, *Acta psychiatrica Scandinavica. Supplementum*, 19-27.
- Killgore, W.D. et Yurgelun-Todd, D.A., 2001, Sex differences in amygdala activation during the perception of facial affect, *Neuroreport*, 12: 2543-7.
- Killgore, W.D. et Yurgelun-Todd, D.A., 2004, Activation of the amygdala and anterior cingulate during nonconscious processing of sad versus happy faces, *Neuroimage*, 21: 1215-23.
- Kilts, C.D., Egan, G., Gideon, D.A., Ely, T.D., Hoffman, J.M., 2003, Dissociable neural pathways are involved in the recognition of emotion in static and dynamic facial expressions, *Neuroimage*, 18: 156-68.
- Kirita, T. et Endo, M., 1995, Happy face advantage in recognizing facial expressions, *Acta psychologica*, 89: 149-63.
- Kirouac, G. et Dore, F.Y., 1983, Accuracy and latency of judgment of facial expressions of emotions, *Perceptual and Motor Skills*, 57: 683-6.



- Kolb, H., Linberg, K.A., Fisher, S.K., 1992, Neurons of the human retina: a Golgi study, *The Journal of Comparative Neurology*, 318: 147-87.
- Konorski, J., 1967, *Integrative Activity of the Brain*, Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Kosslyn, S.M., Shin, L.M., Thompson, W.L., McNally, R.J., Rauch, S.L., Pitman, R.K., Alpert, N.M., 1996, Neural effects of visualizing and perceiving aversive stimuli: a PET investigation, *Neuroreport*, 7: 1569-76.
- Koster, E.H., Crombez, G., Van Damme, S., Verschuere, B., De Houwer, J., 2004, Does imminent threat capture and hold attention?, *Emotion*, 4: 312-7.
- Koster, E.H., Crombez, G., Verschuere, B., Vanvolsem, P., De Houwer, J., 2007, A time-course analysis of attentional cueing by threatening scenes, *Experimental Psychology*, 54: 161-71.
- Koster, E.H., De Raedt, R., Goeleven, E., Franck, E., Crombez, G., 2005, Mood-congruent attentional bias in dysphoria: maintained attention to and impaired disengagement from negative information, *Emotion*, 5: 446-55.
- Kouyama, N. et Marshak, D.W., 1992, Bipolar cells specific for blue cones in the macaque retina, *Journal of Neuroscience*, 12: 8041-56.
- Kring, A.M. et Gordon, A.H., 1998, Sex differences in emotion: expression, experience, and physiology, *Journal of Personality and Social Psychology*, 74: 686-703.
- Krolak-Salmon, P., Fischer, C., Vighetto, A., Mauguiere, F., 2001, Processing of facial emotional expression: spatio-temporal data as assessed by scalp event-related potentials, *The European Journal of Neuroscience*, 13: 987-94.
- Kubota, Y., Sato, W., Murai, T., Toichi, M., Ikeda, A., Sengoku, A., 2000, Emotional cognition without awareness after unilateral temporal lobectomy in humans, *Journal of Neuroscience*, 20: RC97.
- Kuffer, S.W., 1953, Discharge patterns and functional organization of mammalian retina, *Journal of Neurophysiology*, 16: 37-68.
- Kveraga, K., Boshyan, J., Bar, M., 2007, Magnocellular Projections as the Trigger of Top-Down Facilitation in Recognition, *Journal of Neuroscience*, 27: 13232-40.
- LaBar, K.S., Crupain, M.J., Voyvodic, J.T., McCarthy, G., 2003, Dynamic perception of facial affect and identity in the human brain, *Cerebral Cortex*, 13: 1023-33.
- Laberge, D., 2000, Networks of attention, in M.S. Gazzaniga (Ed.), *The new cognitive neurosciences*, pp. 711-24 Cambridge, MA: MIT Press.
- Labouvie-Vief, G., Lumley, M.A., Jain, E., Heinze, H., 2003, Age and gender differences in cardiac reactivity and subjective emotion responses to emotional autobiographical memories, *Emotion*, 3: 115-26.
- Lamb, T.D. et Pugh, E.N., Jr., 2006, Phototransduction, dark adaptation, and rhodopsin regeneration the proctor lecture, *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 47: 5137-52.
- Lander, K., Christie, F., Bruce, V., 1999, The role of movement in the recognition of famous faces, *Memory & Cognition*, 27: 974-85.
- Lane, R.D., Chua, P.M., Dolan, R.J., 1999, Common effects of emotional valence, arousal and attention on neural activation during visual processing of pictures, *Neuropsychologia*, 37: 989-97.
- Lane, R.D., Fink, G.R., Chau, P.M., Dolan, R.J., 1997, Neural activation during selective attention to subjective emotional responses, *Neuroreport*, 8: 3969-72.
- Lang, P.J., 1984, Cognition in emotion: Concept and action. In C.E. Izard, J. Kagan, R.B. Zajonc (Eds.), *Emotions, Cognition and Behavior*, pp. 196-226, New York: Cambridge University Press.
- Lang, P. J., 1988, What are the data of emotion?, in V. Hamilton, G.H. Bower, N.H. Frijda (Eds.), *Cognitive perspectives on emotion and motivation*, Boston: Martinus Nijhoff.

- Lang, P.J., Bradley, M.M., Cuthbert, B.N., 1990, Emotion, attention, and the startle reflex, *Psychological Review*, 97: 377-95.
- Lang, P.J., Bradley, M.M., Fitzsimmons, J.R., Cuthbert, B.N., Scott, J.D., Moulder, B., Nangia, V., 1998, Emotional arousal and activation of the visual cortex: an fMRI analysis, *Psychophysiology*, 35: 199-210.
- Lang, P.J., Greenwald, M.K., Bradley, M.M., Hamm, A.O., 1993, Looking at pictures: affective, facial, visceral, and behavioral reactions, *Psychophysiology*, 30: 261-73.
- Lang, P.J., Öhman, A., Vaitl, D., 2005, *The International Affective Picture System (Photographic slides)*, Gainesville, FL: Center for Research in Psychophysiology, Univ of Florida.
- Lazarus, R.S., 1966, *Psychological Stress and the Coping Process*, New York: McGraw-Hill.
- LeDoux, J.E., 1995, Emotion: Clues from the brain, *Annual Review of Psychology*, 46: 209-35.
- LeDoux, J.E., 1999, Emotional circuits in the brain. *Encyclopedia of Neuroscience*, pp. 644 -6, Elsevier.
- LeDoux, J.E., 2000, Emotion circuits in the brain, *Annual Reviews in the Neurosciences*, 23: 155-84.
- Lee, B.B., Martin, P.R., Valberg, A., 1989, Non-linear summation of M- and L-cone inputs to phasic retinal ganglion cells of the macaque, *Journal of Neuroscience*, 9: 1433-42.
- Lee, B.B., Smith, V.C., Pokorny, J., Kremers, J., 1997, Rod inputs to macaque ganglion cells, *Vision Research*, 37: 2813-28.
- Lee, T.M., Liu, H.L., Hoosain, R., Liao, W.T., Wu, C.T., Yuen, K.S., Chan, C.C., Fox, P.T., Gao, J.H., 2002, Gender differences in neural correlates of recognition of happy and sad faces in humans assessed by functional magnetic resonance imaging, *Neuroscience Letters*, 333:13-6.
- Lennie, P. et D'Zmura, M., 1988, Mechanisms of color vision, *Critical Reviews in Neurobiology*, 3: 333-400.
- Leonard, C.M., Rolls, E.T., Wilson, F.A., Baylis, G.C., 1985, Neurons in the amygdala of the monkey with responses selective for faces, *Behavioural Brain Research*, 15: 159-76.
- Leonova, A., Pokorny, J., Smith, V.C., 2003, Spatial frequency processing in inferred PC- and MC-pathways, *Vision Research*, 43: 2133-9.
- Leppänen, J.M. et Hietanen, J.K., 2004, Positive facial expressions are recognized faster than negative facial expressions, but why?, *Psychological Research*, 69: 22-9.
- Leppänen, J.M., Hietanen, J.K., Koskinen, K., 2008, Differential early ERPs to fearful versus neutral facial expressions: a response to the salience of the eyes?, *Biological Psychology*, 78: 150-8.
- Leppänen, J.M., Kauppinen, P., Peltola, M.J., Hietanen, J.K., 2007, Differential electrocortical responses to increasing intensities of fearful and happy emotional expressions, *Brain Research*, 1166: 103-9.
- Leventhal, A.G., Rodieck, R.W., Dreher, B., 1981, Retinal ganglion cell classes in the Old World monkey, morphology and central projections, *Science*, 213: 1139-42.
- Levi, D.M., Klein, S.A., Aitsebaomo, A.P., 1985, Vernier acuity, crowding and cortical magnification, *Vision Research*, 25: 963-77.
- Levine, M.W. et McAnany, J.J., 2005a, The relative capabilities of the upper and lower visual hemifields, *Vision Research*, 45: 2820-30.
- Levine, M.W. et McAnany, J.J., 2005b, More ups and downs of visual processing, *Journal of Vision*, 5: 177a [Abstract].
- Levy, I., Hasson, U., Avidan, G., Hendler, T., Malach, R., 2001, Center-periphery organization of human object areas, *Nature Neuroscience*, 4: 533-9.
- Levy, J. et Heller, W. 1992, Gender differences in human neuropsychological function, in A.A. Gerall, M. Howard, I.L. Ward (Eds.), *Sexual differentiation: Handbook of behavioral neurobiology*, Vol. 11, New York: Plenum Press.

- Lewis, J.W. et Van Essen, D.C., 2000a, Architectonic parcellation of parieto-occipital cortex and interconnected cortical regions in the macaque monkey, *The Journal of Comparative Neurology*, 428: 112-137.
- Lewis, J.W. et Van Essen, D.C., 2000b, Cortico-cortical connections of visual, sensorimotor, and multimodal processing areas in the parietal lobe of the macaque monkey, *The Journal of Comparative Neurology*, 428: 112-37.
- Ley, R.G. et Bryden, M.P., 1979, Hemispheric differences in processing emotions and faces, *Brain and Language*, 7: 127-38.
- Lhermitte, F., Chain, F., Escourolle, R., Ducarne, B., Pillon, B., 1972, Anatomoclinical study of a case of prosopagnosia, *Revista de Neurologia*, 126: 329-46.
- Lifshitz, K., 1966, The averaged evoked cortical response to complex visual stimuli, *Psychophysiology*, 3: 55-68.
- Linke, R., Braune, G., Schwegler, H., 2000, Differential projection of the posterior paralaminar thalamic nuclei to the amygdaloid complex in the rat, *Experimental Brain Research*, 134: 520-32.
- Linkenkaer-Hansen, K., Palva, J.M., Sams, M., Hietanen, J.K., Aronen, H.J., Ilmoniemi, R.J., 1998, Face-selective processing in human extrastriate cortex around 120 ms after stimulus onset revealed by magneto- and electroencephalography, *Neuroscience Letters*, 253: 147-50.
- Liotti, M. et Tucker, D.M., 1995, Emotion in asymmetric cortico-limbic networks, in R.J. Davidson, K. Hugdahl (Eds.), *Brain asymmetry*, pp. 389-424, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Liu, L. et Ioannides, A.A., 2006, Spatiotemporal dynamics and connectivity pattern differences between centrally and peripherally presented faces, *Neuroimage*, 31: 1726-40.
- Liversedge, S.P. et Findlay, J.M., 2000, Saccadic eye movements and cognition, *Trends in Cognitive Sciences*, 4: 6-14.
- Livingstone, M.S. et Hubel, D.H., 1988, Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception, *Science*, 240: 740-9.
- Loftus, G.R. et Mackworth, N.H., 1978, Cognitive determinants of fixation location during picture viewing, *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 4: 565-72.
- Lundqvist, D., Flykt, A., Öhman, A., 1998, *The Karolinska Directed Emotional Faces - KDEF*, CD ROM from Department of Clinical Neuroscience, Psychology section, Karolinska Institutet, ISBN 91-630-7164-9.
- Lutz, C. et White, G., 1986, The anthropology of emotions, *Annual Review of Anthropology*, 15: 405-36.
- Luu, P., Collins, P., Tucker, D.M., 2000, Mood, personality, and self-monitoring: negative affect and emotionality in relation to frontal lobe mechanisms of error monitoring, *Journal of Experimental Psychology. General*, 129: 43-60.
- Lyon, D.C., 2007, The evolution of visual cortex and visual systems, in J.H. Kaas, L.A. Krubitzer (Eds.), *Evolution of Nervous Systems*, pp. 267-306, London: Elsevier.
- Lyon, D.C. et Kaas, J.H., 2002, Evidence for a modified V3 with dorsal and ventral halves in macaque monkeys, *Neuron*, 33: 453-61.
- Macchi Cassia, V., Kuefner, D., Westerlund, A., Nelson, C.A., 2006, Modulation of face-sensitive event-related potentials by canonical and distorted human faces: the role of vertical symmetry and up-down featural arrangement, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18: 1343-58.
- Macchi Cassia V., Valenza E., Simion F., 2004, *Lo sviluppo cognitivo*, Bologna: Il Mulino.
- MacLean, P.D., 1993, Cerebral evolution of emotion, in M. Lewis, J.M. Haviland (Eds.), *Handbook of emotions*, pp. 67-83, New York: Guilford Press.
- Makeig, S., Debener, S., Onton, J., Delorme, A., 2004, Mining event-related brain dynamics, *Trends in Cognitive Sciences*, 8: 204-10.

- Mäkelä, P., Näsänen, R., Rovamo, J., Melmoth, D., 2001, Identification of facial images in peripheral vision, *Vision Research*, 41: 599-610.
- Mangun, G.R., Hopfinger, J.B., Jha, A.P., 2000, Integrating electrophysiology and neuroimaging in the study of brain function, *Advances in Neurology*, 84: 35-49.
- Marc, R.E. et Sperling, H.G., 1977, Chromatic organization of primate cones, *Science*, 196: 454.
- Marinkovic, K., Halgren, E., 1998, Human brain potentials related to the emotional expression, repetition, and gender of faces, *Psychobiology*, 26: 348-56.
- Markowitsch, H.J., 1998, Differential contribution of right and left amygdala to affective information processing, *Behavioural Neurology*, 11: 233-44.
- Martin, P.R. et Grünert, U., 1992, Spatial density and immunoreactivity of bipolar cells in the macaque monkey retina, *The Journal of Comparative Neurology*, 323: 269-87.
- Martin, P.R. et Grünert, U., 2004, Ganglion cells in Mammalian Retinae, in L. Chalupa, J.S. Werner (Eds.), *The Visual Neurosciences*, pp.410-21, Cambridge, MA: MIT Press.
- Masland, R.H., 2001, Neuronal diversity in the retina, *Current Opinion in Neurobiology*, 11: 431-6.
- Masland, R.H., 2004, The fundamental plan of the retina, *Nature Neuroscience*, 4: 877-86.
- Mathews, A.M., Fox, E., Yiend, J., Calder, A., 2003, The face of fear: Effects of eye-gaze and emotion on visual attention, *Visual Cognition*, 10: 823-35.
- Maunsell, J.H., Nealey, T.A., DePriest, D.D., 1990, Magnocellular and parvocellular contributions to responses in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey, *Journal of Neuroscience*, 10: 3323-34.
- Maunsell, J.H.R. et Van Essen, D.C., 1983, The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey, *Journal of Neuroscience*, 3:2563-86.
- Maunsell, J.H.R. et Van Essen, D.C., 1987, Topographical organization of the middle temporal visual area in the macaque monkey: representational biases and the relationship to callosal connections and myeloarchitectonic boundaries, *The Journal of Comparative Neurology*, 266: 535-55.
- McAnany, J.J. et Levine, M.W., 2004a, The highs and lows of magnocellular and parvocellular processing, *Journal of Vision*, 4: 515.
- McAnany, J.J., Levine, M.W., 2004b, The blanking phenomenon: A novel form of visual disappearance, *Vision Research*, 44: 993-1001.
- McCarthy, G., Puce, A., Gore, J.C., Allison, T., 1997, Face-specific processing in the human fusiform gyrus, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9: 604-9.
- McClure, E.B., 2000, A meta-analytic review of sex differences in facial expression processing and their development in infants, children, and adolescents, *Psychological Bulletin*, 126: 424-53.
- McGlone, J., 1986, The neuropsychology of sex differences in human brain organization, in G. Goldstein, R. Tarter (Eds.), *Advances in Clinical Neuropsychology*, pp. 1-30; New York: Plenum.
- Meadows, J.C., 1974, The anatomical basis of prosopagnosia, *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 37: 489-501.
- Meister, M., 1996, Multineuronal codes in retinal signaling, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93: 609-614.
- Meister, M., Lagnado, L., Baylor, D.A., 1995, Concerted signaling by retinal ganglion cells, *Science*, 270: 1207-10.
- Merigan, W.H., Byrne, C.E., Maunsell, J.H., 1991a, Does primate motion perception depend on the magnocellular pathway?, *Journal of Neuroscience*, 11: 3422-9.

- Merigan, W.H., Katz, L.M., Maunsell, J.H., 1991b, The effects of parvocellular lateral geniculate lesions on the acuity and contrast sensitivity of macaque monkeys, *Journal of Neuroscience*, 11: 994-1001.
- Merigan, W.H., et Maunsell, J.H., 1993, How parallel are the primate visual pathways? *Annual review of neuroscience*, 16: 369-402.
- Michael, G.A., Boucart, M., Degreef, J.F., Godefroy, O., 2001, The thalamus interrupts top-down attentional control for permitting exploratory shiftings to sensory signals, *Neuroreport*, 12: 2041-48.
- Michel CM, Murray MM, Lantz G, Gonzalez S, Spinelli L, Grave de Peralta R., 2004, EEG source imaging, *Clinical neurophysiology*, 115: 2195-222.
- Mineka, S., Watson, D., Clark, L.A., 1998, Comorbidity of anxiety and unipolar mood disorders, *Annual Review of Psychology*, 49: 377-412.
- Mogg, K., Bradley, B.P., de Bono, J., Painter, M., 1997, Time course of attentional bias for threat information in non-clinical anxiety, *Behaviour Research and Therapy*, 35: 297-303.
- Mogg, K. et Bradley, B.P., 1998, A cognitive-motivational analysis of anxiety, *Behaviour Research and Therapy*, 36: 809-48.
- Mogg, K. et Bradley, B.P., 1999, Some methodological issues in assessing attentional biases for threatening faces in anxiety: a replication study using a modified version of the probe detection task, *Behaviour Research and Therapy*, 37: 595-604.
- Mogg, K., Millar, N., Bradley, B.P., 2000, Biases in eye movements to threatening facial expressions in generalized anxiety disorder and depressive disorder, *Journal of Abnormal Psychology*, 109: 695-704.
- Montagne, B., Kessels, R.P., Frigerio, E., de Haan, E.H., Perrett, D.I., 2005, Sex differences in the perception of affective facial expressions: Do men really lack emotional sensitivity?, *Cognitive Processing*, 6: 136-41.
- Montagne, B., Kessels, R.P., De Haan, E.H., Perrett, D.I., 2007, The Emotion Recognition Task: a paradigm to measure the perception of facial emotional expressions at different intensities, *Perceptual and Motor Skills*, 104: 589-98.
- Moratti, S., Keil, A., Stolarova, M., 2004, Motivated attention in emotional picture processing is reflected by activity modulation in cortical attention networks, *Neuroimage*, 21: 954-64.
- Morland, A.B., Baseler, H.A., Hoffmann, M.B., Sharpe, L.T., Wandell, B.A., 2001, Abnormal retinotopic representations in human visual cortex revealed by fMRI, *Acta Psychologica*, 107: 229-47.
- Morris, J.S., DeGelder, B., Weiskrantz, L., Dolan, R.J., 2001, Differential extrageniculostriate and amygdala responses to presentation of emotional faces in a cortically blind field, *Brain*, 124: 1241-52.
- Morris, J.S., Friston, K.J., Dolan, R.J., 1997, Neural responses to salient visual stimuli, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing papers of a Biological character. Royal Society (Great Britain)*, 264: 769-75.
- Morris, J.S., Öhman, A., Dolan, R.J., 1998, Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala, *Nature*, 393: 467-70.
- Morris, J.S., Öhman, A., Dolan, R.J., 1999, A subcortical pathway to the right amygdala mediating "unseen" fear, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96: 1680-5.
- Movshon, J.A., Thompson, I.D., Tolhurst, D.J., 1978, Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex, *The Journal of Physiology*, 283: 79-99.
- Mullen, K.T. et Kingdom, F.A., 2002, Differential distributions of red-green and blue-yellow cone opponency across the visual field, *Visual Neuroscience*, 19: 109-18.
- Näätänen, R. et Gaillard, A.W.K., 1983, The orienting reflex and the N2 deflection of the ERP, in A.W.K. Gaillard, W. Ritter (Eds.), *Tutorials in event-related potential research: Endogenous component*, pp. 119-42, Amsterdam: North-Holland.

- Näätänen, R. et Picton, T., 1987, The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: a review and an analysis of the component structure, *Psychophysiology*, 24: 375-425.
- Naili, F., Desprez, P., Boucart, M., 2006, Colour recognition at large visual eccentricities in normal observers and patients with low vision, *Neuroreport*, 17: 1571-4.
- Nakamura, H., Gatass, R., Desimone, R., et Ungerleider, L.G., 1993, The modular organization of projections from areas V1 and V2 to areas V4 and TE0 in macaques, *Journal of Neuroscience*, 13, 3681-91.
- Näsänen, R. et O'Leary, C., 1998, Recognition of band-pass filtered hand-written numerals in foveal and peripheral vision, *Vision Research*, 38: 3691-701.
- Nathans, J., 1999, The evolution and physiology of human color vision: insights from molecular genetic studies of visual pigments, *Neuron*, 24: 299–312.
- Nelson, R., 1977, Cat cones have rod input: a comparison of the response properties of cones and horizontal cell bodies in the retina of the cat, *The Journal of Comparative Neurology*, 172: 109-36.
- Nelson, R., Von Lutzow, A., Kolb, H., Gouras P., 1975, Horizontal cells in cat with independent dendritic systems, *Science*, 189: 326-40.
- Newton, J.R. et Eskew, R.T., Jr., 2003, Chromatic detection and discrimination in the periphery: a postreceptoral loss of color sensitivity, *Visual Neuroscience*, 20: 511-21.
- Nieuwenhuis, S., Yeung, N., Cohen, J.D., 2004, Stimulus modality, perceptual overlap, and the go/no-go N2, *Psychophysiology*, 41, 157-60.
- Nowak, L.G., Munk, M.H., Girard, P., Bullier, J., 1995, Visual latencies in areas V1 and V2 of the macaque monkey, *Visual Neuroscience*, 12: 371-84.
- Nowicki, S.J.R., et Hartigan, M., 1988, Accuracy of facial affect recognition as a function of locus of control orientation and anticipated interpersonal interaction, *Journal of Social Psychology*, 128: 363–72.
- Nummenmaa, L., Hyona, J., Calvo, M.G., 2006, Eye movement assessment of selective attentional capture by emotional pictures, *Emotion*, 6: 257-68.
- Nunez, P.L., 1990, Localization of brain activity with electroencephalography, *Advances in Neurology*, 54: 39-65.
- O'Shea, R.P., 2008, Visual consciousness at different levels of the brain, X<sup>th</sup> ICON, Bodrum, Turkey, p.78.
- Offner, F.F., 1950, The EEG as potential mapping: the value of the average monopolar reference, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 2: 213-4.
- Öhman, A., 1979, The orienting response, attention, and learning: an information processing perspective, in H.D. Kimmel, E.H. Van Olst, J.F. Orlebeke (Eds.), *the orienting reflex in humans*, Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Öhman, A., 1992, Orienting and attention: Preferred preattentive processing of potentially phobic stimuli, in B.A. Campbell, R. Richardson, H. Haynes (Eds.), *Attention and information processing in infants and adults: Perspectives from human and animal research*, pp. 263–95, Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Öhman, A., 1993, Fear and anxiety as emotional phenomena: Clinical phenomenology, evolutionary perspectives, and information processing mechanisms, in M. Lewis, J.M. Haviland (Eds.), *Handbook of emotions*, 2nd ed., pp. 1–3, New York: Guilford.
- Öhman, A., 2000, Fear and anxiety: Clinical, evolutionary, and cognitive perspectives, in M. Lewis, J.M. Haviland (Eds.), *Handbook of emotions*, 2nd ed., pp. 573–93, New York: Guilford.
- Öhman, A., 2002, Automaticity and the amygdala: Nonconscious responses to emotional faces, *Current Directions in Psychological Science*, 11: 62-6.

- Öhman, A., Esteves, F., Flykt, A., Soares, J.J.F., 1993, Gateways to consciousness: Emotion, attention and electrodermal activity, In J.C. Roy, W. Boucsein, D. Fowles, J. Gruzelier (Eds.), *Handbook of psychophysiology*, pp. 137-57, New York: Plenum Press.
- Öhman, A., Flykt, A., Esteves, F., 2001, Emotion drives attention: detecting the snake in the grass, *Journal of Experimental Psychology. General*, 130: 466-78.
- Öhman, A. et Mineka, S., 2001, Fears, phobias, and preparedness: toward an evolved module of fear and fear learning, *Psychological Review*, 108: 483-522.
- Olofsson, J.K., Nordin, S., Sequeira, H., Polich, J., 2008, Affective picture processing: an integrative review of ERP findings, *Biological Psychology*, 77: 247-65.
- Olofsson, J.K. et Polich, J., 2007, Affective visual event-related potentials: arousal, repetition, and time-on-task, *Biological Psychology*, 75: 101-8.
- Oostenveld, R. et Praamstra, P., 2001, The five percent electrode system for high-resolution EEG and ERP measurements, *Clinical neurophysiology*, 112: 713-9.
- Ortony, A., Clore, G. L., Collins, A., 1988, *The Cognitive Structure of Emotions*, Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Osgood, C.E., May, W.H., Miron, M.S., 1975, *Crosscultural universals of affective meaning*, Urbana: University of Illinois Press.
- Osgood, C.E., Suci, G.J., Tannenbaum, P.H., 1957, *The measurement of meaning*, Urbana: University of Illinois Press.
- Palomba, D., Angrilli, A., Mini, A., 1997, Visual evoked potentials, heart rate responses and memory to emotional pictorial stimuli, *International Journal of Psychophysiology*, 27: 55-67.
- Papez, J.W., 1937, A proposed mechanism of emotion, *The Journal of Neuropsychiatry and Clinical Neurosciences*, 7: 103-12.
- Paradiso, S., Johnson, D.L., Andreasen, N.C., O'Leary, D.S., Watkins, G.L., Ponto, L.L., Hichwa, R.D., 1999, Cerebral blood flow changes associated with attribution of emotional valence to pleasant, unpleasant, and neutral visual stimuli in a PET study of normal subjects, *The American Journal of Psychiatry*, 156: 1618-29.
- Pardo, J.V., Pardo, P.J., Raichle, M.E., 1993, Neural correlates of self-induced dysphoria, *The American Journal of Psychiatry*, 150: 713-9.
- Pascual-Marqui, R.D., 2002, Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details, *Methods and Findings in Experimental and Clinical Pharmacology*, 24D: 5-12.
- Perrett, D.I., Smith, P.A., Potter, D.D., Mistlin, A.J., Head, A.S., Milner, A.D., 1985, Visual cells in the temporal cortex sensitive to face view and gaze direction, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 223: 293-317.
- Perry, V.H., Oehler, R., Cowey, A., 1984, Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey, *Neuroscience*, 12: 1101-23.
- Pessoa, L., 2005, To what extent are emotional visual stimuli processed without attention and awareness? *Current Opinion in Neurobiology*, 15: 188-96.
- Pessoa, L., 2008, On the relationship between emotion and cognition, *Nature Reviews. Neuroscience*, 9: 148-58.
- Pessoa, L., Japee, S., Ungerleider, L.G., 2005b, Visual awareness and the detection of fearful faces, *Emotion*, 5: 243-7.
- Pessoa, L., McKenna, M., Gutierrez, E., Ungerleider, L.G., 2002, Neural processing of emotional faces requires attention, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99: 11458-63.
- Pessoa, L., Padmala, S., Morland, T., 2005, Fate of unattended fearful faces in the amygdala is determined by both attentional resources and cognitive modulation, *Neuroimage*, 28: 249-55.

- Petersen, S.E., Robinson, D.L., Morris, J.D., 1987, Contributions of the pulvinar to visual spatial attention, *Neuropsychologia*, 25: 97-105.
- Pendergrass, J.C., Ross, T.J., Garavan, H., Stein, E.A., Risinger, R.C., 2003, Differential neural responses to emotional stimuli in females and males: A functional magnetic resonance imaging study in humans, *Brain and Cognition*, 51: 195-6.
- Phelps, E.A., Ling, S., Carrasco, M., 2006, Emotion facilitates perception and potentiates the perceptual benefits of attention, *Psychological Science*, 17: 292-9.
- Phillips, M.L., Drevets, W.C., Rauch, S.L., Lane, R., 2003, Neurobiology of emotion perception I: The neural basis of normal emotion perception, *Biological Psychiatry*, 54: 504-14.
- Phillips, M.L., Medford, N., Young, A.W., Williams, L., Williams, S.C., Bullmore, E.T., Gray, J.A., Brammer, M.J., 2001, Time courses of left and right amygdalar responses to fearful facial expressions, *Human Brain Mapping*, 12: 193-202.
- Phillips, M.L., Williams, L.M., Heining, M., Herba, C.M., Russell, T., Andrew, C., Bullmore, E.T., Brammer, M.J., Williams, S.C., Morgan, M., Young, A.W., Gray, J.A., 2004, Differential neural responses to overt and covert presentations of facial expressions of fear and disgust, *Neuroimage*, 21: 1484-96.
- Phillips, M.L., Young, A.W., Senior, C., Brammer, M., Andrew, C., Calder, A.J., Bullmore, E.T., Perrett, D.I., Rowland, D., Williams, S.C., Gray, J.A., David, A.S., 1997, A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust, *Nature*, 389: 495-8.
- Picton, T.W., Bentin, S., Berg, P., Donchin, E., Hillyard, S.A., Johnson, R., Jr., Miller, G.A., Ritter, W., Ruchkin, D.S., Rugg, M.D., Taylor, M.J., 2000, Guidelines for using human event-related potentials to study cognition: recording standards and publication criteria, *Psychophysiology*, 37: 127-52.
- Pizzagalli, D.A., Lehmann, D., Hendrick, A.M., Regard, M., Pascual-Marqui, R.D., Davidson, R.J., 2002, Affective judgments of faces modulate early activity (approximately 160 ms) within the fusiform gyri, *Neuroimage*, 16: 663-77.
- Pizzagalli, D., Regard, M., Lehmann, D., 1999, Rapid emotional face processing in the human right and left brain hemispheres: an ERP study, *Neuroreport*, 10: 2691-8.
- Polyak, S.L., 1941, *The Retina*, Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Posner, M.I., 1980, Orienting of attention, *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32: 3-25.
- Pourtois, G., Delplanque, S., Michel, C., Vuilleumier, P., 2008, Beyond conventional event-related brain potential (ERP): exploring the time-course of visual emotion processing using topographic and principal component analyses, *Brain Topography*, 20: 265-77.
- Pourtois, G., Grandjean, D., Sander, D., Vuilleumier, P., 2004, Electrophysiological correlates of rapid spatial orienting towards fearful faces, *Cerebral Cortex*, 14: 619-33.
- Pourtois, G., Schwartz, S., Seghier, M.L., Lazeyras, F., Vuilleumier, P., 2006, Neural systems for orienting attention to the location of threat signals: an event-related fMRI study, *Neuroimage*, 31: 920-33.
- Pourtois, G., Thut, G., Grave de Peralta, R., Michel, C., Vuilleumier, P., 2005, Two electrophysiological stages of spatial orienting towards fearful faces: early temporo-parietal activation preceding gain control in extrastriate visual cortex, *Neuroimage*, 26: 149-63.
- Pourtois, G. et Vuilleumier, P., 2006, Dynamics of emotional effects on spatial attention in the human visual cortex, *Progress in Brain Research*, 156: 67-91.
- Previc, F.H., 1990, Functional specialization in the lower and upper visual-fields in humans—Its ecological origins and neurophysiological implications, *The Behavioral and Brain Sciences*, 13: 519– 41.
- Przybylski, A.W., Gaska, J.P., Foote, W., Pollen, D.A., 2000, Striate cortex increases contrast gain of macaque LGN neurons, *Visual Neuroscience*, 17: 485-94.



- Puce, A., Allison, T., Bentin, S., Gore, J.C., McCarthy, G., 1998, Temporal cortex activation in humans viewing eye and mouth movements, *Journal of Neuroscience*, 18: 2188-99.
- Purpura, K., Kaplan, E., Shapley, R.M., 1988, Background light and the contrast gain of primate P and M retinal ganglion cells, *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 85:4534-7.
- Quian Quiroga, R. et Garcia, H., 2003, Single-trial event-related potentials with wavelet denoising, *Clinical Neurophysiology*, 114: 376-90.
- Rademacher, J., Caviness, V.S., Steinmetz, H., Galaburda, A.M., 1993, Topographical Variation of the Human Primary Cortices: Implications for Neuroimaging, Brain Mapping, and Neurobiology, *Cerebral Cortex*, 3: 313-29.
- Rafal, R.D. et Posner, M.I., 1987, Deficits in human visual spatial attention following thalamic lesions, *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 84: 7349-53.
- Rahman, Q., Wilson, G.D., Abrahams, S., 2004, Sex, sexual orientation, and identification of positive and negative facial affect, *Brain and Cognition*, 54: 179-85.
- Rao-Mirotnik, R., Harkins, A., Buchsbaum, G., Sterling, P., 1995, Mammalian rod terminal: architecture of a binary synapse, *Neuron*, 14: 561-69.
- Rauch, S.L., Savage, C.R., Alpert, N.M., Fischman, A.J., Jenike, M.A., 1997, The functional neuroanatomy of anxiety: a study of three disorders using positron emission tomography and symptom provocation, *Biological Psychiatry*, 42: 446-52.
- Rayner, K., 1998, Eye movements in reading and information processing: 20 years of research, *Psychological Bulletin*, 124: 372-422.
- Rayner, K. et Pollatsek, A., 1992, Eye movements and scene perception, *Canadian Journal of Psychology*, 46: 342-76.
- Reid, R.C. et Shapley, R.M., 1992, Spatial structure of cone inputs to receptive fields in primate lateral geniculate nucleus, *Nature*, 356: 716-8.
- Ricciardelli, P., Ro, T., Driver, J., 2002, A left visual field advantage in perception of gaze direction, *Neuropsychologia*, 40: 769-77.
- Rigoulot, S., Delplanque, S., Desprez, P., Defoort-Dhellemmes, S., Honoré, J., Sequeira, H., 2008a, Peripherally Presented Emotional Scenes: A Spatiotemporal Analysis of Early ERP Responses, *Brain Topography*, 20: 216-23.
- Rigoulot, S., D'Hondt, F., Taisne, M., Defoort-Dhellemmes, S., Honoré, J., Sequeira, H., 2008b, Neural processing of peripherally presented emotional faces: An ERP study, *International Journal of Psychophysiology*, 69: 174.
- Robinson, D.L. et Cowie, R.J., 1997, The primate pulvinar : structural, functional and behavioral components of visual salience, in M.Norita, T. Bando, B.E. Stein (Eds.), *Thalamus, vol.2, Experimental and clinical aspects*, pp.53-92, Oxford: Elsevier Science.
- Robinson, D.L. et Petersen, S.E., 1992, The pulvinar and visual salience, *Trends in Neurosciences*, 15: 127-32.
- Robinson, M.D., 1998, Running from William James' Bear: A Review of Preattentive Mechanisms and their Contributions to Emotional Experience, *Cognition and Emotion*, 12: 667-96.
- Robinson, R.G., Downhill, J.E., 1995, Lateralization of psychopathology in response to focal brain injury, in R.J. Davidson, K. Hugdhal (Eds.), *Brain Asymmetry*, pp. 693-711, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Rodieck, R.W. et Watanabe, M., 1993, Survey of the morphology of macaque retinal ganglion cells that project to the pretectum, superior colliculus, and parvocellular laminae of the lateral geniculate nucleus, *The Journal of Comparative Neurology*, 28: 833-49.
- Rodieck, R.W., 1998, *The First Steps in Seeing*, Sunderland MA: Sinauer.
- Rolls, E.T., 1999, *The brain and emotion*, Oxford: Oxford University Press.

- Rolls, E.T., 2000, Functions of the primate temporal lobe cortical visual areas in invariant visual object and face recognition, *Neuron*, 27: 205-18.
- Rolls, E. T., 2005, *Emotion explained*, Oxford: Oxford University Press.
- Rolls, E.T., 2007, The representation of information about faces in the temporal and frontal lobes, *Neuropsychologia*, 45: 124-43.
- Rolls, E.T. et Deco, G., 2002, *Computational Neuroscience of vision*, Oxford: Oxford University Press.
- Roorda, A. et Williams, D.R., 1999, The arrangement of the three cone classes in the living human eye, *Nature*, 397: 520-2.
- Rossignol, M., Philippot, P., Douilliez, C., Crommelinck, M., Campanella, S., 2005, The perception of fearful and happy facial expression is modulated by anxiety: an event-related potential study, *Neuroscience Letters*, 377: 115-20.
- Rossion, B., Gauthier, I., Tarr, M.J., Despland, P., Bruyer, R., Linotte, S., Crommelinck, M., 2000, The N170 occipito-temporal component is delayed and enhanced to inverted faces but not to inverted objects: an electrophysiological account of face-specific processes in the human brain, *Neuroreport*, 11: 69-74.
- Rossion, B., Joyce, C.A., Cottrell, G.W., Tarr, M.J., 2003, Early lateralization and orientation tuning for face, word, and object processing in the visual cortex, *Neuroimage*, 20: 1609-24.
- Rousselet, G.A., Husk, J.S., Bennett, P.J., Sekuler, A.B., 2005, Spatial scaling factors explain eccentricity effects on face ERPs, *Journal of Vision*, 5: 755-63.
- Rousselet, G.A., Mace, M.J., Fabre-Thorpe, M., 2004, Spatiotemporal analyses of the N170 for human faces, animal faces and objects in natural scenes, *Neuroreport*, 15: 2607-11.
- Rovamo, J. et Raninen, A., 1988, Critical flicker frequency as a function of stimulus area and luminance at various eccentricities in human cone vision: a revision of Granit-Harper and Ferry-Porter laws, *Vision Research*, 28: 785-90.
- Rovamo, J., Virsu, V., Näsänen, R., 1978, Cortical magnification factor predicts the photopic contrast sensitivity of peripheral vision, *Nature*, 271: 54-6.
- Rovamo, J. et Virsu, V., 1979, An estimation and application of the human cortical magnification factor, *Experimental Brain Research*, 37: 495-510.
- Rovner, B.W. et Casten, R.J., 2002, Activity loss and depression in age-related macular degeneration, *The American Journal of Geriatric Psychiatry*, 10: 305-10.
- Rugg M.D., et Coles, M.G.H., 1995, The ERP and cognitive psychology: conceptual issues, in M.D. Rugg, M.G.H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of mind: Event-related brain potentials and cognition*, pp 27-39, Oxford, New York, Tokyo: Oxford academic press.
- Rush, A.J., 2007, The varied clinical presentations of major depressive disorder, *The Journal of Clinical Psychiatry*, 68 (8): 4-10.
- Russell, J.A., 1978, Evidence of convergent validity on the dimensions of affect, *Journal of Personality and Social Psychology*, 36: 1152-1168.
- Russell, J.A. et Carroll, J.M., 1999, On the bipolarity of positive and. negative affect, *Psychological Bulletin*, 125: 3-30.
- Sackeim, H.A., Greenberg, M.S., Weiman, A.L., Gur, R.C., Hungerbuhler, J.P., Geschwind, N., 1982, Hemispheric asymmetry in the expression of positive and negative emotions. Neurologic evidence, *Archives of Neurology*, 39: 210-8.
- Sagiv, N. et Bentin, S., 2001, Structural encoding of human and schematic faces: holistic and part-based processes, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13: 937-51.

- Sander, D., Grafman, J., Zalla, T., 2003, The human amygdala: an evolved system for relevance detection, *Reviews in the Neurosciences*, 14: 303-16.
- Sander, D., Grandjean, D., Scherer, K.R., 2005, A systems approach to appraisal mechanisms in emotion, *Neural Networks*, 18: 317-52.
- Santesso, D.L., Meuret, A.E., Hofmann, S.G., Mueller, E.M., Ratner, K.G., Roesch, E.B., Pizzagalli, D.A., 2008, Electrophysiological correlates of spatial orienting towards angry faces: A source localization study, *Neuropsychologia*, 46:1338–48.
- Sato, W. et Aoki, S., 2006, Right hemispheric dominance in processing of unconscious negative emotion, *Brain and Cognition*, 62: 261-6.
- Sato, W., Kochiyama, T., Yoshikawa, S., Matsumura, M., 2001, Emotional expression boosts early visual processing of the face: ERP recording and its decomposition by independent component analysis, *Neuroreport*, 12: 709-14.
- Sato, W., Kochiyama, T., Yoshikawa, S., Naito, E., Matsumura, M., 2004, Enhanced neural activity in response to dynamic facial expressions of emotion: an fMRI study, *Cognitive Brain Research*, 20: 81– 91.
- Scherer K.R., 1984, On the Nature and Function of Emotion: A Component Process Approach, in K.R. Scherer, P. Ekman, (Eds.), *Approaches to emotion*, Hillsdale, NJ: L. Erlbaum.
- Scherer, K.R., 2000, Emotions as episodes of subsystem synchronization driven by nonlinear appraisal processes, in M.D. Lewis, I. Granic (Eds.), *Emotion, development, and self-organization: Dynamic systems approaches to emotional development*, New York, Cambridge: Cambridge University Press.
- Scherer, K.R., Peper, M., 2001, Psychological theories of emotion and neuropsychological research, in F. Boller, J. Grafman (Eds.), *Handbook of Neuropsychology, Vol. 5, Emotional behavior and its disorders*, pp. 17-48, Amsterdam: Elsevier.
- Schneirla, T.C., 1959, An evolutionary and developmental theory of biphasic processes underlying approach and withdrawal, in M.R. Jones (Ed.), *Nebraska Symposium on motivation*, Vol. 7, pp. 1-42, Lincoln: University of Nebraska Press.
- Schiller, P.H., Logothetis, N.K., Charles, E.R., 1990, Functions of the colour-opponent and broad-band channels of the visual system, *Nature*, 343: 68–70.
- Schiller, P.H. et Malpeli, J.G., 1978, Functional specificity of lateral geniculate nucleus laminae of the rhesus monkey, *Journal of Neurophysiology*, 41: 788-97.
- Schirmer, A. et Kotz, S.A., 2003, ERP evidence for a sex-specific Stroop effect in emotional speech, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15: 1135-48.
- Schneeweiss, D.M. et Schnapf, J.L., 1995, Photovoltage of rods and cones in the macaque retina, *Science*, 268: 1053-8.
- Schneeweiss, D.M., et Schnapf, J.L., 1999, The photovoltage of macaque cone photoreceptors: adaptation, noise, and kinetics, *The Journal of Neuroscience*, 19: 1203-16.
- Schuchard, R.A. et Fletcher, D.C., 1994, Preferred retinal locus. A review with applications in low vision rehabilitation. *Low Vision and Vision Rehabilitation*, 7: 243–56.
- Schuchard, R.A., Naseer S., de Castro, K., 1999, Characteristics of AMD patients with low vision receiving visual rehabilitation, *Journal of Rehabilitation Research and Development*, 36: 294–302.
- Schupp, H.T., Cuthbert, B.N., Bradley, M.M., Cacioppo, J.T., Ito, T., Lang, P.J., 2000, Affective picture processing: the late positive potential is modulated by motivational relevance, *Psychophysiology*, 37: 257-61.
- Schupp, H.T., Flaisch, T., Stockburger, J., Junghofer, M., 2006, Emotion and attention: event-related brain potential studies, *Progress in Brain Research*, 156: 31-51.

- Schupp, H.T., Junghofer, M., Weike, A.I., Hamm, A.O., 2003a, Attention and emotion: an ERP analysis of facilitated emotional stimulus processing, *Neuroreport*, 14: 1107-10.
- Schupp, H.T., Junghofer, M., Weike, A.I., Hamm, A.O., 2003b, Emotional facilitation of sensory processing in the visual cortex, *Psychological Science*, 14: 7-13.
- Schupp, H.T., Öhman, A., Junghofer, M., Weike, A.I., Stockburger, J., Hamm, A.O., 2004, The Facilitated Processing of Threatening Faces: An ERP Analysis, *Emotion*, 4: 189–200.
- Schupp, H.T., Stockburger, J., Codispoti, M., Junghofer, M., Weike, A.I., Hamm, A.O., 2007, Selective visual attention to emotion, *Journal of Neuroscience*, 27: 1082-9.
- Schulze, M., 1866, Zur Anatomie und Physiologie der Retina, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 2: 175-286.
- Searcy, J.H. et Bartlett, J.C., 1996, Inversion and processing of component and spatial-relational information in faces, *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 22: 904-15.
- Seiple, W. et Holopigian, K., 1996, Outer-retina locus of increased flicker sensitivity of the peripheral retina, *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, image science, and vision*, 13: 658-66.
- Sereno, M.I., Dale, A.M., Reppas, J.B., Kwong, K.K., Belliveau, J.W., Brady, T.J., Rosen, B.R., Tootell, R.B., 1995, Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging, *Science*, 268: 889-93.
- Sergerie, K., Chochol, C., Armony, J.L., 2008, The role of the amygdala in emotional processing: a quantitative meta-analysis of functional neuroimaging studies, *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 32: 811-30.
- Shapley, R., Kaplan, E., Soodak, R., 1981, Spatial summation and contrast sensitivity of X and Y cells in the lateral geniculate nucleus of the macaque, *Nature*, 292: 543-45.
- Sharp, P.F., Manivannan, A., Xu, A., Forrester, J.V., 2004, The scanning laser ophthalmoscope—A review of its role in bioscience and medicine, *Physics in Medicine and Biology*, 49: 1085–96.
- Sherman, S.M. et Guillery, R.W., 1998, On the actions that one nerve cell can have on another: distinguishing « drivers » from « modulators », *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 95: 7121-26.
- Shi, C. et Davis, M., 2001, Visual pathways involved in fear conditioning measured with fear-potentiated startle: behavioral and anatomic studies, *Journal of Neuroscience*, 21: 9844-55.
- Silvert, L., Delplanque, S., Bouwalerh, H., Verpoort, C., Sequeira, H., 2004, Autonomic responding to aversive words without conscious valence discrimination, *International Journal of Psychophysiology*, 53: 135-45.
- Simpson, J.R., Ongur, D., Akbudak, E., Conturo, T.E., Ollinger, J.M., Snyder, A.Z., Gusnard, D.A., Raichle, M.E., 2000, The emotional modulation of cognitive processing: an fMRI study, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(2): 157-70.
- Simpson, H., 2007, Donuts and emotion: a new perspective in affective theories, *Journal of Springfield*, 1(1):1.
- Sincich, L.C. et Horton, J.C., 2005, The circuitry of V1 and V2: integration of color, form, and motion, *Annual Review of Neuroscience*, 28: 303-26.
- Singh, K.D., Smith, A.T., Greenlee, M.W., 2000, Spatiotemporal frequency and direction sensitivities of human visual areas measured using fMRI, *Neuroimage*, 12: 550-64.
- Skrandies, W., 1989, Data reduction of multichannel fields: global field power and principal component analysis, *Brain Topography*, 2: 73-80.
- Sloan, D.M. et Kornstein, S.G., 2003, Gender differences in depression and response to antidepressant treatment, *The Psychiatric clinics of North America*, 26: 581-94.
- Smith, N.K., Cacioppo, J.T., Larsen, J.T., Chartrand, T.L., 2003, May I have your attention, please: electrocortical responses to positive and negative stimuli, *Neuropsychologia*, 41: 171-83.

- Snowden, R.J. et Hess, R.F., 1992, Temporal frequency filters in the human peripheral visual field, *Vision Research*, 32: 61-72.
- Solomon, J.A. et Sperling, G., 1995, 1st- and 2nd-order motion and texture resolution in central and peripheral vision, *Vision Research*, 35: 59-64.
- Solomon, S.G. et Lennie, P., 2007, The machinery of colour vision, *Nature Reviews. Neuroscience*, 8: 276-86.
- Sowden, P.T. et Schyns, P.G., 2006, Channel surfing in the visual brain, *Trends in Cognitive Sciences*, 10: 538-45.
- Spencer, K.M., Dien, J., Donchin, E., 1999, A componential analysis of the ERP elicited by novel events using a dense electrode array, *Psychophysiology*, 36: 409-14.
- Spencer, K.M., Dien, J., Donchin, E., 2001, Spatiotemporal analysis of the late ERP responses to deviant stimuli, *Psychophysiology*, 38: 343-58.
- Sprengelmeyer, R. et Jentzsch, I., 2006, Event related potentials and the perception of intensity in facial expressions, *Neuropsychologia*, 44: 2899-906.
- Stark, R., Zimmermann, M., Kagerer, S., Schienle, A., Walter, B., Weygandt, M., Vaitl, D., 2007, Hemodynamic brain correlates of disgust and fear ratings, *Neuroimage*, 37: 663-73.
- Steinberg, R.H., Fisher, S.K., Anderson, D.H., 1980, Disc morphogenesis in vertebrate photoreceptors, *The Journal of Comparative Neurology*, 190: 501-8.
- Stekelenburg, J.J. et de Gelder, B., 2004, The neural correlates of perceiving human bodies: an ERP study on the body-inversion effect, *Neuroreport*, 15: 777-80.
- Stephen, J.M., Aine, C.J., Christner, R.F., Ranken, D., Huang, M., Best, E., 2002, Central versus peripheral visual field stimulation results in timing differences in dorsal stream sources as measured with MEG, *Vision Research*, 42: 3059-74.
- Stephen, J.M., Ranken, D., Aine, C.J., 2006, Frequency-following and connectivity of different visual areas in response to contrast-reversal stimulation, *Brain Topography*, 18: 257-72.
- Stepniewska, I., 2003, The pulvinar complex, in J.H. Kaas, C.E. Collins (Eds.), *The Primate Visual System*, pp. 53–80, Boca Raton: CRC Press.
- Sterling, P., Freed, A.M., Smith, R.G., 1988, Architecture of the rod and cone circuits to the On-beta ganglion cell, *Journal of Neuroscience*, 8:623-42.
- Sterling, P., 2004, How retinal circuits optimize the transfer of visual information, in L. Chalupa, J.S. Werner (Eds.), *The Visual Neurosciences*, pp. 234-59, Cambridge, MA: MIT Press.
- Stockman, A. et Sharpe, L.T., 2006, Into the twilight zone: the complexities of mesopic vision and luminous efficiency, *Ophthalmic & Physiological Optics*, 26: 225-39.
- Stolarova, M., Keil, A., Moratti, S., 2006, Modulation of the C1 visual event-related component by conditioned stimuli: evidence for sensory plasticity in early affective perception, *Cerebral Cortex*, 16: 876-87.
- Stone, J., 1983, *Parallel processing in the visual system: the classification of retinal ganglion cells and its impact on the neurobiology of vision*, pp. 83-108, New York: Plenum Press.
- Streit, M., Dammers, J., Simsek-Kraues, S., Brinkmeyer, J., Wolwer, W., Ioannides, A., 2003, Time course of regional brain activations during facial emotion recognition in humans, *Neuroscience Letters*, 342: 101-4.
- Strettoi, E. et Masland, R.H., 1995, The organization of the inner nuclear layer of the rabbit retina, *Journal of Neuroscience*, 15: 875-88.
- Sturm, W.A., Desimone, A., Krause, B.J., Specht, K., Hesselmann, V., Radermacher, I., Herzog, H., Tellmann, L., Muller-Gartner, H.W., Willmes, K., 1999, Functional anatomy of intrinsic alertness : evidence for a fronto-parietal-thalamic-brainstem network in the right hemisphere, *Neuropsychologia*, 37: 797-805.

- Sutton, S., Braren, M., Zubin, J., John, E.R., 1965, Evoked-potential correlates of stimulus uncertainty, *Science*, 150: 1187-8.
- Sutton, S., Tueting, P., Zubin, J., John, E.R., 1967, Information delivery and the sensory evoked potential, *Science*, 155: 1436-9.
- Sutton, S.K., Davidson, R.J., Donzella, B., Irwin, W., Dotti, D.A., 1997, Manipulating affective state using extended picture presentations, *Psychophysiology*, 34: 217-26.
- Szmajda, B.A., Buzas, P., Fitzgibbon, T., Martin, P.R., 2006, Geniculocortical relay of blue-off signals in the primate visual system, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 19512-7.
- Szmajda, B.A., Grunert, U., Martin, P.R., 2008, Retinal ganglion cell inputs to the koniocellular pathway, *The Journal of Comparative Neurology*, 510: 251-68.
- Tanaka, K., 1997, Columnar organization in the inferotemporal cortex, in *Cerebral Cortex, vol. 12, Extrastriate Cortex in Primates*, K.S. Rocheland, J.H.Kaas, A.Peters (Eds.), pp. 469-95, New York : Plenum Press.
- Taylor, S.F., Liberzon, I., Koeppe, R.A., 2000, The effect of graded aversive stimuli on limbic and visual activation, *Neuropsychologia*, 38: 1415-25.
- Taylor, M.J., 2002, Non-spatial attentional effects on P1, *Clinical neurophysiology*, 113: 1903-8.
- Taylor, M.J., Edmonds, G.E., McCarthy, G., Allison, T., 2001, Eyes first! Eye processing develops before face processing in children, *Neuroreport*, 12: 1671-6.
- Taylor, J.G. et Fragopanagos, N.F., 2005, The interaction of attention and emotion, *Neural Networks*, 18: 353-69.
- Thayer, J.F. et Johnsen, B.H., 2000, Sex differences in judgement of facial affect: a multivariate analysis of recognition errors, *Scandinavian Journal of Psychology*, 41: 243-6.
- Thielscher, A. et Pessoa, L., 2007, Neural correlates of perceptual choice and decision making during fear-disgust discrimination, *Journal of Neuroscience*, 27: 2908-17.
- Thorpe, S.J., Gegenfurtner, K.R., Fabre-Thorpe, M., Bulthoff, H.H., 2001, Detection of animals in natural images using far peripheral vision, *The European Journal of Neuroscience*, 14: 869-76.
- Tiejun, L. et Dezhong, Y., 2006, Removal of the ocular artifacts from EEG data using a cascaded spatio-temporal processing, *Computer methods and programs in biomedicine*, 83: 95-103.
- Tipples, J., Atkinson, A.P., Young, A.W., 2002, The Eyebrow Frown: A Salient Social Signal, *Emotion*, 2: 288-96.
- Tomkins, S. S., 1962, *Affect, imagery, consciousness*, Vol. 1, Berlin: Springer.
- Tomkins, S. S., 1963, *Affect, imagery, consciousness*, Vol. 2, Berlin: Springer.
- Tootell, R.B.H., Reppas, J.B., Kwong, K.K., Malach, R., Born, R.T., Brady, T.J., Rosen, B.R., Belliveau, J.W., 1995, Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging, *Journal of Neuroscience*, 15: 3215-30.
- Tootell, R.B.H., Switkes, E., Silverman, M.S., Hamilton, S.L., 1988, Functional anatomy of macaque striate cortex. II. Retinotopic organization, *Journal of Neuroscience*, 8: 1531-68.
- Tottenham, N., Tanaka, J., Leon, A.C., McCarry, T., Nurse, M., Hare, T.A., Marcus, D.J., Westerlund, A., Casey, B.J., Nelson, C.A., 2002, The NimStim set of facial expressions: judgments from untrained research participants. *Psychiatry Research*.
- Trauzettel-Klosinski, S. et Tornow, R.P., 1996, Fixation behavior and reading ability in macular scotoma, *Neuro-Ophthalmology*, 16: 241-253.
- Trippe, R.H., Hewig, J., Heydel, C., Hecht, H., Miltner, W.H., 2007, Attentional Blink to emotional and threatening pictures in spider phobics: electrophysiology and behavior, *Brain Research*, 1148: 149-60.

- Tucker, D.M., 1981, Lateral brain function, emotion, and conceptualization, *Psychological Bulletin*, 89: 19-46.
- Tyler, C.W., 1985, Analysis of visual modulation sensitivity. II. Peripheral retina and the role of photoreceptor dimensions, *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, image science, and vision*, 2: 393-8.
- Ungerleider, L.G. et Mishkin, M., 1982, Two cortical visual systems, in D. J. Ingle, M. A. Goodale, et R. J. W. Mansfield (Eds.), *Analysis of Visual Behavior*, pp. 549-86, Cambridge, Mass.: The MIT Press.
- Ungerleider, L.G. et Desimone, R., 1986, Cortical connections of visual area MT in the macaque, *The Journal of Comparative Neurology*, 248: 190-222.
- Ungerleider, L.G. et Haxby, J.V., 1994, 'What' and 'where' in the human brain, *Current Opinion in Neurobiology*, 4: 157-65.
- Ungerleider, L.G. et Pasternak, T., 2004, Ventral and dorsal cortical processing streams, in L. Chalupa, J.S. Werner (Eds.), *The Visual Neurosciences*, pp. 541-62, Cambridge: MIT Press.
- Van Boxtel, G.J.M., 1998, Computational and statistical methods for analyzing event-related potential data, *Behavior Research Methods, Instrumentation, and Computers*, 30: 87-102.
- Van Essen, D.C., Anderson, C., Felleman, D., 1992, Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective, *Science*, 225: 419-23.
- Van Essen, D.C., Newsome, W.T., Maunsell, J.R.H., 1984, The visual field representation in striate cortex of the macaque monkey : asymmetries, anisotropies and individual variability, *Vision Research*, 24: 429-48.
- Van Strien, J.W. et Van Beek, S., 2000, Ratings of emotion in laterally presented faces: sex and handedness effects, *Brain and Cognition*, 44: 645-52.
- Van Veen, V. et Carter, C.S., 2002, The timing of action-monitoring processes in the anterior cingulate cortex, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14: 593-602.
- Vaney, D.I., 1994, Patterns of neuronal coupling in the retina, *Progress in Retinal and Eye Research*, 13: 301-55.
- Vimal, R.L., 2002, Spatial frequency discrimination: a comparison of achromatic and chromatic conditions, *Vision Research*, 42: 599-611.
- Virsu, V., Lee, B.B., Creutzfeld, O.D., 1987, Mesopic spectral responses and the Purkinje shift of macaque lateral geniculate nucleus cells, *Vision Research*, 27:191-200.
- Vogel, E.K. et Luck, S.J., 2000, The visual N1 component as an index of a discrimination process, *Psychophysiology*, 37: 190-203.
- Vuilleumier, P., 2005, How brains beware: neural mechanisms of emotional attention, *Trends in Cognitive Sciences*, 9: 585-94.
- Vuilleumier, P., Armony, J.L., Driver, J., Dolan, R.J., 2001, Effects of attention and emotion on face processing in the human brain: an event-related fMRI study, *Neuron*, 30: 829-41.
- Vuilleumier, P., Armony, J.L., Clarke, K., Husain, M., Driver, J., Dolan, R.J., 2002, Neural response to emotional faces with and without awareness: event-related fMRI in a parietal patient with visual extinction and spatial neglect, *Neuropsychologia*, 40: 2156-66.
- Vuilleumier, P., Armony, J.L., Driver, J., Dolan, R.J., 2003, Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions, *Nature Neuroscience*, 6: 624-31.
- Vuilleumier, P. et Pourtois, G., 2007, Distributed and interactive brain mechanisms during emotion face perception: evidence from functional neuroimaging, *Neuropsychologia*, 45: 174-94.
- Vuilleumier, P., Richardson, M.P., Armony, J.L., Driver, J., Dolan, R.J., 2004, Distant influences of amygdala lesion on visual cortical activation during emotional face processing, *Nature Neuroscience*, 7: 1271-8.

- Vuilleumier, P. et Schwartz, S., 2001a, Emotional facial expressions capture attention, *Neurology*, 56 : 153-8.
- Vuilleumier, P. et Schwartz, S., 2001b, Beware and be aware: capture of spatial attention by fear-related stimuli in neglect, *Neuroreport*, 12: 1119-22.
- Wada, Y. et Yamamoto, T., 2001, Selective impairment of facial recognition due to a haematoma restricted to the right fusiform and lateral occipital region, *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 71: 254-7.
- Wald, G., 1945, Human vision and spectrum, *Science*, 101: 653-58.
- Wässle, H., Grunert, U., Rohrenbeck, J., Boycott, B.B., 1990, Retinal ganglion cell density and cortical magnification factor in the primate, *Vision Research*, 30: 1897-911.
- Wässle, H., 2004, Parallel processing in the mammalian retina, *Nature Reviews. Neuroscience*, 5: 747-57.
- Wastell, D.G., 1981, On the correlated nature of evoked brain activity: biophysical and statistical considerations, *Biological Psychology*, 13: 51-69.
- Watanabe, S., Kakigi, R., Koyama, S., Kirino, E., 1999a, Human face perception traced by magneto- and electroencephalography, *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 8: 125-42.
- Watanabe, S., Kakigi, R., Koyama, S., Kirino, E., 1999b, It takes longer to recognize the eyes than the whole face in humans, *Neuroreport*, 10: 2193-8.
- Watson, J.G.D., Myers, R., Frackowiak, R.S.J., Hajnal, J.V., Wood, R.P., Mazziotta, J.C., Shipp, S., Zeki, S., 1993, Area V5 of the human brain : evidence from a combined study using positron emission tomography and magnetic resonance imaging, *Cerebral Cortex*, 3: 37-94.
- Waugh, S.J. et Hess, R.F., 1994, Suprathreshold temporal-frequency discrimination in the fovea and the periphery, *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, image science, and vision*, 11: 1199-212.
- Webster, M.J., Bachevalier, J., Ungerleider, L.G., 1993, Subcortical connections of inferior temporal areas TE and TEO in macaque monkeys, *The Journal of Comparative Neurology*, 335: 73-91.
- Wehrle, T., Kaiser, S., Schmidt, S., Scherer, K.R., 2000, Studying the dynamics of emotional expression using synthesized facial muscle movements, *Journal of Personality and Social Psychology*, 78: 105-19.
- Whalen, P.J., Kagan, J., Cook, R.G., Davis, F.C., Kim, H., Polis, S., McLaren, D.G., Somerville, L.H., McLean, A.A., Maxwell, J.S., Johnstone, T., 2004, Human amygdala responsivity to masked fearful eye whites, *Science*, 306: 2061.
- Whalen, P.J., Rauch, S.L., Etcoff, N.L., McInerney, S.C., Lee, M.B., Jenike, M.A., 1998, Masked presentations of emotional facial expressions modulate amygdala activity without explicit knowledge, *Journal of Neuroscience*, 18: 411-8.
- Wheatstone, C., 1838, On some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 128: 371-394.
- Whittingstall, K., Stroink, G., Schmidt, M., 2007, Evaluating the spatial relationship of event-related potential and functional MRI sources in the primary visual cortex, *Human Brain Mapping*, 28: 134-42.
- Wiesel, T.N. et Hubel, D.H., 1966, Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey, *Journal of Neurophysiology*, 29: 1115-56.
- Williams, M.A. et Mattingley, J.B., 2004, Unconscious perception of non-threatening facial emotion in parietal extinction, *Experimental Brain Research*, 154: 403-6.
- Williams, M.A., Morris, A.P., McGlone, F., Abbott, D.F., Mattingley, J.B., 2004, Amygdala responses to fearful and happy facial expressions under conditions of binocular suppression, *Journal of Neuroscience*, 24: 2898-904.
- Williams, M.A., Moss, S. A., Bradshaw, J. L., Mattingley, J. B., 2005, Look at me, I'm smiling: Visual search for threatening and nonthreatening facial expressions, *Visual Cognition*, 12: 29-50.



- Williams, R.A., Brody, B.L., Thomas, R.G., Kaplan, R.M., Brown, S.I., 1998, The psychosocial impact of macular degeneration, *Archives of Ophthalmology*, 116: 514-20.
- Winston, J.S., Vuilleumier, P., Dolan, R.J., 2003, Effects of low-spatial frequency components of fearful faces on fusiform cortex activity, *Current Biology*, 13: 1824-9.
- Wood, C.C. et McCarthy, G., 1984, Principal component analysis of event-related potentials: simulation studies demonstrate misallocation of variance across components, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 59: 249-60.
- Wrase, J., Klein, S., Gruesser, S.M., Hermann, D., Flor, H., Mann, K., Braus, D.F., Heinz, A., 2003, Gender differences in the processing of standardized emotional visual stimuli in humans: a functional magnetic resonance imaging study, *Neuroscience Letters*, 348: 41– 45.
- Wright, M.J., 1987, Spatiotemporal properties of grating motion detection in the center and the periphery of the visual field, *Journal of the Optical Society of America. A , Optics, image science, and vision*, 4: 1627-33.
- Wright, M.J. et Ikeda, H., 1974, Processing of spatial and temporal information in the visual system, in F.O. Schmitt, F.G. Worden (Eds.), *The Neurosciences* (Third Study Program), pp. 115-22, Cambridge: MIT Press.
- Wright, C.I., Fischer, H., Whalen, P.J., McInerney, S.C., Shin, L.M., Rauch, S.L., 2001, Differential prefrontal cortex and amygdala habituation to repeatedly presented emotional stimuli, *Neuroreport*, 12: 379-83.
- Yovel, G., Levy, J., Grabowecky, M., Paller, K.A., 2003, Neural correlates of the left-visual-field superiority in face perception appear at multiple stages of face processing, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15: 462-74.
- Zald, D.H., 2003, The human amygdala and the emotional evaluation of sensory stimuli, *Brain Research. Brain Research Reviews*, 41: 88-123.
- Zeki, S., 1980, A direct projection from area V1 to area V3A of rhesus monkey visual cortex, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 207: 499-506.
- Zeki, S.M. et Shipp, S., 1987, Functional segregation within area V2 of macaque monkey visual cortex, in *Seeing contour and color*, J.J. Kulikowski, C.M. Dickinson, and I.J. Murray (Eds.), pp.120-124, Oxford : Pergamon Press.

