



HAL
open science

Émotion et espace visuel : approches neuromagnétique, neurosomatique et comportementale

Fabien d'Hondt

► **To cite this version:**

Fabien d'Hondt. Émotion et espace visuel : approches neuromagnétique, neurosomatique et comportementale. Médecine humaine et pathologie. Université du Droit et de la Santé - Lille II, 2011. Français. NNT : 2011LIL2S028 . tel-00762808

HAL Id: tel-00762808

<https://theses.hal.science/tel-00762808>

Submitted on 8 Dec 2012

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.

UNIVERSITÉ LILLE – NORD DE FRANCE

ÉCOLE DOCTORALE BIOLOGIE & SANTÉ

THÈSE

ÉMOTION ET ESPACE VISUEL

Approches neuromagnétique, neurosomatique et comportementale

FABIEN D'HONDT

Thèse soutenue publiquement le 20 septembre 2011 en vue de l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ EN NEUROSCIENCES COGNITIVES

devant la Commission d'Examen:

Pr. Maryse LASSONDE	Université de Montréal, Québec, Canada	Rapporteure
Dr. Salvatore CAMPANELLA	Université Libre de Bruxelles, Belgique	Rapporteur
Pr. Hugo CRITCHLEY	University of Sussex, Royaume-Uni	Examineur
Pr. Franco LEPORE	Université de Montréal, Québec, Canada	Examineur
Pr. Pierre THOMAS	Université Lille – Nord de France	Examineur
Pr. Henrique SEQUEIRA	Université Lille – Nord de France	Directeur

Remerciements

Aux Professeurs Hugo Critchley, Salvatore Campanella et Pierre Thomas,

Je vous remercie de l'honneur que vous m'avez fait en acceptant d'évaluer ce travail de thèse. Je tiens à vous témoigner de ma reconnaissance et de mon profond respect.

Aux Professeurs Maryse Lasseonde et Franco Lepore,

Je vous suis infiniment reconnaissant de votre participation à l'évaluation de ce travail de thèse. Je vous témoigne également toute ma gratitude pour votre chaleureux accueil à Montréal lors de mes différents séjours. C'est pour moi un véritable honneur de vous connaître et d'avoir pu évoluer à vos côtés.

Au Professeur Henrique Sequeira,

Je vous remercie d'avoir accepté de diriger ce travail de thèse, dans la continuité de notre collaboration qui avait débuté lors de ma troisième année de licence. Nos échanges riches et passionnants ainsi que votre soutien permanent ont contribué à me faire persévérer dans la voie de la recherche. Merci pour votre disponibilité, votre bienveillance et vos conseils avisés.

Au Docteur Jacques Honoré,

Veuillez trouver ici le témoignage de mes plus sincères remerciements pour votre contribution à l'aboutissement de ce travail, ainsi que pour les échanges fructueux que nous avons pu entretenir au cours de ces années passées au laboratoire.

Au Docteur Olivier Collignon,

Je te suis infiniment reconnaissant de ton soutien enthousiaste lors de mes séjours au CERNEC à Montréal. Ta grande rigueur scientifique a été pour moi un exemple à suivre, mais c'est avant tout pour ton amitié que je tiens à te remercier.

Aux Docteurs Renaud Jardri et Delphine Pins,

Merci pour votre soutien amical, vos conseils, et tous ces moments passés ensemble.

À mes collègues du Laboratoire de Neurosciences Fonctionnelles & Pathologies de Lille,

Muriel Boucart, Anny Wartel, Christine Moroni, Cédric Bonnet, Pascal Desprez, Sébastien Szafrarczyk, Céline Delerue, Giovanna Bubbico, Thaddée Thierny, Julien

Delannoy, Alexandre Williot, Erika Verbrakel, Tatiana Komurkiewicz, Julien Mailly, Morgane Demeulemeester, Olivier Cottencin, Dewi Guardia, Maxime Bubrowszky, Benjamin Rolland, Ali Amad, ainsi qu'à tous les autres...

À mes collègues du Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition à Montréal

Maria Van Der Knaap, Stéphane Denis, Ping H. Lam, Nathalie Bouloutte, Manon Robert, Stéphane Grimault, Louis de Beaumont, Sébastien Tremblay, Julie Bolduc-Teasdale, Patrice Voss, Johannes Frasnelli, Laura Lefèvre, Valérie La Buissonnière Ariza, Giulia Dormal, Sarah Tremblay, ainsi qu'à tous les autres...

À tous les participants aux études expérimentales de ce travail de thèse.

À mes amis, récents ou plus anciens...

Marc D'Haussy, Claire Guffroy, Pierre Maurage, Pierre Orban, Geneviève Albouy, Daniel Adrover, Mandy Rossignol, David Gagnon, Alexis Robaye, Vincent Vangelder, Charles Gaudfroy, William Vandamme, Matthieu Deprieck, Jérémie Vandebunder, Jérôme Steen, Clément Lovera, Yannick Delater, Gautier Desbonnets, Robin Ranjore, Steve Buniet, Simon Rigoulot, Maxime Taisne, ainsi qu'à tous les autres...

À ma belle-famille,

François, Armelle, Lucie et Loulou, Marie, ainsi qu'à tous les autres...

À mes oncles, tantes, cousins, cousines.

À ma filleule Méline.

À mes parents, à mes grands-parents,

Pour votre amour inconditionnel et votre soutien permanent.

À Mathilde,

Pour ton amour, ta tendresse, ta présence à mes côtés au quotidien, ta patience, ton soutien constant, tes conseils avisés, tes premiers secours...

Ce travail de thèse est dédié à la mémoire de Laurent Plaetevoet.

Table des matières

PRÉAMBULE	9
------------------	----------

PARTIE THÉORIQUE	11
-------------------------	-----------

I - LA PERCEPTION VISUELLE	13
-----------------------------------	-----------

1. ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE DU SYSTÈME VISUEL	13
---	-----------

1.1. LE CODAGE RÉTINIEN	13
-------------------------	----

1.1.1. Morphologie	13
--------------------	----

1.1.2. Organisation cellulaire de la rétine	14
---	----

1.2. LES RELAIS THALAMIQUES	19
-----------------------------	----

1.2.1. Le corps genouillé latéral (CGL)	19
---	----

1.2.2. Le pulvinar	20
--------------------	----

1.3. L'ARCHITECTURE NEURO-FONCTIONNELLE DU CORTEX VISUEL	22
--	----

1.3.1. L'aire visuelle primaire (V1)	23
--------------------------------------	----

1.3.2. Les aires visuelles extra-striées	24
--	----

1.3.3. La représentation rétinotopique du champ visuel	24
--	----

1.3.4. Voies dorsale et ventrale	26
----------------------------------	----

2. MODÈLES DE LA PERCEPTION VISUELLE	29
---	-----------

2.1. TRAITEMENTS VISUELS ASCENDANTS ET DESCENDANTS	29
--	----

2.2. L'ANALYSE FRÉQUENTIELLE DE L'IMAGE	31
---	----

2.2.1. Les canaux fréquentiels	32
--------------------------------	----

2.2.2. Précédence et interférence globales	32
--	----

2.2.3. Fréquences spatiales et sélection attentionnelle	34
---	----

2.3. LA RECONNAISSANCE DES SCÈNES VISUELLES	35
---	----

2.3.1. L'approche "coarse-to-fine" (CtF)	35
--	----

2.3.2. Les modèles prédictifs	39
II - LE CODAGE ÉMOTIONNEL	43
<hr/>	
1. LE CONCEPT D'ÉMOTION	43
1.1. LA PROPOSITION DE DAMASIO	45
1.2. LES MODÈLES DIMENSIONNELS	46
2. LES BASES NEUROSOMATIQUES DE L'ÉMOTION	47
2.1. LE CERVEAU	47
2.1.1. Généralités	47
2.1.2. Le système affectif antérieur	49
2.1.3. Codage hémisphérique	62
2.2. LE CORPS	67
2.2.1. Le système nerveux végétatif (SNV)	67
2.2.2. Corrélats neurovégétatifs de l'émotion	69
III – UN CODAGE ÉMOTIONNEL DE L'ESPACE VISUEL?	73
<hr/>	
1. L'IMPACT MULTIDIMENSIONNEL DE L'INFORMATION ÉMOTIONNELLE	74
2. ÉMOTION ET ORIENTATION DU COMPORTEMENT	78
2.1. ÉMOTION ET CAPTURE ATTENTIONNELLE	78
2.2. ÉMOTION ET FRÉQUENCES SPATIALES	82
2.3. LES VOIES VISUELLES DE L'ÉMOTION	85
2.3.1. Amygdale et voie visuelle rétino-tectale	86
2.3.2. Voies corticales et prédiction affective	88

3. LE CODAGE ÉMOTIONNEL DE L'ESPACE VISUEL	94
3.1. VISION CENTRALE ET PÉRIPHÉRIQUE	94
3.2. ÉMOTION ET VISION PÉRIPHÉRIQUE	97
3.3. DES DIFFÉRENCES INTERINDIVIDUELLES?	102
3.3.1. L'anxiété	102
3.3.2. Comorbidité anxiété/dépression	107

IV - SYNTHÈSE THÉORIQUE ET OBJECTIFS EXPÉRIMENTAUX	111
---	------------

1. SYNTHÈSE DE LA PARTIE THÉORIQUE	111
---	------------

2. OBJECTIFS EXPÉRIMENTAUX	112
-----------------------------------	------------

PARTIE EXPÉRIMENTALE	115
-----------------------------	------------

V – Early brain-body impact of emotional arousal	117
---	------------

VI – Hemispherical coding of emotion: brain-body correlates	137
--	------------

VII – Peripherally emotional saliency and attentional capture: MEG and behavioral correlates	159
---	------------

VIII – Emotional salience processing in anxious and mixed anxious-depressed individuals	179
--	------------

1. RÉSUMÉ DES PRINCIPAUX RÉSULTATS	195
2. DISCUSSION	197
2.1. APPROCHE NEUROSOMATIQUE DU CODAGE ÉMOTIONNEL	197
2.1.1. Dimensions émotionnelles et codage hémisphérique	197
2.1.2. Impact somatique des émotions	200
2.2. CODAGE ÉMOTIONNEL EN VISION PÉRIPHÉRIQUE ET PRÉDICTION AFFECTIVE	205
2.3. CODAGE ÉMOTIONNEL DE L'ESPACE VISUEL ET DIFFÉRENCES INTERINDIVIDUELLES	208
3. PERSPECTIVES EN PSYCHOPATHOLOGIE: APPLICATION À L'ÉTUDE DES TROUBLES ANXIEUX	210
3.1. CORRÉLATS CÉRÉBRAUX	211
3.2. CORRÉLATS SOMATIQUES	212
3.3. ANXIÉTÉ ET COMORBIDITÉ DÉPRESSIVE	213
3.4. PERSPECTIVES EXPÉRIMENTALES	214
4. CONCLUSION GÉNÉRALE	216
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	219

Préambule

Les recherches les plus récentes en Neurosciences Affectives apportent des arguments convaincants en faveur du rôle des émotions dans la régulation de nombreux processus sensorimoteurs et cognitifs ayant un fort impact sur la santé mentale et physique. Ces avancées novatrices tentent ainsi d'effacer les frontières, pour l'essentiel artificielles, entre traitements perceptifs, cognitifs et émotionnels d'une part, et l'esprit et le corps d'autre part. Dans ce contexte, plusieurs auteurs s'accordent pour affirmer que la coloration affective des informations visuelles serait un déterminant essentiel dans les interactions entre le cerveau et le corps, favorisant ainsi des ajustements neurophysiologiques et comportementaux majeurs. Le travail de cette Thèse s'inscrit dans le cadre de cette approche.

Au cours de la partie théorique, nous examinons la littérature faisant état des connaissances actuelles sur l'anatomie et la physiologie du système visuel, ainsi que les théories les plus heuristiques qui relient avantageusement ces données neurophysiologiques aux états émotionnels. La perception y est considérée comme un processus proactif, basé sur une impression rapide et grossière d'un stimulus visuel qui guiderait ensuite l'analyse fine et détaillée des informations visuelles. En parallèle, la valeur affective des stimuli semble moduler le traitement visuel dès les étapes initiales de la perception et capter de manière préférentielle nos ressources attentionnelles. Par ailleurs, des résultats récents, montrant que la saillance émotionnelle persiste en vision périphérique, sont également analysés. Enfin, la mise en évidence d'une implication différentielle des hémisphères cérébraux dans la vision et les émotions suggère que l'impact émotionnel des stimulations visuelles pourrait différer selon l'hémichamp stimulé, mais aussi en fonction de différences interindividuelles, en termes d'anxiété notamment, associée ou non à une tendance dépressive. À partir de cette revue de la littérature, il ressort que les émotions constituent une véritable interface entre l'esprit et le corps, et orienteraient le comportement en modulant les représentations de l'environnement visuel.

Dans la partie expérimentale, nous analysons une série d'expériences utilisant des méthodes neuromagnétiques, neurosomatiques et comportementales, présentées sous la forme de quatre articles scientifiques rédigés en anglais et publiés, soumis, ou en cours de soumission à des revues internationales. Dans un premier temps, nous avons exploré l'impact

cérébral, corporel et subjectif de l'information émotionnelle en associant l'enregistrement concomitant de signaux magnétiques cérébraux, par l'utilisation d'une méthode fonctionnelle permettant une analyse spatio-temporelle fine de l'activité cérébrale, la magnétoencéphalographie (MEG), et de l'activité électrodermale, marqueur neurovégétatif robuste de l'activation émotionnelle. Ces enregistrements avaient lieu lors de la projection de scènes naturelles, en vision centrale (**étude 1**), puis en vision périphérique (**étude 2**). Dans un second temps, nous avons associé la MEG à une procédure comportementale; cette association visait à identifier des effets d'interférence éventuels, induits par les stimulations émotionnelles périphériques, sur le codage neurocomportemental d'informations projetées au centre du champ visuel (**étude 3**). Au niveau comportemental, nous avons alors cherché à explorer la modulation d'un probable biais émotionnel en fonction de différences interindividuelles, ayant trait à l'anxiété et à une tendance dépressive associée (**étude 4**).

Les recherches présentées dans cette Thèse, conduites sur la base d'une association originale et intégrée de méthodologies et techniques, ont permis d'obtenir des résultats encourageants et novateurs, discutés dans le dernier chapitre. Leur discussion renforce la poursuite d'une approche intégrée du codage émotionnel de l'espace visuel et permet d'envisager des perspectives nouvelles sur la compréhension des mécanismes et troubles affectifs, enjeu majeur de la santé mentale et de ses conséquences somatiques.



PARTIE THÉORIQUE

CHAPITRE I

La perception visuelle

La perception visuelle, en favorisant la détection des stimuli pertinents d'un point de vue biologique, a acquis un rôle stratégique dans la mise en œuvre de comportements adaptés et constitue ainsi un atout majeur dans la survie et le bien-être. Au cours de ce chapitre, nous décrirons succinctement les caractéristiques anatomiques et physiologiques du système visuel. Nous verrons que les capacités perceptives visuelles sont contraintes par les propriétés histologiques de la rétine, structure constituée de différents types de cellules photoréceptrices et première interface avec le monde visuel. Aussi, bien que les étapes précoces de traitement de l'information concernant la lumière soient bien connues, son codage cérébral demeure moins bien compris. Néanmoins, des modèles récents intègrent avantageusement ces données neurophysiologiques afin d'expliquer les processus perceptifs impliqués dans la reconnaissance visuelle.

1. ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE DU SYSTÈME VISUEL

1.1. Le codage rétinien

1.1.1. Morphologie

Les étapes initiales de ce processus complexe qu'est la vision comprennent la transmission et la réfraction de la lumière par l'optique de l'œil, la transduction de l'énergie lumineuse ou photons en signaux électriques par les photorécepteurs, et l'intégration de ces signaux grâce aux interactions synaptiques des circuits neuronaux de la rétine (figure I.1.; Purves et al., 2001). La rétine, fine couche de tissu nerveux (100 à 250 μm) qui tapisse la paroi interne du globe oculaire (Sterling, 2004; Wandell, 1995), est la seule structure de l'œil contenant des neurones sensibles à la lumière et capables de transmettre les signaux visuels aux centres encéphaliques par l'intermédiaire du nerf optique. La rétine comporte un épithélium pigmentaire externe, contigu à la choroïde, assurant la capture de la lumière, la nutrition des structures rétinienne et l'élimination des déchets provenant des réactions biologiques qui s'y déroulent. Morphologiquement, sa partie la plus épaisse est située en son

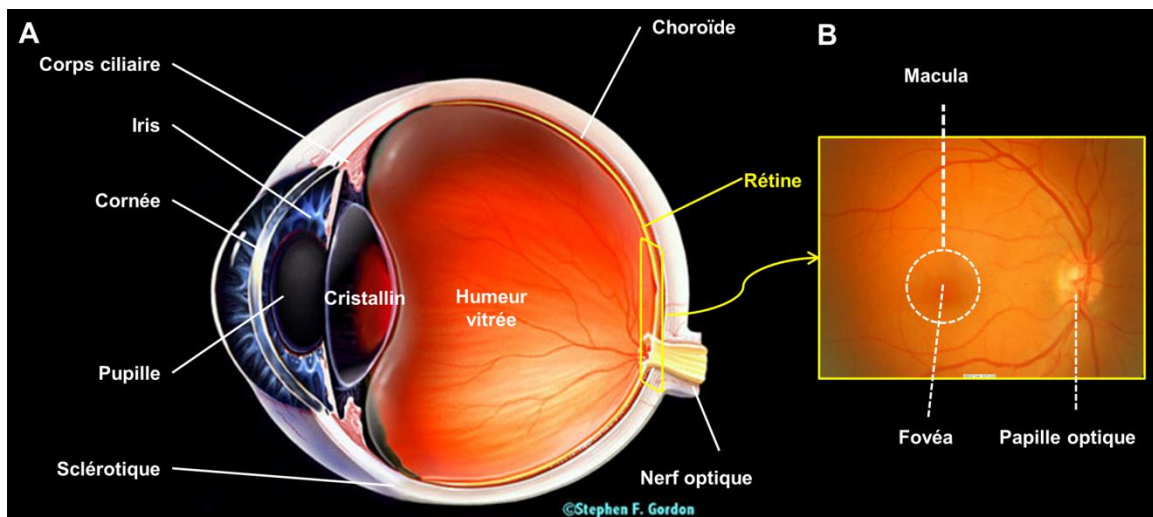


Figure I.1. (A) Description anatomique de l'œil. (B) Photographie de fonds d'œil. Figure modifiée d'après Kolb (1995).

centre et est appelée "macula" (Buser & Imbert, 1987), tâche sombre située à proximité de la papille optique, origine du nerf optique. Au niveau de la macula, on distingue notamment la fovéa, une dépression rétinienne fine et circulaire couvrant les 2° centraux (Drasdo & Fowler, 1974; Wandell, 1995).

1.1.2. Organisation cellulaire de la rétine

La rétine comporte cinq types de neurones : les photorécepteurs, les cellules bipolaires, les cellules ganglionnaires, les cellules horizontales et les cellules amacrines (Purves et al., 2001). Leurs corps cellulaires sont situés dans les couches granulaires externe et interne, et des cellules ganglionnaires; leurs prolongements et contacts synaptiques forment les couches plexiformes externe et interne (figure I.2.).

Les photorécepteurs

Les photorécepteurs permettent la transformation du signal lumineux en information nerveuse. Il en existe deux types, les cônes et les bâtonnets, qui se distinguent par leur forme, dont ils tirent leur nom, le type de pigment photosensible qu'ils contiennent, leur distribution dans la rétine, et l'organisation de leurs connexions synaptiques.

➤ *Morphologie générale*

Le segment externe des photorécepteurs, localisé de manière adjacente à l'épithélium pigmentaire, est composé de disques membraneux chargés de pigments photosensibles (figure I.3.), qui contiennent une protéine transmembranaire de la famille des opsines, associée à un dérivé de la vitamine A, le rétinol. Les pigments photosensibles assurent ainsi l'absorption de l'énergie lumineuse et initient la réponse nerveuse par phototransduction. Les

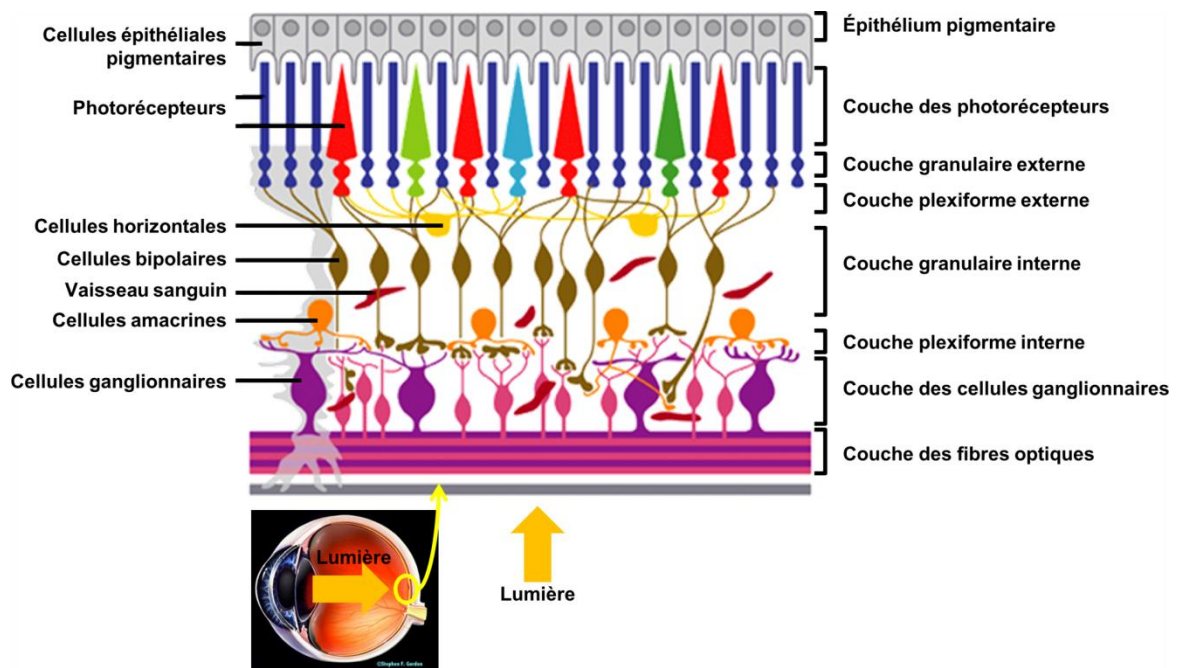


Figure I.2. Schéma d'une coupe radiale de la rétine permettant d'identifier son organisation cellulaire. Le schéma de l'œil de la figure I.1. est également présenté en bas, indiquant le trajet de la lumière jusqu'à la rétine. Figure modifiée d'après Wilkinson-Berka (2004)

pigments photosensibles. Le segment interne des cônes et des bâtonnets constitue un élargissement (ou pied) qui forme des contacts synaptiques avec les cellules bipolaires et horizontales.

Chez l'Homme, le segment externe des cônes, tout comme le segment interne, est plus court et plus large que celui des bâtonnets et a tendance à s'amincir lorsque le cône se trouve en dehors de la fovéa (Buser & Imbert, 1987). De plus, il n'existe qu'un seul type d'opsine dans les bâtonnets, la rhodopsine, alors qu'il en existe trois dans les cônes, sensibles à trois régions différentes du spectre lumineux (Dacey & Petersen, 1992; Luo, Xue, & Yau, 2008; Solomon & Lennie, 2007) : les cônes S (longueur d'onde courte) sont sensibles au bleu (pic d'absorption: 420 nm), les cônes M (longueur d'onde moyenne) au vert (pic d'absorption : 531 nm) et les cônes L (longueur d'onde longue) au rouge (pic d'absorption : 588 nm).

Deux aspects sont également remarquables concernant le nombre et la distribution des cellules photoréceptrices (Buser & Imbert, 1987; Curcio & Allen, 1990; Curcio, Sloan et al., 1987; Curcio, Sloan et al., 1990; Sterling, 2004; Wandell, 1995) : d'une part, le nombre de bâtonnets est vingt à trente fois plus important (environ 100-130 millions) que le nombre de cônes; d'autre part, les cônes sont fortement concentrés au centre de la rétine, avec une distribution maximale au niveau de la fovéa (5 à 6 millions) et une diminution progressive

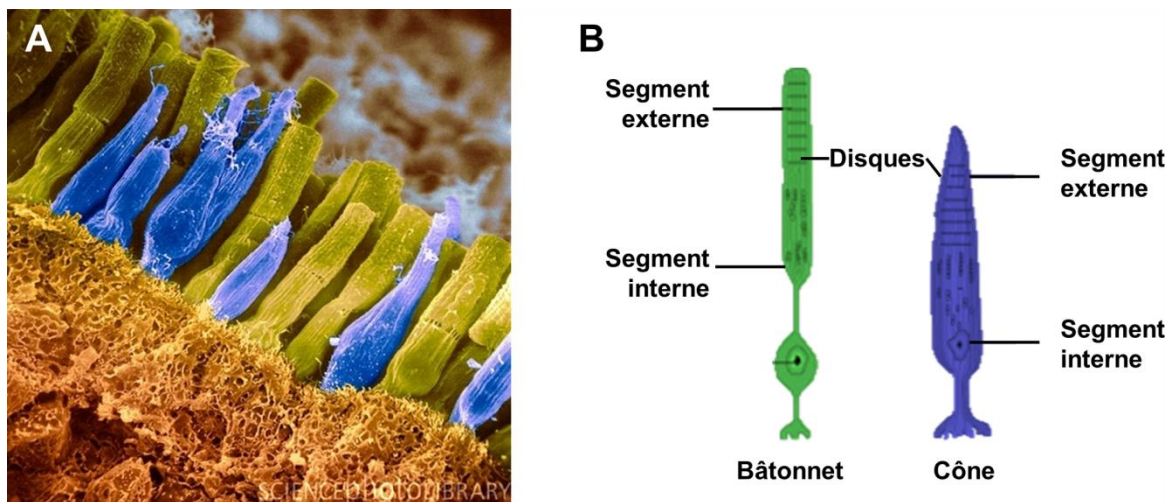


Figure I.3. Les photorécepteurs rétiniens. (A) microscopie électronique à balayage montrant notamment les cônes (en bleu) et les bâtonnets (en vert foncé; Science Photo Library, www.sciencephoto.com). (B) Représentation schématique de la structure des deux types de photorécepteurs. Figure modifiée d'après www.lecerveau.mcgill.ca.

avec l'excentricité. Les bâtonnets, à l'inverse, ont une densité quasi-nulle au niveau de la fovéa, en particulier en son centre, la fovéola, qui en est totalement dépourvue. Toutefois, la densité des bâtonnets s'accroît fortement pour atteindre son pic aux alentours de 25° , avant de décroître progressivement en périphérie. Nous reviendrons plus en détail sur ces différences entre vision centrale et périphérique car elles sont cruciales à la compréhension des mécanismes sous-tendant le codage émotif de l'espace visuel.

Le système des cônes et celui des bâtonnets¹ sont spécialisés pour des aspects différents de la vision. Le système des bâtonnets est spécialisé dans la sensibilité à la lumière et a une résolution spatiale très faible, à l'inverse du système des cônes qui permet par ailleurs, la vision des couleurs. Les bâtonnets sont les seules cellules actives en condition de vision dite scotopique, c'est-à-dire aux niveaux d'éclairement les plus bas. Au fur et à mesure que l'éclairement augmente, les cônes jouent un rôle de plus en plus important et deviennent prépondérants aux luminosités relativement élevées, c'est-à-dire en condition de vision dite photopique, tandis que la contribution des bâtonnets cesse presque complètement, en raison de la saturation de leur réponse.

➤ *Naissance et transmission du signal visuel aux cellules bipolaires*

Dans la plupart des régions de la rétine, les signaux émanant des cônes et des bâtonnets convergent sur les mêmes cellules ganglionnaires, qui répondent différemment selon le niveau d'éclairement. Les quelques 130 millions de photorécepteurs sont reliés à un million

¹ Nous entendons par "système", l'association des récepteurs et de l'ensemble de leurs connexions intra-rétiniennes.

de cellules ganglionnaires. Cette convergence repose sur les cellules intermédiaires, décrites plus bas, et diffère largement selon les cellules photoréceptrices. Toutes 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 alors que l'axone plus épais d'un cône peut établir plusieurs connexions (Haverkamp, Grunert, & Wassle, 2000).

Les cônes et les bâtonnets sont reliés à un nombre variable de cellules bipolaires, celui des cônes étant plus important (Martin & Grunert, 1992; Strettoi & 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. D'une part, les cônes se connectent à des cellules bipolaires de petite taille et toutes leurs connexions synaptiques libèrent du glutamate. Si les cellules bipolaires possèdent des récepteurs ionotropiques au glutamate, elles s'hyperpolarisent et transmettent un signal OFF, alors que si leurs récepteurs sont métabotropiques, elles se dépolarisent et portent un signal ON (Wassle, 2004). Il existe également 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). D'autre part, il existe trois voies qui mènent des bâtonnets aux cellules bipolaires (Masland, 2001a, 2001b; Wassle, 2004). La première se connecte directement aux cellules bipolaires tandis que les deux autres se connectent indirectement. La première voie indirecte transite par des cellules amacrines de type AII, dont le rôle pourrait être assimilé à celui d'interneurones, et la seconde, 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, Freed, & Smith, 1988). Les différents types de cellules bipolaires transmettent ensuite le signal nerveux aux cellules amacrines et aux dendrites des cellules ganglionnaires rétinienne, distribuées dans la couche plexiforme interne (Masland, 2001a, 2001b).

Les cellules horizontales et amacrines

De manière générale, les cellules horizontales, qui ne représentent chez les primates que 5 % des cellules présentes dans la couche nucléaire interne de la rétine, sont connectées aux photorécepteurs (Martin & Grunert, 1992; Wassle, 2004). Leur rôle serait d'augmenter le contraste entre des régions lumineuses et sombres adjacentes en ajustant la réponse des photorécepteurs en fonction du niveau global d'éclairage (Masland, 2001b). Les cellules amacrines, plus nombreuses que les cellules horizontales, constituent un relais entre les

cellules bipolaires et les cellules ganglionnaires (Calkins, Schein et al., 1994; Freed & Sterling, 1988; Jacoby, Stafford et al., 1996; Masland, 2001a, 2001b). Globalement, les cellules amacrines joueraient un rôle dans la coordination de l'activité des cellules ganglionnaires avec lesquelles elles peuvent décharger de manière synchrone (Meister, 1996; Meister, Lagnado, & Baylor, 1995).

Les cellules ganglionnaires rétiniennes

Chaque cellule ganglionnaire signale l'apparition d'un contraste sur une petite région (1°) du champ visuel. Cette fenêtre d'activation est appelée "champ récepteur". Tout d'abord, les cellules ganglionnaires rétiniennes se caractérisent par un antagonisme entre le centre et la périphérie de ce champ récepteur. Ainsi, on différencie les cellules à centre-ON et des cellules à centre-OFF qui se distinguent par des champs récepteurs au centre et à la périphérie antagonistes et par une réponse opposée aux stimulations lumineuses (Kuffler, 1953): certaines répondent uniquement lorsqu'un rayon lumineux atteint le centre du champ récepteur (centre ON/périphérie OFF) alors que d'autres répondent lorsque le rayon atteint la périphérie (centre OFF/périphérie ON). D'autres types de réponse, plus complexes, ont également été décrits selon les caractéristiques particulières de la lumière.

Il existerait une quinzaine de types de cellules ganglionnaires (Masland, 2001a, 2001b), mais trois classes principales peuvent être distinguées selon leur nombre, la morphologie de leur corps cellulaire et de leur arborisation dendritique, la taille de leur champ récepteur et leur type de connexions avec les relais thalamiques (voir figure I.4). Les cellules β ou P (ou encore "midget" ou cellules X chez le chat), représentant 80 % des cellules ganglionnaires rétiniennes, d'abord nommées "naines" (Polyak, 1941) du fait de leur petit corps cellulaire et de leur arborisation peu étendue; ces cellules ont un petit champ récepteur et sont activées par quelques cônes, responsables de la vision des couleurs et de l'acuité visuelle. Elles projettent dans les couches parvocellulaires (P) du corps genouillé latéral (CGL, Leventhal, Rodieck, & Dreher, 1981; Rodieck & Watanabe, 1993). Ensuite, les cellules α (ou parasol) ou M, qui constituent 10 % des cellules ganglionnaires rétiniennes, présentent un plus grand corps cellulaire et une arborisation plus étendue que les β . Elles sont ainsi sensibles aux variations rapides de contraste dans leur champ récepteur et projettent essentiellement dans les couches magnocellulaires (M) du CGL². Enfin, les 10 % restants sont constitués de cellules peu étudiées, parmi lesquelles les cellules koniocellulaires (K, ou cellules bi-stratifiées), de très petite taille et possédant un large champ récepteur, qui

² La dénomination P et M, retenue par la suite, renvoie ainsi aux projections spécifiques de ces cellules dans les corps genouillés latéraux.

reçoivent des signaux d'un nombre intermédiaire de cônes et de bâtonnets. Les deux types principaux de cellules se caractérisent par des réponses inverses du point de vue fréquentiel (concept abordé plus en détail par la suite): les réponses des cellules P concernent les hautes fréquences spatiales (HFS, information spatiale fine) de l'image rétinienne et présentent une réponse temporelle de type passe-bas alors que les réponses des cellules M sont de type passe-bas en fréquences spatiales (BFS, information spatiale grossière) et de type passe-haut en fréquences temporelles (Bullier, 1998; Van Essen & DeYoe, 1995).

En résumé, l'arrivée de l'information lumineuse sur la rétine induit un message nerveux, par l'intermédiaire des cônes et des bâtonnets, transmis ensuite aux cellules bipolaires et aux cellules ganglionnaires. Les axones des cellules ganglionnaires, qui forment le nerf optique, vont alors principalement se projeter sur le CGL, correspondant à un relais thalamique de 90 % des fibres visuelles. Auparavant, les deux nerfs optiques, issus des deux yeux, se rejoignent au niveau du chiasma optique, endroit de décussation de certains axones (environ 60 %) de telle sorte que les informations de la rétine nasale gauche sont traitées initialement par l'hémisphère droit et inversement pour la rétine nasale droite (voir figure I.7., p.25). Dans le paragraphe suivant, nous présenterons le CGL, puis le noyau pulvinar, structure thalamique voisine qui reçoit également des fibres visuelles. Il faut toutefois noter que d'autres fibres se projettent sur le collicule supérieur, impliqué dans les mouvements oculaires, le noyau supra-chiasmatique de l'hypothalamus, à l'origine de la régulation des rythmes circadiens par la lumière, les noyaux du pré-tectum, impliqués dans la motricité oculaire réflexe ainsi que dans le contrôle du diamètre pupillaire et, enfin, sur les noyaux du système optique accessoire, associés au contrôle des réflexes de stabilisation du globe oculaire.

1.2. Les relais thalamiques

1.2.1. Le corps genouillé latéral (CGL)

Au sein du CGL, 90% des neurones reçoivent des afférences rétinienne et envoient des axones dans différentes couches du cortex visuel primaire (V1) ou cortex strié, qui en retour se connectent aux couches géniculées par l'intermédiaire d'interneurones inhibiteurs GABAergiques, constituant ainsi les 10% restants des neurones du CGL (Przybyaszewski, Gaska et al., 2000). Les couches 1, 4 et 6 reçoivent des entrées de l'oeil controlatéral alors que les couches 2, 3 et 5 reçoivent des projections de l'oeil ipsilatéral. D'un point de vue structurel (figure I.4.), le CGL "trie" les neurones P, M et K: il comporte six couches, les deux premières étant constituées de cellules M (10% du nombre total de cellules) et les quatre suivantes de cellules P (80% du nombre total de cellules), tandis que les cellules K

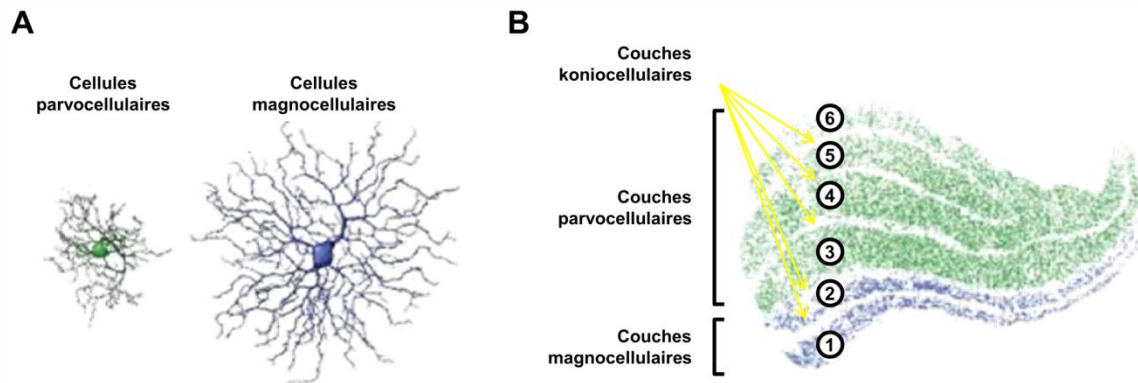


Figure I.4. (A) Représentations de cellules ganglionnaires magnocellulaires (M) et parvocellulaires (P), obtenues après coloration de Golgi. (B) Microphotographie du corps genouillé latéral humain montrant les couches M, (1&2), P (3,4,5,6) et koniocellulaire (K, espaces en blanc). Figure modifiée d'après Purves et al. (2001).

s'intercalent entre ces couches (Carroll & Wong-Riley, 1984; Hendry & Yoshioka, 1994). D'après Shapley, Kaplan, & Soodak (1981), les fonctions des deux principaux types cellulaires peuvent être résumées ainsi: les cellules P ont une plus grande résolution spatiale et une réponse plus soutenue que les cellules M. De plus, les cellules de type M répondent de manière transitoire (phasique) aux stimuli visuels tandis que les cellules P répondent de manière plus soutenue (tonique). Enfin, les cellules M ont des champs récepteurs plus étendus que les cellules P, une sensibilité au contraste plus élevée et des fibres dont la vitesse de conduction est plus grande.

1.2.2. Le pulvinar

Le pulvinar (figure I.5.) constitue la masse nucléaire la plus importante dans le thalamus des primates et s'est probablement développé en parallèle d'autres structures visuelles au cours de l'évolution (Grieve et al., 2000). Cette structure présente une organisation structurelle qui suit un axe ventro-dorsal: la partie ventrale reçoit des afférences issues des projections visuelles de la rétine, directement ou indirectement via les couches superficielles du collicule supérieur, mais aussi massivement en provenance des cortex visuels striés, c'est-à-dire les aires corticales qui traitent précocement les informations visuelles, dites de "bas niveau"; sa partie intermédiaire reçoit des projections des cortex visuels extrastriés; sa partie dorsale établit des connexions avec les régions cérébrales impliquées plus tardivement dans le traitement des informations visuelles, dites de "haut niveau", telles que les cortex temporaux, pariétaux postérieurs, cingulaires et frontaux, mais aussi l'amygdale et le cortex cingulaire (Abramson & Chalupa, 1985; Boussaoud, Desimone, & Ungerleider, 1991; Grieve et al., 2000; Webster, Bachevalier, & Ungerleider, 1993).

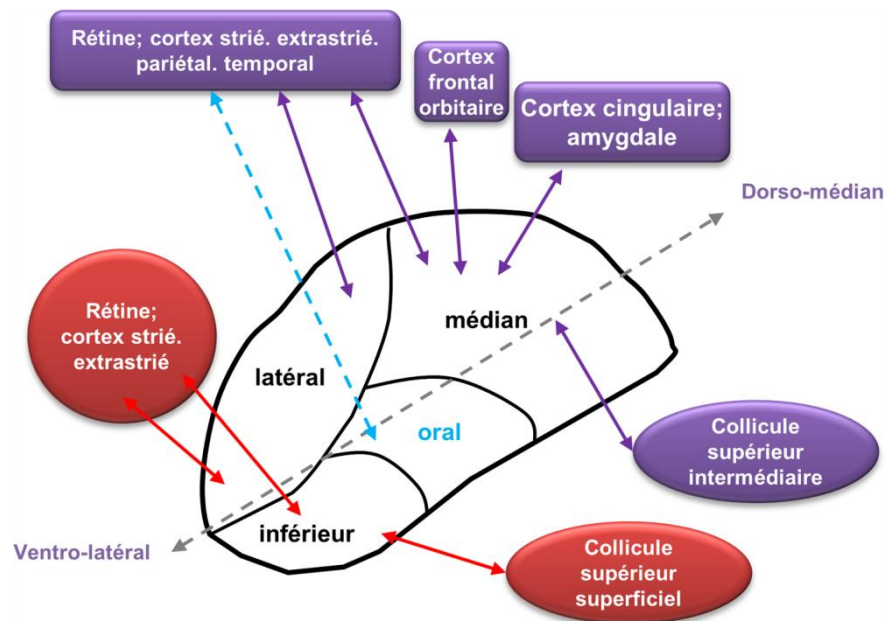


Figure I.5. Représentation schématique de l'organisation ventro-dorsale du pulvinar et de ses connexions. Figure modifiée d'après Grieve, Acuna & Cudeiro (2000)

Grieve, Acuna, & Cudeiro (2000) proposent que les champs récepteurs des cellules du pulvinar aient les mêmes propriétés que ceux des cellules corticales auxquelles elles sont connectées. Les études lésionnelles chez les singes et les humains lui confèrent un rôle dans le traitement de la saillance visuelle (Michael, Boucart et al., 2001; Rafal & Posner, 1987; Ungerleider & Christensen, 1979; Zihl & von Cramon, 1979). Le pulvinar contient des neurones dont l'activité serait modulée par l'attention spatiale (Bender & Youakim, 2001; Benevento & Port, 1995; Petersen, Robinson, & Keys, 1985) ou la pertinence des stimuli visuels (Robinson & Cowie, 1997). Le rôle du pulvinar concernerait aussi, soit l'augmentation de la sélection d'informations utiles (Morris, Friston, & Dolan, 1997; Petersen, Robinson, & Morris, 1987), soit le filtrage des informations non pertinentes (Desimone, Wessinger et al., 1990).

En résumé, le CGL et le pulvinar constituent des relais thalamiques ayant des fonctions différentielles dans le traitement de l'information visuelle. Tandis que certaines informations peuvent être traitées de manière plus approfondie par le pulvinar, le rôle du CGL va, comme nous le verrons dans le paragraphe suivant, consister essentiellement à transmettre la majorité des informations rétiniennes vers le cortex, le long de voies parallèles et fonctionnellement indépendantes.

Tableau I.1. Résumé des différences de propriétés des neurones P et M, rétiniens et géniculés

Propriétés	Neurones M	Neurones P
Champ récepteur	Grand	Petit
Fraction dans le CGL	10% (couches dorsales)	80% (couches ventrales)
Projections dans V1	Couche 4C α	Couche 4C β
Type de réponse aux stimuli visuels	Phasique	Tonique
Vitesse de conduction nerveuse	Rapide	Lente
Acuité visuelle	Basse	Haute
Sensibilité à la couleur	Non	Oui
Sensibilité prédominante aux fréquences spatiales (FS)	Basses FS (seuls à répondre à des contrastes inférieurs à 8%)	Hautes FS (seuls à répondre au-delà de 30 cycles par degré)
Sensibilité prédominante aux fréquences temporelles (FT)	Hautes FT (seuls à répondre au-delà de 30 Hertz)	Basses FT (signaux statiques ou mouvements lents)

1.3. L'architecture neuro-fonctionnelle du cortex visuel

Les aires visuelles, présentées brièvement dans ce paragraphe, peuvent être découpées en de nombreuses sous-régions selon leur architecture, leur connectivité ou leurs caractéristiques fonctionnelles (Felleman & Van Essen, 1991; Kaas, 1997; Movshon, Thompson, & Tolhurst, 1978). L'organisation des aires corticales visuelles observée chez le macaque, et dont la description présente une très bonne correspondance avec celle des aires décrites chez l'homme grâce aux techniques d'imagerie (DeYoe, Carman et al., 1996; Hadjikhani, Liu et al., 1998; Sereno, Dale et al., 1995; Tootell, Reppas et al., 1995), suggère une division suivant un axe postéro-antérieur. Par exemple, Felleman & Van Essen (1991) ont proposé dix niveaux de traitements corticaux précédés de deux niveaux de traitements sous-corticaux: rétiniens et géniculés. Leur modèle intègre 32 aires corticales visuelles, recensées dans le système visuel du primate, chacune étant spécialisée dans l'analyse fonctionnelle des différentes caractéristiques de l'environnement visuel. Elles sont organisées en une hiérarchie de niveau de traitement et présentent des centaines de connexions ascendantes (ou "feedforward"), descendantes (ou "feedback"), réciproques et horizontales (connexions entre aires de même niveau). Le modèle hiérarchique met l'accent sur les processus ascendants, en suggérant que l'analyse visuelle, à un niveau donné, repose essentiellement sur le traitement du niveau hiérarchique inférieur.

La hiérarchie de traitement s'exprime notamment au travers de deux voies visuelles corticales aux propriétés fonctionnelles distinctes, en étroite relation avec les caractéristiques fonctionnelles des voies M et P: la voie "dorsale" se projette sur le cortex pariétal postérieur tandis que la voie "ventrale" se projette sur le cortex inféro-temporal. Les différences fonctionnelles entre ces deux voies ont été proposées par Ungerleider & Mishkin (1982b): la voie ventrale serait spécialisée dans la reconnaissance des objets (voie du "quoi ?"; ["what ?"]) tandis que la voie dorsale prendrait surtout en charge l'analyse des relations spatiales (voie du "où ?"; ["where ?"]).

1.3.1. L'aire visuelle primaire (V1)

L'aire V1 (figure I.6.), située sur la face médiane de chaque hémisphère, autour de la scissure calcarine, est constituée de plusieurs couches cellulaires superposées. Comme nous venons de le voir, la couche 4C de V1 constitue le principal point de projection de l'information rétinienne, étant donné qu'elle reçoit la quasi-totalité des terminaisons axonales du CGL. Ainsi, les cellules magnocellulaires projettent vers la couche 4C α et les cellules parvocellulaires vers la couche 4C β . Des collatérales se dirigent également dans la couche 6, laquelle, en retour, envoie des informations vers le CGL (Gilbert & Kelly, 1975). Les couches 2-3 reçoivent les afférences koniocellulaires (Hendry & Yoshioka, 1994) et la couche 5 se connecte au collicule supérieur.

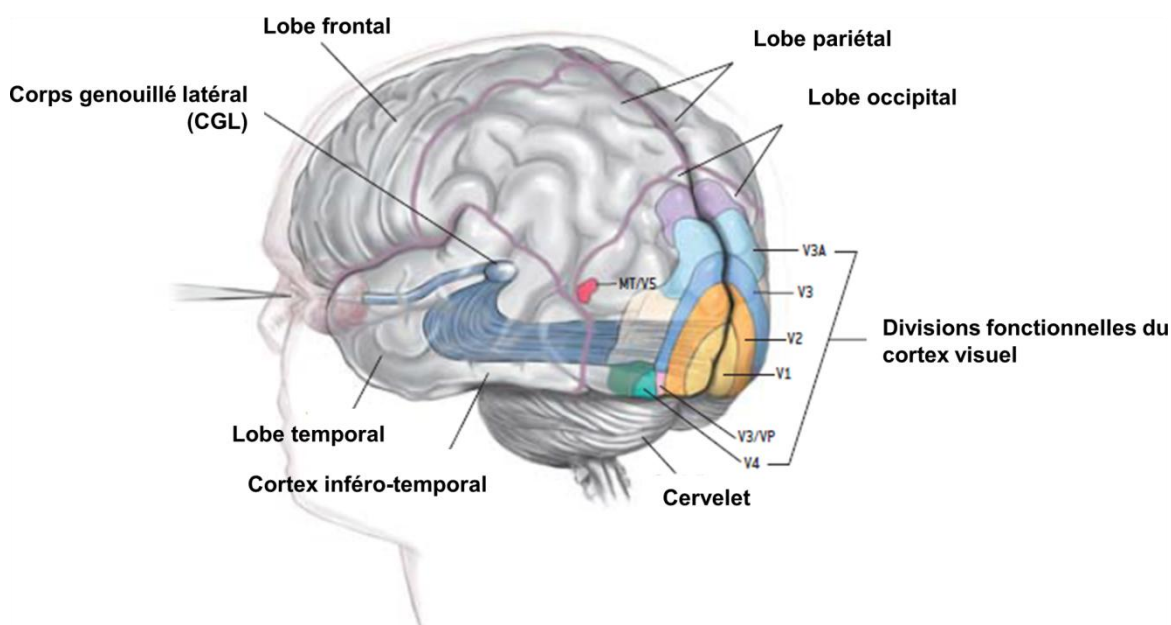


Figure I.6. Schéma d'une vue postéro-latérale gauche du cerveau présentant la voie visuelle principale de la rétine au cortex visuel primaire (V1) ainsi que les autres sous-divisions fonctionnelles du cortex visuel. Figure modifiée d'après www.lecerveau.mcgill.ca.

Les neurones de V1 s'organisent de manière modulaire en une multitude de colonnes constituant des unités fonctionnelles; on y distingue des colonnes de dominance oculaire, des bandes larges de tissu cérébral où se projettent alternativement l'œil gauche et l'œil droit, et des colonnes d'orientation (Bullier, 1998; Hubel & Wiesel, 1968). Celles-ci sont orthogonales, donc indépendantes des colonnes de dominance oculaire. Chaque région du champ visuel est représentée dans une "hypercolonne" (Hubel & Wiesel, 1977), précisément localisée dans V1, et associant des colonnes d'orientation pour chaque colonne de dominance oculaire. V1 établit ensuite la majorité de ses connexions avec V2, laquelle, d'organisation semblable, envoie de nombreuses projections à V1.

1.3.2. Les aires visuelles extra-striées

Au-delà du pôle occipital et de l'aire V1 précédemment décrite (figure I.6.), s'étendent latéralement et médialement à la surface des deux hémisphères, les aires V2, V3 et V4. À proximité de V2, de nombreuses autres petites aires corticales ont pu être décrites telles que l'aire V3A, l'aire pariéto-occipitale (PO), l'aire intrapariétale postérieure (PIP), l'aire temporale H (TH), et l'aire temporale F (TF; Boussaoud et al., 1991; Colby, Gattass et al., 1988; Lyon & Kaas, 2002). Au niveau du lobe pariétal, proche du sillon intrapariétal et du sillon temporal supérieur (STS), on distingue l'aire temporale moyenne (MT; V5 chez l'homme, Maunsell & Van Essen, 1987; Watson, Myers et al., 1993), mais aussi l'aire V4 de transition (Felleman & Van Essen, 1991) et l'aire temporale caudale moyenne MTc (Lyon & Kaas, 2002). L'aire MT est connectée à l'aire temporale supérieure médiane (MST) et au plancher de l'aire temporale supérieure (FST). Antérieurement, dans le sulcus intrapariétal, de nombreuses autres aires corticales ont pu être décrites: l'aire 7a, les aires intrapariétale latérale (LIP), ventrale (VIP) et médiane (MIP), l'aire pariétale dorsale médiane (MDP), et l'aire dorsale pré-lunée (DP; Blatt, Andersen, & Stoner, 1990; Lewis & Van Essen, 2000). Dans le lobe temporal, Ungerleider et Desimone (1986) distinguent l'aire occipito-temporale ventrale (TEO), les aires inféro-temporale caudale (TEc), rostrale (TEr), et médiane (Tem). Il existe donc un grand nombre d'aires corticales, y compris au niveau frontal (Felleman & Van Essen, 1991), ayant un rôle dans le traitement des informations visuelles.

1.3.3. La représentation rétinotopique du champ visuel

Le codage spatial que les cellules ganglionnaires entretiennent entre elles au sein de la rétine est préservé au niveau de leurs cibles centrales sous forme d'une représentation ordonnée de l'espace visuel (figure I.7.). L'architecture fonctionnelle de V1 (figure I.8) et de

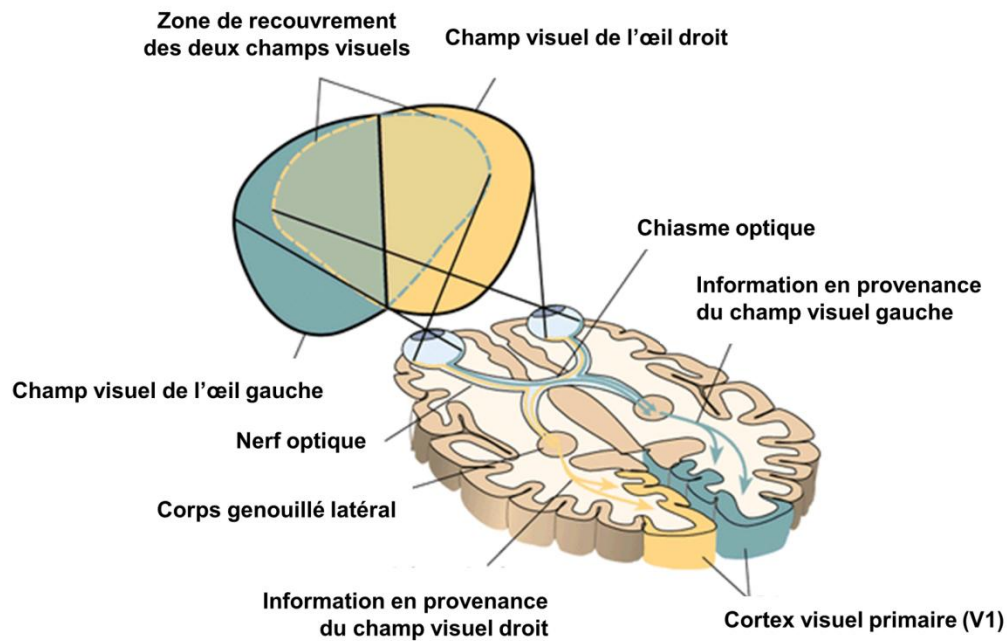


Figure I.7. Relations entre la projection des champs visuels gauche et droit sur les deux rétines et croisement partiel des fibres ganglionnaires dans le chiasma optique. Figure modifiée d'après www.lecerveau.mcgill.ca.

V2 se caractérise ainsi par une rétinotopie. En d'autres termes, les différentes portions du champ visuel se projettent point par point sur ces aires corticales.

À des fins descriptives, le champ visuel de chaque œil se divise en quadrants. La surface de la rétine est ainsi divisée par une ligne horizontale et une ligne verticale se croisant au centre de la fovéa: la ligne verticale sépare chaque rétine en deux parties, nasale et temporale ; la ligne horizontale divise la rétine en champs supérieur et inférieur ; enfin, les deux lignes se croisent au point de fixation, point de l'espace visuel situé dans l'alignement de la fovéa. 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. Chaque hémichamp visuel comprend le champ temporal de l'œil contralatéral et le champ nasal de l'œil ipsilatéral. Les deux nerfs optiques issus des yeux se rejoignent au niveau du chiasma optique, zone de décussation de telle sorte que les informations de la rétine nasale gauche sont traitées initialement par l'hémisphère droit et inversement pour la rétine nasale droite (figure I.8). À partir d'un certain degré d'excentricité, la vision de la périphérie du champ visuel est purement monoculaire.

Le champ visuel fovéal est pris en charge par la partie la plus caudale du cortex strié et présente une surreprésentation par rapport aux champs visuels périphériques: 25% de la

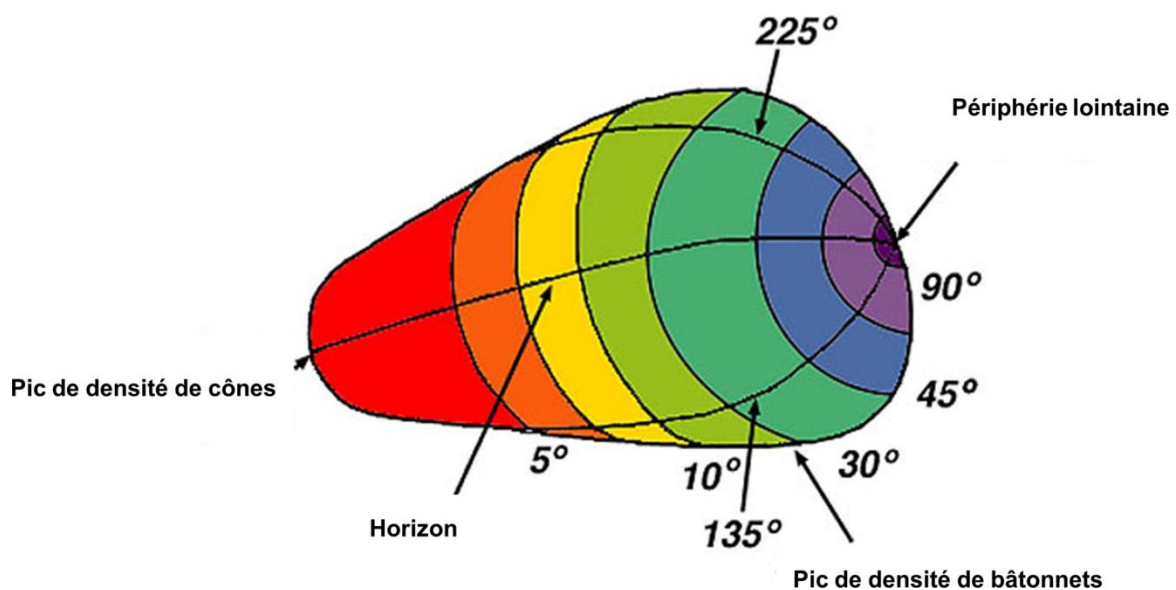


Figure I.8. Une fois déplié, le cortex strié (ou cortex visuel primaire ou V1) a une forme de poire. Elle correspondrait à une sphère si les champs visuels étaient équitablement représentés partout; elle est fortement déformée par la représentation disproportionnée des régions à proximité du centre du regard (fovéa), une caractéristique appelée "amplification corticale". En revanche, l'extrême périphérie est grandement sous-représentée. Figure modifiée d'après Hubel (1994).

surface de V1 sont consacrés au traitement des 2° d'angle visuel centraux couverts par la fovéa (De Valois & De Valois, 1988). Plus on s'éloigne du champ visuel fovéal, plus le champ visuel se projette sur une surface corticale petite. Cette disproportion, à savoir la surreprésentation corticale de la fovéa, correspond au facteur d'amplification corticale (Hubel, 1994; Rovamo & Virsu, 1979).

1.3.4. Voies dorsale et ventrale

Voie dorsale

La voie dorsale, également appelée pariétale du fait de sa projection dans le cortex pariétal postérieur, est constituée de neurones répondant préférentiellement à la direction et au mouvement de stimuli (figure I.9.; Merigan & Maunsell, 1993). Elle est donc impliquée dans la perception du mouvement et dans le guidage visuel de l'action. Les connexions de la voie dorsale prennent origine dans la couche 4B de V1 (Maunsell & van Essen, 1983) qui projette vers V2 (Shipp & Zeki, 1985), puis projettent vers V3 et MT (Ungerleider & 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), lesquelles projettent vers l'aire temporale supérieure polysensorielle (STP, Boussaoud, Ungerleider, & Desimone, 1990). L'aire MT envoie également des informations vers l'aire

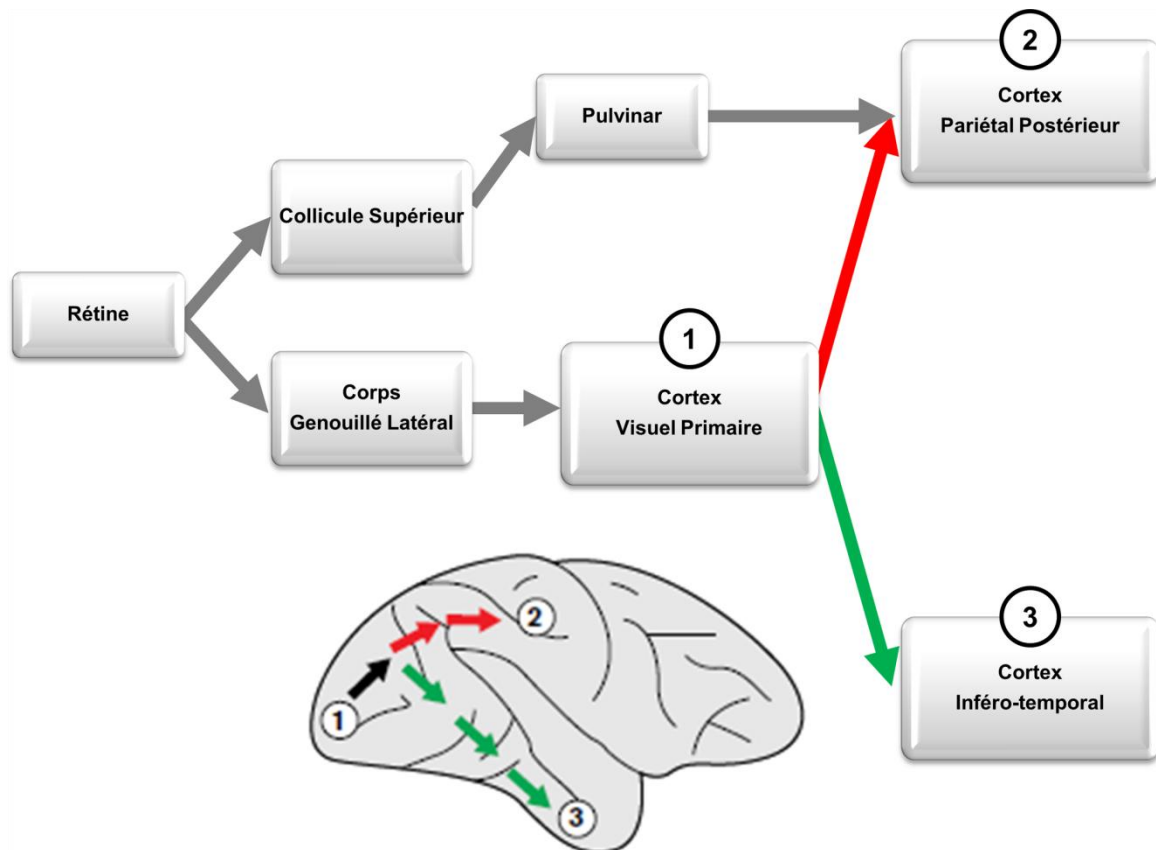


Figure I.9. Illustration des deux voies visuelles proposées par Ungerleider & Mishkin (1982). Les flèches vertes représentent le tracé de la voie ventrale et les flèches rouges représentent le tracé de la voie dorsale. Figure modifiée d'après Goodale (1998).

intrapariétale ventrale (VIP) qui projettent vers d'autres aires pariétales, LIP et 7a. Au sein de cette voie, l'information visuelle chemine successivement à travers les aires V1, V2, V3, V3A et MT, et atteint les aires du cortex pariétal postérieur. Cette voie est quasi-exclusivement constituée des projections des cellules M, particulièrement sensibles aux basses fréquences spatiales (BFS) de l'image rétinienne. Par ailleurs, ces cellules répondant rapidement à une stimulation visuelle, elles permettent un traitement extrêmement rapide de l'information par la voie dorsale.

Voie ventrale

La voie ventrale, également appelée temporelle du fait de sa projection dans le cortex inféro-temporal, est principalement impliquée dans la reconnaissance des objets, grâce à sa sensibilité pour la couleur, la forme et la texture (figure I.9.). Elle débute dans V2 et transmet le signal vers V4, située sur les surfaces latérale et ventro-médiane de chaque hémisphère, puis vers la partie inférieure du lobe temporal et l'aire occipito-temporale ventrale (TEO, Nakamura, Gattass et al., 1993). Finalement, les informations sont envoyées vers l'aire

inféro-temporale (TE, Desimone, Fleming, & Gross, 1980; Distler, Boussaoud et al., 1993). La voie ventrale est constituée des projections des cellules P et M dans des proportions différentes, mais celles des cellules P sont plus nombreuses.

Limites et extensions de la dichotomie dorsale / ventrale

Selon Livingstone & Hubel (1988), la voie rétino-géniculo-striée P prendrait en charge les informations de forme et de couleur alors que la voie M traiterait les stimulations achromatiques en mouvement. Ils suggèrent ainsi que les voies ventrale et dorsale sont des extensions des systèmes P et M du fait de leurs correspondances fonctionnelles respectives: le système P est particulièrement sensible aux HFS (analyse visuelle des détails) et aux basses fréquences temporelles (BFT), ainsi qu'à la couleur et permet, en corrélant les multiples attributs visuels, d'identifier les objets visuels; le système M est particulièrement sensible aux BFS et aux hautes fréquences temporelles (HFT), fournissant des informations visuelles sur l'organisation spatiale globale de la scène, la position des objets et leur mouvement.

Cette conception a reçu de nombreuses critiques, notamment parce que des lésions spécifiques des voies P et M n'entraînent pas l'ensemble des déficits attendus (Merigan, Byrne, & Maunsell, 1991; Schiller, Logothetis, & Charles, 1990). Il existe en effet des connexions entre les couches $4C\alpha$ et $4C\beta$ au sein de V1 qui pourraient être à l'origine de transferts d'informations entre les voies P et M (Boyd, Mavity-Hudson, & Casagrande, 2000; Sincich & Horton, 2005). Il y a aussi 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, Usrey et al., 1994). Malgré ces connexions au sein de V1, l'activité des voies visuelles ventrale et dorsale semble corrélée respectivement à celle des cellules P et M (Kveraga, Boshyan, & Bar, 2007; Maunsell, Nealey, & DePriest, 1990). Enfin, il faut également noter l'existence de liens entre voie ventrale et voie dorsale, en particulier au niveau de STP où serait localisée l'intégration des informations de forme et de mouvement (Ungerleider & Pasternak, 2004)

Contrairement au rôle assuré par la voie ventrale dans l'identification des objets, la nature du traitement de la voie dorsale est plus controversée. Son rôle initial dans la perception spatiale a été revu (Goodale & Milner, 1992), suggérant qu'elle concernerait en premier lieu le guidage visuel non conscient des actions ("Comment ?"; ["How ?"]). Par ailleurs, Jeannerod (1994) propose une distinction fonctionnelle selon l'utilisation de l'information visuelle faite par l'individu et suggère que la voie ventrale se réfère à une utilisation sémantique des informations visuelles, et la voie dorsale à une utilisation pragmatique, spécialisée pour l'action. Plus tard, Rizzolatti & Matelli (2003) proposent deux

voies dorsales distinctes anatomiquement et fonctionnellement : une voie dorso-dorsale, et une voie ventro-dorsale, impliquée dans la perception de l'espace. Récemment, trois types de projections émergent de la voie dorsale vers les cortex préfrontal (CPF) et prémoteur, ainsi qu'une projection majeure vers le lobe temporal médian, ont été décrites et seraient impliquées à la fois dans le traitement visuo-spatial conscient et non conscient: elles seraient engagées respectivement dans la mémoire de travail spatiale, les actions guidées visuellement et la navigation (Kravitz, Saleem et al., 2011).

2. MODÈLES DE LA PERCEPTION VISUELLE

L'architecture fonctionnelle du cortex visuel a contribué à façonner l'opinion d'un traitement sériel de l'information visuelle, au sein d'une cascade ascendante d'aires corticales qui analysent des informations de plus en plus complexes. Toutefois, nous verrons que cette proposition a été contestée, suggérant que des flux corticaux d'informations, ascendants ("bottom-up") et descendants ("top-down"), interviennent concomitamment dans la reconnaissance visuelle (Bullier, 2001; Engel, Fries, & Singer, 2001). Dans ce cadre, le système visuel posséderait des détecteurs corticaux adaptés à l'analyse de la distribution spatiale de luminance de l'image rétinienne, permettant la sélectivité des cellules des aires visuelles aux fréquences spatiales. Ainsi, selon l'hypothèse fréquentielle, l'information issue des BFS, rapidement véhiculée par la voie M, fournirait un aperçu global de la structure du stimulus visuel et permettrait une première reconnaissance que valideraient ou non les informations issues des HFS, véhiculées plus lentement par la voie P. La fréquence spatiale contenue dans la scène visuelle imposerait donc une hiérarchie temporelle spécifique dans le traitement des informations (Bar, 2009; Bullier, 2001; Hegdé, 2008; Peyrin, Michel et al., 2010).

2.1. Traitements visuels ascendants et descendants

Plusieurs données neurophysiologiques, notamment obtenues chez le singe, s'opposent à la conception d'un traitement visuel principalement ascendant, i.e. au fait que les attributs basiques de la scène visuelle soient traités par les aires situées au niveau le plus bas, et qu'une complexification du traitement s'élabore au cours des étapes successives jusqu'au cortex inféro-temporal et au lobe frontal (Bullier, 1998, 2001). D'une part, le nombre de connexions descendantes est plus important que celui des connexions ascendantes. D'autre part, la grande rapidité du processus de reconnaissance de scènes ou d'objets chez l'homme (moins de 150 ms; Thorpe, Fize, & Marlot, 1996; Thorpe & Salkovskis, 1998; Torralba &

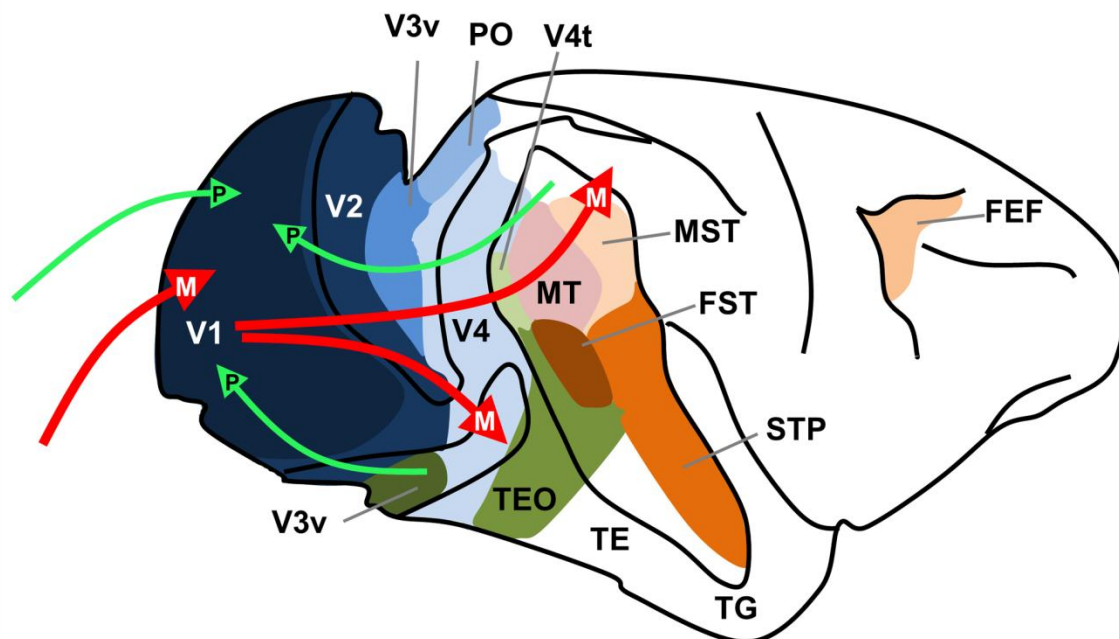


Figure I.10. Illustration du modèle par itération. Les flèches rouges représentent le signal transmis par la voie magnocellulaire et les flèches vertes représentent le signal transmis par la voie parvocellulaire. Le signal magnocellulaire ascendant active les aires visuelles en premier. Ce signal est ensuite renvoyé sur les aires visuelles de plus bas niveau par les connexions feedbacks provenant des cortex pariétal et temporal, en même temps que le signal parvocellulaire ascendant active les aires visuelles. Figure modifiée d'après Bullier (2001).

Oliva, 2003), ne s'accorde pas avec la lenteur de conduction ascendante de l'information le long des neurones du cortex (environ 10 ms entre deux niveaux successifs, Bullier, 1998). En accord avec cela, plusieurs études suggèrent également que des aires de haut et de bas niveau hiérarchique aient des latences de réponse relativement similaires (Bullier, 2001; Nowak, Munk et al., 1995). Celles-ci ne s'accroissent donc pas avec le nombre de niveaux hiérarchiques mais différeraient plutôt selon l'appartenance à l'une des deux voies corticales de traitement et selon l'origine des afférences, provenant de la voie M ou de la voie P (Bullier, 1998, 2001). En effet, les aires corticales de la voie dorsale ont des latences de réponse relativement plus courtes que les aires de la voie ventrale; les cellules M ont également des latences plus courtes que les cellules P.

Un modèle de connexions par itération a ainsi été proposé pour rendre compte de la reconnaissance rapide des objets et des scènes, et repose sur une première vague d'activations de la voie M puis un retour rapide par "feedback" pour interagir avec une seconde vague P (figure I.10.). Ainsi, la voie M émettrait un signal visuel de BFS, jusqu'au cortex pariétal et temporal. Cette information visuelle "grossière" permettrait une première reconnaissance de l'information visuelle par le cortex inféro-temporal. Dans un second

temps, un signal serait envoyé en retour à travers les connexions descendantes provenant du cortex pariétal et temporal aux aires corticales inférieures (e.g., V1 et V2). Au même moment, le signal P activerait les aires visuelles primaires, et apporterait au cortex inféro-temporal une information de HFS, afin de confirmer ou rejeter la reconnaissance grossière de l'information visuelle. Du fait de la rapidité des connexions descendantes, le feedback de la première vague influencerait les réponses de la seconde. Ces données neurophysiologiques ont constitué une base pour un modèle de la reconnaissance visuelle basée sur l'extraction en parallèle des différentes fréquences spatiales du stimulus par des voies différentes (Marendaz et al., 2003).

2.2. L'analyse fréquentielle de l'image

Le système visuel décomposerait l'image en une somme de réseaux sinusoidaux et la résumerait en un spectre de fréquences spatiales (Marendaz et al., 2003). Les réseaux sinusoidaux sont caractérisés par une alternance périodique, dans une orientation donnée, de bandes sombres et claires (i.e. des cycles), la fréquence spatiale se mesurant par le nombre de cycles par degré (cpd) d'angle visuel (figure I.11.). Plus l'observateur s'éloigne du stimulus, plus la taille angulaire d'un cycle diminue et plus la fréquence spatiale augmente. Le réseau sinusoidal se caractérise également par une différence d'intensité lumineuse entre les barres sombres et claires, appelée contraste. Cette capacité de discrimination de notre système visuel

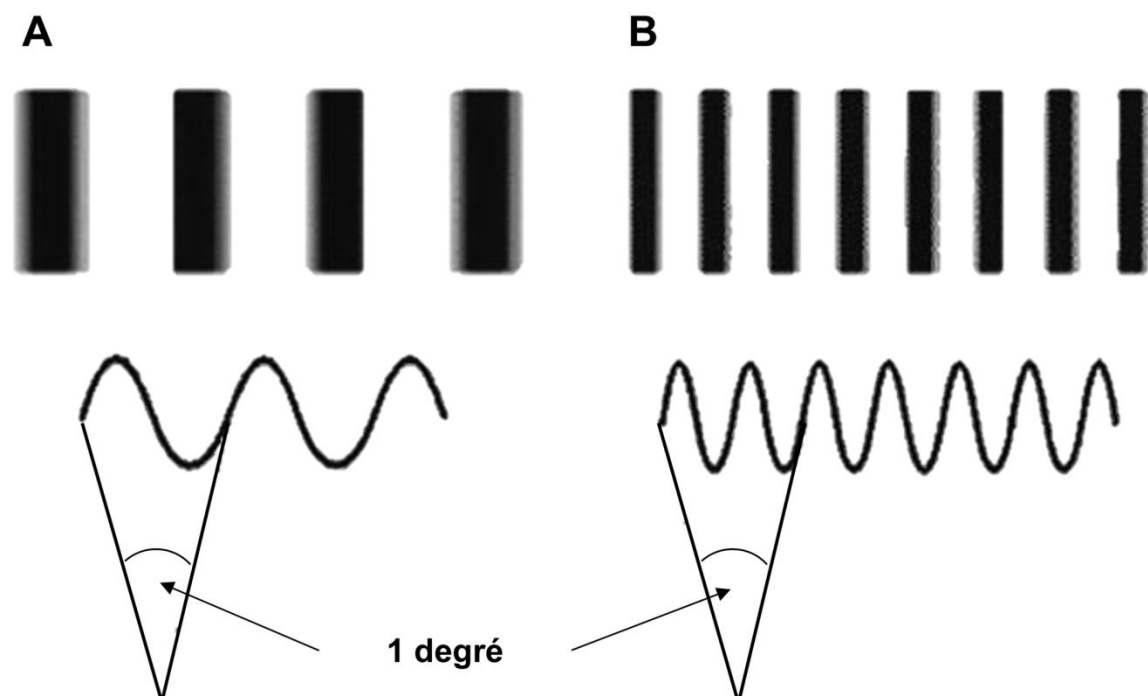


Figure I.11. Illustrations de réseaux sinusoidaux (A) d'un cycle par degré d'angle visuel (cpd) et (B) de 2 cpd. La fréquence spatiale est une mesure du nombre de cycles par degré transmis à l'oeil. La fréquence spatiale du réseau de gauche (1 cpd) est donc plus basse que celle du réseau de droite (2 cpd).

définit l'acuité visuelle qui correspond à la plus petite différence d'intensité lumineuse perceptible entre deux stimuli (valeur de contraste minimum pour percevoir des réseaux sinusoïdaux de fréquences spatiales différentes). L'acuité visuelle, et donc la sensibilité au contraste, varie en fonction de l'excentricité rétinienne et se traduit par une diminution progressive en périphérie, étroitement liée à l'hétérogénéité histologique de la rétine. Ainsi, la plus haute fréquence spatiale perceptible, à un contraste maximum, varie d'environ 60 cpd en présentation fovéale à seulement 2 cpd en présentation périphérique de 30° d'excentricité rétinienne (Rovamo, Virsu, & Nasanen, 1978).

2.2.1. Les canaux fréquentiels

L'analyse de l'image dans le domaine fréquentiel serait le résultat de plusieurs mécanismes sélectivement sensibles à différentes bandes de fréquence spatiale: les filtres sélectifs aux plus basses fréquences détecteraient de larges variations de luminance (e.g., les gros objets, les formes globales) alors que les filtres sélectifs aux plus hautes fréquences détecteraient les variations de luminance plus fines (e.g., les petits objets, les détails, voir Campbell & Robson, 1968). Concernant le décours temporel de l'analyse fréquentielle, la détection de réseaux sinusoïdaux en BFS semble plus rapide que celle des réseaux en HFS (d'environ 80 ms entre 0,5 à 11 cpd; Breitmeyer, 1975): l'allongement du temps de réaction avec l'augmentation de la fréquence spatiale serait l'œuvre des canaux phasiques (les cellules M) à conduction rapide, sélectifs aux BFS, et des canaux toniques (les cellules P), plus lents, pour les moyennes et hautes fréquences spatiales. Les caractéristiques temporelles de ces canaux déterminent la vitesse de conduction des voies M et P, et permettraient la précérence de l'analyse globale (forme générale) de l'information en BFS sur l'analyse locale (détails) en HFS (Badcock, Whitworth et al., 1990; Lamb & Robertson, 1989; Navon, 1977).

2.2.2. Précérence et interférence globales

En effet, en utilisant une tâche d'attention dirigée dans un paradigme de forme hiérarchique (figure I.12.), Navon (1977) a montré que l'identification d'une lettre (perception globale exigée) était plus rapide que celle des lettres qui la constituent (perception locale). Ce phénomène témoigne de la précérence hiérarchique du traitement global. De plus, cet auteur a mis en évidence un phénomène d'interférence globale: l'identification des lettres locales était plus longue si celles-ci étaient non-congruentes avec la lettre globale alors qu'aucune influence des lettres locales sur l'identification de la lettre globale n'a été observée. Plusieurs études employant des stimuli de même type (Badcock et al., 1990; Lamb & Robertson, 1989) ont contribué à conforter l'association de la précérence globale et de la précérence

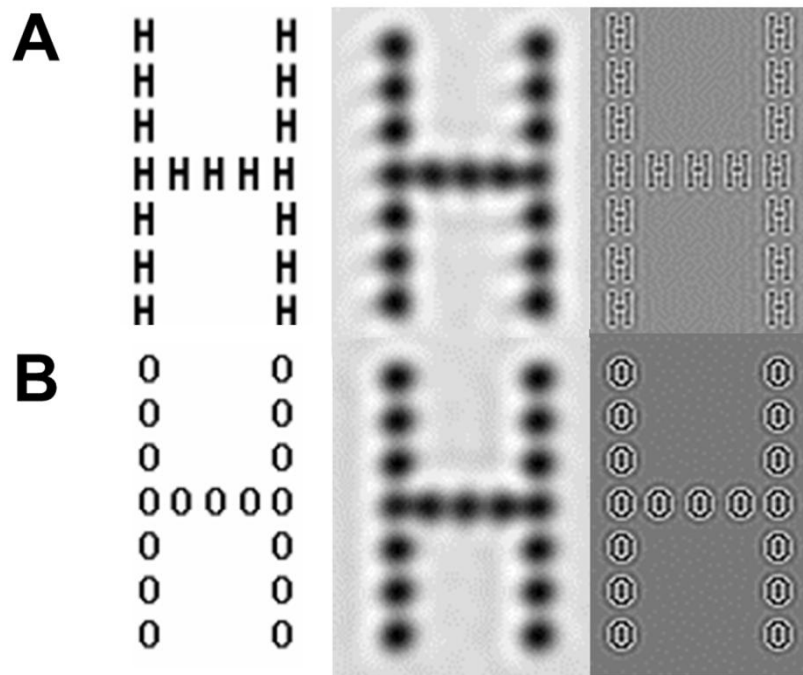


Figure I.12. Illustration des stimuli employés dans les paradigmes de formes hiérarchiques témoignant des phénomènes de précedence et d'interférence globales. (A) Une lettre globale H composée de petites lettres locales H (stimulus congruent; image à gauche), filtrée passe-bas (image au centre) et passe-haut (image à droite). (B) Une lettre globale H composée de petites lettres locale O (stimulus non-congruent; image à gauche), filtrée passe-bas (image au centre) et passe-haut (image à droite). On remarque ainsi que le filtrage passe-bas supprime l'information de détails nécessaire à la perception de l'information locale. Dans cette condition, l'identification des lettres locales n'est plus possible. Le filtrage passe-haut gêne la perception de la structure globale des formes mais la tâche demeure réalisable. Figure modifiée d'après Marendaz, Rousset, & Charnallet (2003).

temporelle des BFS. Aussi, il semblerait que l'interférence globale résulte d'une interaction inhibitrice entre les cellules à réponse phasique (cellules M), sélective des BFS, et les cellules à réponse tonique (cellules P), sélective des HFS (Hughes, 1986; Hughes, Layton et al., 1984; Hughes, Nozawa, & Kitterle, 1996). En clair, la réponse rapide des canaux BFS inhiberait la réponse plus lente des canaux HFS. Par exemple, Hughes (1986) a utilisé des stimuli composés de deux réseaux, un réseau cible en BFS ou HFS et un réseau masque de fréquences spatiales inverses. Les orientations du réseau cible et du réseau masque pouvaient être soit similaires, soit orthogonales. Dans ce contexte, le jugement de l'orientation d'un réseau sinusoïdal en HFS était ralenti par un réseau masque en BFS, tandis que le réseau masque en HFS influençait peu le jugement d'orientation du réseau cible en BFS. Les effets de précedence et d'interférence globales sont donc en accord avec l'idée selon laquelle les

deux types de canaux visuels répondent différemment et en parallèle à l'analyse de l'information globale et locale. En particulier, l'organisation spatiale globale d'un stimulus visuel serait contenue dans les BFS des signaux visuels (Ginsburg, 1986; Miller, 1981).

2.2.3. Fréquences spatiales et sélection attentionnelle

Broadbent (1977) a été l'un des premiers à proposer que les BFS attirent plus l'attention à un niveau global que local, tandis que les HFS attirent plus l'attention au niveau local que global. Certains auteurs (Shulman, Sullivan et al., 1986; Shulman & Wilson, 1987) ont alors montré que l'attention dirigée sélectivement au niveau global favorisait la détection d'un réseau sinusoïdal en BFS, alors que l'orientation de l'attention au niveau local favorisait la détection d'un réseau sinusoïdal en HFS. D'autres auteurs ont également proposé que le phénomène de précedence globale serait régi par des mécanismes attentionnels (Robertson, Lamb, & Knight, 1988; Ward, 1982). Selon Robertson (1996), les ressources attentionnelles seraient réparties de manière catégorielle, c'est-à-dire soit au niveau global, soit au niveau local, sur la base de caractéristiques visuelles permettant de distinguer les éléments locaux de la forme globale et de sélectionner en conséquence l'information cible à un de ces niveaux. L'attention spatiale dépendrait alors de filtres parallèles, spécifiques à une bande de fréquences et à une orientation donnée (e.g. De Valois & De Valois, 1988; Phillips & Wilson, 1984).

Le mécanisme de sélection attentionnelle pourrait dépendre des régions temporo-pariétales. En effet, plusieurs données neuropsychologiques et d'imagerie fonctionnelle (Fink, Halligan et al., 1996; Fink, Marshall et al., 1997; Fink, Marshall et al., 2000; Heinze, Hinrichs et al., 1998; Robertson et al., 1988; Wilkinson, Halligan et al., 2001; Yamaguchi, Yamagata, & Kobayashi, 2000) ont suggéré que les jonctions temporo-pariétales (JTP) jouaient un rôle crucial dans le traitement des fréquences spatiales. Plus précisément, tandis que la JTP gauche serait impliquée de manière prédominante dans l'analyse des HFS, la JTP droite, traiterait préférentiellement les BFS (Robertson et al., 1988). Ceci confirme notamment les résultats d'études comportementales démontrant clairement que le champ visuel droit/hémisphère gauche (CVD/HG) est spécialisé dans le traitement local/HFS, alors que le champ visuel gauche/hémisphère droit (CVG/HD) est spécialisé dans le traitement global/BFS (Sergent, 1982). Dans une étude en IRMf, Lux et al (2004) ont observé des réponses plus fortes dans le cortex occipital droit lorsque les informations globales étaient projetées dans le CVG, et dans le cortex occipital gauche lorsque les informations locales étaient présentées dans le CVD. Il a alors été proposé qu'un mécanisme attentionnel

contrôlant les processus perceptifs impliqués dans les traitements local et global, serait localisé dans les lobules pariétaux gauche et droit respectivement (Wilkinson et al., 2001).

Toutefois, l'un des reproches principaux fait à ces études concerne le fait qu'elles n'aient pas manipulé explicitement le contenu fréquentiel des images; elles ont plutôt employé des formes hiérarchiques (Peyrin, Chauvin et al., 2003). Nous verrons ainsi dans le paragraphe suivant que ces résultats ont été reproduits mais nuancés par les études employant des images filtrées.

2.3. La reconnaissance des scènes visuelles

À partir de données convergentes provenant de la neuro-anatomie fonctionnelle des voies M et P (Van Essen & DeYoe, 1995), d'enregistrements neurophysiologiques chez les primates (Bullier, 2001), et d'études psychophysiques chez l'humain (Ginsburg, 1986; Hughes et al., 1996), plusieurs modèles de la reconnaissance visuelle ont suggéré que l'analyse de la scène visuelle débute par l'extraction en parallèle de différents contenus fréquentsiels, avec une séquence prédominante de traitement "fin à grossier" (coarse-to-fine; CtF). Dans ce paragraphe, nous présenterons les données psychophysiques et neurophysiologiques à l'appui de cette approche puis nous aborderons plus en détail les modèles qui attribuent à cette séquence CtF un caractère "prédicatif".

2.3.1. L'approche "coarse-to-fine" (CtF)

Les études portant sur l'analyse CtF confirment que le système visuel analyserait en parallèle les différentes fréquences spatiales, avec une précedence temporelle de l'utilisation des BFS, suivie du traitement des HFS porteuses des détails de la scène, qui serviraient à affiner, confirmer ou infirmer la première catégorisation (Oliva & Schyns, 1997; Schyns & Oliva, 1994, 1997, 1999). Par exemple, Schyns & Oliva (1994) ont montré qu'après une brève présentation d'une image hybride (30 ms), une scène cible non filtrée était mieux reconnue si elle avait été auparavant perçue en BFS dans l'image hybride amorcée (figure I.13.). Avec un temps de présentation plus long (150 ms), la scène cible appariée sur les HFS de l'image hybride était alors la mieux reconnue. Ces auteurs ont également montré que l'information en BFS suffisait à initier la catégorisation des scènes. L'hypothèse d'une catégorisation première sur la base de l'information de BFS a été renforcée par des études computationnelles (Guérin-Dugué & Oliva, 1999) montrant, par exemple, qu'un système visuel artificiel simulant le traitement des cellules complexes de V1 pouvait classer des scènes naturelles sur la base des informations de basses et moyennes fréquences spatiales (Hérault, Oliva, & Guérin-Dugué, 1997).

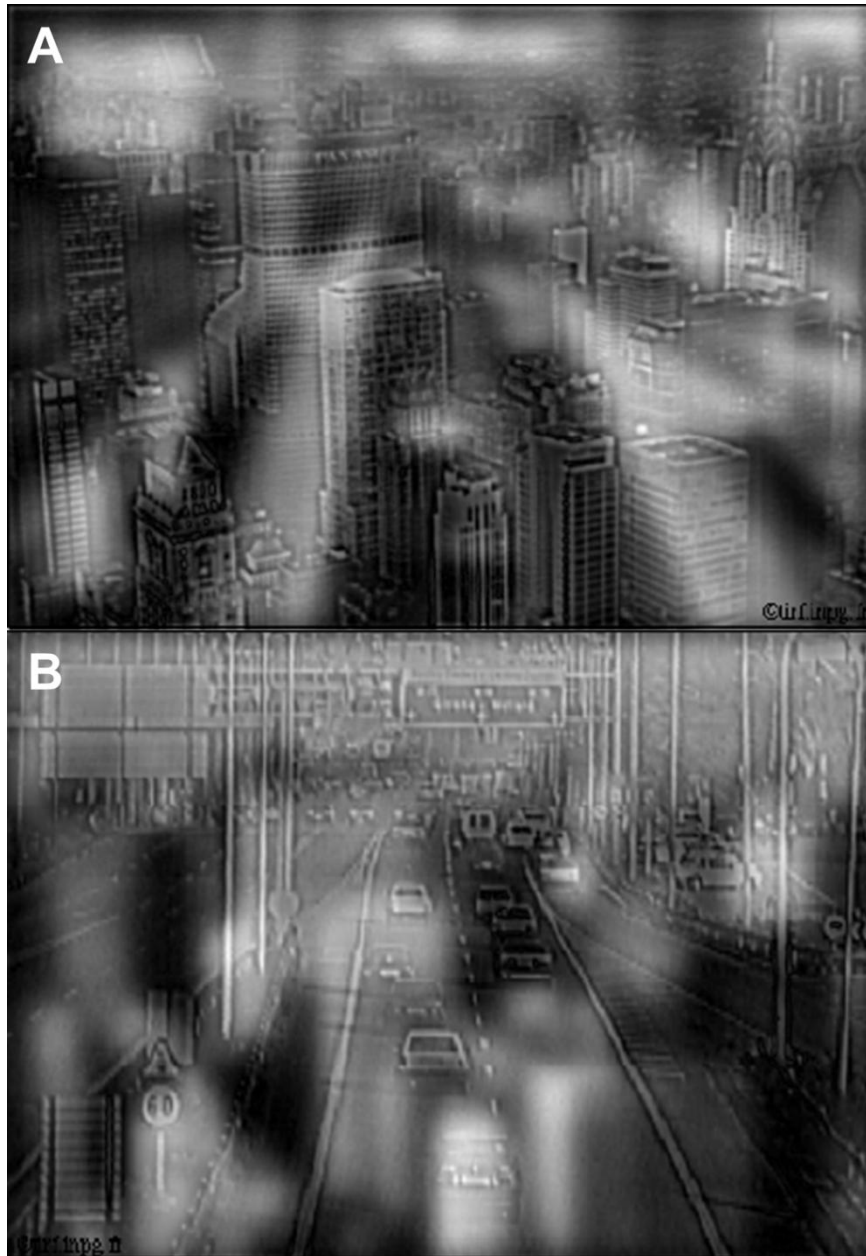


Figure I.13. Exemple d'images hybrides employées par Schyns & Oliva (1994). (A) Image hybride superposant une scène de ville filtrée passe-haut à une scène d'autoroute filtrée passe-bas. (B) Les mêmes scènes de ville et d'autoroute sont superposées, mais avec un pattern de filtrage inversé.

Cependant, l'analyse des fréquences spatiales serait fortement contrainte par les exigences de la tâche (Oliva & Schyns, 1997; Schyns & Oliva, 1994, 1997, 1999). La sélection des fréquences spatiales pour la reconnaissance visuelle serait un processus flexible, pouvant être effectué sur l'unique bande de fréquences spatiales utile à la réalisation de la tâche (fréquence dite "diagnostique"). Un stimulus visuel serait ainsi encodé à la fréquence spatiale qui optimiserait sa reconnaissance (Bullier, 2001). Les contraintes de la tâche de catégorisation guideraient la sélection des fréquences spatiales en opérant à l'échelle la plus

informative, ou échelle diagnostique, attribuant ainsi un caractère flexible à la logique de traitement CtF. Cela suggère également qu'il existe un mécanisme impliqué dans la sélection attentionnelle des fréquences spatiales utiles à la réalisation effective de la tâche, probablement piloté par des structures corticales de haut niveau (Bullier, 2001).

L'idée d'une flexibilité se retrouve dans la spécialisation hémisphérique pour le traitement des fréquences spatiales décrite plus tôt dans ce chapitre. Néanmoins, cette flexibilité a été inférée à partir de paradigmes employant des formes hiérarchiques, pour lesquelles la relation entre les informations locales et globales, d'une part, et les fréquences spatiales d'autre part, est loin d'être univoque (Palmer, 1993). Peyrin et al. (2003) ont montré que lorsque tout le contenu fréquentiel d'une scène est disponible (image non filtrée), il n'y a pas de supériorité hémisphérique dans la détection d'une scène cible, confirmant l'idée selon laquelle les scènes naturelles seraient traitées de manière égale par les deux hémisphères (Goldberg & Costa, 1981). Par contre, en utilisant une procédure de filtrage, ils ont bien observé une supériorité de l'hémisphère droit (CVG) dans le traitement des BFS et une supériorité de l'hémisphère gauche (CVD) dans le traitement des HFS. De plus, ces auteurs ont également mis en évidence un effet de précedence globale lorsque les scènes étaient présentées dans le CVG, et un effet de précedence locale lorsque les scènes apparaissaient dans le CVD. Un effet de précedence locale a aussi été identifié dans le champ visuel central, lequel n'infirmait pas l'hypothèse du traitement CtF. En effet, comme proposé par Justine Sergent (1982), les stimuli présentés au centre, bénéficieraient du traitement plus important des HFS par rapport aux BFS au niveau fovéal (voir le paragraphe 2.2. "L'analyse fréquentielle de l'image"). La même étude réalisée en IRM fonctionnelle (Peyrin, Baciú et al., 2004), a révélé une plus grande activation dans le lobule pariétal droit, au sein de la JTP, pour la comparaison BFS vs. HFS; ceci confirme donc l'existence d'un mécanisme de contrôle attentionnel exercé par la JTP sur les aires visuelles responsables du traitement des BFS et des HFS (Fink et al., 1996; Robertson & Lamb, 1991; Robertson et al., 1988). De plus, les résultats suggèrent une prédominance pour le traitement des BFS et des HFS respectivement dans les cortex visuels précoces droit et gauche, en particulier au niveau du gyrus occipital moyen, fournissant des preuves supplémentaires en faveur de la spécialisation hémisphérique de l'analyse visuelle à des niveaux précoces, lorsque les fréquences spatiales sont traitées. Plus tard, Peyrin et al. (2005) ont réalisé une étude en IRMf dans laquelle les participants effectuaient une tâche d'appariement de deux scènes naturelles successives. Chaque scène était constituée d'une séquence de deux images de la même scène, soit filtrée en BFS puis en HFS (séquence Low-to-High, LtH), soit l'inverse (séquence High-to-Low, HtL). Les résultats

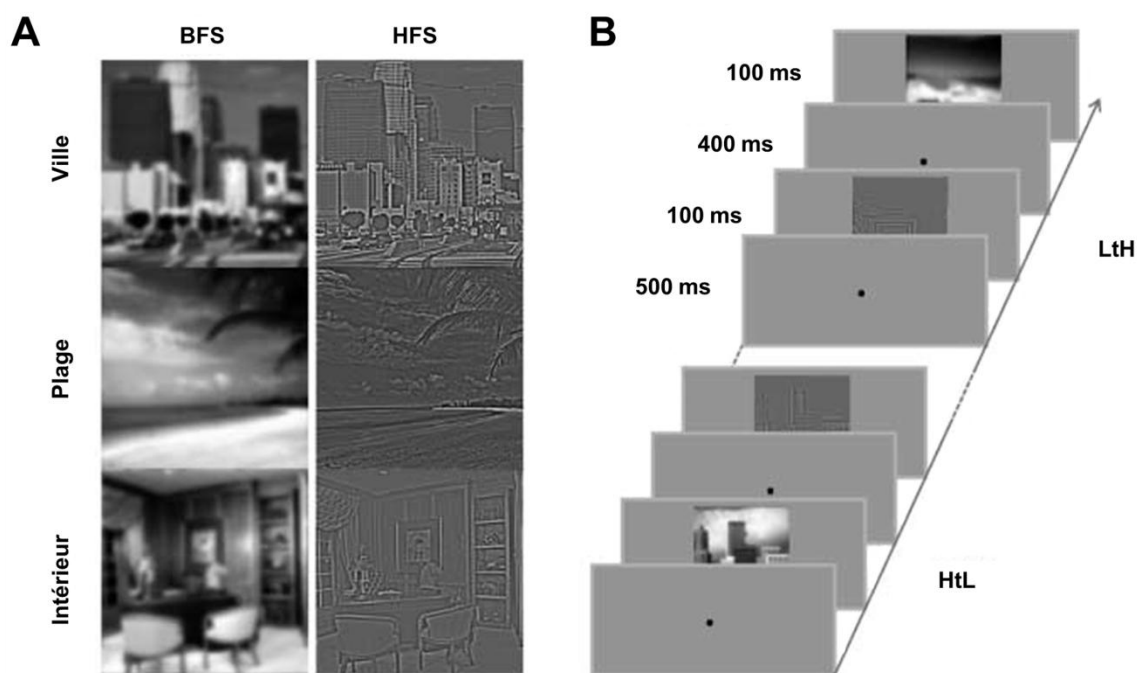


Figure I.14. (A) Exemples de stimuli employés par Peyrin et al. (2010). Chaque image correspond à une scène naturelle (ville, plage, ou intérieur) filtrée soit en BFS (gauche) soit en HFS (droite). (B). Exemple d'essais expérimentaux dans la tâche d'appariement de scènes: chaque essai correspondait à une brève séquence durant laquelle les deux images filtrées étaient présentées pendant 100 ms dans une succession rapide soit de l'image BFS suivie de l'image HFS (LtH) soit de l'image HFS suivie de l'image BFS (HtL). La moitié des séquences contenait deux scènes de la même catégorie tandis que l'autre moitié présentait deux scènes de catégorie différente. Les participants devaient indiquer si les deux scènes appartenaient ou non à la même catégorie. Bien que cette procédure ne soit évidemment pas physiologique, elle a permis aux auteurs de "mimer" de façon expérimentale le traitement séquentiel des signaux visuels selon leur contenu fréquentiel, tel que postulé par les modèles de reconnaissance visuelle et d'évaluer systématiquement les réponses cérébrales pour les informations de BFS et HFS présentées dans un ordre différent de traitement.

ont montré que les séquences LtH et HtL étaient respectivement associées à une plus grande activation du cortex occipito-temporal droit et gauche. En accord avec cela, des données électrophysiologiques suggèrent également que l'information visuelle serait rapidement transférée dans l'hémisphère spécialisé pour son traitement lorsqu'elle est projetée initialement dans l'hémisphère opposé (Nowicka, Grabowska, & Fersten, 1996). Récemment, Peyrin et al (2010) ont enregistré l'IRMf et les potentiels évoqués (PE), en utilisant la même procédure expérimentale (figure I.14.). Les résultats ont montré que pour des séquences LtH, mais pas pour des séquences HtL, les informations LSF produisaient une première hausse de l'activité dans les régions préfrontale et temporo-pariétale, suivie par des réponses plus fortes pour les HFS dans le cortex visuel primaire. Ces résultats sont donc compatibles avec des influences rétroactives sur les aires de plus bas niveau qui traitent les HFS, suite à l'activation initiale des aires d'ordre supérieur, au niveau frontal et pariétal, par les BFS. Le cerveau utiliserait ainsi les informations de BFS de la stimulation dans son contexte pour en produire

une esquisse grossière qu'il compléterait progressivement avec les détails, portés par les HFS (Bar, 2004, 2007, 2009; Hegdé, 2008; Kveraga, Ghuman, & Bar, 2007).

2.3.2. Les modèles prédictifs

Conformément aux données déjà décrites, de nombreuses études neurophysiologiques ont confirmé l'existence de mécanismes "top-down" cruciaux dans le traitement visuel (Bar, Kassam et al., 2006; Barcelo, Suwazono, & Knight, 2000; Miyashita & Hayashi, 2000; Ranganath, Cohen et al., 2004; Tomita, Ohbayashi et al., 1999). Les régions corticales les plus souvent associées avec la reconnaissance des stimuli visuels sont en effet localisées dans le cortex infero-temporal (Logothetis & Sheinberg, 1996; Tanaka, 1996), en particulier le gyrus fusiforme et le cortex occipital latéral chez les humains, mais aussi dans les régions préfrontales (Bar, Tootell et al., 2001; Grill-Spector, Kourtzi, & Kanwisher, 2001; Malach, Levy, & Hasson, 2002; Martin, Wiggs et al., 1996; Ranganath et al., 2004). Le cortex préfrontal antérieur et certaines régions médianes du lobe temporal permettraient le rappel des informations liées à la stimulation et leur maintien en mémoire afin de guider le comportement de manière optimale (Ranganath et al., 2004).

Dans ce contexte, Bar a récemment proposé un modèle dynamique de la vision (Bar, 2003, 2009) selon lequel la première question qu'un individu se pose lorsqu'il est confronté à une stimulation visuelle n'est pas "qu'est-ce?" mais plutôt "à quoi cela ressemble?". Plus précisément, lorsqu'on rencontre un nouveau stimulus visuel, et tous les stimuli sont nouveaux dans une certaine mesure car nous rencontrons rarement le même stimulus deux fois dans des conditions similaires, notre cerveau pose la question suivante "est-ce que ce stimulus ressemble à quelque chose qui nous est déjà familier?" en utilisant activement des estimations top-down qui pourraient être basées sur les informations visuelles rudimentaires (Bar et al., 2006). Une fois qu'une analogie est trouvée à partir de cette impression grossière, les représentations associées sont activées rapidement. Ce processus fournit le support pour des prédictions pré-sensibilisant les représentations de ce qui est le plus susceptible de se produire. Ainsi, les séquences CtF seraient le reflet d'une prédiction générée par le cerveau pour que l'individu puisse rapidement se représenter ce à quoi il est confronté. Cet auteur met ainsi l'accent sur la manière dont nous utilisons notre expérience passée, laquelle offre un accès immédiat à des analogies et des représentations associées à une stimulation dans le présent, afin d'en prédire les conséquences dans un futur proche. En d'autres termes, notre perception de l'environnement repose tout autant sur la mémoire que sur le système visuel, ce qui a été récemment soutenu par des études fonctionnelles d'imagerie par résonance magnétique (Wang, Jiang et al., 2008).

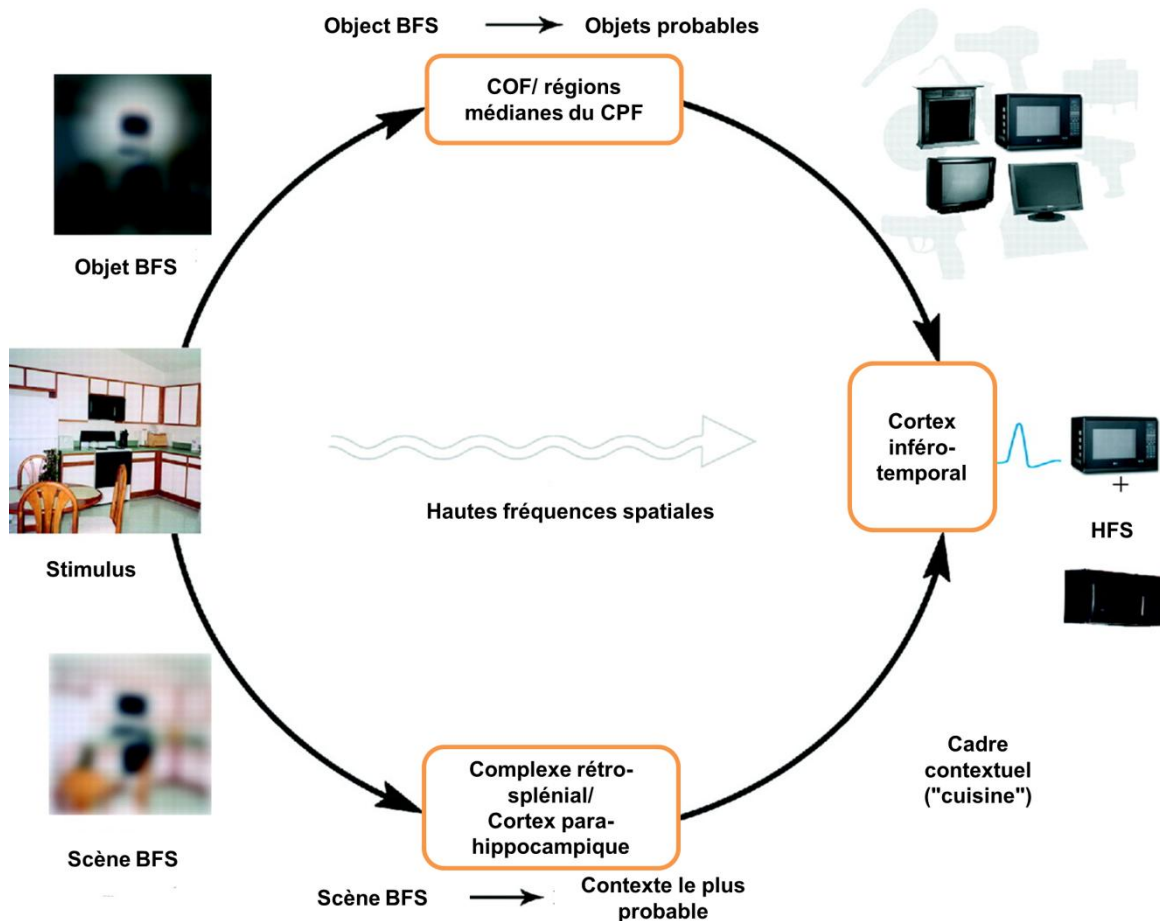


Figure I.15. Modèle "prédictif" de Bar. En parallèle à la progression ascendante systématique du traitement des détails de l'image le long de la voie visuelle ventrale, il existe des projections rapides des informations de basse fréquence spatiale (BFS), probablement via la voie magnocellulaire. Cette information grossière mais rapide est suffisante pour générer une estimation initiale de l'objet et de son contexte. Ces prédictions sont alors validées et raffinées par l'arrivée progressive des informations de haute fréquence spatiale (HFS). Figure modifiée d'après Bar (2009).

Par la suite, Bar (2004, 2009) a suggéré l'existence d'au moins deux types de prédiction, formulées à partir des informations de BFS véhiculées par la voie M, en parallèle du traitement ascendant des détails (HFS) de l'image le long de la voie P, aboutissant au cortex inféro-temporal (figure I.15). D'une part, l'arrivée des informations de BFS au niveau du cortex orbito-frontal (COF), permettrait l'activation d'un répertoire d'objets les plus plausibles en lien avec celui perçu (Bar et al., 2006; Kveraga, Boshyan, et al., 2007). Par exemple, dans une étude en IRMf, Kveraga, Boshyan, et al. (2007) ont montré que l'activité du COF prédisait la performance des participants à la tâche de reconnaissance visuelle des stimuli spécifiques à la voie M mais pas celle des stimuli spécifiques à la voie P, lesquels étaient reconnus aussi bien et aussi vite. De plus, les stimuli M activaient les voies s'étendant du cortex visuel occipital au COF et de ce dernier au gyrus fusiforme. Ainsi, la

reconnaissance des objets par les cortex visuels précoces et inféro-temporaux serait facilitée grâce aux projections M qui les relient au COF. Parallèlement, cette représentation grossière fournie par les signaux M est également suffisante pour extraire le contexte de la scène (Bar, 2004; Torralba & Oliva, 2003), grâce à l'arrivée de ces informations de BFS au niveau du complexe rétrosplénial, du gyrus para-hippocampique et dans une certaine mesure du cortex préfrontal médian (Bar, 2004; Bar & Aminoff, 2003). La combinaison des interprétations associées aux objets potentiels avec celles des objets qui arrivent en général dans ce genre de contexte permet une reconnaissance rapide du stimulus cible à un niveau basique. Celle-ci fournit l'analogie, c'est-à-dire le lien en mémoire avec ce stimulus, qui déclenche la création de prédictions. Une telle analogie contextuelle nécessite que les représentations génériques en mémoire soient typiques de l'exemplaire qu'elles représentent et ceci, de manière invariante. Ces représentations mnésiques prototypiques seraient le résultat d'un "moyennage" avec l'expérience des exemples de stimuli survenant dans un même contexte, grâce à un filtrage des BFS (Torralba & Oliva, 2003). Elles seraient particulièrement impliquées dans le mécanisme par lequel nous nous accommodons des variations infinies de notre espace visuel, si bien que les éléments qui nous entourent ont tendance à être familiers sans pour autant être identiques (voir Jenkins & Burton, 2008 pour une modélisation computationnelle de la reconnaissance des visages).

Nous verrons plus tard, que ce concept est lié à celui de la cognition incarnée conférant aux émotions un rôle crucial dans la manière dont on se représente le monde visuel (Barrett & Bar, 2009; Barsalou, 2003; Craig, 2010; Damasio, 2010; Niedenthal, 2007). Par ailleurs, la résonance de ce modèle avec le concept de prédiction issue de l'approche bayésienne est forte. Dans ce cadre, Hegdé (2008) a récemment proposé que les dynamiques temporelles de l'analyse visuelle correspondraient à un processus bayésien séquentiel de prise de décision. À chaque étape, le système visuel ferait une inférence sur la nature de la scène visuelle en évaluant conjointement l'information visuelle disponible et les connaissances *a priori* sur la scène.

Les données présentées dans ce premier chapitre nous semblent des éléments convaincants en faveur d'un pilotage cortical flexible de la perception visuelle, notamment en fonction de la partie du champ visuel stimulé, et ainsi de l'hémisphère initialement impliqué. Deux types de traitements visuels peuvent être distingués: le traitement de type magnocellulaire (M), rapide mais fournissant une impression visuelle grossière; le traitement de type parvocellulaire (P), plus lent mais fournissant une représentation des détails des scènes visuelles. Le modèle de fonctionnement dominant utilisé par le système visuel serait une analyse CfF, ayant

pour support le traitement M qui transmet rapidement l'information de BFS aux régions frontales et pariétales. Ces régions contribueraient alors au déclenchement de représentations mnésiques associées à une impression grossière extraite de la scène; ces représentations faciliteraient en retour la reconnaissance visuelle en s'intégrant au flux de traitement P le long de la voie ventrale, aboutissant au cortex inféro-temporal. Lors de l'exploration visuelle, le cerveau interviendrait donc de manière pro-active en ce sens qu'il ne réaliserait pas un traitement séquentiel passif des percepts, mais orienterait la représentation visuelle. L'un des aspects cruciaux pour le cerveau serait alors sa capacité à détecter tout élément potentiellement important pour la survie ou le bien-être de l'individu afin d'effectuer de manière optimale l'un de ses rôles majeurs : assurer l'équilibre somatique.

Lors du prochain chapitre, nous aborderons le statut particulier des stimuli émotionnels, c'est-à-dire des stimuli aptes à induire des réponses émotionnelles. Nous verrons ainsi que l'avènement récent des Neurosciences Affectives a contribué à donner une position centrale au rôle des émotions, qui constituent une réelle interface entre le corps et l'esprit. En particulier, nous nous intéresserons aux mécanismes par lesquels le traitement de la valeur affective peut modifier notre capacité à nous représenter notre espace visuel, et ainsi orienter notre comportement.



CHAPITRE II

Le codage émotionnel

L'étude des mécanismes sous-tendant la perception visuelle montre que l'Homme peut faire face à la diversité des informations visuelles tout en discriminant très rapidement celles qui lui paraissent pertinentes. 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. En effet, pour des raisons adaptatives, le cerveau doit évaluer en permanence les contraintes environnementales externes, aussi bien que les signaux somatiques du milieu interne. Lors de l'exploration du monde environnant, le cerveau ne peut donc se permettre de dédier toutes ses ressources à la simple réalisation de la tâche qui lui est explicitement commandée, c'est-à-dire sa dimension cognitive. Le cerveau considère en permanence les récompenses et les punitions, les pulsions et les motivations, et nécessairement les sentiments (Damasio, 2010).

Dans ce cadre, négliger le caractère émotionnel du fonctionnement humain, revient à négliger l'un des aspects centraux du rôle du cerveau: la nécessité d'assurer les besoins adaptatifs du corps qu'il anime. Il dispose donc de larges réseaux interconnectés dont l'objectif est d'évaluer la pertinence biologique des stimuli qui l'entourent, en lien avec son état présent, ses connaissances passées, et ses objectifs futurs. Toutefois, le versant émotionnel de la conduite demeure difficile à préciser ; en effet, cette difficulté est attestée par le caractère multidimensionnel de l'émotion, bien manifeste dans la variété des sentiments qu'elle engendre et dans la complexité de son impact sur la neuro-dynamique cérébrale et somatique.

1. LE CONCEPT D'ÉMOTION

Longtemps opposées aux fonctions cognitives, les émotions ne font l'objet d'études expérimentales en Neurosciences que depuis quelques dizaines d'années. Pourtant, dès 1872, Darwin³ met en évidence l'importance des émotions sur le plan adaptatif, et suggère ainsi

³ Charles Darwin, 1872, L'expression des émotions chez l'homme et chez les animaux, traduction par Dominique Férault, Paris, 2001.

qu'elles orientent nos comportements. Dans le contexte de cette approche, de nombreuses théories des émotions seront proposées. Les approches "discrètes" des émotions définissent l'existence d'émotions primaires ou basiques, en général au nombre de six, se distinguant les unes des autres par des patterns de réponses physiologiques particulières (Ekman, 1984; Izard, 1971; Tomkins, 1984): la peur, la joie, la tristesse, la colère, le dégoût, la surprise. Ces approches se sont notamment basées sur la caractérisation des expressions faciales (Ekman, 1972, 1984; Ekman & Friesen, 1971), universellement associées à chacune des émotions primaires et dont on retrouve l'existence chez les primates anthropoïdes (Lutz & White, 1986). Il faut toutefois noter que le nombre d'émotions primaires et les fondements de leur inclusion varient selon les auteurs (voir tableau II.1.; Ortony & Turner, 1990).

Tableau II.1. Une sélection des listes d'émotions basiques (modifié d'après Ortony & Turner, 1990).

Auteurs	Émotions basiques	Critère d'inclusion
Arnold (1960)	Colère, aversion, courage, abattement, désir, désespoir, peur, haine, espoir, amour, tristesse.	En relation avec les tendances à l'action.
Ekman, Friesen, & Ellsworth (1982)	Colère, dégoût, peur, joie, tristesse, surprise.	Expressions faciales universelles.
Frijda (1986)	Désir, bonheur, intérêt, surprise, émerveillement, peine.	Formes de préparation à l'action.
Gray (1982)	Rage et terreur, anxiété, joie.	Câblage héréditaire.
Izard (1971)	Colère, mépris, dégoût, détresse, peur, culpabilité, intérêt, joie, honte, surprise.	Câblage héréditaire.
James (1884)	Peur, chagrin, amour, rage.	Implication corporelle.
McDougall (1926)	Colère, dégoût, allégresse, peur, assujettissement, tendresse, émerveillement.	En relation aux instincts.
Mowrer (1960)	Douleur, plaisir.	États émotionnels non appris.
Oatley & Johnson-Laird (1987)	Colère, dégoût, anxiété, bonheur, tristesse.	Ne nécessitent pas de contenu propositionnel.
Panksepp (1982)	Espérance peur, rage, panique.	Câblage héréditaire.
Plutchik (1980)	Adhésion, colère, anticipation, dégoût, joie, peur, tristesse, surprise.	En relation avec les processus biologiques adaptatifs.
Tomkins (1984)	Colère, intérêt, mépris, dégoût, détresse, peur, joie, honte, surprise.	Densité de décharge neuronale.
Watson (1930)	Peur, amour, rage.	Câblage héréditaire.
Weiner & Graham (1984)	Bonheur, tristesse	Attribution indépendante.

Certains auteurs proposent aussi que des émotions plus complexes émergeraient de la combinaison de ces émotions primaires, permettant ainsi de rendre compte de la large variabilité du répertoire émotionnel (Ekman, 1992a, 1992b; Izard, 1977; Plutchik, 1980). Par ailleurs, les théories de l'évaluation cognitive vont alors se distinguer en proposant des

mécanismes de genèse communs à toutes les émotions. Le principe d'évaluation ("appraisal" en anglais) est d'abord introduit par Magda Arnold (1960): nous évaluons en permanence tout ce que nous rencontrons dans notre environnement par rapport à nos intentions et nos buts. Suivant une orientation proche, Scherer (1984; Scherer & Peper, 2001) va proposer que les émotions émergent d'une séquence de plusieurs évaluations successives des situations ou des événements auxquels l'individu est confronté. Les émotions correspondent alors à un changement d'état en réponse à ces stimulations visuelles, limité dans le temps, et de grande pertinence biologique pour l'organisme (Sander, Grandjean, & Scherer, 2005; Scherer, 1984; Scherer & Peper, 2001).

1.1. La proposition de Damasio

L'un des modèles des émotions les plus heuristiques propose qu'elles constituent un ensemble complexe et varié de réponses subjectives, physiologiques et comportementales spécifiques (Damasio, 2000). Selon Damasio, les émotions sont les *"exécuteurs zélés du principe de la valeur, le produit le plus intelligent à ce jour de la valeur biologique"* (Damasio, 2010, p. 135). Il décrit l'existence d'au moins trois types d'émotions: il fait référence aux émotions de base ou primaires, et à l'existence d'émotions sociales ou secondaires, telles que la sympathie, l'embarras ou encore la culpabilité, puis les émotions d'arrière-plan. Les émotions secondaires incorporent une partie des réponses des émotions primaires et d'arrière-plan. Pour Damasio (1999), les émotions d'arrière-plan sont à l'origine du sentiment de tension ou de relaxation, de fatigue ou d'énergie, de bien-être ou de malaise, d'anticipation ou de crainte. Elles constituent des réponses à certaines conditions de l'état interne, pouvant être engendrées par des processus physiologiques continus ou par des stimulations externes, et ne sont pas particulièrement mises en évidence par le comportement des individus, comme leur nom l'indique. Les émotions d'arrière-plan se différencient de l'humeur par leur caractère transitoire, et correspondraient à l'état auquel on fait référence lorsque l'on répond spontanément à la question "comment vous sentez-vous?". Enfin, cet auteur considère les émotions comme des programmes complexes d'action, en grande partie hérités de l'évolution et automatisés. Ces actions concernent le corps, comprenant l'expression du visage, des postures, et des changements du milieu interne. Elles comprennent des réactions du système nerveux central qui influencent fortement le système neurohormonal, le système neuroimmunitaire et le système neurovégétatif. Les sentiments correspondraient à des perceptions composites de ce qui se passe dans notre corps et notre esprit (Damasio, 1994, 1999; Damasio, Grabowski et al., 2000). Ces ressentis affectifs sont donc difficilement objectivables car ils correspondent à des expériences internes propres à chaque individu.

1.2. Les modèles dimensionnels

Dans ce contexte, les modèles dimensionnels proposent une description de l'émotion à l'aide d'un nombre restreint de dimensions mais permettant de rendre compte du large répertoire émotionnel de l'être humain. Ces théories se centrent sur l'expérience subjective qu'engendre une stimulation émotionnelle et s'inscrivent dans la continuité de la conception de Hebb (1949) qui considérait que le comportement suit une double dimension: direction et vigueur. Les approches les plus influentes décrivent ainsi les stimuli déclencheurs en fonction de l'expérience émotionnelle subjective induite (Lang, Bradley et al., 1998; Lang, Greenwald et al., 1993). Les deux dimensions émotionnelles les plus fréquemment invoquées sont la valence, c'est-à-dire le niveau de plaisir/déplaisir, et l'activation, c'est-à-dire le niveau d'intensité, pouvant être engendrées par un stimulus particulier; ce modèle permet de caractériser ainsi un vaste ensemble de stimuli perceptifs et symboliques (figure II.1.; Bradley & Lang, 1994). Souvent, un troisième facteur est invoqué, celui de la dominance, qui se réfère au niveau de contrôle perçu par l'individu sur le stimulus déclencheur, mais reste moins largement accepté du fait de son instabilité statistique (Lang et al., 1993; Osgood, May, & Miron, 1975; Russell, 1978).

Les dimensions de valence et d'activation ont reçu de nombreuses validations expérimentales (e.g. Bradley, Codispoti, Cuthbert et al., 2001; Bradley, Cuthbert, & Lang,

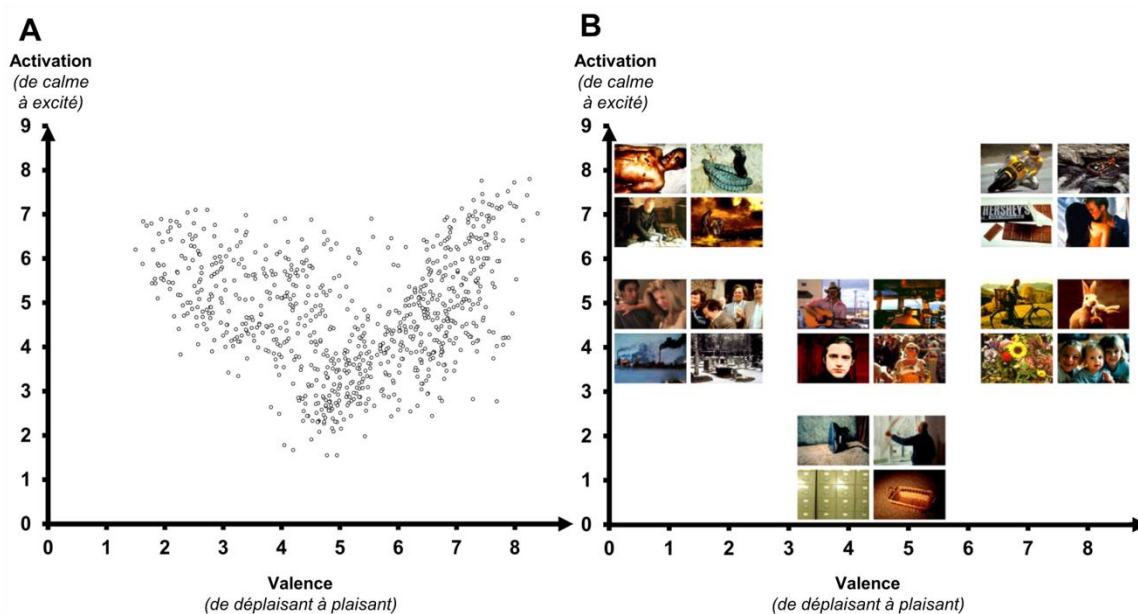


Figure II.1. (A) Scores de valence et d'activation des scènes naturelles issues de la banque d'images standardisées IAPS. Chaque image a été évaluée selon deux dimensions: le degré de déplaisir/plaisir (Valence) et d'intensité de l'émotion perçue (Activation). (B) Exemple d'images de l'IAPS. Figure modifiée d'après Maljkovic & Martini (2005).

1996; Gerdes, Wieser et al., 2010; Lang, Bradley, & Cuthbert, 1990; Lang et al., 1993; Nielen, Heslenfeld et al., 2009). D'une part, l'activation suit une relation quadratique en U avec la valence: les stimuli évalués comme extrêmement plaisants ou déplaisants sont aussi évalués comme très activateurs (Lang et al., 1993; Russell & Carroll, 1999). D'autre part, la valence permet la différenciation la plus fine de l'orientation émotionnelle (Lang et al., 1993; Osgood et al., 1975; Russell, 1978) et a une place importante au sein de nombreux modèles (e.g. Davidson, 1993; Heller, 1993; Izard, 1993; LeDoux, 1995). Elle renvoie à deux types de réactions adaptatives, en se référant à l'existence de deux systèmes neurophysiologiques de motivation qui seraient à l'origine de la dimension appétitive ou aversive des comportements (Konorski, 1967; Schneirla, 1959) en réponse à des stimuli particuliers, externes ou internes. La valence permet donc de caractériser le niveau de plaisir/déplaisir associé à un stimulus (Ortony & Turner, 1990; Osgood, Suci, & Tannenbaum, 1957; Russell & Carroll, 1999).

Dans ce cadre théorique, une grande diversité de stimuli qui entraînent des réactions physiologiques et psychologiques typiques des différentes émotions a été analysée ces dernières années (e.g. Bradley, Codispoti, Cuthbert, et al., 2001; Lang et al., 1993). À cet effet, Lang, Bradley, et al. (e.g. 1999; 2005) ont créé des stimuli standardisés, sélectionnés en fonction de leurs valeurs de valence et d'activation, obtenues grâce à la mise en place d'une échelle d'évaluation, le "Self-Assessment Manikin" (SAM; Lang, Kozak et al., 1980). Notamment, ils ont constitué une banque de photographies de scènes naturelles (International Affective Picture System, IAPS; Lang et al., 2005), largement utilisée dans les études scientifiques des émotions (figure II.1.).

2. LES BASES NEUROSOMATIQUES DE L'ÉMOTION

2.1. Le cerveau

2.1.1. Généralités

En 1937, Papez propose que le sentiment subjectif des émotions dépend de la circulation d'informations au sein d'un circuit reliant l'hypothalamus au cortex médian (voir figure II.2. (A); Papez, 1995). Selon cet auteur, l'hypothalamus attribue une valeur émotionnelle aux afférences sensorielles et provoque les réponses expressives et motrices associées. Il transmet alors ces informations, par l'entremise du noyau antérieur du thalamus, au gyrus cingulaire qui serait impliqué dans l'élaboration de l'expérience émotionnelle. Celle-ci serait ainsi liée à l'activité du cortex cingulaire, l'expression émotionnelle à celle de l'hypothalamus. Selon ce même modèle, l'hippocampe recevrait des entrées du cortex

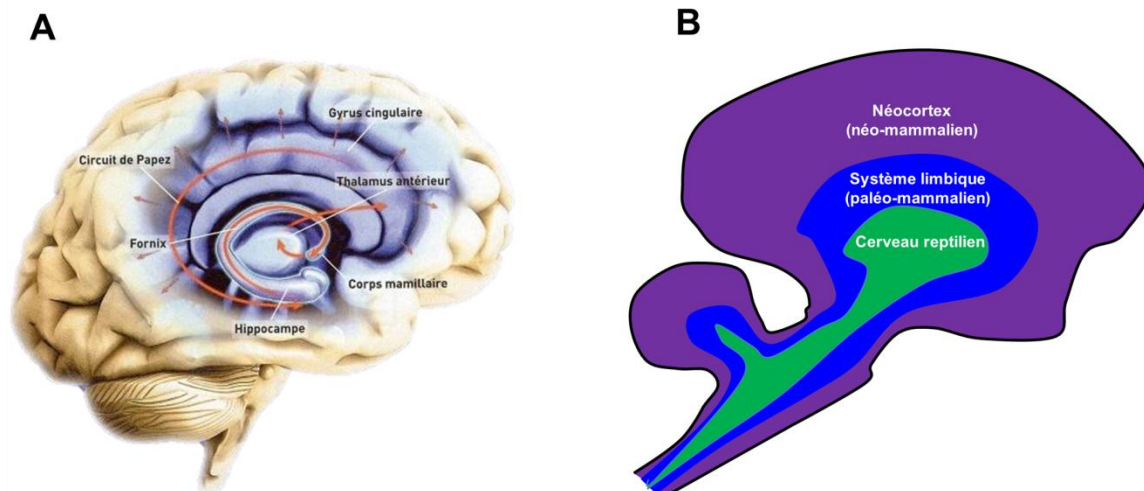


Figure II.2. (A) Illustration du circuit de Papez. Figure modifiée d'après www.vulgaris-medical.com; (B) Illustration du modèle de cerveau "tri-unique" de MacLean. Figure modifiée d'après Holden (1979).

cingulaire et fermerait le circuit en projetant les informations vers l'hypothalamus, constituant ainsi, selon Papez, l'une des bases des interactions entre mémoire et émotion.

Bien qu'il ait reçu de nombreuses critiques, le modèle de Papez a eu une importance indéniable car il sera à l'origine de la théorie du système limbique. En effet, Maclean (1952) propose la théorie du "cerveau viscéral", pour désigner le système limbique, auquel il ajoute l'amygdale, le septum, le cortex préfrontal, dont le rôle serait de maintenir la survie de l'animal et de l'espèce de façon intégrée. Il décrit trois stades évolutifs à l'origine d'un cerveau qu'il nomme "tri-unique": reptilien, paléo-mammalien et néo-mammalien [figure II.2. (B)]. Chez l'humain et les mammifères les plus évolués, les trois "cerveaux" cohabitent, le cerveau paléo-mammalien correspondant essentiellement au système limbique. Les idées de Mc Lean n'ont pas toutes résisté au jugement du temps, notamment l'idée d'un cerveau émotionnel unique correspondant au système limbique.

Depuis les années 1980, les nombreuses études de neuroimagerie et d'électrophysiologie ont largement contribué à considérer un traitement émotionnel distribué dans un large réseau de structures sous-corticales et corticales (voir Sabatinelli, Fortune et al., 2011 pour une méta-analyse récente de 100 études sur le traitement facial émotionnel et 57 études sur le traitement des scènes émotionnelles). Le traitement cérébral des émotions ne repose donc pas sur l'activité d'un centre unique mais plutôt sur l'intervention de plusieurs régions cérébrales inter-reliées apportant une contribution spécifique au contrôle et à l'expression de l'émotion concernée. Ces régions, dites de "convergence" (Damasio, 2000), correspondraient à des configurations neuroniques associées à des interactions complexes au

sein de réseaux cortico-limbiques dont les activités seraient inextricablement liées afin de représenter les états affectifs et leur impact corporel associé (Salzman & Fusi, 2010).

2.1.2. Le système affectif antérieur

Lors du traitement émotionnel de l'information visuelle, les structures cérébrales impliquées comprennent un large réseau de régions sous-corticales et corticales interconnectées et se distribuant dans la partie antéro-ventrale du cerveau (voir figure II.3.). On peut y inclure essentiellement l'amygdale, le noyau accumbens (NAc, ou striatum ventral), le pôle temporal (PoT), le cortex cingulaire antérieur (CCA) ainsi que le cortex préfrontal (CPF) et l'insula (Barrett & Bar, 2009; Rudrauf, Lachaux et al., 2009).

Le traitement de l'information émotionnelle semble débiter au niveau du système limbique suivi d'intégrations corticales, nécessaires à l'émergence de l'expérience émotionnelle. Toutefois, avant de décrire plus en détail les aspects anatomo-fonctionnels de ces structures, il est important de noter que d'autres régions cérébrales ont été impliquées dans le traitement émotionnel, bien que plus indirectement. En particulier, plusieurs études suggèrent que le collicule supérieur, reçoit des projections directes des cellules ganglionnaires rétiniennes avec de larges champs récepteurs et des axones à conduction rapide qui forment la voie M (Schiller & Malpeli, 1977); cette structure répond à des stimuli émotionnels non-consciemment perçus par des individus sains (Liddell, Brown et al., 2005; Morris, Ohman, & Dolan, 1999; Williams, Das et al., 2006) et des patients atteints d'une cécité corticale (de Gelder & Hadjikhani, 2006; de Gelder, Morris, & Dolan, 2005; Morris, DeGelder et al., 2001). Le collicule supérieur serait ainsi l'une des premières structures post-rétiniennes à répondre à des stimuli émotionnels grossiers (i.e. BFS). De même, l'emphase a été récemment portée sur une implication du pulvinar (Pessoa & Adolphs, 2010), qui répond aux stimulations visuelles saillantes, même lorsqu'elles sont non-consciemment perçues (de Gelder & Hadjikhani, 2006; de Gelder et al., 2005; Morris et al., 2001; Tamietto & de Gelder, 2010). Néanmoins, cet effet pourrait indiquer, soit un rôle direct du pulvinar dans la perception des stimuli émotionnels, soit le résultat d'une interférence avec le relais de l'information visuelle vers l'amygdale, ces deux structures présentant des connexions monosynaptiques entre-elles (Romanski, Giguere et al., 1997; Tamietto & de Gelder, 2010). Enfin, il est reconnu que l'action volontaire et la reconnaissance émotionnelle consciente impliquent le noyau caudé, le putamen, le globus pallidus et le noyau sous-thalamique, regroupés sous le terme de ganglions de la base (Adolphs, 2003; Calder, Lawrence, & Young, 2001; Phillips, Williams et al., 2004). Ces noyaux sont reliés à la substance noire et forment une boucle complexe avec des aires corticales frontales, préfrontales et pariétales et sont

impliqués dans le contrôle du mouvement. Le lien de ces structures avec l'amygdale permet donc d'appuyer leur rôle dans le comportement émotionnel.

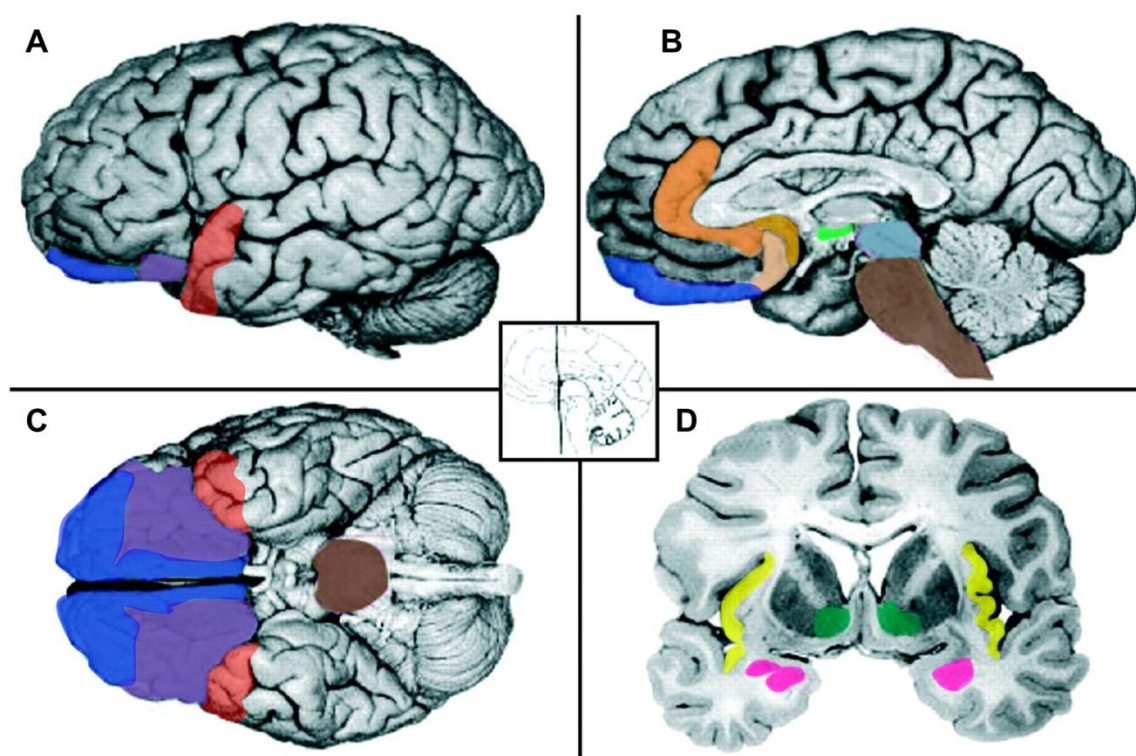
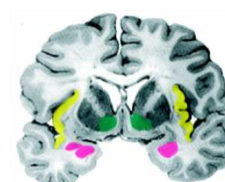


Figure II.3. (A-D) Le réseau cérébral affectif comprend un ensemble largement distribué d'aires corticales et sous-corticales interconnectées. Certaines régions sont traditionnellement considérées comme "émotionnelles", comme l'amygdale (en rose) et le striatum ventral (en vert foncé). Le pôle temporal (en rouge) est une région associative de haut niveau, dont le rôle dans le traitement émotionnel, bien que démontré, demeure peu connu. D'autres domaines ont été jusqu'à récemment considérés comme "cognitifs", tels que le cortex orbito-frontal (OFC; en bleu et violet) auquel les chercheurs se réfèrent souvent pour désigner tout le secteur orbitaire du cortex préfrontal. Cela inclut les parties latérales (en bleu) qui sont délimitées par le cortex préfrontal ventro-latéral et l'insula (en jaune), ainsi que les parties médiales qui enveloppent le cortex préfrontal ventro-médian (CPFvm; en violet) et s'étendent dans les portions sub-génuale et pré-génuale du cortex cingulaire antérieur (CCA; en orange et or). Ce réseau affectif communique avec l'hypothalamus (en vert clair) et les centres de contrôle neurovégétatifs du mésencéphale et du tronc cérébral (en turquoise et marron). Figure modifiée d'après Barrett & Bar (Barrett & Bar, 2009).

Amygdale

L'amygdale (en rose) correspond à une collection structurellement et fonctionnellement hétérogène de noyaux situés dans la portion antérieure et médiane de chacun des lobes temporaux (voir figure II.3). L'approche anatomo-fonctionnelle permet de décrire plusieurs divisions de cette structure (Swanson & Petrovich, 1998): la première division correspond à la partie baso-latérale qui contient les noyaux latéral, basal et basal accessoire, et



la seconde à l'amygdale centrale (voir figure II.4.; Cardinal, Parkinson et al., 2002; Davis & Whalen, 2001; Pessoa, 2010b; Salzman & Fusi, 2010). L'amygdale baso-latérale reçoit les informations sensorielles du cortex, et est richement connectée avec les cortex préfrontal, pariétal, cingulaire, et insulaire. À partir du thalamus, l'information sensorielle pourrait également atteindre l'amygdale par une liaison monosynaptique avec le pulvinar, lui-même connecté au collicule supérieur (voir Tamietto & de Gelder, 2010). Nous aborderons plus en détails cette route sous-corticale dont l'existence chez l'Homme, et le rôle dans la perception émotionnelle non-consciente, font largement débat (e.g. de Gelder, van Honk, & Tamietto, 2011; Pessoa & Adolphs, 2010, 2011; Tamietto & de Gelder, 2010). La seconde division correspond à l'amygdale centrale qui est impliquée dans plusieurs fonctions attentionnelles. Elle est parfois considérée comme un "contrôleur" du tronc cérébral (Cardinal et al., 2002), et utilise ses projections largement distribuées vers l'hypothalamus et d'autres noyaux du tronc, notamment réticulaires, afin de coordonner les réponses comportementales, neurovégétatives et neuroendocrines (Pessoa, 2010b; Salzman & Fusi, 2010; voir figure II.4.). La séparation fonctionnelle présentée ici reste néanmoins grossière, comme en témoignent le fait que les deux divisions interviennent dans les processus attentionnels, ou bien encore, le rôle observé dans le conditionnement pavlovien pour l'amygdale centrale. L'apprentissage implicite et la consolidation mnésique des stimuli émotionnels perçus consciemment reposeraient sur des interactions entre l'amygdale et l'hippocampe (Morris, Ohman, & Dolan, 1998).

L'amygdale est probablement la structure la plus étudiée à ce jour et dont l'implication dans le traitement émotionnel soit bien avérée (Phelps & LeDoux, 2005). Une des découvertes majeures concernant la perception émotionnelle a été faite par LeDoux dans les années 1990 (Voir LeDoux, 2007, pour une revue récente). En utilisant une procédure de conditionnement de la réaction de peur chez le rat, cet auteur a suggéré que l'amygdale en constituait un relais essentiel, par son rôle au sein de deux voies distinctes: la première, très rapide et fondamentale pour la survie, est dite "courte", car elle relie le thalamus directement à l'amygdale et permet le déclenchement des comportements de défense; la seconde, plus longue, car passant par le cortex cérébral, semble plus précise dans l'évaluation de la situation, ainsi que le choix d'une stratégie adaptée, et participerait au contrôle de la voie courte.

En parallèle des travaux de LeDoux chez l'animal, les études lésionnelles chez l'Homme (Adolphs & Spezio, 2006) montrent également une implication nette de l'amygdale dans le traitement des stimulations négatives. L'amygdale serait donc une structure charnière

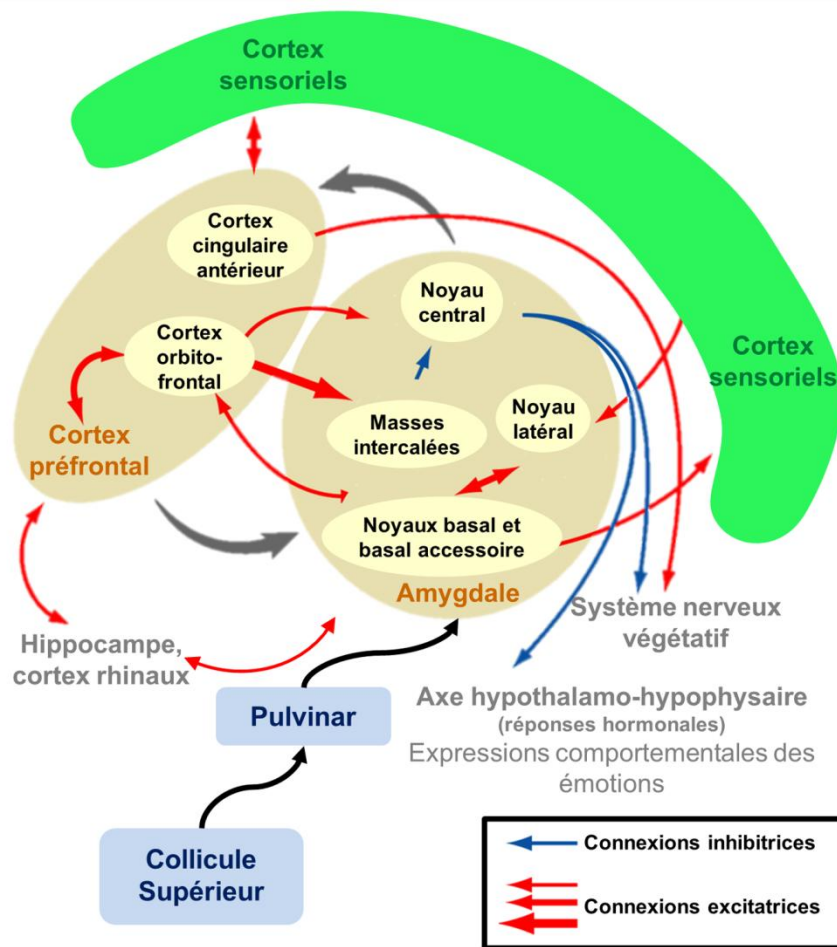


Figure II.4. Illustration des principales connexions anatomiques de l'amygdale et du cortex préfrontal (modifiée d'après Salzman & Fusi, 2010).

dans le traitement rapide d'un signal de danger ou de menace (Adolphs, Tranel et al., 1999). Néanmoins, son rôle semble plus large et plusieurs auteurs s'accordent pour affirmer qu'il consisterait à détecter la pertinence biologique des stimuli quelle que soit leur valence (Anderson & Sobel, 2003; Garavan, Pendergrass et al., 2001; Killgore & Yurgelun-Todd, 2004; Lane, Chua, & Dolan, 1999; Sander, Grafman, & Zalla, 2003). Dans ce cadre, de nombreuses études d'imagerie fonctionnelle ont mis en évidence une activation de cette structure lors de la perception de scènes visuelles issues de l'IAPS (Britton, Taylor et al., 2006; Kensinger & Schacter, 2006; Lane et al., 1999; Liberzon, Phan et al., 2003; Liberzon, Taylor et al., 2000; Paradiso, Johnson et al., 1999; Phan, Taylor et al., 2004; Sabatinelli, Bradley et al., 2005; Taylor, 2003). Zald (2003) propose que l'amygdale serait le substrat anatomique du "biais de négativité", selon lequel, à des niveaux d'activation semblables, les stimuli négatifs peuvent engendrer des réactions plus intenses que les stimuli positifs (Cacioppo & Gardner, 1999; Fox, Lester et al., 2000; Fox, Russo, & Dutton, 2002; Hansen &

Hansen, 1988; Öhman, Flykt, & Esteves, 2001). Une méta-analyse récente (Sergerie, Chochol, & Armony, 2008), basée sur 148 études, a toutefois confirmé que l'amygdale est également activée par les stimuli positifs (Killgore & Yurgelun-Todd, 2004; Somerville, Kim et al., 2004).

L'amygdale aurait un rôle important dans le fait de diriger l'attention envers un stimulus émotionnellement saillant afin d'orienter le traitement de stimulations qui ont une importance majeure pour l'individu (Davidson, 2003). Dans ce cadre, l'amygdale serait impliquée de façon privilégiée dans les étapes les plus précoces de l'évaluation émotionnelle (e.g., Kubota et al., 2000). L'amygdale jouerait un rôle essentiel dans la sélection des informations sensorielles qui accèdent à la conscience (Zald, 2003), à partir des caractéristiques affectives de ces informations (Davis & Whalen, 2001). L'activation de l'amygdale en réponse à des stimuli émotionnels dans des conditions de perception non-consciente a été observée chez des patients sains mais aussi chez des patients cérébrésés présentant une cécité corticale ou une hémionégligence spatiale (e.g. de Gelder, Vroomen et al., 1999; Tamietto, Cauda et al., 2010; Vuilleumier, Armony et al., 2002; Vuilleumier & Schwartz, 2001).

De manière générale, l'amygdale a donc un rôle plus étendu que celui initialement proposé dans la détection pré-attentive des stimuli menaçants et serait, par exemple, une composante cruciale des mécanismes neuronaux impliqués dans la cognition sociale (Adolphs & Spezio, 2006). L'amygdale est une structure complexe, comprenant jusqu'à 12 noyaux, richement connectée, et impliquée à la fois dans la perception émotionnelle consciente et non consciente des stimuli visuels (Sergerie et al., 2008). Située dans la partie rostrale du lobe temporal, l'amygdale reçoit des projections en provenance des régions sensorielles du thalamus et du néocortex, et est fortement connectée avec le cortex préfrontal, l'hippocampe et les axes hypothalamo-hypophysaire et neurovégétatif. L'amygdale occupe donc une place centrale dans le codage émotionnel: son rôle activateur dans les émotions permettrait le déclenchement précoce d'une série de réactions au niveau comportemental, végétatif et endocrinien.

Noyau accumbens (NAc)

La motivation des comportements vitaux est liée au plaisir qu'ils procurent et en ce sens, elle est associée à l'activation d'un système hédonique souvent appelé système de récompense chez l'animal. Ce système impliquerait plusieurs voies dopaminergiques, en particulier la voie méso-limbique (Ikemoto, 2010; Morgane, Galler, & Mokler, 2005). Certains corps



cellulaires des neurones dopaminergiques amassés dans la partie supérieure du tronc cérébral, au niveau de l'aire tegmentale ventrale, projettent leurs axones vers le NAc (ou striatum ventral; en vert foncé, voir figure II.3.). Toute situation liée au plaisir, telles que la rencontre d'un partenaire, l'éloignement d'un prédateur, l'accès à la nourriture, ou encore un environnement excitant la curiosité, activent ce circuit de récompense chez l'animal, et libèrent de la dopamine dans le NAc (Ladurelle, Roques, & Dauge, 1995). De nombreuses études ont également montré l'implication de cette région dans les addictions aux substances psycho-actives (Breiter, Gollub et al., 1997; Koob & Volkow, 2010).

Plusieurs travaux de neuroimagerie fonctionnelle ont observé une activation du NAc lors de la perception de stimuli émotionnels plaisants, en utilisant des visages attrayants (Aharon, Etcoff et al., 2001), des photographies d'êtres aimés (Aron, Fisher et al., 2005; Bartels & Zeki, 2004; Fisher, Aron, & Brown, 2005), de l'art pictural esthétique (Kawabata & Zeki, 2004), des indices liés à des drogues (David, Munafo et al., 2005; Siessmeier, Kienast et al., 2006), ou à signification érotique (Ferretti, Caulo et al., 2005; Hamann, Herman et al., 2004; Karama, Lecours et al., 2002). Les études qui ont employé des paradigmes de visualisation passive avec des images plaisantes (Aharon et al., 2001; Sabatinelli, Bradley et al., 2007), d'imagination de scènes plaisantes (Costa, Lang et al., 2010), ou liés au traitement de la récompense (Breiter, Aharon et al., 2001; Cooper & Knutson, 2008; Knutson & Cooper, 2005), indiquent également que le NAc est activé sélectivement par du matériel agréable. Toutefois, il existe des preuves selon lesquelles les stimuli déplaisants sont aussi traités par cette région (Becerra, Breiter et al., 2001; Carretie, Rios et al., 2009; Herwig, Abler et al., 2007; Levita, Hare et al., 2009; Pezze & Feldon, 2004); une revue récente a d'ailleurs mis en exergue les activations du NAc en réponse, certes au plaisir, mais aussi à la douleur (Leknes, Bantick et al., 2007).

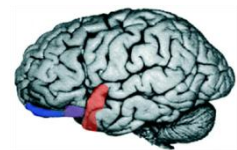
Enfin, ce noyau serait impliqué dans l'expression motrice des émotions (sourire, adopter une posture agressive...) ainsi que dans les aspects motivationnels des mouvements (Davidson & Irwin, 1999). Le NAc a été décrit comme faisant partie d'une boucle motivationnelle au sein de laquelle il reçoit des projections des régions préfrontales orbitaires et médianes, et envoie des projections vers la substance noire et le globus pallidus interne; ces structures projettent elles-mêmes vers le thalamus qui ferme la boucle avec les régions préfrontales (Seger, 2008). Cette boucle interviendrait dans l'automatisation d'un apprentissage, comme lors d'une tâche de catégorisation visuelle par exemple, en fournissant un signal rétroactif, positif ou négatif, à valeur de renforcement. En général, une plus grande activité est observée pour un feedback négatif lorsque les tâches sont réussies et pour un

feedback positif lorsque l'apprentissage n'est pas possible (Seger, 2008). Le NAc indiquerait donc si la récompense attendue est reçue ou non (Haruno & Kawato, 2006). Le NAc est ainsi activé par des omissions non perçues de récompense pourtant attendues (Balleine, 2005; Berns, Cohen, & Mintun, 1997), en lien avec le rôle démontré des neurones dopaminergiques dans le codage de l'erreur de prédiction (Bromberg-Martin, Matsumoto, & Hikosaka, 2010; Schultz, 2000).

En bref, du fait de sa localisation cérébrale, le NAc constitue une véritable interface entre le système limbique et le système moteur, et son rôle dans le traitement émotionnel pourrait être plus large que celui initialement proposé dans le contexte de la récompense. Le NAc serait ainsi une région clé des systèmes motivationnels sous-tendant les comportements d'approche, mais aussi potentiellement les comportements d'évitement. Les données montrant son implication dans le codage de l'erreur de prédiction suggèrent également que le NAc interviendrait dans la préparation à l'action, éventuellement en fonction de la valence d'une stimulation.

Pole temporal (PoT)

Le PoT (en rouge) constitue l'extrémité antérieure du lobe temporal (voir figure II.3.). Les anatomistes ont longtemps considéré que cette région appartenait au système limbique étendu, en raison de sa localisation postérieure au cortex préfrontal (CPF), latérale à l'amygdale, et par ses riches connexions avec les régions limbiques et para-limbiques (Mesulam, 2000). En effet, très fortement connecté avec le CPF, le PoT présente un profil de connectivité particulièrement ressemblant à celui de l'amygdale. Les portions dorsales du PoT projettent notamment vers l'hypothalamus, suggérant un rôle dans la modulation de la régulation neurovégétative des émotions. Ainsi, une stimulation électrique du PoT produit des variations de la fréquence cardiaque, de la respiration et de la pression sanguine (Gloor, Olivier et al., 1982). De plus, il reçoit des connexions de l'insula, qui comme nous le verrons, a un rôle important dans la sensibilité aux variations physiologiques internes (Critchley, Wiens et al., 2004).



Une récente revue de Olson, Plotzker, & Ezzyat (2007) confirme l'idée selon laquelle le rôle fonctionnel du PoT est assimilable à celui d'une région para-limbique. En effet, la littérature chez le macaque montre que des lésions bilatérales du PoT entraînent des troubles dans le traitement émotionnel et le comportement social, tels qu'observés dans le syndrome de Klüver-Bucy (décrit pour la première fois en 1939, voir Kluver & Bucy, 1997). Chez l'Homme, l'atrophie du PoT et des régions proches aboutit à des conséquences assimilables,

induisant un changement profond de la personnalité. De plus, des données issues d'études en neuroimagerie suggèrent un rôle de cette région dans le traitement émotionnel des stimuli visuels, auditifs, et olfactifs, mais aussi dans les processus de mentalisation ("Theory of mind"; Berthoz, Armony et al., 2002; Fletcher, Happe et al., 1995; McCabe, Houser et al., 2001; Mitchell, Macrae, & Banaji, 2006). Pour certains auteurs, le PoT, à l'image de la jonction temporo-pariétale, constituerait une aire d'association particulière, contribuant à l'intégration d'informations en provenance de nombreuses régions corticales telles que les cortex associatifs auditifs, les aires visuelles extrastriées inféro-temporales et le cortex olfactif pré-piriforme.

En résumé, bien que le rôle du pôle temporal reste mal défini, son implication dans le traitement émotionnel est avérée. Les travaux chez le macaque, et plus récemment les études de neuroimagerie chez l'Homme, suggèrent que le pôle temporal, qui possède des connexions avec de nombreuses régions sensorielles, interviendrait dans l'intégration des réponses émotionnelles viscérales avec des informations auditives, olfactives et visuelles traitées à un haut niveau d'analyse (Olson et al., 2007).

Cortex préfrontal (CPF)

La partie la plus antérieure du lobe frontal, le CPF, constitue l'aboutissement majeur de l'organisation cérébrale du point de vue phylogénétique. On lui attribue traditionnellement trois divisions majeures: le cortex préfrontal dorso-latéral (CPFdl), le cortex préfrontal ventro-médian (CPFvm), et le cortex préfrontal ventro-latéral⁴ (CPFvl; voir figure II.5). Au cours de l'évolution, le contrôle du CPF sur les structures limbiques, comme l'amygdale, n'a pas cessé de s'accroître. Les voies du cortex vers l'amygdale sont cependant bien moins nombreuses que celles de l'amygdale vers le cortex, ce qui pourrait contribuer à rendre compte de l'impact de l'émotion sur la cognition.

Dans ce contexte, Antonio Damasio a proposé l'hypothèse des marqueurs somatiques selon laquelle, pour faire face à la diversité de choix lors de la prise de décisions, la région préfrontale du cerveau élabore des représentations transitoires des différents scénarii d'action possibles, qui suscitent via l'amygdale, une ébauche de réactions émotionnelles adaptées au contenu de ces images, comprenant les réactions somatiques correspondantes (ou "marqueurs somatiques"; Damasio, 1994). Ces marqueurs somatiques ont pour rôle d'associer à chaque image d'action une réaction corporelle distincte, positive ou

⁴ La terminologie "cortex orbito-frontal" (COF) est aussi utilisée pour décrire la troisième division du CPF, plutôt que celui de CPFvl. Néanmoins, nous préférons dans la suite de ce manuscrit l'emploi de COF pour décrire toute la surface orbitale du lobe frontal, incluant ainsi le CPFvm et le CPFvl (Barrett & Bar, 2009).

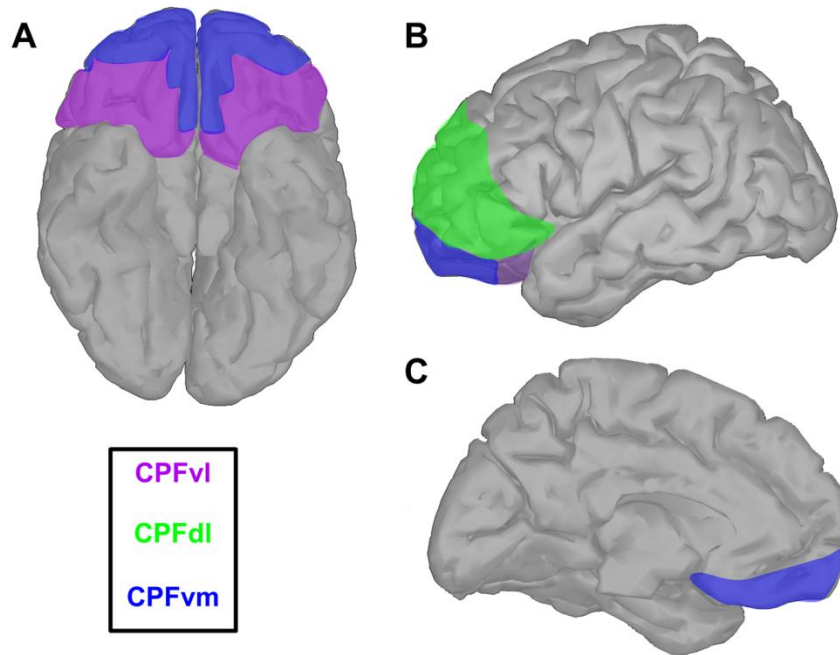


Figure II.5. (A-C) Représentation schématique des principales subdivisions du cortex préfrontal. Abréviations: CPFvl, cortex préfrontal ventro-latéral; CPFdl, cortex préfrontal dorso-latéral; CPFvm, cortex préfrontal ventro-médian. Figure adaptée de www.lecerveau.mcgill.ca

négative, aidant de ce fait les processus d'évaluation cognitive, ce qui conduit rapidement à opérer des choix. Bechara, Damasio, et al. (1998) ont mis en évidence une dissociation entre des patients avec des lésions au niveau du CPFvm et des patients atteints au niveau du CPFdl (1998): bien que les patients du premier groupe aient montré une performance normale dans la tâche de mémoire de travail, et que la disponibilité immédiate d'une récompense ou d'une punition puisse influencer bel et bien leur comportement (Bechara, Damasio et al., 1994), ils échouaient à la tâche de mise d'argent, laquelle impliquait l'anticipation des conséquences positives et négatives de leur mise. Les patients du second groupe, quant à eux, accomplissaient avec succès la tâche de mise d'argent mais échouaient dans la tâche d'appariement immédiat.

Le CPFvm est probablement impliqué dans l'anticipation des conséquences affectives et prendrait part aux processus de prise de décision (Damasio, 1994). Selon Damasio, le CPFvm apprend des associations entre des situations complexes et les états émotionnels qui les accompagnent. Lorsqu'une situation similaire survient, le CPFvm déclenche la réactivation des patterns somatosensoriels qui ont encodé l'état somatique pertinent. Cette réactivation repose soit sur une boucle corporelle, au sein de laquelle la modification corporelle survient en réaction à l'activation du CPFvm, et est ensuite transmise aux cortex

somatosensoriels, soit sur une boucle corporelle "as if" ("comme si"), au sein de laquelle les signaux de réactivation sont directement transmis du CPFvm aux cortex somatosensoriels, pour une anticipation des réactions corporelles à venir dans la planification du comportement.

Par ailleurs, le CPFdl a été impliqué à la fois dans la régulation émotionnelle et la prise de décision, mais son rôle serait avant tout d'ordre attentionnel (Mitchell, 2011). En effet, le CPFdl a très peu de projections vers l'amygdale (Ghashghaei, Hilgetag, & Barbas, 2007), mais dispose de connexions avec des aires impliquées dans la représentation sensorielle multimodale, les processus visuo-spatiaux et la mémoire (Mitchell, 2011). Le CPFdl serait ainsi activé lors de la modulation volontaire d'une réponse affective, et lors de la régulation de l'impact de distracteurs émotionnels sur les comportements dirigés par des buts attentionnels.

Enfin, le CPFvl est une zone de convergence d'une large variété de modalités sensorielles, lui permettant d'utiliser des représentations détaillées des stimuli environnementaux pour influencer le comportement (Ongur & Price, 2000; Rolls & Baylis, 1994). Il reçoit de nombreuses informations en provenance du cortex temporal (Carmichael & Price, 1995), et possède également quelques rares connexions, par rapport aux autres régions du CPF et avec l'amygdale (Ghashghaei & Barbas, 2002; Ghashghaei et al., 2007). Ceci suggère que toute influence possible du CPFvl sur l'amygdale serait plus susceptible d'intervenir via des voies indirectes. Le CPFvl dispose de fortes connexions avec l'insula (Morecraft, Geula, & Mesulam, 1992) et les interactions entre ces deux structures pourraient influencer les réponses affectives. Le CPFvl est activé à la fois par des stimuli positifs et négatifs et cette région est impliquée dans de nombreuses stratégies de régulation émotionnelle (Beauregard, Leroux et al., 1998; Beauregard, Levesque, & Bourgouin, 2001; Grimm, Schmidt et al., 2006; Kensinger & Schacter, 2006; Levesque, Eugene et al., 2003; Nielen et al., 2009; Ochsner, Ray et al., 2004). Ceci conforte l'idée selon laquelle le CPFvl fournit une contribution flexible dans la modulation affective (Eippert, Veit et al., 2007; Kim & Hamann, 2007; Kross, Davidson et al., 2009; Lee, Dolan, & Critchley, 2008; Ochsner et al., 2004; Phan, Fitzgerald et al., 2005). D'autres auteurs suggèrent que le CPFvl est inversement associé à l'activité de l'amygdale lors de la catégorisation d'expressions émotionnelles (Hariri, Bookheimer, & Mazziotta, 2000; Lieberman, Eisenberger et al., 2007) ou lors de la perception non consciente de visages de colère (Nomura, Ohira et al., 2004). De plus, le CPFvl a également été impliqué dans la réduction de l'impact de distracteurs émotionnels négatifs (Mitchell, Luo et al., 2008; Monk, Nelson et al., 2006) et serait une

structure clé au sein du réseau responsable de l'orientation attentionnelle en direction de stimuli saillants ou inattendus, c'est-à-dire survenant en dehors de notre focus attentionnel (Corbetta, Patel, & Shulman, 2008; Corbetta & Shulman, 2002). L'une des possibilités pour rendre compte de cette apparente hétérogénéité fonctionnelle du CPFvI serait que l'activité observée lors des tâches de régulation émotionnelle soit associée à la vigilance ou à une attention sélective à des stimulations émotionnelles. Par exemple, une augmentation de l'activité de cette région a été observée lors de l'anticipation de stimuli négatifs (Onoda, Okamoto et al., 2008), et en réponse à des distracteurs négatifs qui interféraient avec la performance à une tâche de réponse opérante (Mitchell et al., 2008). De plus, l'efficacité de son rôle dans la régulation émotionnelle est corrélée avec des questionnaires et des indices d'anxiété (Bishop, Duncan, & Lawrence, 2004; Bishop, Jenkins, & Lawrence, 2007). Monk et al. ont observé une relation inverse entre l'anxiété et l'activation de cette aire lors d'une tâche d'attention émotionnelle chez des patients présentant des troubles anxieux (Monk et al., 2006; Monk, Telzer et al., 2008).

En résumé, de nombreuses études ont montré que le CPF, de par son influence sur les structures limbiques, en particulier sur l'amygdale, exerce un rôle majeur dans les processus émotionnels (e.g. Davidson & Irwin, 1999; Salzman & Fusi, 2010). D'un point de vue fonctionnel, le CPF est associé aux processus de décision et à la régulation émotionnelle, et en ce sens, permettrait la réactivité émotionnelle associée à des comportements d'anticipation (Damasio, 2000). Il est ainsi très probable que le CPF joue un rôle dans la représentation de la coloration affective des stimuli en constituant une mémoire de travail liée aux informations émotionnelles et intervienne, tout comme l'amygdale, dans les étapes précoces de l'évaluation affective.

Cortex cingulaire antérieur (CCA)

Le CCA (en orange et or), de par sa localisation, constitue une structure de liaison entre les structures sous-corticales et le néocortex (voir figure II.3.). Une première subdivision fonctionnelle du CCA a été proposée: elle permet la localisation des fonctions émotionnelles dans les régions ventrales et les fonctions cognitives dans les régions dorsales (figure II.6. (A); Bush et al., 2000). La partie ventrale du CCA serait impliquée dans l'analyse et la régulation de la saillance émotionnelle (Whalen, Rauch et al., 1998) tandis que la partie dorsale interviendrait dans la modulation de l'attention et des fonctions exécutives (Bush et al., 2000; Bush, Whalen et al., 1998; Carter, Botvinick, & Cohen, 1999). Par exemple, Drevets et Raichle (1998) montrent une activation



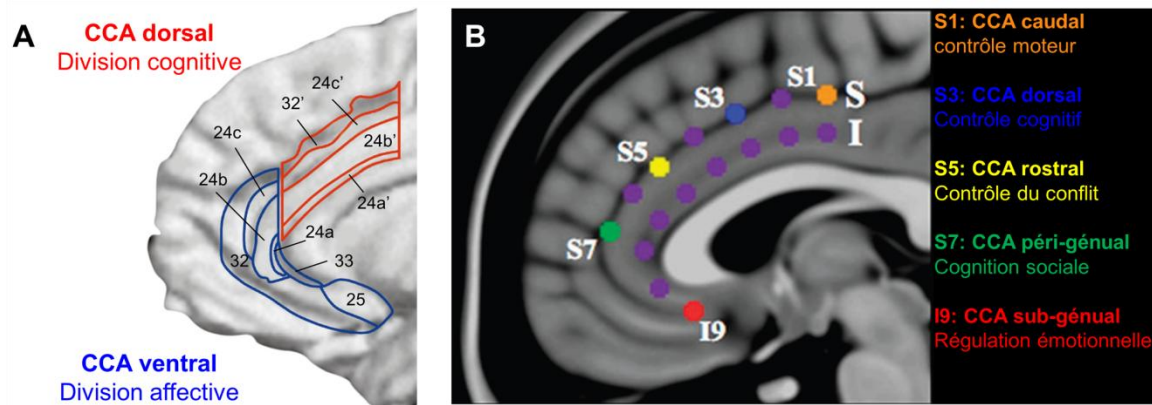


Figure II.6. (A) Représentation schématique de la partie antérieure du lobe frontal de l'hémisphère droit, montrant les deux subdivisions du cortex cingulaire antérieur (CCA) proposées par Bush, Luu, & Posner (2000). La division cognitive est délimitée en rouge et la division affective en bleu. Figure modifiée d'après Bush, Luu, & Posner (2000). (B) Représentation schématique des subdivisions fonctionnelles du CCA proposées par Kelly, Di Martino et al. (2009). Abréviations: I, rangée inférieure; S, rangée supérieure. Figure modifiée d'après Kelly, Di Martino et al. (2009).

de la partie ventrale et une inactivation de la partie dorsale dans une tâche de Stroop émotionnel et l'inverse dans une tâche de Stroop neutre.

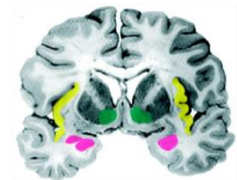
Néanmoins, certains auteurs ont proposé une séparation plus fine du CCA afin de tenter de rendre compte de son hétérogénéité fonctionnelle (figure II.7. (B); Kelly et al., 2009). Au sein des cinq sous régions décrites par ces auteurs, le CCA péri-génual (CCAp_g) est typiquement impliqué dans la cognition sociale (mentalisation; Amodio & Frith, 2006; Frith & Frith, 2003; Johnson, Baxter et al., 2002; Ochsner, Beer et al., 2005) tandis que le CCA sub-génual (CCAs_g) a un rôle central dans la réactivité émotionnelle et la régulation et le contrôle des conséquences positives ou négatives (Drevets, Price et al., 1997; Knutson, Fong et al., 2003; Mayberg, 2006; Phan, Wager et al., 2002; Phillips, Drevets et al., 2003a; Phillips, Drevets et al., 2003b; Taylor, Martis et al., 2006). Ces sous-parties du CCA sont connectées avec l'amygdale, l'insula et le striatum ventral (Amaral & Price, 1984; Carmichael & Price, 1995; Pandya, Van Hoesen, & Mesulam, 1981). En particulier, des études montrent que le CCAP_g dispose des connexions les plus denses avec l'amygdale, en comparaison avec les régions préfrontales (Ghashghaei et al., 2007; Morecraft et al., 1992), et présente une organisation unique, particulière. En fait, le CCAP_g est la seule aire antérieure qui possède des afférences et des efférences distinctes avec l'amygdale tandis que toutes les régions préfrontales ont des connexions plus éparées et afférentes de manière prédominante (Morecraft et al., 1992). De plus, le CCAP_g envoie plus de projections à l'amygdale qu'il n'en reçoit (Morecraft et al., 1992), ce qui est cohérent avec son rôle dans la régulation émotionnelle; il possède aussi des connexions avec les ganglions de la base (Ferry, Ongur et

al., 2000) et les aires prémotrices (Carmichael & Price, 1995). Enfin, il faut également noter que le CCA est la source génératrice d'une composante évoquée en électrophysiologie, la négativité liée à l'erreur (NLE), qui correspond à une déflexion négative aux alentours de 100 ms lorsque les sujets se trompent dans une tâche. La NLE est sensible à la motivation des participants (Gehring, Goss et al., 1993) et au contenu affectif des stimuli (Luu, Collins, & Tucker, 2000).

En résumé, le CCA semble constituer un centre d'intégration multi-source en vue de la modulation et de l'orientation du comportement (Amodio & Frith, 2006; Bush et al., 2000; Kelly et al., 2009; Paus, 2001). Dans ce contexte, certains auteurs ont proposé que le CCA jouerait le rôle d'interface entre processus attentionnels et processus émotionnels (Davis, Taylor et al., 1997).

Insula

L'insula (en jaune) est une région cérébrale longtemps restée méconnue en raison de sa localisation dans la profondeur des replis corticaux de la scissure latérale. Son activation a été rapportée dans de nombreuses études d'imagerie fonctionnelle et associée aux processus de douleur ainsi qu'à plusieurs émotions de base comme la colère, la peur, mais avant tout, le dégoût (Phillips et al., 2004; Phillips, Young et al., 1997; Stark, Zimmermann et al., 2007; Thielscher & Pessoa, 2007). Chez l'animal, un rôle important du cortex insulaire a été suggéré dans la représentation de l'état des viscères (Cechetto & Saper, 1990): il reçoit de nombreuses afférences de régions viscérales et est connecté à des aires cérébrales impliquées dans le contrôle de ces mêmes régions (Davidson & Irwin, 1999). L'insula humaine, et à un moindre degré celle des grands singes, présentent la particularité d'être bien plus développée, notamment à droite, que chez les autres espèces animales. Un intérêt récent pour cette région s'est particulièrement développé, notamment à la suite de l'hypothèse des marqueurs somatiques de Damasio (1994; 1991), mentionnée précédemment. Selon lui, cette région intervient dans la cartographie de nos états viscéraux associés à nos expériences émotionnelles et donnerait naissance au sentiment émotionnel. Si les processus physiologiques internes conduisent au ressenti, alors les différences interindividuelles dans l'expérience émotionnelle pourraient être expliquées par des différences dans la sensibilité des individus à leur propres processus corporels. Une étude d'imagerie employant une tâche de détection de battements cardiaques a ainsi montré que l'activité du cortex insulaire antérieur droit ainsi que son volume de substance grise permettaient de prédire des différences de



sensibilité intéroceptive (Critchley et al., 2004). De plus, cet effet était corrélé au niveau d'anxiété des participants. Cette étude renforça la proposition de Craig selon laquelle le cortex insulaire antérieur droit représente l'état motivationnel et devient le substrat des états sentimentaux conscients (Craig, 2002, 2003).

La localisation du cortex insulaire le prédispose à l'intégration des informations viscérales, par exemple des informations homéostatiques par l'entremise du thalamus, afin de les relayer à plusieurs structures comme l'amygdale, le striatum ventral et d'autres régions du CPF. Le cortex insulaire contribuerait donc à la création d'un contexte émotionnel adéquat pour une expérience sensorielle donnée (Critchley, 2009; Singer, Critchley, & Preusschoff, 2009) et à l'émergence du sentiment émotionnel.

Au total, l'expression et l'expérience subjective des émotions reposent sur un vaste ensemble de structures sous-corticales et corticales richement connectées entre-elles; ces structures sont aussi en liaison avec les systèmes sensoriels, endocriniens et végétatifs, qui permettent l'extraction des informations émotionnelles et leur identification, en rapport avec les besoins de l'organisme. Dans ce cadre, plusieurs auteurs suggèrent l'existence d'une asymétrie hémisphérique fonctionnelle au sein de ces réseaux cortico-limbiques. En effet, au cours des 40 dernières années, de nombreuses recherches ont porté sur la spécialisation hémisphérique dans le traitement des émotions. Nous aborderons donc dans la partie suivante les modèles théoriques issus des résultats de ces études.

2.1.3. Codage hémisphérique

L'hypothèse de l'hémisphère droit (HD)

La théorie la plus ancienne suggère que l'hémisphère gauche (HG) soit associé aux processus cognitifs tandis que l'HD serait impliqué dans les processus émotionnels (voir Alves, Fukusima, & Aznar-Casanova, 2008; Demaree, Everhart et al., 2005). Ce modèle d'asymétrie hémisphérique provient d'études du début du XX^{ème} siècle montrant que des lésions de l'HD provoquent des perturbations de l'expression émotionnelle (Babinski, 1914; Mills, 1912a, 1912b). Ces études vont ainsi conduire au développement de l'hypothèse de l'HD, selon laquelle cet hémisphère est spécialisé dans la perception, l'expression et l'expérience des émotions, indépendamment de la valence, plaisante ou déplaisante (e.g. Borod, Cicero et al., 1998; voir Tucker, 1981). De nombreuses données appuient cette hypothèse, et se basent essentiellement sur l'étude des expressions faciales émotionnelles. Par exemple, plusieurs auteurs vont suggérer que l'expression émotionnelle est plus intense dans

l'hémiface gauche (voir Borod, Haywood, & Koff, 1997). La partie basse du visage étant principalement innervée par l'hémisphère contralatéral, de nombreux auteurs proposent alors que l'HD est spécialisé dans la production de l'expression faciale émotionnelle (Gainotti, 1972; Moscovitch & Olds, 1982; Sackeim & Gur, 1978; Sackeim, Gur, & Saucy, 1978). De plus, des individus sains discriminent plus efficacement des visages émotionnels dans leur champ visuel gauche (CVG; Landis, Assal, & Perret, 1979; Ley & Bryden, 1979; McKeever & Dixon, 1981; Suberi & McKeever, 1977). Parallèlement, les patients avec des lésions de l'HD ont plus de difficultés à reconnaître des expressions faciales que des patients atteints de lésions de l'HG (Adolphs, Damasio et al., 1996; Borod et al., 1998; Cicone, Wapner, & Gardner, 1980). Ces résultats ont été confirmés chez des patients "split-brain" qui ne présentaient pas de difficulté à identifier des expressions faciales lorsqu'elles étaient présentées dans le CVG, alors qu'ils n'y parvenaient pas lorsque ces mêmes visages apparaissaient dans le champ visuel droit (CVD; Benowitz, Bear et al., 1983). Par ailleurs, des patients dont l'HD est anesthésié (par injection intra-carotidienne d'un barbiturique tel que l'amytal sodique) évaluent moins intensément des visages émotionnels qu'avant l'anesthésie, alors que cet effet n'est pas observé après une anesthésie de l'HG (Ahern, Schomer et al., 1991).

Les études d'électrophysiologie et de neuroimagerie ont, en général, renforcé l'idée d'une spécialisation de l'HD dans le traitement émotionnel. Les études utilisant la technique des potentiels évoqués (PE) suggèrent ainsi une plus grande activité de l'HD par rapport à celle de l'HG lors du traitement des visages émotionnels (Kestenbaum & Nelson, 1992; Laurian, Bader et al., 1991; Munte, Brack et al., 1998; Vanderploeg, Brown, & Marsh, 1987). Par ailleurs, plusieurs études en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) ont mis en évidence une spécialisation de certaines régions de l'HD dans la perception émotionnelle. Par exemple, Lane et al. (1999) ont observé une plus grande activité des régions visuelles extrastriées et temporales antérieures droites lors du traitement d'images émotionnelles. Plus tard, Narumoto, Okada et al. (2001) ont montré que l'attention sélectivement portée à des visages émotionnels augmentait l'activité dans le sillon temporal supérieur (STS) droit, en comparaison à l'attention sélective portée aux expressions faciales neutres. De même, Sato, Kochiyama, et al. (2004) ont observé une augmentation de l'activité de nombreuses régions occipitales et temporales de l'HD lors de la visualisation d'expressions faciales émotionnelles dynamiques.

L'hypothèse de valence

Bien que les données en faveur de l'hypothèse de l'HD soient nombreuses et continuent à s'accumuler (voir Alves et al., 2008; Demaree et al., 2005), plusieurs études ont également mis en évidence un pattern⁵ différent d'asymétrie hémisphérique. Dès 1939, Goldstein a montré qu'une lésion de l'HG était plus susceptible de provoquer des réactions de catastrophisme et de dépression chez des patients psychiatriques, en comparaison avec une lésion de l'HD. Dans une revue de 109 cas de patients atteints de pleurs et de rires pathologiques, Sackeim, Greenberg et al. (1982) proposent un pattern général suggérant qu'une lésion de l'HG entraîne la survenue de symptômes dépressifs tandis qu'une lésion de l'HD est associée au déclenchement de rires pathologiques. Dans ce contexte, un nouveau modèle a été proposé; selon ce modèle, le pattern d'asymétrie hémisphérique dépendrait plutôt de la valence des stimulations émotionnelles (Davidson, 1995; Silberman & Weingartner, 1986): c'est l'hypothèse de valence. Ainsi, l'HG domine dans le traitement des émotions positives, tandis que l'HD domine dans le traitement des émotions négatives. En particulier, plusieurs données sont en faveur d'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).

Néanmoins, les données les plus convaincantes en faveur de l'hypothèse de valence dérivent d'études en électroencéphalographie (EEG) et de neuroimagerie qui ont associé une augmentation de l'activité dans l'HG avec des états émotionnels positifs et une augmentation de l'activité dans l'HD avec des états émotionnels négatifs (e.g. Davidson, 1995; Davidson & Fox, 1982; Reuter-Lorenz & Davidson, 1981; Schaffer, Davidson, & Saron, 1983; Sutton & Davidson, 2000; Sutton, Davidson et al., 1997; Tucker, 1981; Waldstein, Kop et al., 2000; Wheeler, Davidson, & Tomarken, 1993). En particulier, ces données suggèrent que le cortex préfrontal (CPF) gauche traite préférentiellement les informations positives alors que le CPF droit est spécialisé dans le traitement des informations négatives. Dans une étude princeps, Davidson, Schwartz et al. (1979) ont demandé aux participants d'indiquer leur réponse émotionnelle tandis qu'ils regardaient un programme télévisuel variant selon son contenu affectif. Ces auteurs ont observé une activité EEG latéralisée dans les régions frontales gauches lors d'une réponse émotionnelle positive tandis que l'activité EEG était latéralisée dans les régions frontales droites lors de réponses émotionnelles négatives. Davidson & Fox (1982) ont observé des résultats similaires chez des enfants.

⁵ Nous emploierons régulièrement l'anglicisme "pattern" pour faire référence à une configuration de réponses données: cérébrales, physiologiques ou comportementales.

En général, les résultats des études de neuroimagerie corroborent également ces données (e.g. Bench, Friston et al., 1992; Passero, Nardini, & Battistini, 1995). Par exemple, les régions orbito-frontales gauches seraient spécifiquement impliquées dans le traitement de la récompense tandis que les régions orbito-frontales droites interviendraient principalement dans le traitement de la punition (O'Doherty, Kringelbach et al., 2001). Par ailleurs, des lésions du CPFdl 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, Watson, & Clark, 1998; Robinson & Downhill, 1995).

Limites et extensions des modèles classiques de codage hémisphérique

Les deux modèles précédemment décrits ont chacun bénéficié de nombreuses validations expérimentales, sans que toutefois les auteurs puissent réellement les départager. De plus, d'autres études ont apporté des résultats contradictoires en décrivant, soit l'absence d'asymétrie hémisphérique, soit le pattern inverse de celui décrit jusqu'alors (e.g. Cole & Ray, 1985; Schellberg, Besthern et al., 1993; Schellberg, Besthorn et al., 1990; Tucker & Dawson, 1984). Par exemple, Adolphs et al. (1996) n'ont pas observé de déficit chez des patients présentant une lésion cérébrale de l'HG dans le traitement des expressions faciales émotionnelles alors que les patients avec des lésions de l'HD au niveau du cortex pariétal inférieur et du gyrus lingual étaient déficitaires dans la même tâche. Néanmoins, les visages joyeux étaient normalement identifiés par tous les participants, suggérant que les différences asymétriques concerneraient essentiellement la valence négative.

Parallèlement, pour rendre compte des disparités observées dans les résultats des études sur le codage hémisphérique, des variantes des modèles classiques ont été proposées. Par exemple, le modèle motivationnel d'approche/évitement considère que les émotions sont intimement liées au comportement des individus en interaction avec leur environnement et incorpore donc la conception évolutionniste du système émotionnel comme mécanisme adaptatif (Demaree et al., 2005). Selon ce modèle, la joie, la surprise, le bonheur, et la colère sont associées à des comportements d'approche, c'est-à-dire que le comportement est orienté vers les stimuli environnementaux, et sont principalement traitées par l'HG. À l'inverse, la tristesse, la peur, et le dégoût sont associés à des comportements d'évitement, car ils tendent à conduire l'individu hors de la source environnementale de stimulation aversive, et sont principalement traités par l'HD. L'hypothèse de valence et le modèle d'approche/évitement sont très similaires, et donc de nombreuses données expérimentales soutiennent ces deux hypothèses (voir Alves et al., 2008; Demaree et al., 2005). Elles ne se distinguent que par la

classification de la colère, qui serait principalement traitée par l'HG et non par l'HD tel que proposé par l'hypothèse de valence.

D'autres variantes de l'hypothèse de valence suggèrent une spécialisation hémisphérique différentielle pour l'expression et l'expérience des émotions selon leur valence, tandis que le traitement perceptif des stimuli positifs et négatifs serait latéralisé dans l'HD (Bryden, 1982; Davidson, 1984; Heller, 1993). En particulier, Heller (1993) propose l'hypothèse intégrative selon laquelle les régions frontales gauche et droite sont spécialisées dans l'expression et l'expérience de la valence positive et négative respectivement. De plus, les aires temporo-pariétales droites seraient spécialisées dans l'expérience de l'activation émotionnelle. Bien que certains résultats récents soient en accord avec ce modèle (e.g. Zhou, Zhang, & Oei, 2011), plusieurs études le contredisent. Par exemple, Dolcos, LaBar, & Cabeza (2004) ont montré une activation spécifique du CPFvl droit en réponse aux images négatives tandis que le CPFvl gauche est activé par les images plaisantes et déplaisantes. De plus, concernant l'amygdale, d'autres études ont proposé une latéralisation dans l'HD de la détection rapide des stimuli émotionnels et une latéralisation dans l'HG lors de leur évaluation (Gläscher & Adolphs, 2003; Markowitsch, 1998; Phillips, Medford et al., 2001; Whalen et al., 1998; Wright, Fischer et al., 2001).

En résumé, bien que de nombreuses données issues d'études neuropsychologiques, électrophysiologiques et de neuroimagerie fonctionnelle montrent l'existence d'un codage hémisphérique des émotions, la réelle nature de cette latéralisation ainsi que son rôle fonctionnel demeurent mal connus. En particulier, des études récentes suggèrent que les deux hypothèses principales, l'hypothèse de l'HD et celle de la valence pourraient coexister et refléter différentes facettes du traitement émotionnel (e.g. Killgore & Yurgelun-Todd, 2007). Par ailleurs, de nombreux chercheurs présentent des arguments en faveur de la relativité de l'asymétrie hémisphérique des fonctions mentales (Wager, Phan et al., 2003), au contraire des premiers modèles suggérant que les fonctions cognitives et émotionnelles seraient majoritairement localisées dans un hémisphère (Gainotti, 1972). D'un point de vue plus opérationnel, il faut noter que les études s'intéressant à cette thématique ont surtout employé des expressions faciales en lien avec les émotions primaires, et ont rarement entrepris la comparaison de stimulations de différentes valences et de différents niveaux d'intensité. Dans ce contexte, une comparaison du traitement émotionnel de scènes naturelles, évaluées selon les dimensions de valence et d'activation contribuerait à la compréhension du codage hémisphérique des émotions. Toutefois, l'aspect multidimensionnel de l'émotion requiert de considérer son impact, à la fois, aux niveaux cérébral et corporel.

2.2. Le corps

L'innervation de la plupart des viscères est assurée par le système nerveux végétatif qui constitue une réelle interface avec le cerveau. Après une brève description de ce système et de son contrôle central, nous verrons les modifications physiologiques induites par des stimuli émotionnels.

2.2.1. Le système nerveux végétatif (SNV)

Le SNV et les afférences viscérales associées représentent les principaux canaux nerveux par lesquels interagissent le cerveau et les organes corporels internes (Critchley, 2009; Sequeira et al., 2009). Le SNV régule essentiellement l'environnement interne afin de maintenir l'homéostasie du corps. Il facilite, par cette voie, des réponses adaptatives du système endocrinien, immunitaire, sensori-moteur et des systèmes cognitifs (Porges, 1995; Sequeira, Viltart et al., 2000). Néanmoins, le rôle de l'activité neurovégétative ne peut être réduit au maintien de l'homéostasie du cerveau ou du corps, et participe à l'expression, voire à l'élaboration de comportements complexes.

Le réseau neurovégétatif central contient des neurones pré-moteurs et pré-ganglionnaires se distribuant au niveau de l'hypothalamus, du tronc cérébral et de la moelle épinière (Jordan, 1997). Les neurones pré-ganglionnaires projettent leurs axones vers les ganglions neurovégétatifs où sont localisés les neurones post-ganglionnaires directement connectés avec des cibles neurovégétatives. Toutes les informations neurovégétatives, motrices et sensorielles sont organisées et transmises par les deux divisions principales du SNV, la composante parasympathique et la composante sympathique.

La composante parasympathique a des caractéristiques anatomiques et neurochimiques qui permettent différentes adaptations fonctionnelles, souvent en opposition avec celles du système sympathique. Elle est sous le contrôle des neurones végétatifs situés dans plusieurs noyaux du tronc cérébral, de l'hypothalamus, du système limbique mais aussi de certaines aires corticales (Cecheto & Saper, 1990; Sequeira, Ba-M'Hamed, & Roy, 1995). Ces influences agissent sur différents sous-groupes fonctionnels de neurones qui contrôlent les cibles périphériques spécifiques telles que les unités motrices viscérales, vasomotrices musculaires, vasomotrices cutanées, pilomotrices et sudomotrices. Suivant la doctrine traditionnelle de la balance neurovégétative, la plupart des cibles végétatives sont sous le double contrôle antagoniste des composantes sympathique et parasympathique (par exemple, le contrôle vagal inhibiteur vs. le contrôle sympathique excitateur sur l'activité cardiaque). Malgré la validité de ce modèle fonctionnel du SNV, il n'explique pas la diversité du contrôle neurovégétatif. Aussi, Berntson, Cacioppo, & Quigley (1991) ont proposé un modèle

incorporant de multiples modalités de contrôle permettant notamment de mieux apprécier les variations viscérales subtiles, en particulier sous l'influence de structures supra-spinales.

En général, le flux sympathique répond aux situations d'urgence (réactions "fight" et "flight") et facilite la dépense énergétique en lien avec l'émotion, le froid, l'exercice, la douleur, tandis que la division parasympathique est plus active au repos et durant le sommeil et promeut la restauration et la conservation énergétiques (Sequeira et al., 2009). Par exemple, les situations menaçantes modulent profondément le flux sympathique, incluant la vasoconstriction des vaisseaux splanchniques et de la peau, la vasodilatation des muscles squelettiques, la piloérection, la sudation et la libération d'adrénaline par les glandes surrénales (Folkow, 2000). De plus, il est reconnu que l'activité nerveuse sympathique dans la peau est principalement régulée par la température environnementale et les activations centrales en lien avec des états affectifs et cognitifs (Wallin & Fagius, 1986).

Les réponses pupillaires ont ainsi été corrélées avec le traitement émotionnel, la charge cognitive ou le degré d'éveil, et des changements de la taille de la pupille liée à une tâche expérimentale ont été observés quelques centaines de millisecondes après la présentation du stimulus (Beatty, 1986). Les réponses électrodermales et cardiovasculaires sont aussi connues pour indexer respectivement les niveaux d'activation et de valence des stimuli émotionnels (Bradley & Lang, 2000; Solbakk, Reinvang et al., 2005). Différents aspects du fonctionnement cardiovasculaire sont corrélés avec les émotions (Lang et al., 1993), l'attention (Öhman, 2000), ou les processus moteurs (Sequeira & Ba-M'hamed, 1999).

L'activité neurovégétative spontanée ou induite fournit en permanence des "feedback" au cerveau afin de réguler le fonctionnement des circuits vitaux du tronc cérébral, et les réseaux cérébraux (Berntson, Sarter, & Cacioppo, 2003). Les influences neurovégétatives sur les processus neurocomportementaux semblent être transmises par des voies nerveuses ascendantes spécifiques impliquant les circuits du tronc cérébral, de l'amygdale, et des aires basales du prosencéphale. Bien que l'idée d'un feedback neurovégétatif sur la cognition humaine reçoive récemment de l'intérêt (Barsalou, 1999), les effets neurocomportementaux des afférences ascendantes viscérales ont été principalement considérées dans le cadre des émotions. L'idée actuelle concernant l'impact des afférences végétatives sur l'émotion et la cognition est illustré par le rôle probable des marqueurs somatiques sur la prise de décision (Bechara, Damasio et al., 1999; Damasio, 1994), et la modulation viscérale de l'activation centrale (Nagai, Critchley et al., 2004).

2.2.2. Corrélats neurovégétatifs de l'émotion

Des mesures neurovégétatives (indices cardiovasculaires, activité électrodermale, pupillométrie) se sont avérées des indicateurs pertinents des activations centrales sous-tendant plusieurs versants de la cognition et des émotions. Par exemple, il est désormais reconnu que la fréquence cardiaque constitue un indicateur fiable de la valence émotionnelle : une décélération initiale est observée en réponse à des images émotionnelles, plus fortes pour des images déplaisantes que pour des images plaisantes ; cette décélération persiste de manière soutenue pour les images déplaisantes, tandis qu'elle est suivie d'une relative accélération pour les images plaisantes (Bradley, Codispoti, Cuthbert, et al., 2001). Cependant, le marqueur neurovégétatif le plus apte à exprimer les variations de l'activation centrale reste l'activité électrodermale, qui possède de nombreuses applications dans les sciences cognitives, affectives et médicales.

L'Activité électrodermale (AED)

➤ *Principe*

L'AED correspond à l'activité neuro-électrique liée au fonctionnement des glandes sudoripares eccrines (i.e. la quantité de sueur sécrétée), elles-mêmes sous le contrôle du système nerveux sympathique (figure II.7.). Son enregistrement s'effectue chez l'être humain et chez l'animal, par l'intermédiaire d'électrodes en contact avec la peau des surfaces palmaires et plantaires. De manière générale, les études chez l'homme ont démontré que l'AED est sensible aux stimulations ayant une signification pour l'individu. Ces stimuli se rapportent habituellement aux domaines affectif, attentionnel ou de nouveauté (e.g. Bundy & Fitzgerald, 1975; Tranel & Damasio, 1985). En conséquence, l'AED a souvent été utilisée dans l'étude de problématiques aussi diverses que les processus d'habituation, de la spécialisation hémisphérique, de la préparation à l'action, dans les analyses des variations de vigilance et des émotions.

Récemment, l'intérêt de l'utilisation de l'AED s'est étendu à l'exploration des mécanismes centraux de la prise de décision (Bechara et al., 1999), de l'attention et des émotions (Bradley & Lang, 2000). Dans ce cadre, les travaux de notre groupe ont porté sur l'association de thématiques telles que les états de vigilance (M'Hamed, Sequeira, & Roy, 1993), la prise de décision (Amiez, Procyk et al., 2003), le biais de raisonnement (Carbonnell, Vidal et al., 2006), la réactivité émotionnelle diurne (Hot, Leconte, & Sequeira, 2005; Hot, Naveteur et al., 1999) et le traitement subliminal de l'information émotionnelle (Silvert, Delplanque et al., 2004). L'ensemble de ces recherches a suscité un large questionnement sur

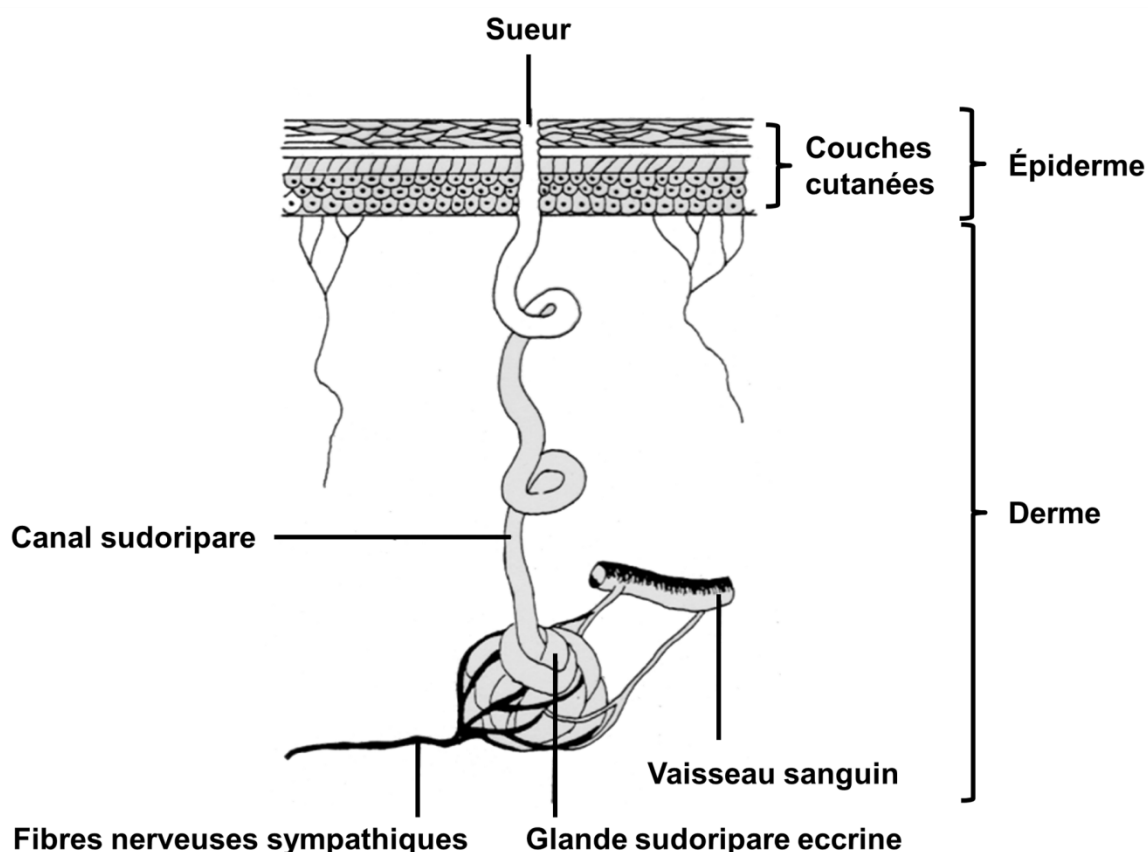


Figure II.7. Représentation schématique d'une coupe de peau précisant la localisation d'une glande sudoripare eccrine sous le contrôle de fibres nerveuses sympathiques. Figure modifiée d'après Hugdahl (1995).

les mécanismes centraux à l'origine des variations électrodermales dont la connaissance est restée, jusqu'à récemment, largement tributaire de travaux conduits chez l'animal.

➤ *Contrôle central*

Les régions cutanées à l'origine des variations électrodermales sont directement innervées par des neurones sudomoteurs postganglionnaires localisés dans les ganglions des chaînes sympathiques, latérales à la moelle épinière (figure II.8.; Janig & Kummel, 1981). Ces neurones sont sous l'influence directe des neurones préganglionnaires spinaux (Cabot, 1990), eux-mêmes sous le contrôle permanent des influences excitatrices et inhibitrices des centres supraspinaux correspondant principalement aux divisions classiques de la formation réticulée. La recherche chez l'animal a d'ailleurs permis de montrer que les réseaux réticulaires, activateurs et inhibiteurs, exercent leur contrôle sur des circuits ascendants et descendants (Roy, Sequeira, & Delerm, 1993). L'activité neurovégétative sympathique, et donc l'AED, serait sous le contrôle de réseaux nerveux impliquant le cortex pariétal et le cortex préfrontal ainsi que les structures limbiques, parmi lesquelles, le CCA, et le lobe

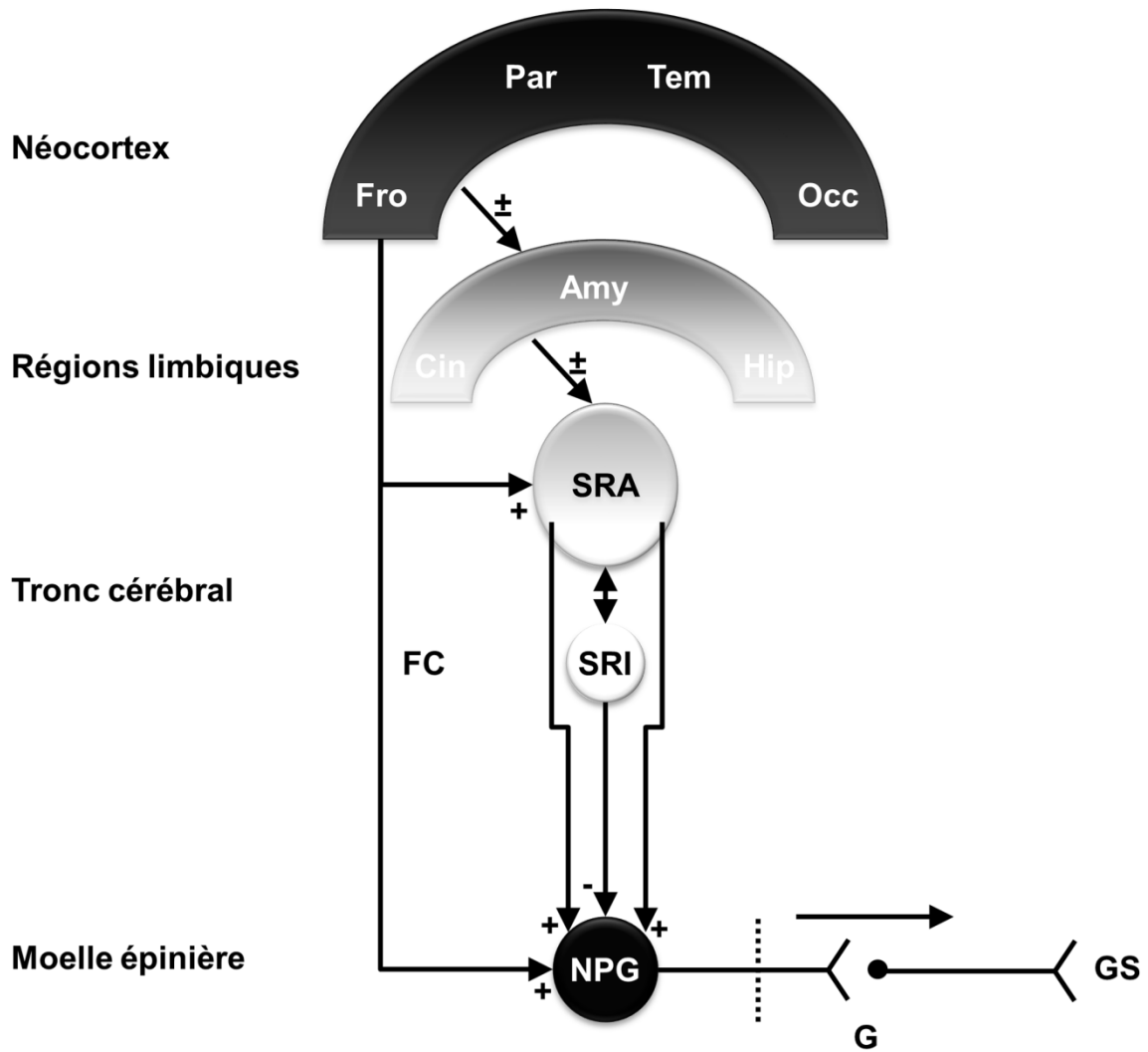


Figure II.8. Représentation schématique du contrôle central de l'activité électrodermale à partir des données chez l'animal et chez l'Homme. Les influences descendantes excitatrices (+) et inhibitrices (-) sont intégrées par les neurones pré-ganglionnaires (NPG) localisés dans la moelle épinière. Ces neurones envoient des influx nerveux aux ganglions sympathiques (G) et aux glandes sudoripares (GS). La moelle épinière est sous le contrôle des systèmes réticulés activateur (SRA) et inhibiteur (SRI) qui sont principalement influencés par les régions frontales (fro), pariétales (par), cingulaires (cin) et amygdaliens (amy). Il faut souligner que ces régions peuvent activer ou inhiber les structures réticulées du tronc cérébral tandis que les fibres corticospinales (FC) peuvent activer à la fois les niveaux réticulé et spinal. Autres abréviations: Hip, hippocampe; Occ, occipital; Tem, temporal. Figure modifiée d'après Sequeira, Hot et al. (2009).

temporal médian (Critchley, 2002). De plus, plusieurs études neurophysiologiques, neuropsychologiques et en imagerie cérébrale, ont montré le rôle de l'hypothalamus, de structures limbiques (amygdale, hippocampe, gyrus cingulaire) et du cortex frontal dans le déclenchement de réponses électrodermales (Lee, Arena et al., 1988; Mangina & Beuzeron-Mangina, 1996; Sequeira et al., 1995).

L'ensemble de ces études permet donc de considérer l'AED comme un indice de l'activité des réseaux réticulaires, limbiques et corticaux. Étant donné que toutes ces régions sont particulièrement impliquées dans le contrôle de l'action, de la vigilance et de l'émotion, l'AED a souvent été associée à la recherche des traitements centraux de ces comportements, en particulier ceux liés aux stimulations émotionnelles (e.g. Bradley & Lang, 2000). Toutefois, la neurodynamique des réseaux corticaux impliqués dans le contrôle de l'AED demeure largement inconnue.

L'AED comme marqueur périphérique des activations émotionnelles

La pertinence de l'utilisation de l'AED dans la recherche sur l'affectivité repose sur le fait qu'elle constitue un bon indicateur de l'activation réticulaire, celle-ci reflétant la dimension énergétique du comportement. Ceci suggère que l'activité électrodermale est sensible à la dimension d'activation, typique des stimulations de nature émotionnelle. En effet, il est établi que l'amplitude des réponses électrodermales croît de manière linéaire avec les estimations subjectives de l'activation d'un stimulus, indépendamment de sa valence. Cet effet est constaté lors de la présentation d'images (Winton, Putnam, & Krauss, 1984) ou de mots émotionnels (Manning & Melchiori, 1974). De plus, Lang et al. (1993) ont mis en évidence des corrélations positives entre l'évaluation subjective de l'activation et les amplitudes des réponses électrodermales chez plus de 80 % des participants. Ces données montrent clairement que l'amplitude électrodermale constitue un bon marqueur de l'intensité émotionnelle.

En résumé, les émotions peuvent être considérées comme un agrégat de réponses cérébrales, subjectives et corporelles. L'étude du codage émotionnel suggère que l'Homme dispose de larges réseaux distribués de structures cérébrales qui coopèrent à l'évaluation de la pertinence biologique des stimuli visuels et à la régulation de leur impact. En particulier, nous avons pu décrire l'existence d'un véritable système affectif antérieur, lequel interviendrait dans la perception, l'expérience et l'expression émotionnelles. Dans ce cadre, il est désormais reconnu que tout élément émotionnel présent dans notre environnement visuel bénéficie d'une sélection perceptive et attentionnelle prioritaire permettant aux individus de privilégier les stimuli pertinents pour son bien-être et sa survie. Dans le chapitre suivant, nous allons donc nous intéresser à la manière dont les émotions sont intégrées dans la représentation de notre environnement visuel. Nous nous intéresserons spécifiquement aux mécanismes par lesquels une stimulation visuelle peut engendrer, dans les premières millisecondes suivant son apparition, une modulation spécifique de l'activité cérébrale et induire des modifications corporelles, identifiées à travers des modifications neurovégétatives.



CHAPITRE III

Un codage émotionnel de l'espace visuel ?

Au cours des deux premiers chapitres, nous avons recensé les modèles et les mécanismes sous-jacents aux traitements visuel et émotionnel. Dans un premier temps, l'étude du système visuel nous a permis de constater l'existence de différentes voies visuelles aux propriétés fonctionnelles différentes. Ainsi, la perception visuelle ne dépendrait pas essentiellement d'un traitement ascendant. Au contraire, le cerveau guiderait en partie la représentation visuelle de l'environnement, fort probablement sur la base d'une impression grossière mais rapide des scènes visuelles. Dans un second temps, les données sur le traitement émotionnel montrent que la valeur affective pourrait constituer l'un des aspects primordiaux considérés par le cerveau lors de l'exploration visuelle. Le traitement émotionnel implique des réseaux cortico-limbiques distribués, lesquels sont richement connectés, directement ou indirectement, aux régions cérébrales visuelles mais également au système nerveux végétatif qui innerve le corps. Au cours de ce chapitre, nous nous intéresserons, aux modèles séquentiels du traitement visuel de l'information émotionnelle, puis aux travaux qui suggèrent que la valeur affective est codée préférentiellement dès les premières étapes de la perception visuelle et oriente notre comportement, en partie en dehors de nos buts attentionnels. Nous verrons en particulier que les différences d'acuité visuelle en fonction de la partie du champ visuel concerné, centrale ou périphérique, ne contraignent pas le traitement émotionnel dont l'impact s'observe jusqu'à de larges excentricités; toutefois, l'existence d'un codage hémisphérique des émotions pourrait faire émerger des différences en fonction de l'hémichamp. De plus, des variables psychophysiologiques particulières apparaissent déterminantes dans la propension d'un individu à réagir de manière plus ou moins adaptée à une stimulation émotionnelle. Dans ce cadre, nous décrivons l'impact de l'anxiété dans le traitement de la valeur affective des stimuli visuels, de même que celui d'une tendance dépressive associée ou non.

1. L'IMPACT MULTIDIMENSIONNEL DE L'INFORMATION ÉMOTIONNELLE

L'une des questions fondamentales qui fait débat depuis la fin du XIX^{ème} concerne l'ordre de la séquence temporelle des bouleversements neurophysiologiques engendrés par l'émotion. Cette question a émergé en 1884, suite à la théorie dite périphérique des émotions, au sein de laquelle Williams James propose qu'un stimulus sensoriel est apte à engendrer de manière inconsciente des réactions réflexes à l'origine de changements physiologiques. Lorsqu'elles accèdent à la conscience, ces modifications corporelles peuvent être interprétées comme étant émotionnelles en fonction du contexte. Une citation⁶ de William James, explique clairement la position de la théorie périphérique:

"Notre manière naturelle de penser à propos de ces émotions est que la perception mentale de certains faits excite l'affection mentale appelée émotion et qu'ensuite, cet état d'esprit donne lieu à l'expression corporelle. Ma thèse est au contraire que les modifications corporelles suivent directement la PERCEPTION du fait excitant et que c'est notre sentiment de ces mêmes changements lorsqu'ils surviennent, qui EST l'émotion." (Williams James, "What is an emotion?", Mind, 9, 1884, p. 188-205)

Le "ressenti émotionnel" est alors le résultat de la perception consciente des changements corporels faisant suite à un certain répertoire de stimulations, et à chaque émotion est associé un pattern physiologique spécifique. Un modèle très proche sera également proposé à la même période par Lange, qui diffère uniquement quant à l'existence d'un centre émotionnel unique (centre vasomoteur commandant le système vasculaire selon Lange) tandis que pour James, les systèmes sensori-moteurs suffisent.

Cette théorie sera contestée par les travaux des physiologistes Walter Cannon et Philip Bard. Ils proposeront la "théorie centrale" ou "thalamo-hypothalamique des émotions" (1929): d'une part, les réactions viscérales sont lentes et ne peuvent expliquer le caractère rapide de certaines émotions; d'autre part, des états émotionnels différents sont associés aux mêmes réponses viscérales de sorte que l'activation est trop généralisée pour se transformer directement en expériences émotionnelles particulières. Cette dernière assertion reste néanmoins largement discutée à l'heure actuelle (e.g. Harrison, Gray et al., 2010). Selon ces

⁶ Citation reprise par Antonio Damasio dans son ouvrage *"Self comes to mind: Constructing the conscious brain"*, p 143.

auteurs, les stimulations émotionnelles sont donc traitées par le cerveau puis, simultanément mais séparément, induisent des réponses corporelles et un sentiment subjectif.

Dans ce contexte, Schachter et Singer (1962) interprètent une émotion en fonction des conditions environnementales et de l'état cognitif des individus. Selon ces auteurs, suite à la détection du contenu affectif de la scène, un pattern général d'excitation sympathique, associé à une étiquette cognitive spécifique, permettrait l'interprétation de la situation. Cette théorie suppose également une prépondérance des mécanismes de rétroaction, suggérant que l'expérience passée face à une situation relativement similaire fournirait les bases de l'étiquetage affectif. Critiquée par la suite, la conception "post-cognitive" de l'affect va se retrouver dans plusieurs travaux, comme par exemple ceux de Frijda (1986) qui définit les émotions comme des changements dans la préparation à l'action. Dans la même orientation théorique, nous avons déjà évoqué le modèle de Scherer (1984; Scherer & Peper, 2001) proposant une séquence de plusieurs évaluations successives impliquant une forte interaction des processus cognitifs, mnésiques, attentionnels, et de raisonnement. La première évaluation concerne le degré de nouveauté du stimulus (lequel s'il est nouveau entraînera une capture attentionnelle) et la pertinence de celui-ci en lien avec les buts et les motivations de l'individu, qui détermineront si les évaluations suivantes ont lieu ou non. La deuxième évaluation concerne essentiellement le caractère plaisant ou déplaisant du stimulus pour l'organisme (sa "valence"), suivie d'autres qui engendrent la mise en place d'états plus différenciés. L'ensemble de ces évaluations sont mises à jour en permanence selon les variations de notre environnement externe et de notre état interne.

D'autres modèles postulent que la perception consciente d'un stimulus n'est pas nécessaire à l'apparition d'une expérience émotionnelle. Par exemple, Öhman propose que la peur et l'anxiété résultent de systèmes de défense développés et conservés au cours de l'évolution (Öhman, 1979, 1992, 2000; Öhman, Esteves et al., 1993). Puisqu'il est plus coûteux de ne pas répondre à une stimulation menaçante que d'avoir une réponse défensive "inutile" face à un stimulus inoffensif, le système doit être biaisé dans le sens de la découverte d'informations menaçantes. Cette détection de la menace, pour être optimale, doit être la plus rapide possible et se fonde donc sur une analyse fugace et globale des stimuli sans extraction complète et détaillée de leur signification. Elle correspondrait, selon Öhman, à une activation du système d'éveil permettant une orientation attentionnelle simultanée vers ce stimulus pour sa sélection préférentielle et un accès prioritaire à un traitement cognitif approfondi, contrôlé et conscient. Ce modèle évolutionniste centré sur la peur et l'anxiété a reçu un nombre conséquent de validations expérimentales (Öhman, 1986, 2002; Öhman et

al., 2001; Öhman & Mineka, 2001; Öhman & Soares, 1994), et son auteur n'exclut pas une application à d'autres contenus émotionnels.

Robinson (1998) propose lui aussi un modèle au sein duquel des mécanismes pré-attentifs interviennent dans la détection des stimuli émotionnels. Ils supposent l'existence de deux mécanismes pré-attentifs opérant initialement en parallèle, l'un destiné à la valence négative, permettant la détection de situations menaçantes, tandis que l'autre serait destiné à l'évaluation des informations pertinentes d'un point de vue hédonique. Ils permettent une identification rudimentaire, inconsciente, du caractère intrinsèquement positif ou négatif des stimuli, i.e. de manière indépendante au bien-être ou aux buts de l'individu, et permettraient une focalisation attentionnelle rapide envers les stimuli émotionnels. L'expérience émotionnelle résulterait alors d'évaluations plus complexes survenant une fois que le stimulus aurait été consciemment perçu.

Par ailleurs, Phillips et al. (2003a) proposent à partir d'une revue des études chez l'animal, des études lésionnelles chez l'Homme et des études de neuroimagerie fonctionnelle, un modèle selon lequel le traitement émotionnel débiterait (1) par une évaluation et une identification (consciente ou non) de la pertinence émotionnelle du stimulus visuel, et serait suivi (2) de la production d'un état affectif qui lui est spécifiquement associé, comprenant des composantes végétatives, neuroendocriniennes et somato-motrices aussi bien que l'émergence des sentiments émotionnels. Ces auteurs proposent (3) qu'une régulation de l'état affectif et du comportement survienne dans un troisième temps, impliquant une modulation des deux premières étapes; ces processus dépendraient de deux systèmes: le système ventral, incluant l'amygdale, l'insula, le striatum ventral ainsi que les régions ventrales du cortex cingulaire antérieur (CCA) et du cortex préfrontal (CPF), interviendrait dans les étapes une et deux ainsi que dans la régulation automatique des réponses émotionnelles; le système dorsal, incluant l'hippocampe et les régions dorsales du CCA et du CPF, serait important dans la troisième étape. Cette conception a une orientation clairement "Canonnière" dans le sens où elle considère l'émergence des réponses périphériques de manière simultanée au sentiment émotionnel.

Récemment, de nombreux auteurs ont offert une nouvelle perspective dans la compréhension des phénomènes émotionnels et suggèrent qu'il y ait un lien réciproque entre l'expression corporelle des émotions et la manière dont l'information émotionnelle est interprétée ou attendue (Niedenthal, 2007). De nombreuses données suggèrent que le corps humain est impliqué dans l'acquisition et l'utilisation d'attitudes et de préférences comportementales: lorsque des individus adoptent des postures spécifiques à une émotion,

ils en font l'expérience subjective; lorsqu'ils adoptent une expression faciale ou une gestuelle émotionnelle, leurs préférences et leurs attitudes comportementales sont influencées; enfin, lorsque les mouvements des individus sont inhibés, il y a une interférence dans l'expérience et le traitement de l'information émotionnelle (Niedenthal, Barsalou et al., 2005).

Dans ce contexte, les modèles appelés *théories de la cognition incarnée* proposent que le traitement de l'information émotionnelle implique la réactivation d'une partie des configurations neuronales associées à l'expérience initiale d'une stimulation émotionnelle relativement similaire à celle à laquelle l'individu est confronté dans le présent (Cacioppo & Petty, 1981; Lang, 1979; Niedenthal, 2007). En particulier, l'hypothèse des marqueurs somatiques d'Antonio Damasio (1994), a réhabilité en partie les idées de James-Lange, en repositionnant le corps au centre du processus émotionnel, et suggère ainsi que les réponses émotionnelles périphériques pourraient survenir avant l'émergence du sentiment conscient (Damasio et al., 2000). Selon Damasio (1999), suite à la propagation de l'activité visuelle des aires V1 et V2 vers les voies dorsale et ventrale respectivement, des signaux en provenance de la voie visuelle ventrale mais aussi de voies plus directes, sous-corticales ou cortico-corticales (Catani, Howard et al., 2002; Liddell et al., 2005; Rudrauf, David et al., 2008) atteignent le "système affectif antérieur", décrit lors du chapitre II. Comme nous l'avons vu, ce système participerait alors à l'évaluation de la pertinence du stimulus perçu en fonction de l'état motivationnel de l'organisme et de la représentation mnésique associée au stimulus (Damasio, 1994; Kringelbach & Rolls, 2004; LeDoux, 1998; Rolls, 2000). À partir de cette évaluation, il déclencherait et régulerait les réponses émotionnelles suivantes, comprenant une orientation attentionnelle (Rudrauf et al., 2008), une hausse de l'activation neurovégétative et centrale, et le déclenchement de programmes moteurs viscéraux et musculo-squelettiques en fonction de la valence. Enfin, dans une troisième étape, l'émergence d'un sentiment émotionnel conscient résulterait de l'intégration de ces composantes centrales et périphériques. Le sentiment proviendrait en partie du contrôle du bouleversement causé par le déploiement de l'état émotionnel (Rudrauf & Damasio, 2005; Rudrauf et al., 2009) et reposerait sur l'intervention des systèmes motivationnels qui contrôlent la réponse émotionnelle (incluant l'amygdale et le COF).

Les processus émotionnels n'ont donc pas pour unique rôle de déterminer la valeur biologique des stimulations visuelles: ils déclenchent également des réponses adaptatives et modifient notre perception. Pour Damasio, les émotions fournissent une réaction immédiate à une situation conflictuelle ou opportune. La valeur adaptative des émotions vient de leur capacité à amplifier l'impact mental d'une situation donnée,

augmentant ainsi la probabilité que des situations comparables puissent être anticipées et planifiées dans le futur (Damasio, 2004). Dans ce contexte, les stimulations émotionnelles seraient préférentiellement sélectionnées au sein de notre espace visuel, et cet impact surviendrait dès les premières étapes du traitement visuel.

2. ÉMOTION ET ORIENTATION DU COMPORTEMENT

2.1. Émotion et capture attentionnelle

L'organisme humain est constamment sollicité par des stimulations environnementales. En raison des limites de ses capacités de traitement, le cerveau a besoin de sélectionner les stimuli pertinents qui nécessitent un traitement approfondi (Desimone & Duncan, 1995). Pour ce faire, l'attention sélective est en général guidée par les objectifs de l'individu (Taylor & Fragopanagos, 2005). La mobilisation des ressources attentionnelles peut alors exiger l'orientation du regard ou le déplacement volontaire des ressources attentionnelles vers la stimulation d'intérêt (Posner, 1980). En plus des caractéristiques physiques comme la couleur ou la taille (Wolfe & Horowitz, 2004), la pertinence affective semble être un critère de sélection central (Vuilleumier, 2005).

Lors de l'exploration de l'environnement visuel, les informations émotionnelles bénéficient généralement d'une sélection perceptive et attentionnelle prioritaire grâce à laquelle l'individu va privilégier les éléments pertinents permettant des ajustements psychophysiologiques (Öhman et al., 2001). Lors de l'expérimentation en laboratoire, ceci se traduit par l'allocation préférentielle des ressources attentionnelles vers des stimulations émotionnelles par rapport à des stimulations neutres. Par exemple, dans les tâches de recherche visuelle, bien que le temps mis pour détecter une cible augmente avec le nombre de distracteurs, celui-ci reste plus rapide pour des stimuli émotionnels (Öhman et al., 2001). 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 et des réponses plus lentes pour celles apparaissant du côté opposé à l'amorce émotionnelle (Armony & Dolan, 2002; Fox et al., 2002; Koster, Crombez, Verschuere et al., 2004; Koster, Verschuere et al., 2005; Mogg & Bradley, 1998, 1999; Mogg, Bradley et al., 1997; Mogg, Millar, & Bradley, 2000). Ainsi, l'impact des informations émotionnelles sur les ressources attentionnelles se traduirait par un engagement plus soutenu à l'égard des stimuli émotionnels, mais également par une difficulté à se désengager de la stimulation affective,

induisant une interférence entre le contenu émotionnel et les buts attentionnels (Fox, Russo et al., 2001a; Koster, Crombez, Verschuere, et al., 2004; Mathews, Fox et al., 2003). Quels sont alors les corrélats neuronaux d'une telle capture attentionnelle par les émotions?

De nombreuses études en neurosciences ont montré que l'attention visuelle sélective repose sur une activité plus forte des voies sensorielles. Ainsi, l'activité visuelle serait augmentée ou supprimée selon qu'un stimulus soit attendu ou non, au cours des étapes précoces de traitement (par exemple, dans V1) mais aussi plus tardivement (par exemple, dans le cortex inféro-temporal; Desimone & Duncan, 1995; Kastner & Ungerleider, 2000; Mangun, Hopfinger, & Jha, 2000). De la même manière, de nombreuses études de neuroimagerie et d'électrophysiologie ont montré que les stimuli émotionnels induisaient des réponses plus fortes dans de multiples aires visuelles et à différentes étapes du traitement visuel (e.g. Kosslyn, Shin et al., 1996; Lane et al., 1999; Lane, Reiman et al., 1997; Olofsson, Nordin et al., 2008; Paradiso et al., 1999; Vuilleumier, 2005).

Les études en PE ont montré des réponses précoces amplifiées à des stimulations émotionnelles (100-200 ms; e.g. Batty, 2003; Carretie, Hinojosa et al., 2004; Eimer & Holmes, 2007; Pourtois, Dan et al., 2005; Pourtois, Thut et al., 2005) mais aussi à des latences plus tardives (300–400 ms; e.g. Krolak-Salmon, Fischer et al., 2001; Schupp, Junghofer et al., 2003a). Ces effets ont souvent été observés même lorsque les individus n'avaient pas pour consigne de porter attention au sens émotionnel des stimuli. Ils ont ainsi été interprétés comme le substrat plausible de la capture attentionnelle de l'information émotionnelle, observée au niveau comportemental; ceci suggère qu'une activation neuronale plus importante pourrait aboutir à une représentation plus robuste et plus soutenue des stimuli émotionnels au sein des voies visuelles, leur donnant un poids plus important dans la compétition pour les ressources attentionnelles et un accès prioritaire à la conscience (Vuilleumier, 2005).

Par exemple, Keil et al. (2001) ont observé une plus grande amplitude des composantes P100 et N100 pour les stimulations émotionnelles par rapport aux neutres. Ces composantes évoquées reflètent les premières étapes de l'analyse visuelle corticale (Hopf & Mangun, 2000) et seraient principalement sensibles aux variations visuo-spatiales de l'attention, ainsi que d'autres traitements d'ordre attentionnel, comme ceux impliqués dans la discrimination visuelle (Clark, Fan, & Hillyard, 1995; Clark & Hillyard, 1996; Mangun & Hillyard, 1996; Vogel & Luck, 2000; Vuilleumier, 2005). D'autres auteurs (Schupp et al., 2003a) ont présenté des images déplaisantes, neutres et plaisantes à leurs participants et ont mis en évidence une composante évoquée plus importante au niveau temporo-occipital pour

les images émotionnelles par rapport aux neutres, composante nommée par les auteurs "early posterior negativity" (EPN; négativité postérieure précoce). Aussi, cette association a été récemment observée avec sa composante neuromagnétique analogue, l'EPN-M (Peyk, Schupp et al., 2008). Des résultats similaires ont été révélés par ces auteurs dans une seconde étude au cours de laquelle l'attention des participants n'était pas dirigée vers le contenu affectif des images (Schupp, Junghofer et al., 2003b). Dans ce cadre, une série de travaux récents ont mis en évidence un impact et des modulations de type émotionnel dans les traitements sensoriels précoces (Carretie et al., 2004; Delplanque, Lavoie et al., 2004; Schupp et al., 2003a, 2003b; Smith, Cacioppo et al., 2003). Certains auteurs ont également montré une plus grande amplitude de ces composantes précoces en réponse aux images déplaisantes par rapport aux images plaisantes, en accord avec le concept de biais de négativité (e.g. Cacioppo & Gardner, 1999; Carretie et al., 2004).

D'autres modulations émotionnelles ont été observées à des latences plus tardives, parmi lesquelles nous pouvons distinguer la P200 et la N200, qui reflètent généralement des processus de discrimination précoce des stimuli et des traitements de sélection de réponses (Di Russo & Spinelli, 1999). Parmi ces composantes, la P200 est sensible aux variations de l'attention (voir Crowley & Colrain, 2004) ainsi qu'au contenu affectif des images (Carretie et al., 2004; Carretie, Martin-Loeches et al., 2001; Junghofer, Bradley et al., 2001). L'amplitude de la N200 s'accroît en présence d'informations et de réponses conflictuelles et pourrait refléter un mécanisme d'entrée dans le cortex frontal à travers lequel les informations saillantes accèdent aux systèmes de contrôle cognitif (Dennis & Chen, 2007; Nieuwenhuis, Yeung, & Cohen, 2004; Van Veen & Carter, 2002). À l'aide d'une analyse de sources, Carretie et al. (2004) ont localisé l'origine de la modulation émotionnelle de la N200 au sein du CCA et suggèrent que la composante N200 qu'ils mettent en évidence pourrait correspondre à la N2b obtenue lors de stimulations auditives; cette composante est reconnue pour représenter la frontière temporelle entre les phases automatique et contrôlée de l'orientation spatiale (Näätänen & Gaillard, 1983; Naatanen & Picton, 1987).

Enfin, d'autres études en PE montrent également que l'activation émotionnelle induite par une image, quelle que soit sa valence, est à l'origine d'une composante positive postérieure tardive (Late Positive Potential, LPP) de plus grande amplitude par rapport aux neutres dans une fenêtre temporelle allant de 300 à 800 ms (Codispoti, Ferrari et al., 2006; Dennis & Hajcak, 2009; Hajcak & Olvet, 2008; Schupp, Junghofer et al., 2004). Récemment, il a été démontré que l'amplitude de la LPP en réponse aux images déplaisantes était réduite lorsqu'une interprétation plus neutre était donnée (Foti & Hajcak, 2008), ce qui reflèterait un

processus de régulation des réponses émotionnelles. La LPP est parfois considérée comme l'association de la P300, et une onde positive lente, la Positive Slow Wave (PSW), lesquelles présentent une plus grande amplitude pour les images plaisantes et déplaisantes que pour les images neutres (Amrhein, Muhlberger et al., 2004; Cuthbert, Schupp et al., 2000). En effet, il est fréquent de trouver une PSW pour les images activatrices (Cuthbert et al., 2000; Keil, Bradley et al., 2002; Olofsson & Polich, 2007; Palomba, Angrilli, & Mini, 1997; Schupp, Cuthbert et al., 2000), ce qui lui donnerait un rôle de marqueur probable associé à la formation des traces mnésiques (Dolcos & Cabeza, 2002; Palomba et al., 1997). Par ailleurs, la P300 est souvent obtenue dans des paradigmes oddball, dans lesquels deux stimuli qui diffèrent par un paramètre physique apparaissent avec des probabilités contrastées (Hansenne, 2000a, 2000b), mais peut également être évoquée par des présentations simples de stimulus (Katayama & Polich, 1996). 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; Delplanque, Silvert et al., 2005; Keil et al., 2002; Schupp et al., 2000). Elle témoignerait de la mise à jour de la mémoire de travail aux données de l'environnement (Donchin & Coles, 1988).

Malgré les qualités de résolution temporelle et spatiale de la MEG, les études faisant appel à cette nouvelle technique fonctionnelle tardent à se généraliser. Néanmoins, quelques récentes études ont mis en évidence une activation précoce des régions affectives antérieures lors du traitement émotionnel de l'information visuelle (e.g. Bayle, Henaff, & Krolak-Salmon, 2009; Bayle & Taylor, 2010; Cornwell, Carver et al., 2008; Hagan, Woods et al., 2009; Hung, Smith et al., 2010; Keil, Adenauer et al., 2009; Kissler & Hauswald, 2008; Leon-Carrion, McManis et al., 2006; Lewis, Thoma et al., 2003; Luo, Holroyd et al., 2007; Luo, Mitchell et al., 2009; Peyk et al., 2008; Rudrauf et al., 2009). Ces études se sont essentiellement intéressées au traitement des expressions faciales émotionnelles. Par exemple, Streit et al., (2003) ont observé des activités plus importantes dans le cortex orbito-frontal (COF) et l'amygdale en réponse à des visages émotionnels par rapport à des visages neutres dans une fenêtre temporelle allant de 100 à 360 ms. Dans ce cadre, plusieurs études ont observé des activations précoces de l'amygdale, dans les premières millisecondes suivant la présentation de visages émotionnels, même lorsqu'ils étaient inattendus ou non consciemment perçus (Bayle et al., 2009; Hung et al., 2010; Liu & Ioannides, 2010; Liu, Ioannides, & Streit, 1999; Luo, Holroyd et al., 2010; Luo et al., 2009), ainsi que du COF (Bayle et al., 2009; Liu & Ioannides, 2010) et des régions visuelles (Bayle et al., 2009; Furl, van Rijsbergen et al., 2010; Liu & Ioannides, 2010). Des résultats relativement similaires ont été mis en évidence en

employant d'autres stimuli émotionnels que des visages, tels que des mots (Garolera, Coppola et al., 2007), des scènes visuelles (Keil et al., 2009; Peyk et al., 2008; Rudrauf et al., 2008) ou des vidéos (Ioannides, Liu et al., 2000; Rudrauf et al., 2009).

En résumé, de nombreuses études de neuroimagerie et d'électrophysiologie s'accordent pour affirmer que le contenu émotionnel d'une stimulation visuelle module l'activité des régions intégratives antérieures et des régions visuelles. En effet, les études de neuroimagerie montrent l'implication du système affectif antérieur mais également une activité plus importante dans les aires visuelles, qui reflèteraient une capture attentionnelle des stimuli émotionnels. Dans ce cadre, les études électrophysiologiques suggèrent que le contenu affectif des images module l'activité visuelle à différentes étapes, et en particulier dès les premières millisecondes de traitement de l'information. Cette modulation rapide serait le reflet d'une attribution supplémentaire de ressources attentionnelles aux stimulations émotionnelles (Cacioppo et al., 1999 ; Öhman et Mineka, 2001); une telle attribution reposerait sur l'extraction rapide de l'information pertinente présente dans le stimulus, avant même le traitement complet de celui-ci (Anderson, 2005; Vuilleumier, 2005).

2.2. Émotion et fréquences spatiales

La modulation précoce de la perception visuelle par le contenu affectif des stimuli s'effectuerait de manière implicite à partir de l'extraction des informations de basses fréquences spatiales (BFS), transmises rapidement par les voies magnocellulaires (e.g. Alorda et al., 2007; Bocanegra & Zeelenberg, 2009, 2011; Carretie, Hinojosa et al., 2007; Phelps, Ling, & Carrasco, 2006; Pourtois, Dan, et al., 2005). Par exemple, Pourtois et al. (2005) (2005) utilisent des images hybrides, constituées d'un visage composé uniquement de basses fréquences spatiales (BFS) ayant une expression de peur ou neutre sur lequel se superpose le même visage, avec la même expression, mais composé uniquement de hautes fréquences spatiales (HFS). 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 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 constitués de BFS. Les données obtenues semblent indiquer l'implication de générateurs situés dans les aires extrastriées. Dans une autre étude électrophysiologique, Alorda et al. (2007) ont utilisé des images déplaisantes, neutres et plaisantes issues de l'IAPS

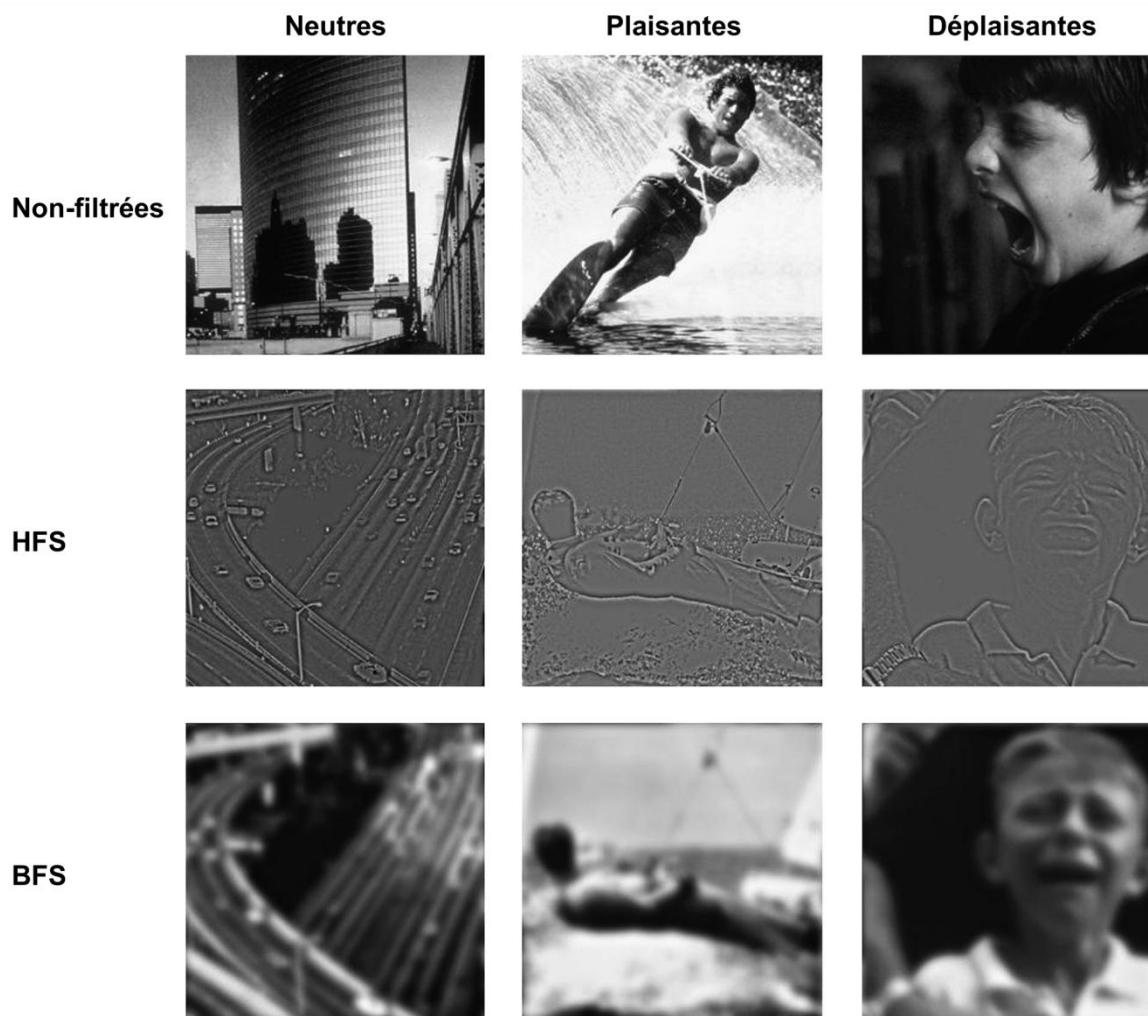


Figure III.1. Exemples d'images non-filtrées, de hautes fréquences spatiales (HFS), et de basses fréquences spatiales (BFS), neutres, plaisantes, déplaisantes, utilisées dans l'étude d'Alorda et al. (2007).

et montrent que les images déplaisantes, composées uniquement de BFS, engendrent des amplitudes plus importantes de la P100 que les images neutres, alors qu'aucune différence d'amplitude n'est observée pour les mêmes images déplaisantes ne contenant que des HFS (figure III.1.). Par ailleurs, Carretie et al. (2007) ont mis en évidence une plus grande activité d'une composante évoquée 135 ms après la présentation d'images déplaisantes, constituées uniquement de BFS, par rapport à des images neutres constituées de BFS, tandis que le résultat inverse était obtenu pour les images "brutes" (non filtrées). Dans une récente étude en MEG, Maratos, Mogg, et al. (2009) ont démontré une activité différentielle de l'amygdale en réponse à des visages de BFS effrayés et neutres entre 50 et 250 ms après leur présentation, laquelle était associée à une modulation de l'activité dans les régions visuelles et frontales. Ces auteurs n'ont pas observé de différence équivalente pour les visages non filtrés.

Au total, les résultats de ces études suggèrent que le traitement émotionnel faciliterait la perception visuelle des informations porteuses de BFS. Dans ce contexte, Phelps, Ling, & Carrasco (2006) ont présenté des visages effrayés ou neutres juste avant la présentation d'un réseau sinusoïdal au contraste de luminance faible. Les résultats ont montré que les visages effrayés amélioraient le seuil de sensibilité au contraste, fournissant une première preuve que l'émotion a un impact sur des aspects basiques de la perception visuelle. Des résultats récents ont alors montré que la présentation brève d'un visage effrayé, par rapport à un neutre, améliorait la sensibilité à l'orientation de stimuli de BFS présentés à la suite, mais diminuait également la sensibilité à l'orientation des stimuli HFS (Bocanegra & Zeelenberg, 2009). Ces résultats suggèrent donc que les émotions ne provoquent pas une facilitation globale de la perception visuelle, mais plutôt modifient notre sensibilité au contenu fréquentiel des images. En particulier, il est surprenant de constater un effet délétère de l'émotion sur la sensibilité aux HFS. Dans une seconde étude, les mêmes auteurs ont donc de nouveau présenté des visages effrayés ou neutres précédant cette fois-ci des "cercles de Landolt", des stimuli permettant de tester l'acuité visuelle. Dans une première tâche, ces auteurs ont mesuré l'impact émotionnel sur l'acuité visuelle "spatiale": les participants devaient détecter la présence d'une brisure dans des cercles présentés après les visages (la brisure était réellement présente dans 50% des essais). Dans une seconde tâche, ils ont mesuré l'impact émotionnel sur l'acuité visuelle "temporelle": dans 50 % des essais, les cercles (entiers) étaient présentés pendant 60 à 110 ms; dans les 50% des essais restants, deux cercles successifs étaient présentés chacun pendant 40 ms avec un délai entre ces deux cercles variant entre 10 et 40 ms; les participants devaient alors indiquer si le cercle "clignotait", ou non. Ces auteurs ont ainsi prédit que des images de visages effrayés contenant uniquement des HFS, par rapport à des neutres, détérioreraient la performance dans la tâche d'acuité spatiale, nécessitant essentiellement un traitement visuel de type parvocellulaire, alors que des images de visages effrayés contenant uniquement des BFS amélioreraient la performance dans la tâche d'acuité temporelle, nécessitant un traitement de type magnocellulaire. Les résultats obtenus au cours des trois expériences de cette étude ont confirmé ces hypothèses, suggérant ainsi que les circuits neuronaux de l'émotion sacrifient le traitement plus lent des petits détails en faveur d'un signal visuel plus grossier mais plus rapide. Selon ces auteurs, la détérioration de la performance pour les informations de HFS correspondrait ainsi à un biais visuel adaptatif résultant d'une interaction des canaux visuels au sein de laquelle la facilitation du traitement magnocellulaire est associée à une inhibition du traitement parvocellulaire (voir Yeshurun & Levy, 2003). Néanmoins, ces résultats ne peuvent être généralisés à toute stimulation

émotionnelle car les conséquences des informations émotionnelles activatrices et de valence positive sur l'acuité visuelle spatiale et temporelle demeurent inconnues.

En résumé, l'impact émotionnel précoce sur la perception visuelle repose fort probablement sur l'extraction rapide d'une impression grossière de la stimulation à partir d'un traitement visuel de type magnocellulaire, qui s'effectuerait aux dépens du traitement parvocellulaire plus lent. Cette modification transitoire devrait dépendre de l'intervention du système affectif antérieur, du fait de son rôle reconnu dans le traitement émotionnel et de ses connexions avec la voie visuelle ventrale dont il peut moduler l'activité via des signaux rétroactifs (Adolphs, Gosselin et al., 2005; Damasio, 1994; Kringelbach & Rolls, 2004; LeDoux, 1998; Miller & Cohen, 2001; Rolls, 2000; Vuilleumier, 2005; Vuilleumier, Richardson et al., 2004).

2.3. Les voies visuelles de l'émotion

Jusqu'à présent, nous avons vu que le système affectif antérieur répond très rapidement aux stimuli visuels en fonction de leur valeur affective (Eimer & Holmes, 2002; Kawasaki, Kaufman et al., 2001; Pizzagalli, Lehmann et al., 2002; Streit et al., 2003), et que la précocité de ce traitement pourrait reposer sur l'extraction d'une impression grossière des signaux visuels à partir des informations de BFS (e.g. Alorda et al., 2007; Bocanegra & Zeelenberg, 2009, 2011; Carretie et al., 2007; Phelps et al., 2006; Pourtois, Dan, et al., 2005). Dans ce contexte, les mécanismes et les voies par lesquels l'information visuelle atteint rapidement le système antérieur et interagit avec le traitement effectué en parallèle dans la voie visuelle ventrale, restent largement discutés (Rudrauf et al., 2008). Comme cela a déjà été souligné, les informations de HFS sont principalement traitées par la voie ventrale qui est majoritairement constituée de cellules parvocellulaires. Les BFS 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 & Hubel, 1988; Merigan & Maunsell, 1993). De nombreux auteurs proposent ainsi l'existence d'une route sous-corticale rétino-tectale jusqu'à l'amygdale (e.g. Liddell et al., 2005; Morris et al., 1999; Tamietto et al., 2010; Weiskrantz, Warrington et al., 1974). Toutefois, une grande quantité d'informations visuelles peut également être transmise rapidement le long des faisceaux cortico-corticaux (e.g. Barrett & Bar, 2009; Pessoa & Adolphs, 2010; Pessoa & Adolphs, 2011), bien identifiés du point de vue anatomique (e.g. Catani, Jones et al., 2003).

2.3.1. Amygdale et voie visuelle rétino-tectale

L'hypothèse dite standard suggère que des stimuli importants pour l'individu d'un point de vue adaptatif sont traités très rapidement par un système modulaire qui leur est spécifique et qui fonctionne automatiquement (sans la nécessité d'accorder une attention particulière à la stimulation) et non-consciemment (voir Tamietto & de Gelder, 2010). Plusieurs études utilisant des paradigmes consistant à empêcher la détection ou l'identification consciente d'un stimulus visuel sont en faveur d'un codage automatique de la valeur affective, lequel impliquerait l'amygdale. Par exemple, un stimulus émotionnel non-consciemment perçu engendre des réponses électrodermales (Öhman, 1992; Silvert et al., 2004). De même, lors d'études utilisant la technique de présentation sérielle rapide visuelle, l'efficacité d'un stimulus "masque" empêchant l'identification d'un stimulus "cible" qui le précède est réduite lorsque cette cible a un contenu émotionnel (Anderson, 2005; Fox, Russo, & Georgiou, 2005; Keil & Ihssen, 2004). Cette réduction de l'effet de masquage par la cible émotionnelle est d'autant plus importante chez les patients phobiques (Trippe, Hewig et al., 2007) mais réapparaît dans le cas de lésions amygdaliennes (Anderson & Phelps, 2001). Enfin, des visages effrayés non-consciemment perçus engendrent une activation plus importante de l'amygdale par rapport à des visages joyeux (Whalen et al., 1998). Dans ce contexte, deux études récentes confortent l'idée d'une capture automatique de l'émotion impliquant l'amygdale; ces études sont particulièrement remarquables, car elles ont explicitement manipulé les conditions attentionnelles et émotionnelles lors de l'enregistrement des signaux cérébraux en temps réel, grâce à l'utilisation, soit de la magnétoencéphalographie (MEG), soit d'enregistrements intracrâniens. Dans l'étude en MEG, Luo et al (2010) ont constaté que les réponses précoces de l'amygdale à des stimuli émotionnels (40–140 ms) n'étaient pas affectées par la charge attentionnelle nécessaire à la réalisation de la tâche, au contraire des réponses plus tardives (280–410 ms), faisant suite à l'activité des cortex fronto-pariétaux. Selon ces auteurs, l'automatisme du traitement émotionnel par l'amygdale dépendrait de l'étape de traitement de l'information visuelle considérée. Dans l'étude utilisant des enregistrements intracrâniens de l'activité de l'amygdale, Pourtois, Spinelli, et al. (2010) ont montré un effet émotionnel précoce (140–290 ms) survenant avant et indépendamment de la modulation attentionnelle. Les résultats de ces deux études suggèrent des influences séparées de l'émotion et de l'attention sur l'activation de l'amygdale, et sont donc en faveur de l'automatisme du traitement émotionnel lors des étapes précoces de traitement. Par ailleurs, plusieurs études suggèrent une implication de l'amygdale dans l'évaluation rapide et implicite du contenu émotionnel d'une stimulation visuelle réalisée

à partir des informations de BFS (voir de Gelder et al., 2011; Tamietto & de Gelder, 2010). Par exemple, Vuilleumier et al. (2003) ont mis en évidence, au cours d'une tâche de catégorisation de genre, une augmentation de l'activité de l'amygdale lors de la présentation de visages effrayés "bruts" ou ne comprenant que des BFS, par rapport à des visages constitués uniquement des HFS. De plus, la perception implicite de ces expressions émotionnelles comprenant des BFS engageait spécifiquement le collicule supérieur, le pulvinar et l'amygdale (au contraire des visages constitués uniquement des HFS), suggérant une implication de la voie rétino-colliculo-pulvino-amygdalienne.

En effet, de nombreux auteurs s'accordent pour affirmer que la perception non-consciente des émotions par l'amygdale reposerait sur l'existence d'une voie visuelle sous-corticale passant par le colliculus supérieur et le pulvinar jusqu'à (figure III.2. (A); de Gelder, Pourtois et al., 2000; de Gelder et al., 1999; Morris et al., 2001; Morris et al., 1998, 1999; Öhman, 2002; Vuilleumier et al., 2003; Weiskrantz, 1996). Cette suggestion a pour origine la démonstration de l'existence d'une voie sous-corticale du thalamus "auditif" à l'amygdale chez le rat, laquelle serait suffisante dans la mise en place de conditionnements de peur de type pavlovien (LeDoux, 1998). Ainsi, il est supposé qu'une route similaire existe pour le traitement des informations visuelles chez les primates (voir Tamietto & de Gelder, 2010): à partir du thalamus, des informations visuelles simples et rudimentaires, c'est-à-dire des informations de BFS, pourraient atteindre rapidement l'amygdale par une liaison monosynaptique (Jones & Burton, 1976; Linke, Braune, & Schwegler, 2000; Robinson & Petersen, 1992), fournissant ainsi une représentation grossière mais précoce de la stimulation, en court-circuitant la voie corticale nécessaire à la perception plus détaillée et à la reconnaissance consciente des stimuli (Amaral, Behniea, & Kelly, 2003).

L'une des premières études ayant suggéré l'implication de cette voie a été réalisée chez un patient "blindsight", GY (de Gelder et al., 1999), atteint d'une hémianopsie droite suite à un accident vasculaire dans le lobe occipital gauche. Malgré cette lésion, ce patient était capable de discriminer les expressions faciales émotionnelles présentées dans son champ visuel "aveugle". Par ailleurs, une étude IRMf chez ce même patient montra une activation préférentielle de l'amygdale et du pulvinar pour les visages avec une expression émotionnelle (Morris et al., 2001). De plus, les réponses de l'amygdale co-variaient avec celles du thalamus postérieur et du collicule supérieur, ce qui est en faveur d'un traitement émotionnel indépendant du cortex strié et du phénomène de vision normale consciente. D'autres auteurs arrivent aux mêmes conclusions en utilisant le paradigme de vision binoculaire (e.g. Williams, Morris et al., 2004), consistant à projeter des images différentes aux deux yeux, ce qui

entraîne au cours du temps de présentation, une perception alternée des deux images si bien qu'à un instant donné, une seule des deux images est identifiée et l'autre est "supprimée" (voir Wheatstone, 1962). Dans une étude en IRMf employant ce paradigme, Williams et al. (2004) ont montré une activation plus importante de l'amygdale pour des visages de peur et de joie que pour des visages neutres lorsque ces derniers sont supprimés. Ils 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. Toujours dans ce cadre, de nombreuses études de neuroimagerie semblent ainsi confirmer l'idée d'une voie passant par le collicule supérieur et le pulvinar et se projetant vers l'amygdale, en mettant en évidence la co-activation de ces trois régions lors de la perception non-consciente des signaux émotionnels chez des sujets sains et des patients cérébrolésés (voir Tamietto & de Gelder, 2010).

2.3.2. Voies corticales et prédiction affective

Récemment, plusieurs auteurs proposent des alternatives à l'hypothèse de la route sous-corticale (e.g. Barrett & Bar, 2009; Pessoa & Adolphs, 2010; Pessoa & Adolphs, 2011), et argumentent le fait que ce circuit ne serait pas fonctionnel chez les primates (Pessoa & Ungerleider, 2004; Rolls, 2000). De plus, plusieurs données vont à l'encontre du codage automatique des émotions et suggèrent que la perception des stimulations émotionnelles nécessite une mobilisation minimale des ressources attentionnelles (Bishop et al., 2004; Bishop et al., 2007; Hsu & Pessoa, 2007; Lim, Padmala, & Pessoa, 2008; Pessoa, Japee, & Ungerleider, 2005; Pessoa, McKenna et al., 2002; Silvert, Lepsien et al., 2007). Par exemple, Pessoa et al (2005) ont montré une activation plus importante de l'amygdale pour des visages émotionnels, lorsque les participants catégorisent ces visages selon leur genre. Toutefois, lorsque la tâche des participants consistait à discriminer l'orientation de barres présentées latéralement aux visages, les auteurs ne retrouvaient plus cette différence. Par ailleurs, dans une étude en PE, Holmes, Vuilleumier, & Eimer (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. Néanmoins, ces modulations disparaissaient lorsque leur attention était dirigée sur d'autres éléments.

Pessoa & Adolphs (2010) proposent que le traitement de la pertinence biologique des stimuli dépendrait de "voies multiples" menant aux différentes formes d'expressions émotionnelles, plutôt qu'une route sous-corticale unique [figure III.2. (B)]. Ces auteurs réévaluent ainsi le rôle de l'amygdale dont la fonction principale dans le traitement visuel serait, comme celui du pulvinar, de coordonner le fonctionnement des réseaux corticaux lors

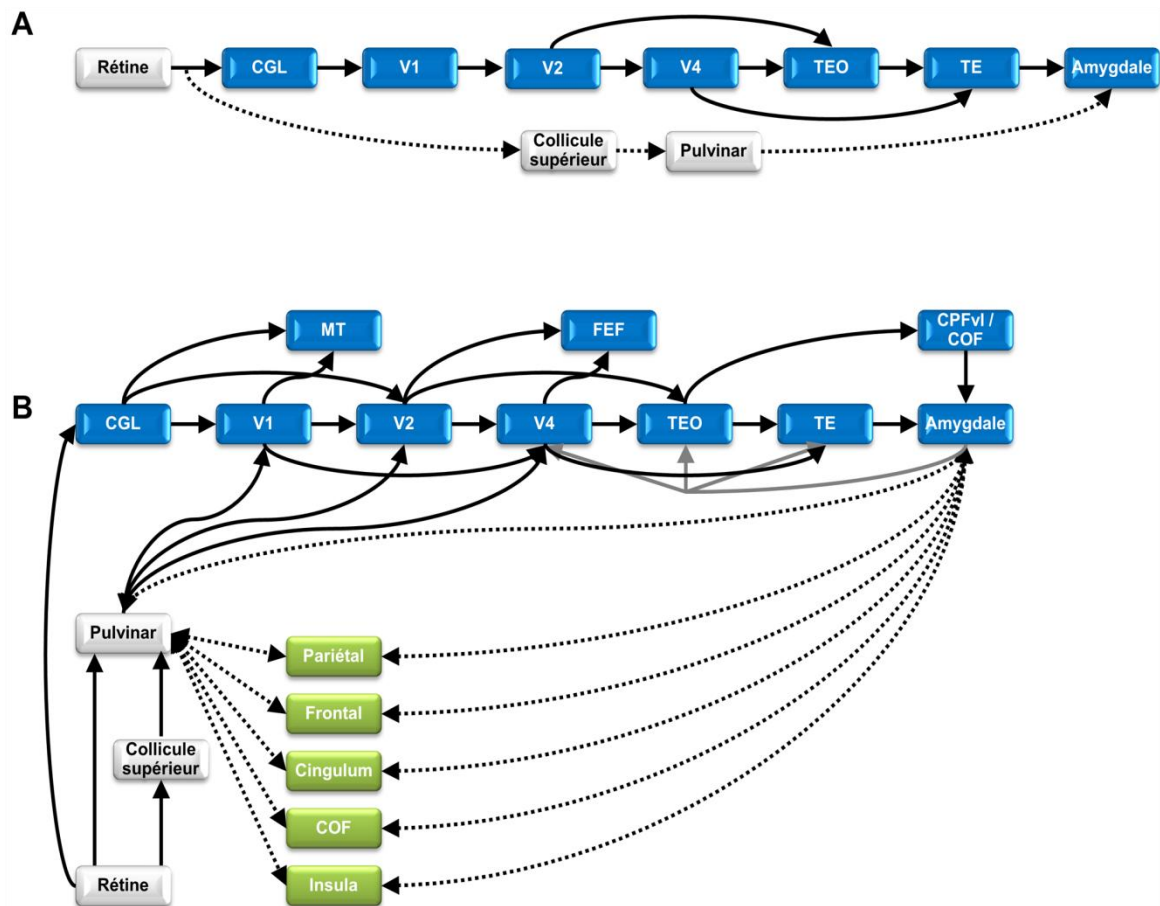


Figure III.2. (A) Diagramme schématisant le modèle séquentiel classique de traitement de l'information le long de la voie CGL-V1-V2-V4-TEO-TE, bien que cette organisation ne soit pas strictement hiérarchique. L'amygdale est récipiendaire de signaux visuels en provenance des cortex visuels antérieurs. Selon l'hypothèse standard, une voie sous-corticale impliquant le collicule supérieur et le noyau pulvinar du thalamus fournit un accès direct et automatique à l'amygdale. (B) Proposition alternative de Pessoa & Adolphs (2010) proposant l'existence de multiples voies, comprenant à la fois des voies alternatives (par exemple du CGL à l'aire MT) et des raccourcis (par exemple de V2 à TEO). Le flux de traitement de l'information visuelle correspondrait à de multiples vagues d'activation qui initient et raffinent les réponses des cellules à une étape donnée de traitement. Par souci de simplicité, les connexions "feedback" ne sont pas indiquées mais imposent une circulation complexe de l'information qui configure le profil d'activation neuronale au sein du cortex visuel et de l'amygdale. Abréviations: CGL, corps genouillé latéral; V, aires visuelles; MT, aire temporelle moyenne; TE, aire temporelle inférieure; TEO, aire temporelle inférieure TEO; CPFvl, cortex préfrontal ventro-latéral; COF; cortex orbito-frontal; FEF, frontal eye field ou aire frontale oculaire. Figure modifiée d'après (Pessoa & Adolphs, 2010).

de l'évaluation de la pertinence biologique des stimuli visuels. En effet, le pulvinar médian, connecté anatomiquement avec l'amygdale, est une région thalamique hautement intégrative et présente des connexions réciproques avec de nombreuses régions corticales telles que les cortex frontaux, cingulaires, insulaires et pariétaux. De la même manière, l'amygdale aurait essentiellement un rôle modulateur au sein d'un large éventail de réseaux corticaux et dont le but serait la résolution du problème suivant (Pessoa, 2010b): comment un système présentant

des capacités limitées de traitement de l'information et qui reçoit un flux constant d'informations diverses peut traiter sélectivement ces informations, à savoir détecter celles qui sont les plus pertinentes pour les objectifs de l'individu (Grossberg & Levine, 1987) ?

En accord avec cette proposition, nous avons vu au cours du premier chapitre que de nombreuses caractéristiques visuelles peuvent être traitées très rapidement par des régions cérébrales en dehors des cortex visuels (voir Bullier, 2001). En particulier, cette dynamique spatio-temporelle suggère la possibilité de signaux rétroactifs des régions antérieures qui modulent l'activité des régions visuelles postérieures (Bar, 2003, 2007, 2009; Bar et al., 2006). Dans le cadre des modèles "prédictifs" de la reconnaissance visuelle et des théories de la cognition incarnée, Barrett & Bar (2009) ont récemment proposé que l'état affectif d'une personne puisse avoir une influence de type top-down sur la perception visuelle normale. Selon ces auteurs, la pertinence et la saillance d'une stimulation ne sont pas évaluées après que cette stimulation soit identifiée, mais ferait partie intégrante de la perception de la stimulation visuelle. À partir d'une revue de la littérature, Barrett & Bar (2009) suggèrent que deux réseaux au sein du COF (figure III.3.; voir Barbas & Pandya, 1989; Carmichael & Price, 1996; Ongur, Ferry, & Price, 2003; Ongur & Price, 2000) permettraient l'émergence de prédictions affectives modulant la perception visuelle: les portions médianes du COF participent à une phase initiale de prédiction affective ("quelle est la pertinence de cette classe d'objets pour moi?"), tandis que les portions latérales du COF fournissent une prédiction affective subalterne et liée au contexte ("quelle est la pertinence de cet objet particulier pour moi dans ce contexte particulier et à ce moment précis dans le temps?"). La première prédiction affective générée par les régions médianes du COF dépendrait d'une impression grossière de la stimulation visuelle grâce à leurs connexions avec la voie visuelle dorsale. À partir de ces informations basiques, les régions médianes du COF initient des modifications corporelles internes nécessaires pour guider l'action de l'individu sur la stimulation d'intérêt dans son contexte. En effet, les régions médianes du COF interviennent dans le contrôle des réponses végétatives, endocriniennes et comportementales à un stimulus visuel (Barbas & De Olmos, 1990; Barbas, Saha et al., 2003; Carmichael & Price, 1995, 1996; Ghashghaei & Barbas, 2002; Ongur, An, & Price, 1998; Rempel-Clower & Barbas, 1998) et possèdent de nombreuses connexions réciproques avec les aires pariétales postérieures (MT et MST) au sein de la voie dorsale (Barbas, 1988, 1995; Carmichael & Price, 1995; Cavada, Company et al., 2000; Kondo, Saleem, & Price, 2003), qui traite les informations visuelles achromatiques de BFS, et qui est importante dans la localisation spatiale et le guidage visuel des actions (Goodale & Milner, 1992; Ungerleider & Mishkin, 1982b).

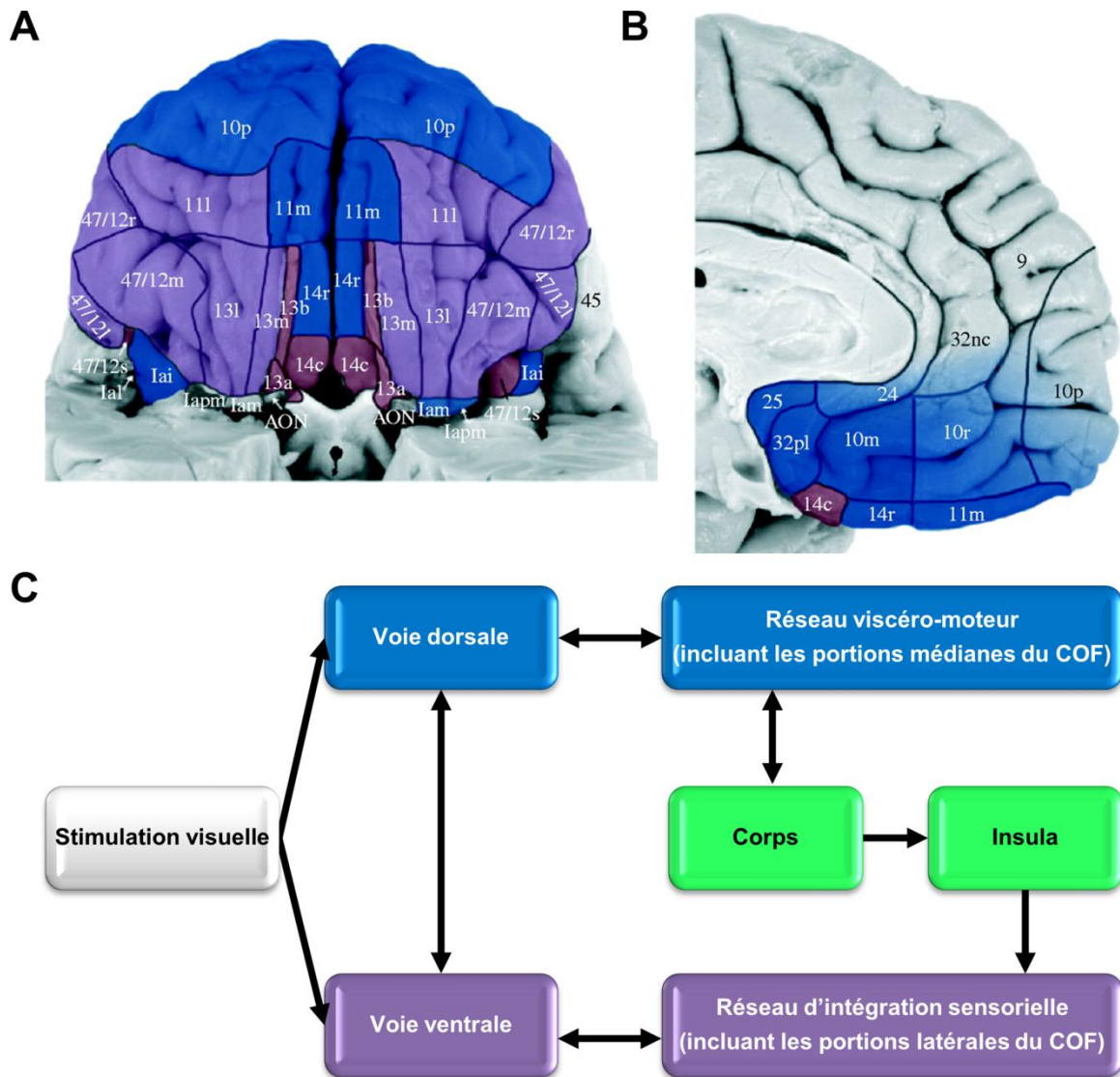


Figure III.3. Vue inférieure (A) et médiane gauche (B) du cortex préfrontal. Le réseau médian du cortex orbito-frontal (COF; en bleu) a de nombreuses connexions réciproques avec toutes les régions limbiques (e.g. amygdale, striatum ventral) ainsi que l'hypothalamus, le mésencéphale, le tronc cérébral, et plusieurs régions de la moelle épinière, impliquées dans la régulation du milieu interne. Il dispose également de quelques connexions directes avec les cortex sensoriels. Le réseau latéral du COF (en violet) a de nombreuses connexions avec les aires sensorielles d'association unimodales ainsi que l'amygdale. Il dispose également de quelques projections directes vers les centres de contrôle végétatif et endocrinien de l'hypothalamus, du mésencéphale et du tronc cérébral. Le réseau latéral du COF a également une influence indirecte sur les centres végétatifs via ses projections vers l'amygdale. Les aires cérébrales en rose connectent ces deux réseaux. (C) Connexions entre le COF et les réseaux visuels. Les informations visuelles en provenance du thalamus et des aires visuelles primaires atteignent la voie dorsale et la voie ventrale. Les portions médianes du COF font partie d'un réseau viscéro-moteur qui aide au contrôle de l'état corporel interne tandis que les portions latérales du COF, qui font partie d'un réseau d'intégration sensorielle, associent les représentations sensorielles en provenance des milieux externe et interne. Figure modifiée d'après Barrett & Bar (Barrett & Bar, 2009).

Via les voies magnocellulaires (M), les régions médianes du COF reçoivent donc les informations de BFS (Kveraga, Boshyan, et al., 2007; Kveraga, Ghuman, et al., 2007) utiles pour créer une représentation basique mais rapide de la stimulation (Bar, 2003, 2007). Via les

projections vers l'hypothalamus, le mésencéphale, le tronc cérébral, et les centres de contrôle de la moelle épinière, les régions médianes du COF utiliseraient ces informations de BFS pour modifier l'état corporel des individus afin de recréer le contexte affectif dans lequel l'objet a été rencontré et expérimenté dans le passé. Barrett & Bar (2009) font ainsi l'hypothèse que la représentation des modifications végétatives et endocrines, stockée au sein du COF, est relayée en retour vers la voie dorsale, apportant des informations affectives. En clair, grâce aux relations réciproques entre les régions médianes du COF et les aires pariétales postérieures, les réponses physiologiques et comportementales d'un individu sont coordonnées avec l'information de la localisation spatiale du stimulus inducteur. L'état interne du corps serait ainsi un élément du cadre contextuel qui facilite la reconnaissance des objets (voir Bar, 2004). Cette prédiction est une partie de la préparation à l'action pour répondre à une stimulation, avant même qu'elle ne soit consciemment perçue.

Les régions latérales du COF reçoivent, quant à elles, l'information concernant les changements corporels qui résultent des prédictions affectives basiques générées par les portions médianes (surtout à partir du CPFvm et de l'insula). Les régions latérales du COF intègrent alors les informations sensorielles externes (i.e. en provenance de l'environnement visuel) afin d'établir une représentation de la stimulation dans son contexte. En effet, de nombreux neurones du COF latéral sont multimodaux et répondent à une large variété d'informations sensorielles différentes (Kringelbach & Rolls, 2004). Ces régions disposent également de nombreuses connexions réciproques avec les aires temporales inférieures (TEO, TE) de la voie visuelle ventrale (Barbas, 1988, 1995; Carmichael & Price, 1995; Cavada et al., 2000; Kondo et al., 2003). Via les voies parvocellulaires (P), les régions latérales du COF reçoivent les informations visuelles fines, c'est-à-dire les informations de HFS, permettant l'expérience visuelle consciente. Par ailleurs, l'information sensorielle interne reçue de la part de l'insula est en soi importante pour l'expérience subjective consciente de l'émotion, c'est-à-dire le sentiment émotionnel (Craig, 2002, 2009, 2010; Critchley, 2009; Damasio, 1994; Medford & Critchley, 2010). La représentation multimodale qui en résulte influencerait ensuite le traitement au sein de la voie visuelle ventrale et permettrait l'émergence d'une représentation détaillée du stimulus, pertinente dans le contexte en cours.

Les deux types de prédiction affective décrits ne surviennent pas de manière séquentielle *per se*, mais il est possible que de légères différences temporelles existent dans leur initiation. En effet, l'information visuelle arriverait plus rapidement aux régions médianes du COF, grâce à un "avantage magnocellulaire" dans le traitement visuel (Laycock, Crewther, & Crewther, 2007): les neurones M des CGL envoient rapidement les informations de BFS à

V1 et la voie dorsale; en comparaison, les neurones P fournissent les informations détaillées à V1 et la voie ventrale. Chez l'Homme, les neurones M au sein de V1 déchargent entre 25 (Klistorner, Crewther, & Crewther, 1997) et 40 ms (Paulus, Korinith et al., 1999) plus tôt que les neurones P. De plus, certains neurones de la voie dorsale qui reçoivent des informations directement des CGL (e.g. V5/MT; Sincich, Park et al., 2004) peuvent devenir actifs avant V1 (Buchner, Gobbele et al., 1997; Ffytche, Guy, & Zeki, 1995). En conséquence, les informations visuelles de BFS d'une stimulation pourraient atteindre les régions médianes du COF avant que les informations de HFS n'arrivent aux régions latérales. En accord avec cela, Foxe & Simpson (2002) ont montré dans une étude en PE, employant un dispositif EEG à haute densité et une méthode de reconstruction de sources, que les neurones du CPF devenaient actifs environ 10 ms après la voie dorsale, mais coïncidaient avec l'activation de la voie ventrale. Selon Barrett & Bar (2009), la démonstration (soit par des procédures expérimentales, soit suite à des lésions cérébrales) d'un avantage magnocellulaire s'étendant aux régions médianes du COF aiderait donc à résoudre le débat concernant la manière dont le cerveau traite la valeur affective des stimuli qui sont inattendus ou présentés en dehors de la conscience.

En résumé, bien que le débat reste très intense concernant les voies visuelles de l'émotion, la précocité de l'impact émotionnel repose probablement sur des voies magnocellulaires transmettant rapidement les informations de BFS au système affectif antérieur. Dans ce contexte, l'un des aspects qui a été largement négligé jusqu'à récemment concerne les modulations de l'impact émotionnel selon la partie du champ visuel. En effet, comme nous l'avons vu dans le premier chapitre de ce travail, nos capacités perceptives au sein de notre champ visuel sont limitées par les propriétés histologiques de la rétine, qui présente différentes densité et proportion de cellules photoréceptrices variant en fonction de l'excentricité (voir Wandell, 1995). En particulier, l'acuité visuelle diminue drastiquement en dehors de la fovéa qui couvre les 2° centraux du champ visuel, et cette diminution se poursuit progressivement en vision périphérique, si bien que lorsqu'une stimulation apparaît de manière excentrée, l'analyse des détails diminue fortement et conduit à une chute progressive des performances comportementales. Pour surmonter ces contraintes biologiques et être capable de construire une représentation précise des multiples objets de l'environnement visuel, l'attention spatiale s'appuie sur un balayage séquentiel par le biais des mouvements oculaires permettant une capture fovéale des stimuli visuels. Toutefois, étant donné l'importance adaptative des stimuli émotionnels, il est probable que le traitement préférentiel des stimuli émotionnels puisse persister en vision périphérique. En effet, comme nous le verrons dans la partie suivante, de nombreux arguments suggèrent que la partie périphérique du champ visuel dépendrait principalement d'un traitement de type magnocellulaire. Étant donné le lien privilégié que nous

avons mis en évidence entre l'impact émotionnel précoce et le traitement visuel de type magnocellulaire, la vision périphérique pourrait être considérée comme un système visuel de détection de la pertinence biologique d'une stimulation afin de mieux engager sa capture fovéale.

3. LE CODAGE ÉMOTIONNEL DE L'ESPACE VISUEL

3.1. Vision centrale et périphérique

Même s'il est difficile de localiser précisément la frontière entre ces deux appellations (Rossi & Roorda, 2010), nous avons vu dans le premier chapitre de ce travail de Thèse que la rétine centrale et la rétine périphérique, qui sous-tendent respectivement la vision centrale (VC) et la vision périphérique (VP), semblent présenter des propriétés anatomiques et fonctionnelles distinctes (Wandell, 1995).

Dans un premier temps, l'étude de la morphologie générale de la rétine permet de distinguer la macula au champ visuel central, et la rétine périphérique. Ainsi, nous avons souligné les différences de densité et de distribution des cônes et des bâtonnets entre ces deux régions rétiniennes, lesquelles sont à l'origine de différences fonctionnelles entre la VC et VP (figure II.4.); en effet, ces photorécepteurs n'assurent pas les mêmes rôles dans le recueil et le traitement de l'information lumineuse (Curcio et al., 1990; Polyak, 1941): au sein de la macula, la densité de cônes est maximale au niveau de la fovéa (et plus précisément au niveau de la fovéala) puis diminue drastiquement avec l'excentricité visuelle jusqu'à 10° d'excentricité visuelle. L'augmentation de la densité de cônes dans la fovéa est d'ailleurs accompagnée d'une réduction du diamètre de leurs segments externes (Buser & Imbert, 1987). À l'inverse, la densité de bâtonnets est quasi-nulle au niveau de la fovéa mais s'accroît fortement avec l'excentricité pour atteindre son pic aux alentours de 25° d'excentricité, avant de décroître progressivement en périphérie plus lointaine. Comme nous l'avons vu également, c'est au niveau de la zone fovéale couvrant les 2° centraux du centre du champ visuel que l'acuité, c'est-à-dire la capacité à discriminer deux points dans le champ visuel, est la meilleure.

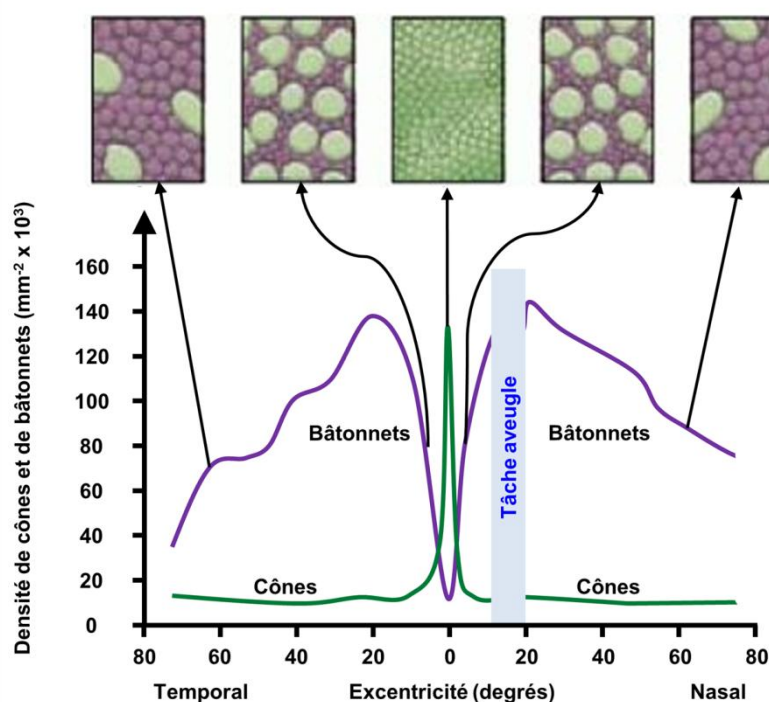


Figure III.4. Répartition des cônes et des bâtonnets de la rétine humaine. Le graphique illustre bien le fait que les cônes ont une forte concentration au centre de la fovéa, laquelle diminue fortement en périphérie. À l'inverse, les bâtonnets ont une haute densité dans la rétine périphérique, mais sont quasi inexistant au niveau de la fovéa. Les cadrans en haut illustrent des sections de la rétine au niveau du segment externe des photorécepteurs à des excentricités différentes. L'augmentation de la densité de cônes dans la fovéa est accompagnée d'une réduction du diamètre de leurs segments externes (modifiée d'après Purves et al., 2001).

Dans un second temps, il est important de noter qu'au niveau rétinien, le nombre de cellules bipolaires connectées aux cônes est plus important que celui des cellules bipolaires connectées aux bâtonnets (Martin & Grunert, 1992; Strettoi & Masland, 1995). Aussi, une grande majorité des cellules bipolaires connectées aux cellules P reçoit directement des signaux des cônes présents dans la fovéa (Calkins et al., 1994; Kaplan, 2004; Kolb, Linberg, & Fisher, 1992). Ces connexions unitaires n'existeraient plus en périphérie où plusieurs cônes se connectent à une cellule bipolaire et plusieurs cellules bipolaires à une cellule P (Kaplan, 2004). De plus, les bâtonnets se connectent préférentiellement avec les cellules M (Grunert, 1997; Lee, Smith et al., 1997; Purpura, Kaplan, & Shapley, 1988; Virsu, Lee, & Creutzfeldt, 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 VP,

principalement constituée de bâtonnets, connectés pour la plupart aux cellules M. Ainsi, au fur et à mesure que l'on s'éloigne du centre, la densité des cônes diminue, le degré de convergence sur les cellules ganglionnaires augmente, et l'acuité s'en trouve très fortement réduite. Par exemple, à 6° de l'axe du regard, l'acuité visuelle est réduite de 75 %.

Par ailleurs, les cellules ganglionnaires rétiniennes P sont plus nombreuses près de la fovéa et les cellules M sont plus nombreuses en périphérie, lesquelles projettent dans des couches différentes du CGL (Wright & Ikeda, 1974). À ce niveau, Schiller & Malpeli (1978) ont confirmé la correspondance entre une stimulation au centre de la rétine et l'activité des neurones P du CGL, ainsi qu'entre une stimulation de la rétine périphérique et l'activité des neurones M. Nous avons également évoqué le fait que le champ visuel central occupe à lui seul plus de la moitié du CGL et qu'il existe aussi une surreprésentation corticale puisque les 10° centraux du champ visuel occupent plus de la moitié de la surface des aires visuelles primaires. Plus on s'éloigne en périphérie, plus le champ visuel se projette sur une surface corticale petite. Cette disproportion correspond au facteur d'amplification corticale (Rovamo & Virsu, 1979) et permet de comprendre la supériorité de la VC sur la VP dans les performances comportementales: la plupart des tâches psychophysiques montrent une supériorité de la VC sur la VP en ce qui concerne l'acuité visuelle, l'identification et la discrimination des couleurs, et une supériorité de la VP sur la VC dans la sensibilité à des stimuli en mouvement (Duncan & Boynton, 2003; Levi, Klein, & Aitsebaomo, 1985; Rovamo & Virsu, 1979; Rovamo et al., 1978; Sereno et al., 1995; Tootell, Switkes et al., 1988).

Enfin, la VC se caractérise par une haute résolution spatiale et une sensibilité chromatique comparable à celle des neurones présents dans la voie ventrale, tandis que la VP se caractérise par une haute résolution temporelle typique des neurones présents dans la voie dorsale. Des données neuro-anatomiques suggèrent, en effet, un lien entre VC et VP et les voies de traitement visuel: par exemple, des marqueurs fluorescents injectés dans les aires pariétales ont permis d'identifier des cellules impliquées dans les représentations du champ visuel périphérique alors que ceux injectés dans les aires temporales révélaient des cellules impliquées dans les représentations du champ visuel central (Baizer, Ungerleider, & Desimone, 1991; voir également Colby et al., 1988; Zeki, 1980). Enfin, d'un point de vue fonctionnel, une étude en MEG a mis en évidence une activation plus précoce de l'aire MT (16 ms) et du sillon intra-pariétal (25 ms) lorsque des stimuli visuels, activant de manière spécifique la voie dorsale, sont présentés en VP que lorsqu'ils sont présentés en VC (Stephen, Aine et al., 2002). Ceci est cohérent avec une conduction de l'information plus

rapide de 10 à 20 ms par les cellules M (Blakemore & Vital-Durand, 1986) et dans V1 (Nowak et al., 1995). Au total, l'ensemble des données présentées dans ce paragraphe sont en faveur d'une association préférentielle entre VC, voie ventrale et traitement visuel de type parvocellulaire d'une part, et VP, voie dorsale et traitement visuel de type magnocellulaire d'autre part.

En résumé, les différences de propriétés anatomiques et fonctionnelles entre la vision centrale et la vision périphérique sont associées à une diminution progressive des performances comportementales avec l'excentricité visuelle. Néanmoins, plusieurs études ont également mis en évidence des performances inattendues de la VP dans l'identification d'objets (Jebara, Pins et al., 2009), dans l'analyse des couleurs (Naili, Despretz, & Boucart, 2006) ou encore dans une tâche de discrimination animal/non-animal (Thorpe, Gegenfurtner et al., 2001). En particulier, des études récentes montrent qu'à des excentricités lointaines, comme en vision centrale, le cerveau engage des ressources particulières dans le traitement de l'information émotionnelle (e. g. Rigoulot et al., 2011; Rigoulot, Delplanque et al., 2008).

3.2. Émotion et vision périphérique

Comme nous l'avons évoqué, rares sont les recherches ayant exploré spécifiquement l'existence d'un traitement émotionnel en VP. Certes, quelques études ont présenté des images légèrement excentrées (Kayser, Bruder et al., 2000; Kayser, Tenke et al., 1997; Pizzagalli, Regard, & Lehmann, 1999), en particulier dans le cadre d'une spécialisation hémisphérique des informations émotionnelles. En effet, parmi les méthodes employées pour tester les modèles classiques du codage hémisphérique des émotions (voir chapitre II, pp. 21-25 Alves et al., 2008), la plus utilisée est fort probablement la technique du champ visuel divisé (Mishkin & Gorgays, 1952) consistant à projeter des images émotionnelles, soit dans le champ visuel gauche (CVG), soit dans le champ visuel droit (CVD). En effet, comme déjà évoqué, le système visuel est organisé de telle manière que les rétines temporales envoient les informations visuelles vers l'hémisphère ipsilatéral tandis les rétines nasales envoient les informations visuelles au cortex visuel contralatéral (voir chapitre I, p 27): les stimuli présentés dans le CVG sont donc initialement traités par l'HD tandis que les stimuli présentés dans le CVD sont initialement traités par l'HG.

Plus récemment, plusieurs études se sont intéressées spécifiquement au traitement émotionnel en VP et ont ainsi confirmé sa persistance (e.g. Calvo, Nummenmaa, & Hyona, 2008; De Cesarei, Codispoti, & Schupp, 2009; Liu & Ioannides, 2010): lors de leur présentation à de grandes excentricités (Bayle et al., 2011; Rigoulot et al., 2011; Rigoulot et

al., 2008) et lorsque les stimuli émotionnels sont inattendus (Hung et al., 2010), non consciemment perçus (Bayle, et al., 2009) ou traités implicitement (Rigoulot, D'Hondt et al., en préparation). Dans un premier temps, plusieurs études ont analysé les mouvements oculaires lors du traitement émotionnel de stimulations visuelles excentrées. Par exemple, Calvo & Lang (2005) ont présenté 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. Ces auteurs mettent en évidence que la première fixation se fait plus souvent du côté de l'image émotionnelle, résultat confirmé dans une étude ultérieure (Nummenmaa, Hyona, & Calvo, 2006). 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. Dans une étude plus récente, Calvo et al. (2008) confirment ces résultats et notamment le fait que les images émotionnelles attirent la première fixation. De plus, ces auteurs montrent que la détection émotionnelle qui conduit à la capture fovéale ne se base pas sur un traitement sémantique du contenu de la scène visuelle, mais plutôt sur une impression grossière de celle-ci. Ceci suggère donc que le traitement de type magnocellulaire, dominant en VP, serait particulièrement adapté au traitement émotionnel.

Dans une étude comportementale récente, Bayle, Schoendorff et al. (2011) ont exploré la capacité de participants sains à détecter la peur et le dégoût par rapport à des expressions faciales neutres, à des excentricités visuelles allant jusqu'à 40°, et l'ont comparée à la capacité à discriminer le genre de visages. Ils ont mis en évidence un avantage dans le traitement émotionnel par rapport au traitement du genre avec l'excentricité (figure III.5.). Des études électrophysiologiques et comportementales menées au sein de notre groupe ont également démontré la persistance de modulations émotionnelles à de larges excentricités. Dans une première étude en PE, Rigoulot et al. (2008), ont utilisé une tâche de catégorisation lors de la projection de scènes naturelles neutres et déplaisantes, issues de l'IAPS, en vision centrale et en vision périphérique à 30 ° d'excentricité du point de fixation central. Cette étude a mis en évidence des modulations émotionnelles de composantes électrophysiologiques précoces à la fois pour les images présentées en VC et en VP. Plus récemment, nous avons évalué l'impact d'expressions faciales émotionnelles lorsque ces visages apparaissent en périphérie proche, à 15° d'excentricité du point de fixation central, et en périphérie lointaine, à 30° d'excentricité (figure III.6.; Rigoulot et al., 2011). Bien que les résultats aient confirmé la diminution de la performance comportementale globale avec l'excentricité visuelle, ils indiquaient également des temps de réactions plus courts en réponse

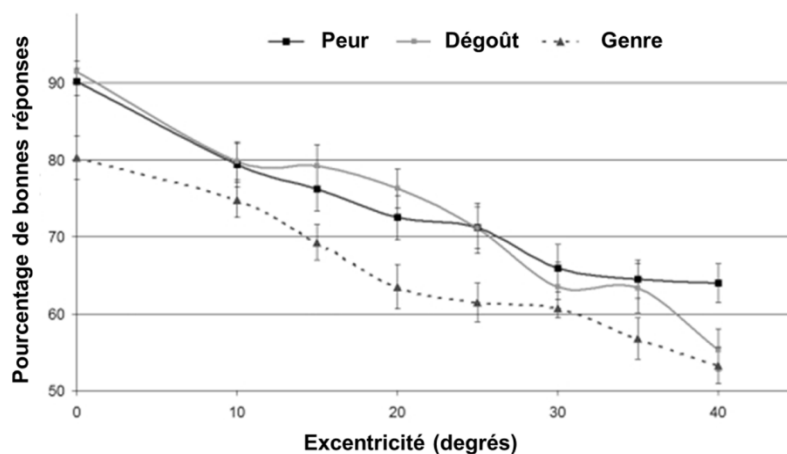


Figure III.5. Pourcentages de bonnes réponses dans des tâches de discrimination de peur, de dégoût et de genre en fonction de l'excentricité. Figure modifiée d'après Bayle et al. (2011).

aux visages effrayés. De plus, l'amplitude de la N170, composante électrophysiologique évoquée préférentiellement lors de l'analyse structurelle des visages (Itier, 2004; Itier, Taylor, & Lobaugh, 2004; Rousselet, Thorpe, & Fabre-Thorpe, 2004), était augmentée par des visages effrayés par rapport à des visages neutres.

Dans une seconde étude en PE (Rigoulot et al., en préparation), nous avons projeté aux mêmes degrés d'excentricité, des visages joyeux, des visages effrayés et des visages neutres tandis que les participants effectuaient une tâche de catégorisation de genre. Bien que l'attention des participants ne soit pas explicitement dirigée vers le contenu émotionnel des stimuli, leur performance comportementale était détériorée par les visages joyeux et les visages effrayés. Cette interférence émotionnelle était associée, au niveau électrophysiologique, à une plus forte activité précoce au niveau occipito-temporal. Ces données sont donc en accord avec les résultats de Bayle et al. (2011) qui montrent un traitement préférentiel de l'expression émotionnelle par rapport à la catégorisation de genre jusqu'à de larges excentricités. De plus, ils indiquent que le traitement préférentiel s'effectue de manière implicite, quelle que soit la valence des stimuli émotionnels, et repose sur une modulation précoce de l'activité visuelle. Néanmoins, comme évoqué, ce traitement émotionnel nécessiterait tout de même quelques ressources attentionnelles qui pourraient être consommées par une tâche cognitive plus coûteuse (De Cesarei et al., 2009)

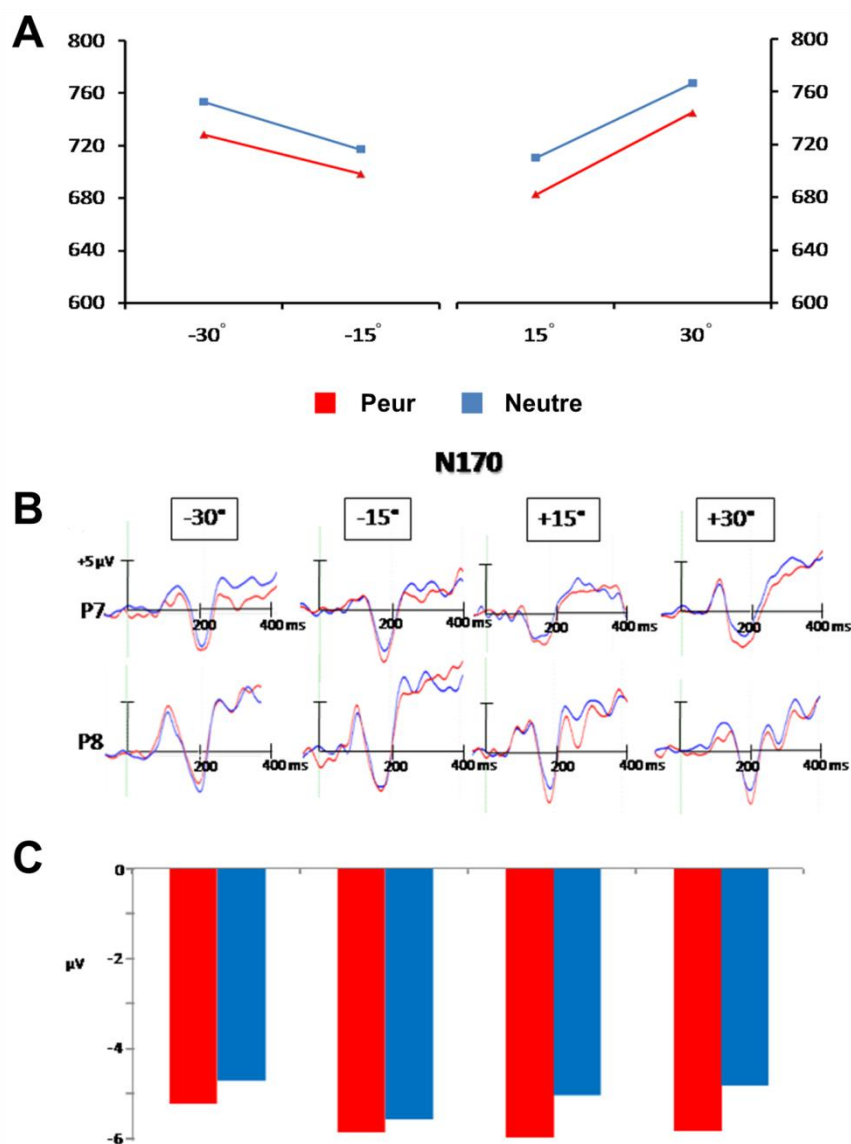


Figure III.5. (A) Temps de réactions moyens ($n = 18$) pour catégoriser des visages de peur (en rouge) et des visages neutres (en bleu) en fonction de quatre positions spatiales en vision périphérique (-30° , -15° , $+15^\circ$, $+30^\circ$). (B) PE moyens en réponse aux visages de peur et aux visages neutres projetés à -30° , -15° , $+15^\circ$ and $+30^\circ$. Les PE présentés ont été enregistrés sur les électrodes P7 et P8. (C) Moyennes des pics d'amplitude de la N170 entre 140 et 240 ms pour les électrodes P7 et P8 en réponse aux visages de peur et aux visages neutres (modifiée d'après Rigoulot, D'Hondt et al., 2011).

Parallèlement, de récentes études en MEG se sont également intéressées au traitement émotionnel en VP et ont mis en évidence des effets émotionnels très précoces. Par exemple, Bayle, Henaff, & Krolak-Salmon (2009) ont présenté brièvement des visages effrayés et neutres en VC ou en VP, masqués par d'autres visages présentés juste à la suite, de telle manière que le contenu émotionnel ne puisse pas être consciemment perçu. Ces auteurs ont observé des réponses au niveau du lobe frontal et du lobe temporal droit, incluant

l'amygdale, survenant 80 ms après la présentation des visages effrayés en VP. Lors des présentations en VC, les visages de peur induisaient les réponses classiquement observées au niveau occipito-temporal entre 140 et 190 ms. De plus, Liu & Ioannides (2010) ont utilisé une tâche de reconnaissance d'expressions faciales émotionnelles présentées au centre ou dans l'un des quatre quadrants du champ visuel. Le traitement émotionnel des visages présentés en VC débutait d'abord dans le sillon temporal supérieur droit (35–48 ms), puis dans l'amygdale droite (57–64 ms) et les régions médianes du CPF (83–96 ms). Pour les visages présentés en VP, le traitement émotionnel débutait dans l'amygdale ipsilatérale et le sillon temporal supérieur contralatéral. Enfin, Hung et al. (2010) ont exploré les réponses cérébrales à des visages émotionnels présentés dans un hémichamp en VP tandis que l'attention des participants était dirigée dans l'hémichamp opposé. Ils ont ainsi observé des réponses de l'amygdale et du cortex cingulaire antérieur dès 100 ms après la présentation des stimuli émotionnels.

En résumé, malgré les différences de propriétés anatomo-fonctionnelles entre VC et VP qui mènent à une dégradation progressive des performances comportementales avec l'excentricité visuelle, il semble que les émotions maintiennent une capture attentionnelle préférentielle en VP sans pour autant nécessiter un déplacement du regard. Ce traitement préférentiel en VP, lequel est principalement associé à un traitement visuel de type magnocellulaire, se manifeste par une activation précoce de l'activité de l'amygdale et des régions médianes du CPF, qui moduleraient l'activité visuelle le long de la voie ventrale. Ce traitement émotionnel en VP serait crucial pour l'adaptation comportementale car il permettrait de détecter la pertinence biologique des éléments présents dans notre environnement visuel en dépit des différences d'acuité visuelle selon la partie du champ stimulé. Dans ce cadre, il est reconnu que de nombreuses différences interindividuelles s'expriment à travers la capacité à traiter la valeur émotionnelle de l'information visuelle. En particulier, plusieurs arguments, que nous aborderons dans la partie suivante, suggèrent que les individus fortement anxieux présenteraient une sensibilité particulière aux stimuli émotionnels en VP, laquelle pourrait être modulée selon la présence ou non d'une tendance dépressive associée.

3.3. Des différences interindividuelles?

"Qui craint de souffrir, il souffre déjà de ce qu'il craint."

Michel de Montaigne, *Les Essais*, Livre III.⁷

3.3.1. L'anxiété

Anxiété normale, anxiété pathologique

L'anxiété est une réaction normale et transitoire qui est associée à l'appréhension d'événements négatifs futurs et correspond à un état somatique, cognitif et affectif, se caractérisant par une vigilance accrue, ainsi que par un sentiment central de peur et d'inquiétude focalisé sur un danger potentiel ou une menace (Chua & Dolan, 2000). Les manifestations somatiques de l'anxiété sont particulièrement remarquables de par leur diversité: vertiges, nausées, palpitations, transpiration excessive... L'anxiété en tant qu'état temporaire justifié par un événement futur peut varier en sévérité et en fréquence selon les individus et se différencie des troubles anxieux, dans lesquels l'individu ne peut plus maîtriser son anxiété et se laisse envahir par celle-ci. Lorsqu'un individu présente un niveau d'anxiété trop élevé par rapport à une situation précise, ou ressent de l'anxiété en l'absence d'événements potentiels négatifs, on parle alors de trouble anxieux. Dans ce contexte, on distingue également les troubles anxieux sous-cliniques, caractérisés par une anxiété-trait (ou tempérament anxieux) trop élevée (Spielberger, Gorsuch, & Lusthene, 1983); les troubles cliniques nécessitent une prise en charge thérapeutique: soit l'objet de la peur ressentie est aspécifique et conduit à une anxiété généralisée; soit il est fixé sur un stimulus spécifique comme dans le cas des phobies spécifiques, de la phobie sociale, du trouble panique avec ou sans agoraphobie, du trouble obsessionnel-compulsif ou du trouble de stress post-traumatique (Rossignol, 2008).

Corrélat neuronal de l'anxiété

Étant donné son rôle central dans la détection de la pertinence biologique, l'amygdale est probablement impliquée dans la surestimation de la menace observable chez les anxieux (Chua & Dolan, 2000). En effet, une hyperactivité de l'amygdale, qui est sensible à l'anxiété-trait (Etkin, Klemenhagen et al., 2004), conduirait à une surestimation de la menace perçue. En lien avec ce biais envers la menace, l'amygdale serait également anormalement activée lorsque les sujets anxieux sociaux traitent des visages neutres (Cooney, Atlas et al., 2006), ce

⁷ Michel de Montaigne, *Les Essais*, Livre III, traduction en français moderne de l'édition de 1595 par Guy de Pernon (2009).

qui suggère une perception altérée de la neutralité dans ce trouble. Néanmoins, le rôle récemment réévalué de l'amygdale amène à reconsidérer également les corrélats neuronaux de troubles mentaux tels que l'anxiété, en se concentrant sur son profil de connectivité, mais également sur celui d'autres structures sous-corticales telles que le pulvinar et sur l'intervention de réseaux largement distribués de régions corticales participant à l'évaluation précoce du contenu affectif des stimulations visuelles (Pessoa & Adolphs, 2010). Cette proposition est cohérente avec le modèle du contrôle attentionnel (Eysenck, Derakshan et al., 2007), qui postule qu'une activité corticale accrue est requise chez les anxieux pour inhiber le traitement d'informations non pertinentes et de pensées obstructives. L'anxiété dépendrait alors d'un réseau neuronal distribué incluant, outre l'amygdale, le thalamus dorsal, les cortex entorhinal, orbito-frontal, insulaire, et cingulaire antérieur (Charney & Deutch, 1996; Chua & Dolan, 2000). Dans ce contexte, Bishop a récemment proposé que l'anxiété-trait serait liée à un recrutement limité des mécanismes de contrôle attentionnel au niveau préfrontal afin d'inhiber le traitement des distracteurs même en l'absence de signaux menaçants. Dans ce contexte, le cortex préfrontal ventro-médian contribuerait à l'anticipation des conséquences affectives (Davidson, 2002) et les structures para- limbiques seraient impliquées dans la genèse des troubles obsessionnels-compulsifs, des phobies simples ou du stress post-traumatique (Rauch, Savage et al., 1997). Enfin une hyperactivité de l'insula, particulièrement active dans l'anticipation de stimuli aversifs, serait également caractéristique des personnes présentant une anxiété trait élevée (e.g. Critchley, 2009; Gray, Rylander et al., 2009; Simmons, Strigo et al., 2006). En particulier, Paulus & Stein (2006) proposent que les sentiments d'anxiété pourraient émerger d'une discordance entre les représentations anticipées et les informations perçues sur l'état corporel au sein du cortex insulaire.

Biais émotionnels de l'anxiété

Comme évoqué, le contenu émotionnel des stimuli visuels est traité de manière préférentielle et permet la mise en place de réponses adaptées. Dans ce cadre, la peur est une réponse optimale et normative à la présence d'une menace réelle dans l'environnement (Öhman, 1996). Cependant, cette réaction en réponse à une menace concrète peut devenir inappropriée dans le contexte d'une anxiété pathologique et serait générée par une sur-activation des représentations cognitives de la menace, agissant comme un filtre négatif sur la perception de l'environnement (Mogg & Bradley, 1998, 2003). La théorie du contrôle attentionnel (Corbetta & Shulman, 2002) suppose que l'anxiété perturberait la balance entre les deux systèmes attentionnels (Eysenck et al., 2007): l'état anxieux serait associé à une

augmentation de l'influence du système attentionnel dirigé par les stimuli extérieurs, principalement latéralisé dans l'hémisphère droit, et à une baisse de l'influence du système attentionnel dirigé par les buts de l'individu. Dans ce contexte, la tâche la plus exploitée dans la littérature pour explorer le phénomène de biais attentionnel envers les stimuli émotionnels est la tâche d'orientation de l'attention ou "dot-probe task" (Bar-Haim, Lamy et al., 2007). Lors de ces tâches, les participants sont en général plus rapides et/ou plus précis pour juger de l'orientation d'une barre remplaçant brièvement la localisation d'une stimulation émotionnelle plutôt que celle d'une stimulation neutre (Armony & Dolan, 2002; Bradley, Mogg et al., 1997; Brosch, Sander et al., 2008; Fox et al., 2001a; Fox et al., 2002; Frewen et al., 2008; MacLeod, Mathews, & Tata, 1986a; Pourtois, Grandjean et al., 2004; Santesso, Meuret et al., 2008; Yiend & Mathews, 2001b). Une méta-analyse récente des études ayant employé cette tâche a ainsi établi que le biais attentionnel envers la menace serait inexistant dans les populations contrôles et marqué seulement dans l'anxiété (Bar-Haim et al., 2007). Issue des travaux de Posner sur l'attention visuo-spatiale (e.g. Posner, Cohen, & Rafal, 1982), cette tâche mesurait initialement la modulation de l'orientation attentionnelle en fonction de la présentation d'indices endogènes: deux carrés étaient présentés de part et d'autre d'une croix de fixation centrale, et l'attention sur l'un des deux carrés se voyait renforcée par un indice (par exemple, un cadre rouge). Dans un second temps, une cible à détecter était proposée aux participants, et les résultats classiques de la tâche rapportaient une détection facilitée des cibles succédant aux localisations renforcées ou "valides". Cette tâche a alors été adaptée à l'investigation des modulations émotionnelles de l'attention visuo-spatiale (figure III.6.; voir Frewen et al., 2008). Par exemple, en remplaçant les carrés par des mots présentés en tant qu'indices, MacLeod, Mathews, & Tata (1986a) ont montré une détection facilitée des cibles succédant à la localisation de mots émotionnels menaçants plutôt que neutres. Par la suite, les études ont utilisé des visages en tant qu'indices pour montrer une attraction attentionnelle aussi marquée pour le matériel pictural (Yiend & Mathews, 2001b).

De nombreuses questions restent toutefois posées quant aux mécanismes cognitifs à l'œuvre dans la dot-probe task (Mogg & Bradley, 1999). Initialement, les modélisations développées par Posner et ses collaborateurs mentionnaient un mécanisme d'engagement attentionnel envers l'indice facilitant la détection de la cible lui succédant. Parallèlement, les cibles apparaissant dans une localisation non indiquée (non valide) nécessitent un désengagement de l'attention de l'emplacement précédemment fixé, un déplacement du focus attentionnel vers la cible à détecter et un nouvel engagement de l'attention (Fox, 2004; Fox et al., 2001a; Koster, Crombez, Verschuere, et al., 2004; Koster, Crombez et al., 2006).

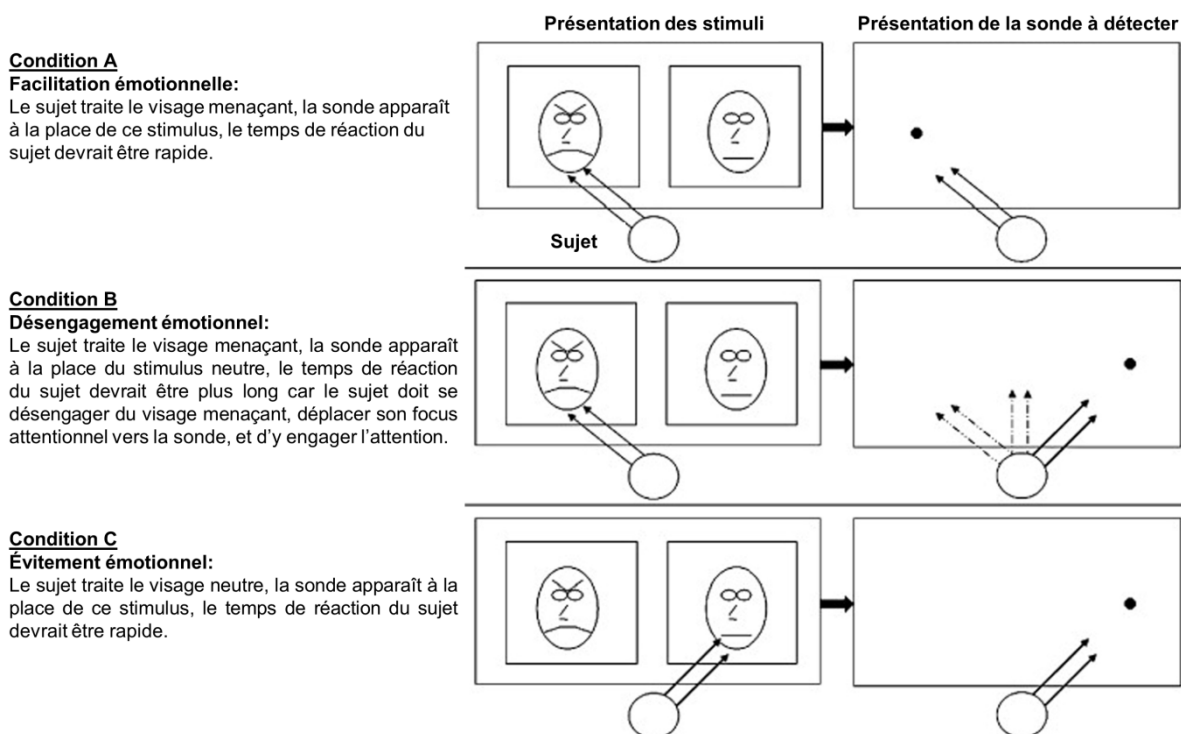


Figure III.6. Illustration de la tâche "dot-probe" et des mécanismes putatifs de vigilance, de désengagement et d'évitement. Deux expressions faciales sont présentées simultanément (émotionnelle vs neutre), puis un élément neutre ("sonde" ou "probe"), que les participants doivent détecter, remplace l'un des deux visages. Les individus fortement anxieux ont plus tendance à s'orienter vers la menace (conditions A et B) que les individus faiblement anxieux (condition C). De manière alternative, les individus faiblement et fortement anxieux orienteraient initialement leur attention vers la menace, alors que seuls les individus fortement anxieux auraient plus de difficulté à en désengager leur attention (condition B). La condition A est dite valide car la sonde remplace l'indice émotionnel. À l'inverse, les conditions B et C sont non-valides. Figure modifiée d'après Frewen et al. (2008).

Cette succession de processus est responsable de l'allongement des temps de réaction quand les cibles à détecter sont non-valides, et le mécanisme de désengagement attentionnel pourrait être particulièrement sensible aux effets de l'anxiété (Fox et al., 2002; Saleminck, van den Hout, & Kindt, 2007), mais aussi de la dépression (Bradley, Mogg, & Lee, 1997).

Certaines études se sont intéressées aux corrélats électrophysiologiques relatifs aux tâches d'orientation émotionnelle de l'attention. Par exemple, Pourtois, Grandjean, Sander, & Vuilleumier (2004) ont démontré une P100 accrue en réponse à des flèches valides périphériques succédant à des visages exprimant la peur, en lien avec une activation plus importante du cortex visuel. Des résultats similaires ont été obtenus pour des visages de colère (Santesso et al., 2008) et des visages plaisants (visages de bébé; Brosch et al., 2008), montrant ainsi une attention préférentielle pour les stimuli présentant une pertinence biologique, et donc s'étendant au-delà de la menace. Par ailleurs, il est important de noter que les participants anxieux ne répondent pas systématiquement plus rapidement, et peuvent être

même plus lents dans la détection de cibles succédant à des visages émotionnels dans des tâches de type dot-probe (Bar-Haim, Lamy, & Glickman, 2005). Ce résultat est imputable à un traitement accru de l'indice, indexé par un complexe N1/P1 d'apparition plus précoce chez les sujets anxieux (Bar-Haim et al., 2005), et cohérent avec la théorie d'une orientation attentionnelle rapide envers les visages, suivie de difficultés à s'en désengager (Fox et al., 2001).

De nombreux facteurs doivent donc être pris en considération dans le paramétrage des tâches de type dot-probe. Par exemple, des temps de présentation longs des deux indices permettent un shift attentionnel entre ceux-ci et empêchent de décider avec certitude du stimulus initialement fixé. De même, un délai long entre la présentation des indices et des cibles permet le déplacement du focus attentionnel. Enfin, un autre aspect crucial est la condition de fixation: en effet, la consigne présentée aux sujets peut leur demander de conserver leur attention au centre de l'écran et de ne pas déplacer leur regard vers les stimuli d'un essai à l'autre (condition dite covert), ou alors autoriser les mouvements oculaires, par exemple en ne maintenant pas de croix de fixation fixe d'un essai à l'autre (condition dite overt) (Bradley, Mogg, & Millar, 2000; Broomfield & Turpin, 2005). Dans ce contexte, il est remarquable qu'aucune étude à l'heure actuelle n'ait pris en considération l'excentricité de projection des indices.

Un déficit de la balance hémisphérique?

Les études décrites précédemment sont donc en faveur d'un biais d'orientation de l'attention spatiale envers les stimuli émotionnels. Dans ce contexte, l'HD a été fréquemment impliqué dans l'hypervigilance aux stimuli émotionnels dans l'anxiété (Fox, 2002; Maxwell, Shackman, & Davidson, 2005; Mogg & Bradley, 2002; Monk et al., 2006; Wright, Martis et al., 2003). Par exemple, les visages exprimant la colère évoquent de plus larges activations du cortex préfrontal ventro-latéral droit chez des adolescents souffrant d'anxiété généralisée (Monk et al., 2006). De plus, Everhart & Harrison (2000) ont montré que des individus présentant un haut niveau d'anxiété-trait étaient plus précis dans la catégorisation de visage émotionnels négatifs présentés dans le champ visuel gauche (CVG) en comparaison à des individus faiblement anxieux. En cohérence avec l'hyperactivation de l'HD chez les anxieux, certaines données comportementales ont révélé que l'effet de facilitation émotionnelle dans le paradigme "dot-probe" était dominant dans le champ visuel gauche (Fox, 2002; Mogg & Bradley, 1999, 2002).

Néanmoins, les données ne sont pas unanimes, et varient selon la valence émotionnelle et le sous-type d'anxiété considéré. Des études ont observé un nombre plus

important d'erreurs dans le champ visuel droit (CVD) chez des individus réalisant des tâches verbales et spatiales lors de périodes de haute anxiété (Tucker, Antes et al., 1978). Tandis que les auteurs de cette étude argumentaient le fait que les résultats indexaient une hyperactivation de l'HG, d'autres suggèrent plutôt un déficit de l'HG liée à une hyperactivation de l'HD (Everhart & Harrison, 2000; Silberman & Weingartner, 1986). Par ailleurs, dans une étude utilisant un paradigme de type "dot-probe", Pourtois et al., (2004) ont observé un effet de facilitation émotionnelle limité au CVD en réponses à des visages effrayés. À l'inverse, Fox observe un traitement accru de la peur dans le CVG (Fox, 2002), et suggère l'idée d'une sensibilité particulière de l'HD chez les sujets présentant un haut niveau d'anxiété-trait, pour les stimuli indiquant la présence d'un danger potentiel dans l'environnement visuel. D'autres auteurs ont observé un biais plus prononcé quand des visages menaçants étaient présentés dans le CVG chez des sujets présentant une anxiété sociale élevée (Mogg & Bradley, 2002). Cependant, on a pu décrire une activité plus intense de l'HG (incluant l'amygdale, l'uncus et le gyrus parahippocampique) lorsque des sujets souffrant de phobie sociale traitent des visages exprimant la honte ou la colère, par rapport à des visages joyeux (Stein, Goldin et al., 2002).

Finalement, dans une étude récente, Bourne & Vladeanu (2011) ont examiné la relation entre l'importance de la latéralisation hémisphérique pour le traitement des six émotions de base et des mesures d'anxiété-trait et d'anxiété sociale, notamment. Ils ont montré que les participants avec des niveaux élevés d'anxiété-trait présentaient des biais plus fortement latéralisés dans l'HD pour le traitement des émotions faciales que les participants ayant des niveaux élevés d'anxiété sociale, suggérant différents circuits neuronaux pour ces deux mesures de l'anxiété. Il faut toutefois noter que la grande majorité des études explorant les biais émotionnels dans l'anxiété ont employé des expressions faciales émotionnelles, ce qui rend difficile la généralisation de ces biais à tout type de contenu émotionnel (Rossignol, 2008). Dans ce cadre, l'emploi de scènes naturelles aurait alors l'avantage de permettre l'examen de l'impact de l'anxiété sur une plus grande variété de stimuli affectifs. En particulier, les stimuli de l'IAPS contribueraient à caractériser cet impact selon les dimensions d'activation et de valence.

3.3.2. Comorbidité anxiété/dépression

Un autre aspect important pouvant rendre compte de la disparité des résultats obtenus chez les individus anxieux serait la présence ou non d'une tendance dépressive associée à l'anxiété, association rarement prise en compte. En effet, bien qu'anxiété et dépression puissent être sous-tendues par des caractéristiques physiologiques spécifiques qui

mènent à des patterns de performance différents (Bruder, Fong et al., 1997; Heller & Nitschke, 1998; Keller, Nitschke et al., 2000), les auteurs ont fréquemment souligné la comorbidité entre ces deux syndromes (Akiskal, 1990; Barlow & Campbell, 2000; Heller & Nitschke, 1998; Katon & Roy-Byrne, 1991; Mineka et al., 1998). De ce constat est né le concept d'anxiété-dépression ("Mixed Anxiety-Depression" ou MAD; Barlow & Campbell, 2000). Considérée seule, nous avons vu que l'anxiété est associée à une hypervigilance associée à des systèmes de détection émotionnelle hyperactifs (Mialet, 2000; Rossignol, Philippot et al., 2005), affectant l'attention à travers des biais d'orientation envers l'information menaçante (Mogg & Bradley, 2002). La dépression est quant à elle associée à un déficit du traitement cognitif de l'information émotionnelle, affectant à la fois des étapes d'encodage et de récupération de l'information (Joormann, 2008; Rossignol, 2008).

La fréquente comorbidité (Mineka et al., 1998) entre ces deux désordres conduit alors à l'apparition de caractéristiques singulières (Rossignol, Philippot et al., 2008). Par exemple, dans une étude utilisant le paradigme "face-in-the-crowd", Suslow et al (2004) ont montré que les personnes souffrant de dépression sans anxiété associée conservent une détection normale des visages négatifs, alors que les sujets anxieux-dépressifs sont plus lents lorsqu'ils doivent détecter des visages positifs. Ceci suggère donc que l'anxiété, et non la dépression en elle-même, diminuerait les aptitudes de recherche visuelle pour les stimuli positifs. Par ailleurs, Grant & Beck (2006), dans une étude employant une tâche de "stroop émotionnel", ont observé que la détection de mots exprimant une menace sociale ou des affects dysphoriques était ralentie chez des sujets souffrant d'anxiété sociale, mais pas chez des sujets souffrant de dysphorie seule ou associée à l'anxiété sociale (Grant & Beck, 2006).

L'association de la dépression à l'anxiété-trait pourrait donc également modérer l'impact de l'anxiété seule sur l'attention. En effet, bien que la tâche dot-probe révèle des biais marqués pour l'information menaçante dans les troubles anxieux (e.g. Mathews & Mackintosh, 1998; Mogg, Holmes et al., 2008), les résultats sont nettement moins consistants pour les troubles dépressifs (Donaldson, Lam, & Mathews, 2007; Joormann, 2008). Ainsi, certaines études n'ont pu mettre en évidence de biais émotionnels dans cette tâche (Mogg, Bradley, & Williams, 1995; Neshat-Doost, Moradi et al., 2000) alors que d'autres montrent au contraire un biais d'attention sélective lorsque les stimuli sont présentés durant des temps de fixation plus longs (Bradley, Mogg, & Lee, 1997; Gotlib, Kasch et al., 2004). Cet effet indexerait un biais attentionnel stratégique envers les informations négatives, en lien avec les ruminations dépressives (Donaldson et al., 2007). Au total, il semble que le biais attentionnel envers les stimuli menaçants pourrait être annihilé chez les anxieux par la comorbidité

dépressive. De manière intéressante, une récente étude électrophysiologique a montré que les individus manifestant à la fois des symptômes anxieux et dépressifs semblaient plus réactifs aux changements visuels et tout particulièrement aux changements émotionnels, sans manifester de biais de valence spécifique (Rossignol et al, 2008). Ces auteurs ont observé un accroissement spécifique de l'amplitude de P3a pour les émotions chez les individus anxieux-dépressifs et ont ainsi proposé que l'anxiété influence principalement les processus décisionnels tardifs alors qu'un état anxieux-dépressif agirait sur des étapes plus précoces du traitement émotionnel. L'addition de tendances dépressives et anxieuses altérerait donc le traitement de l'information émotionnelle (Mikhailova, Vladimirova et al., 1996), dans le sens d'une vigilance modifiée.

Dans ce cadre, il a été suggéré que les états d'anxiété et de dépression puissent être associés à des patterns d'activité cérébrale asymétriques (Heller & Nitschke, 1998), suggérant toutefois que les deux patterns s'annuleraient dans les populations présentant les deux tendances (Heller, Etienne, & Miller, 1995). Des données convergent pour soutenir l'idée que l'hyperactivité de l'HD, observée chez les dépressifs, serait associée à une hypoactivité de l'HG (Davidson, 1995; Davidson & Irwin, 1999; Hecht, 2010). Par exemple, Henriques & Davidson (1991) ont observé des réductions de l'activité cérébrale antérieure gauche chez des patients dépressifs, laquelle serait représentative du trait dépressif et indiquerait une possible vulnérabilité à l'émergence d'une dépression puisque les patients dépressifs guéris présentent également cette asymétrie (Davidson, 1995). Néanmoins, Heller (1993) a suggéré que la tendance dépressive serait associée à une hyperactivité antérieure droite versus gauche mais également à une diminution de l'activité postérieure droite.

Au total, l'impact émotionnel dans le traitement des informations visuelles est un complexe à appréhender de par la multitude des variables qu'il comporte et qui s'exprime à la fois sur le plan cérébral, corporel et psychologique. Toutefois, rares sont les études qui ont considéré l'émotion dans sa globalité, en dépit du potentiel explicatif d'une approche intégrant à la fois des marqueurs de l'activité cérébrale et corporelle. Dans ce cadre, les avancées les plus récentes dans la compréhension de la perception visuelle et le traitement émotionnel pourraient être avantageusement associées dans un modèle considérant le codage émotionnel de l'espace visuel. Les singularités du traitement visuel périphérique pourraient être particulièrement adaptées à une détection préférentielle des informations affectives, bien que l'existence d'un codage hémisphérique des émotions puisse induire des différences de capacités selon l'hémichamp visuel stimulé. Conformément à l'idée venant du domaine de l'attention visuo-spatiale, la vision périphérique aurait un rôle de système d'alarme

favorisant les signaux de haute valeur adaptative, tandis que le système de vision fovéale, dominant dans le centre du champ visuel, serait dédié à la réalisation d'une analyse minutieuse des signaux visuels (Mialet, 2000). Dans ce contexte, la propension à changer sa ligne de conduite suivant la détection d'une stimulation potentiellement importante en vision périphérique pourrait dépendre des niveaux d'anxiété-trait mais aussi de la présence ou non d'une tendance dépressive associée. Dans le prochain chapitre, après une synthèse des données décrites dans la partie théorique, nous présenterons les objectifs de ce travail de thèse et la séquence expérimentale associée à leur accomplissement.



CHAPITRE IV

Synthèse théorique et objectifs expérimentaux.

1. SYNTHÈSE DE LA PARTIE THÉORIQUE

Au cours de cette partie théorique, nous avons décrit l'existence de deux types de traitement visuel qui codent des caractéristiques particulières des éléments situés dans le champ visuel. Le premier est un traitement de type parvocellulaire, se basant préférentiellement sur les hautes fréquences spatiales (HFS) et les informations chromatiques, et qui permet d'aboutir à une représentation détaillée et colorée de l'élément perçu. Fonctionnellement, ce traitement est essentiel à l'identification consciente des stimuli, grâce à une propagation des signaux visuels le long de la voie ventrale s'étendant des aires primaires (V1) aux cortex inféro-temporaux. Ce type de traitement dominerait en vision centrale, et en particulier au niveau de la fovéa, partie du champ visuel où l'acuité est la plus élevée. À ce niveau, la perception visuelle suivrait un mode de fonctionnement "fine-to-coarse", c'est-à-dire que l'analyse des détails prédominerait sur un traitement plus grossier bien que plus rapide des signaux visuels. Le second type de traitement visuel, de nature magnocellulaire, traite majoritairement les basses fréquences spatiales (BFS) et les fréquences temporelles élevées, si bien qu'il est à l'origine d'une représentation grossière des éléments visuels; il présente l'avantage d'être rapidement accessible à de nombreuses structures cérébrales grâce à une propagation de ces informations le long de la voie dite dorsale. Le traitement de type magnocellulaire se distingue alors par sa capacité à coder le mouvement et la localisation spatiale. En dehors de la fovéa, et jusqu'à l'extrême périphérie de notre champ visuel, ce mode de traitement serait favorisé et contribuerait à une analyse de type "coarse-to-fine", c'est-à-dire une prédominance d'une analyse grossière et rapide, sur l'analyse des détails, plus lente, dans l'émergence des représentations visuelles.

Dans ce contexte, il est intéressant de constater que de nombreux arguments concordent avec l'idée selon laquelle le traitement de type magnocellulaire serait particulièrement avantageux dans l'évaluation rapide du contenu affectif des stimuli visuels,

réalisée par le système affectif antérieur. De nombreux auteurs proposent ainsi qu'une route sous-corticale, empruntant le collicule supérieur et le pulvinar, fournit à l'amygdale un accès direct aux informations de BFS. Plus récemment, le rôle de cette structure a été réévalué et plusieurs auteurs contestent l'existence d'une telle route chez l'homme ou, du moins, suggèrent qu'une telle voie ne serait pas nécessaire pour expliquer les mécanismes à l'origine du traitement préférentiel des émotions. En particulier, en accord avec les théories de la cognition incarnée, certains auteurs proposent que les régions orbito-frontales seraient particulièrement impliquées dans la genèse de prédictions affectives rapides, basées sur une impression grossière des stimuli visuels. Des signaux rétro-actifs, en direction des aires visuelles, permettraient alors l'intégration dans la représentation visuelle de l'environnement, et dès les premières étapes de traitement, des modifications neuro-somatiques induites par la détection de la pertinence biologique d'un stimulus. Ceci résulterait d'un avantage "magnocellulaire" et permettrait également d'expliquer pourquoi le traitement émotionnel opère même lorsque la stimulation visuelle est inattendue ou non-consciemment perçue. Selon nous, ceci expliquerait en particulier qu'en dépit de la diminution drastique de l'acuité visuelle en vision périphérique (VP) et de la chute des performances comportementales associée à l'excentricité visuelle, le traitement préférentiel des émotions persiste et puisse interférer transitoirement avec le traitement de l'information visuelle centrale. Néanmoins, les preuves à l'appui d'une asymétrie des deux types de traitement visuel, de même qu'en faveur d'un codage hémisphérique des émotions, suggèrent qu'en VP le traitement émotionnel pourrait prédominer dans le champ visuel gauche (CVG), ou différerait du champ visuel droit (CVD), selon la valence positive ou négative du stimulus. Par ailleurs, des différences interindividuelles interviendraient significativement dans ces processus. En effet, de nombreuses études ont mis en évidence un biais émotionnel d'orientation attentionnelle chez les individus anxieux, et particulièrement pour les informations menaçantes. Ce biais comportemental reposerait sur une hyperactivité de l'hémisphère droit (HD), mais pourrait être annulé par la présence d'une comorbidité dépressive chez les individus hautement anxieux.

2. OBJECTIFS EXPÉRIMENTAUX

Les recherches actuelles suggèrent que l'information émotionnelle présente dans l'environnement visuel bénéficie d'une sélection perceptive et attentionnelle prioritaire grâce à laquelle l'individu va privilégier les éléments pertinents. De plus, l'influence de ces stimuli émotionnels persiste dans des conditions de vision dégradée, typiques de la vision

périphérique. Les modèles émergents les plus heuristiques proposent ainsi que le traitement de la valeur émotionnelle des stimuli débute dès les premières étapes de la perception, et repose sur des interactions entre le traitement neurocognitif des signaux visuels et leurs impacts somatique et viscéral. Néanmoins, la neurodynamique de ces interactions demeure peu connue, de même que leur influence sur le comportement, quelle que soit la partie du champ visuel stimulée.

Dans ce cadre, et considérant l'interaction complexe entre les composantes cérébrale, subjective et physiologique des émotions, l'un des objectifs principaux de ce travail de thèse a donc été de développer une approche intégrant l'association d'un marqueur corporel de l'activation émotionnelle et d'un indicateur de la dynamique spatio-temporelle de l'activité cérébrale. En associant cette approche à la projection de scènes naturelles au centre du champ visuel, dans une première étude, notre but était de relier des réponses somatiques induites par une stimulation émotionnelle, évaluée subjectivement comme plaisante ou déplaisante, à l'une des étapes de traitement cérébral de l'information visuelle. Ensuite, étant donné les récentes études suggérant la persistance d'une telle modulation émotionnelle de l'activité visuelle précoce en réponse à des stimulations en VP, nous avons appliqué la même approche intégrée à l'étude de la catégorisation émotionnelle de scènes apparaissant, soit dans le CVG soit dans le CVD; cette deuxième expérimentation nous a donc permis de tester les modèles de codage hémisphérique latéralisé des émotions et le possible retentissement d'une telle latéralisation sur le corps.

Par ailleurs, le maintien de la sélection prioritaire de l'information émotionnelle en VP suppose que la valeur affective de l'information ainsi présentée puisse détourner des ressources attentionnelles mobilisées lors de tâches devant se dérouler en vision centrale. Dans une troisième étude, nous avons donc testé l'hypothèse d'une interférence émotionnelle périphérique, survenant en dehors des buts attentionnels, lors de la réalisation d'une tâche en VC. Pour ce faire, nous avons effectué l'analyse de la dynamique spatio-temporelle de l'activité cérébrale associée à la réalisation d'un nouveau paradigme; ce dernier exigeait de juger de l'orientation d'une flèche centrale précédée par la présentation simultanée de deux images, l'une émotionnelle, l'autre neutre, dans le CVG et le CVD respectivement. Dans la dernière étude, nous avons souhaité évaluer les éventuelles différences interindividuelles dans le codage émotionnel de l'espace visuel en termes d'anxiété, associée ou non à une tendance dépressive. Nous avons donc comparé les performances lors de la même tâche comportementale entre des individus faiblement ou fortement anxieux présentant ou non une tendance dépressive associée, et avons fait l'hypothèse de différences entre ces

participants selon l'hémichamp visuel stimulé. L'observation de telles différences pourrait traduire des asymétries de l'activité hémisphérique.

Ces études expérimentales, présentées dans la prochaine partie de ce manuscrit, ont fait l'objet d'une publication dans une revue scientifique internationale à comité de lecture (**article 1**; *Frontiers in Human Neuroscience*), et de trois articles soumis (**article 2**, **article 3**, **article 4**).

En outre, un cinquième article, publié, porte sur divers aspects méthodologiques développés en lien avec cette Thèse: Rigoulot, S., **D'Hondt, F.**, Defoort-Dhellemmes, S., Desprez, P., Honoré, J., & Sequeira, H. 2011. Fearful faces impact in peripheral vision: Behavioral and neural evidence. *Neuropsychologia* 49:2013-2021.

Enfin, les résultats rapportés dans les articles cités ont également fait l'objet de dix communications orales et de quatre communications affichées. Le détail de ces communications est présenté en début de la section des *Références Bibliographiques*.




PARTIE EXPÉRIMENTALE

CHAPITRE V

Early brain-body impact of emotional arousal

Short title: Emotion and brain-body activation

frontiers in HUMAN NEUROSCIENCE	ORIGINAL RESEARCH ARTICLE published: 19 April 2010 doi: 10.3389/fnhum.2010.00033	
<h3>Early brain-body impact of emotional arousal</h3>		
Fabien D'Hondt^{1,2}, Maryse Lassonde^{3,4*}, Olivier Collignon^{3,5}, Anne-Sophie Dubarry³, Manon Robert³, Simon Rigoulot^{1,2}, Jacques Honoré^{1,2}, Franco Lepore^{3,4} and Henrique Sequeira^{1,2,6}		
<p>¹ Université de Lille Nord de France, Lille, France ² Neurosciences Fonctionnelles et Pathologies, Centre National de la Recherche Scientifique, Université de Lille 2, Lille, France ³ Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Université de Montréal, Montreal, QC, Canada ⁴ Centre de Recherche, Centre Hospitalier Universitaire de Sainte-Justine, Montreal, QC, Canada ⁵ Laboratoire de Génie de la Réhabilitation Neurale, Institut des Neurosciences, Université Catholique de Louvain, Brussels, Belgium ⁶ Neurosciences, Université de Lille 1, Lille, France</p>		
Edited by: Olaf Blanke, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Switzerland; University of Geneva, Switzerland	<p>Current research in affective neuroscience suggests that the emotional content of visual stimuli activates brain-body responses that could be critical to general health and physical disease. The aim of this study was to develop an integrated neurophysiological approach linking central and peripheral markers of nervous activity during the presentation of natural scenes in order to determine the temporal stages of brain processing related to the bodily impact of emotions. More specifically, whole head magnetoencephalogram (MEG) data and skin conductance response (SCR), a reliable autonomic marker of central activation, were recorded in healthy volunteers during the presentation of emotional (unpleasant and pleasant) and neutral pictures selected from the International Affective Picture System (IAPS). Analyses of event-related magnetic fields (ERFs) revealed greater activity at 180 ms in an occipitotemporal component for emotional pictures than for neutral counterparts. More importantly, these early effects of emotional arousal on cerebral activity were significantly correlated with later increases in SCR magnitude. For the first time, a neuromagnetic cortical component linked to a well-documented marker of bodily arousal expression of emotion, namely, the SCR, was identified and located. This finding sheds light on the time course of the brain-body interaction with emotional arousal and provides new insights into the neural bases of complex and reciprocal mind-body links.</p>	Reviewed by: Jane Aspell, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Switzerland Thomas Koenig, University Hospital of Psychiatry, Switzerland
*Correspondence: Maryse Lassonde, Département de Psychologie, Université de Montréal, Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, 90Vincent d'Indy, CP 6128, succ. Centre-Ville, Montréal, Québec H3C 3J7 Canada. e-mail: maryse.lassonde@umontreal.ca		Keywords: emotion, brain-body, arousal, magneto-encephalography, skin conductance response, principal component analysis

INTRODUCTION

The classical approach to mind–body interactions considers that psychological processes modulate general health and physical disease. An integrative neurophysiological approach whereby central and peripheral markers of nervous activity are recorded could therefore help unveil the mechanisms linking brain and body in connection with a specific mental state, and this information could be used to improve health outcomes (Critchley, 2009; Lane, Waldstein, Chesney et al., 2009). Thus, emotion appears to be a key link between mental states and physical disease (Lane, Waldstein, Critchley et al., 2009).

This assumption first appeared in the late nineteenth century following the well-known debate between the James–Lange and Cannon–Bard theories of emotion. The James–Lange theory proposes that emotional stimuli first induce peripheral physiological variations, which occur without consciousness of affect. These bodily responses are further interpreted by the brain to produce the feeling state of an emotion (Critchley, 2009). In contrast, the Cannon–Bard theory states that the perception of emotional stimuli evokes brain responses that simultaneously but separately induce bodily responses on the one hand and subjective feeling on the other (Friedman, 2009). From this debate have emerged fundamental questions about the time course of brain and body responses to emotion as well as their role in generating feelings.

Although the James–Lange theory and its temporal aspects are counterintuitive and hardly testable, the debate it has generated versus the Cannon–Bard theory has influenced research on emotion (Lang, 1994). Importantly, a recent study suggested that peripheral physiological responses can occur before the feeling of self-generated emotions, providing support to reconsider the James–Lange theory (Damasio et al., 2000). Damasio proposed a distinction between emotions and feelings whereby emotions are "collections of responses" corresponding to external and measurable reactions expressed via the musculoskeletal system as well as internal and measurable reactions of neurovegetative, neurohormonal, and neuroimmune systems controlled by the central nervous system (Damasio, 2000). Feelings, however, correspond to the subjective experience of these emotional responses (Damasio, 1999). Damasio's theory states that a subjective feeling emerges through the integration of these peripheral and central components of nervous activity. Emotional stimuli are processed by the anterior affective structures, including the amygdala, the temporal pole, the orbitofrontal cortex, and the ventromedial prefrontal cortex (Rudrauf et al., 2009). In these cerebral areas, amygdala activation causes bodily reactions that are mediated by changes in autonomic nervous activity (see Davis & Whalen, 2001 for a review). These body signals (or

somatic markers) in turn inform the brain about changes in the internal environment, by means of a "body-loop" involving the medial prefrontal cortices, which consider these somatic markers and select the appropriate behavior in response to the environmental stimulation. Nevertheless, somatic markers can also represent the expected body reaction, involving cerebral somatosensory maps, and can more rapidly and efficiently inform the brain for decision-making purposes than the cognitive processes can (Damasio, 1994, 1996, 1999; Damasio et al., 1991).

In recent decades, the central and peripheral components of emotional processing have been extensively examined, in particular using emotional scenes taken from the International Affective Picture System (IAPS, Lang et al., 2005). This system is based on a model of emotions proposed by Lang in which emotions are defined as a function of two main dimensions: (1) arousal, which indexes the level of intensity of a given emotion, whether pleasant or unpleasant, and (2) valence, or the level of pleasantness/unpleasantness experienced (Lang et al., 1993). In response to IAPS pictures, neuroimaging studies have typically found activation in the amygdala (Britton et al., 2006; Kensinger & Schacter, 2006; Lane et al., 1999; Liberzon et al., 2003; Liberzon et al., 2000; Paradiso et al., 1999; Phan et al., 2004; Sabatinelli et al., 2005; Taylor, 2003) and in the medial prefrontal cortices (Anders, Lotze et al., 2004; Britton et al., 2006; Grimm et al., 2006; Kensinger & Schacter, 2006; Lane et al., 1999; Lane et al., 1997; Phan et al., 2004; Taylor, 2003). At the body level, studies on the peripheral impact of emotions have shown that these emotional pictures provoke changes in autonomic activity, reflected in different physiological indices (Bradley, Codispoti, Cuthbert, et al., 2001; Lang et al., 1993). In particular, skin conductance response (SCR) is central to Damasio's somatic marker hypothesis (Critchley, 2009). During emotional stimulation, SCR amplitude increases with the subjective assessment of the emotional arousal of the stimulus, regardless of valence (Bradley, Codispoti, Cuthbert, et al., 2001; Lang et al., 1993). SCRs therefore constitute a reliable autonomic marker of central activation, indexing emotional arousal and its somatovisceral impact (Sequeira et al., 2009).

We hypothesized that if body responses are involved in generating emotional feelings, this process would require detecting the emotion regardless of the valence of the visual stimulus. This emotional detection would occur at the early stages of affective visual processing, before consciousness of affect. This raises the question of the activity time course in brain areas involved in affective visual processing and the associated bodily responses. Although this information could be very useful in determining brain–body interactions during emotional processing, only rarely (electrophysiology, Amrhein et al., 2004;

Anders et al., 2004; Critchley, Elliott et al., 2000; e.g., neuroimaging, Fredrikson, Furmark et al., 1998; Keil, Smith et al., 2008; Liberzon et al., 2000; Williams, Phillips et al., 2001) have researchers concomitantly recorded central and peripheral measures of nervous activity. Importantly, only a few studies have used a high temporal resolution functional method to explore cerebral activity. For instance, Rudrauf et al. (2009) observed that early cortical responses were stronger for unpleasant stimuli, while heart beats in the first 500 ms post stimulus showed longer intervals for unpleasant than for neutral stimuli relative to the preceding beat. However, although their study explored the temporal order of brain and body responses to emotional stimulation, it did not directly correlate these responses. Moreover, the pattern of heart rate fluctuations in response to emotional stimulation presents a more complex association with affective reports than with SCRs, and appears to be affected by both emotional dimensions, namely arousal and valence (Bradley, Codispoti, Cuthbert, et al., 2001; Critchley, 2009; Lang et al., 1993). Finally, the relative contributions of the sympathetic and parasympathetic nervous systems to the heart rate fluctuations observed during emotional processing are unclear (Bradley, Codispoti, Cuthbert, et al., 2001; Lang et al., 1993; Ribeiro, Teixeira-Silva et al., 2007; Sequeira et al., 2009). Consequently, the aim of the current study was to use a high temporal resolution functional method with fairly good spatial resolution to determine the temporal stages of brain processing that are specifically related to the bodily impact of emotions, indexed by a robust peripheral marker of emotional activation. Hence, we used SCRs as they reflect the specific responses of the sympathetic nervous system to the arousal dimension of emotional processing, without direct influence of the parasympathetic system (Critchley, 2009; Sequeira et al., 2009). Thus, we combined for the first time recordings of whole head magneto-encephalogram (MEG) data with SCRs during the presentation of emotional and neutral IAPS pictures in healthy human adults.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

Eighteen healthy right-handed (Oldfield, 1971) students (11 females; mean 25.9 ± 8.5 years) were included in the study. All participants had normal or corrected to normal vision and had never presented neurological or psychiatric disorders. Participants gave their written informed consent for the protocol, which was approved by the ethics committee of the Université de Montréal. The study was conducted at the MEG laboratory of the Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition (CERNEC, Université de Montréal).

Stimuli

A video projector placed on the external wall of the shielded MEG room projected the visual stimuli (Presentation V13, Neurobehavioral Systems). Three sets of one hundred pictures were selected from IAPS: unpleasant (U), pleasant (P), and neutral (N). Given the differences usually observed between males and females (Bradley, Codispoti, Sabatinelli et al., 2001), pictures were selected according to gender. To control the picture selection, we used linear and quadratic contrasts to compare IAPS standardized valence and arousal ratings (a priori ratings). Linear contrasts on valence ratings (on a scale ranging from 0, very unpleasant, to 9, very pleasant) were used to compare unpleasant and pleasant categories, and quadratic contrasts on arousal ratings (ranging from 0, very calm, to 9, very arousing) to compare emotional categories (unpleasant and pleasant) with the neutral category (Hot, Saito et al., 2006). Unpleasant (U) and pleasant (P) pictures differed in terms of valence [women: means, U = 2.41, N = 5.01, P = 7.08, linear contrast, $F(1,297) = 3245.06$; $p = 6.66E-162$; men: U = 2.45, N = 4.97, P = 7.03, linear contrast, $F(1,297) = 5183.62$; $p = 4.62E-190$;

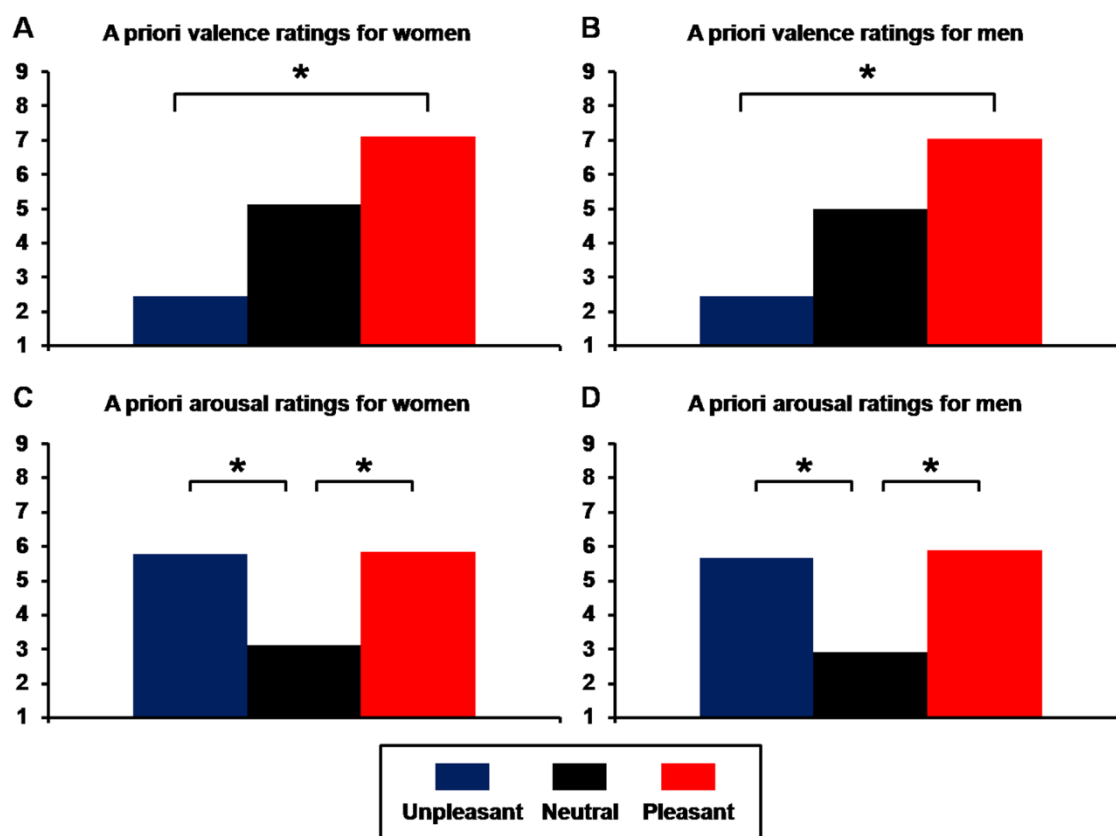


Figure V.1. Means of a priori ratings for unpleasant, neutral, and pleasant pictures selected from the International Affective Picture System (IAPS). (A) Valence ratings for women; (B) valence ratings for men; (C) arousal ratings for women; (D) arousal ratings for men ($*p < 0.001$).

figures V.1. (A,B)] but were equally arousing, and had higher arousal ratings than neutral (N) pictures [women: means, $U = 5.75$, $N = 3.08$, $P = 5.81$, quadratic contrast, $F(1,297) = 1372.77$; $p = 2.22E-113$; men: means, $U = 5.64$, $N = 2.89$, $P = 5.85$; quadratic contrast, $F(1,297) = 1189.65$; $p = 6.99E-106$; Figures V.1. (C,D)]. Additionally, there was no difference in arousal or valence between picture sets shown to men and women (all $F_s(1,198) < 0.60$ and $p_s > 0.22$).

To control for semantic content, each set contained the same number of pictures depicting faces, animals, objects, landscapes, and human beings. Images had an angular size of 12° (horizontal) and 8° (vertical) and were homogenized (Image J Software) in terms of main physical characteristics: mean luminance, standard deviation of luminance (i.e., contrast index), and color saturation (red, green, blue). ANOVAs performed on these characteristics did not reveal any difference between unpleasant, neutral, and pleasant scenes in the picture sets shown to men and women (all $F_s(2,297) < 2.45$ and $p_s > 0.09$). Moreover, there was no difference with respect to these features between men and women (all $F_s(1,198) < 2.52$ and $p_s > 0.11$).

Recordings

SCRs were recorded using the constant-voltage method (0.5 V) at a sampling rate of 600 Hz, and all trials were low-pass filtered at 50 Hz. Ag-AgCl electrodes (8 mm diameter active area) filled with 0.05-M NaCl electrolyte were attached to the palmar side of the middle phalanges of the second and third fingers of participants' hands. Electrodes were connected to Coulbourn S71-23 isolated skin conductance couplers linked to a common acquisition system (CTF MEG 275, CTF Systems) for amplification, storage, and analysis. A sensor was attached to the ring finger of each hand to allow continuous recording of skin temperature, known to affect several SCR parameters (Ba-M'hamed, Ciancia et al., 1986, see Materials and Methods in Supplementary Material).

Magnetic fields were measured with a 275-channel whole head magnetometer (CTF MEG 275, CTF Systems) at a sampling rate of 600 Hz. Before and after each experimental session, the position of the participant's head relative to the 275 MEG sensors was located using three fiducial coils placed on the nasion and near the left and right ear. Vertical and horizontal electro-oculograms were also recorded (VEOG-HEOG).

Procedure

The experimental procedure comprised three steps. In the first step (A), SCRs and MEG data were gathered during the presentation of 60 images (20 unpleasant, 20 neutral,

and 20 pleasant) in pseudo-random order (not more than two successive pictures of the same valence). During each trial, a central fixation cross was presented for between 500 and 1500 ms, alerting the participant to the imminent arrival of the picture, which was projected for 500 ms. To avoid SCR habituation effects, the interval between two successive stimuli was randomly varied between 15 and 25 s. Participants were told to try to feel the emotion that was depicted in the pictures. The second step (B) was to increase the MEG signal quality by presenting 240 new IAPS pictures (80 unpleasant, 80 neutral, and 80 pleasant) adjusted to those of stage (A) for each emotional and physical characteristic mentioned above (see Stimuli Section) and projected for 500 ms each, in pseudo-random order, with an inter-stimulus interval varying randomly between 2.5 and 3.5 s. This step was divided into four blocks of 60 stimulations (B1, B2, B3, and B4) to provide the same number of pictures in each experimental block. Finally, in the third step (C), participants had to rate the arousal and valence dimensions of pictures presented in the first two steps using two five-point scales adapted from the Self-Assessment Manikin (SAM; Bradley and Lang, 1994): a valence scale (from very unpleasant to very pleasant) and an arousal scale (from very calm to very arousing).

Data analysis

Participants ratings of valence and arousal were recorded for each presented picture to ensure that the emotional impact on each participant was consistent with IAPS standardized ratings. Thus, a concordance ratio was calculated for each picture using Pearson's coefficient between IAPS standardized arousal and valence ratings and participants' subjective assessments, i.e., between a priori and a posteriori ratings.

To determine SCRs, we used the usual latency criterion of between 1 and 4 s. Trials for which the stimulation did not produce SCRs were nonetheless considered in the averaging data for each participant. To standardize the distribution of SCR magnitude observed in response to stimulation, a logarithmic transformation was conducted according to the formula $\log(1 + \text{magnitude})$ (Dawson, Schell, & Filion, 2000). A Greenhouse-Geisser corrected repeated measures ANOVA was applied to SCR ratings, with emotional content (unpleasant, neutral, and pleasant) as a within-subject factor. Linear and quadratic contrasts were used to evaluate valence (unpleasant vs. pleasant) and arousal (emotional vs. neutral) effects (Hot et al., 2006), respectively. Importantly, for these physiological recordings we defined the specific arousal effect as a significant difference revealed by quadratic contrast associated with an absence of significant difference indicated by linear contrast. Significance was set at 0.05 (two-tailed).

For MEG recordings, all trials for which the sensor position differed by more than 5 mm—indicating head movement—were removed from the analysis. Third-order gradient noise reduction (computed with CTF software) was applied to MEG signals, which were then baseline-corrected based on mean activity during the 100 ms prior to the onset of visual stimuli. Trials were lowpass filtered at 35 Hz and epochs with eye blinks or excessive eye movements were excluded from the analysis by visual inspection of VEOG and HEOG traces (DataEditor, CTF Systems). Finally, averaged event-related magnetic fields (ERFs) were calculated over a period of 700 ms for each emotional condition (unpleasant, neutral, and pleasant), each experimental block (A, B1, B2, B3, and B4), each 275 MEG sensor, and each participant.

We performed a spatiotemporal principal component analysis (stPCA) on the neuromagnetic data in order to synthesize the spatial and temporal observations on the basis of variability and without a priori hypotheses (Spencer, Dien, & Donchin, 1999; Spencer, Dien, & Donchin, 2001). Briefly, PCA determines relationships between large numbers of dependent variables and provides components that summarize these relationships. In electrophysiological studies using evoked paradigms, this data-driven analysis has proven to be a powerful descriptive tool to address the complexity and richness of electric fields generated by the human brain recorded by a large number of scalp sensors at high time resolution (Pourtois, Delplanque et al., 2008). Interestingly, this statistical tool has been effectively used in studies investigating the spatiotemporal dynamics of visual emotion perception (Delplanque et al., 2004; Hot et al., 2006; see Pourtois et al., 2008 for a review; Rigoulot et al., 2008). stPCA consists of two successive PCAs computed on MEG waveforms, providing scores that reflect ERF amplitude at specific localizations (spatial factors, or SFs, extracted during spatial PCA) and specific latencies (temporal factors, or TFs, extracted during temporal PCA) in response to emotional and neutral pictures (detailed EEG procedures are reported in Spencer et al., 2001).

In a first step, we performed a spatial PCA (sPCA) with MEG sensors (275) as dependent variables and time points, emotional conditions, experimental blocks, and participants as observations. The sPCA identifies groups of highly correlated sensors and redistributes them into a smaller number of linear combinations (Varimax rotation, SPSS V. 15 software) called spatial factors (SFs) (Pourtois et al., 2008). Each SF represents a specific spatial configuration of brain activation, and the factor loading corresponds to the SF's contribution to the original variables (i.e., how much the spatial factor accounts for the magnetic field recorded at each sensor). These spatial configurations can be visualized by

topographic maps of factor loadings (Cartool software, Denis Brunet)⁸, and are usually defined by considering sensors with the highest factor loadings (Rigoulot et al., 2008). In addition, sPCA scores reflect the contribution of each SF to each independent variable – i.e., specific time points, emotional conditions, and experimental blocks—for each participant. These factor scores indicate the contribution of the SF to the magnetic fields observed for each original waveform, and can be analyzed by regular statistical tests (Pourtois et al., 2008). SF scores were subsequently considered as "virtual" ERFs, and their corresponding time series (420 time points, 700 ms duration at 600 Hz sampling rate) were subjected to temporal PCA (tPCA), with emotional conditions, experimental blocks, and participants as observations. tPCA identifies groups of highly correlated points in time and redistributes them into new linear combinations (Varimax rotation, SPSS V. 15) called temporal factors (TFs) (Pourtois et al., 2008). tPCA loadings correspond to the TF's contribution to each SF at each time point. Thus, TFs determine SF activity at specific latencies, usually by taking into account the highest factor loadings (Rigoulot et al., 2008).

Finally, the complete stPCA procedure results in a set of factor scores, used here to compare the activity of cerebral configurations (i.e., SFs) at specific latencies (i.e., for each TF) in response to unpleasant, neutral, and pleasant pictures. SFs and TFs were selected for these comparisons using the scree test (Cattell, 1966), a widely used method whereby the curve of decreasing eigenvalues is observed to determine the point where the slope of the curve changes from a rapid, decelerating decline to a flat gradual shape. Only the factorial axes located before this slope decline are retained for further analysis.

A number of control analyses were also performed. First, we verified whether the ISI difference between stages A and B would produce differences in neuromagnetic components showing emotional effect. For each SF and TF pair, we conducted a corrected Greenhouse-Geisser repeated measures ANOVA on individual scores, with emotional conditions (unpleasant, neutral, pleasant) and experimental blocks (A, B1, B2, B3, B4) as within-subject factors. We then verified for SF and TF pairs showing significant effects on emotional conditions ($p < 0.05$, two-tailed) that there was no significant interaction between experimental block and emotional condition. Second, as for the SCR measures, we used linear and quadratic contrasts to evaluate valence and arousal effects, respectively.

To determine the relationship between cerebral and body activations induced by emotional information, we sought to establish correlations between MEG signal characteristics and SCR magnitude. Considering that SCR magnitude constitutes a robust

⁸ <http://brainmapping.unige.ch/Cartool.htm>

somato-visceral indicator of emotional arousal, the MEG analysis focused on neuromagnetic components showing a specific emotional arousal effect (assessed by a significant quadratic contrast combined with the absence of a significant linear contrast). We then calculated the arousal values, i.e., the activity difference between emotional conditions (mean of pleasant and unpleasant) and the neutral condition assessed by SCR magnitude at stage A and by factor scores at stages A and B for neuromagnetic components. Spearman's rank test was then applied to correlate the two emotional measures (SCR and MEG). Finally, we performed a source reconstruction of MEG activity to determine the cortical areas associated with emotional arousal activity.

Cortical current density was mapped by minimum-norm analysis with standard Tikhonov regularization using BrainStorm software (Baillet, Mosher, & Leahy, 2001), which is documented and freely available for download online under the GNU General Public License2. Source reconstruction was constrained to the cortical mantle of a generic brain

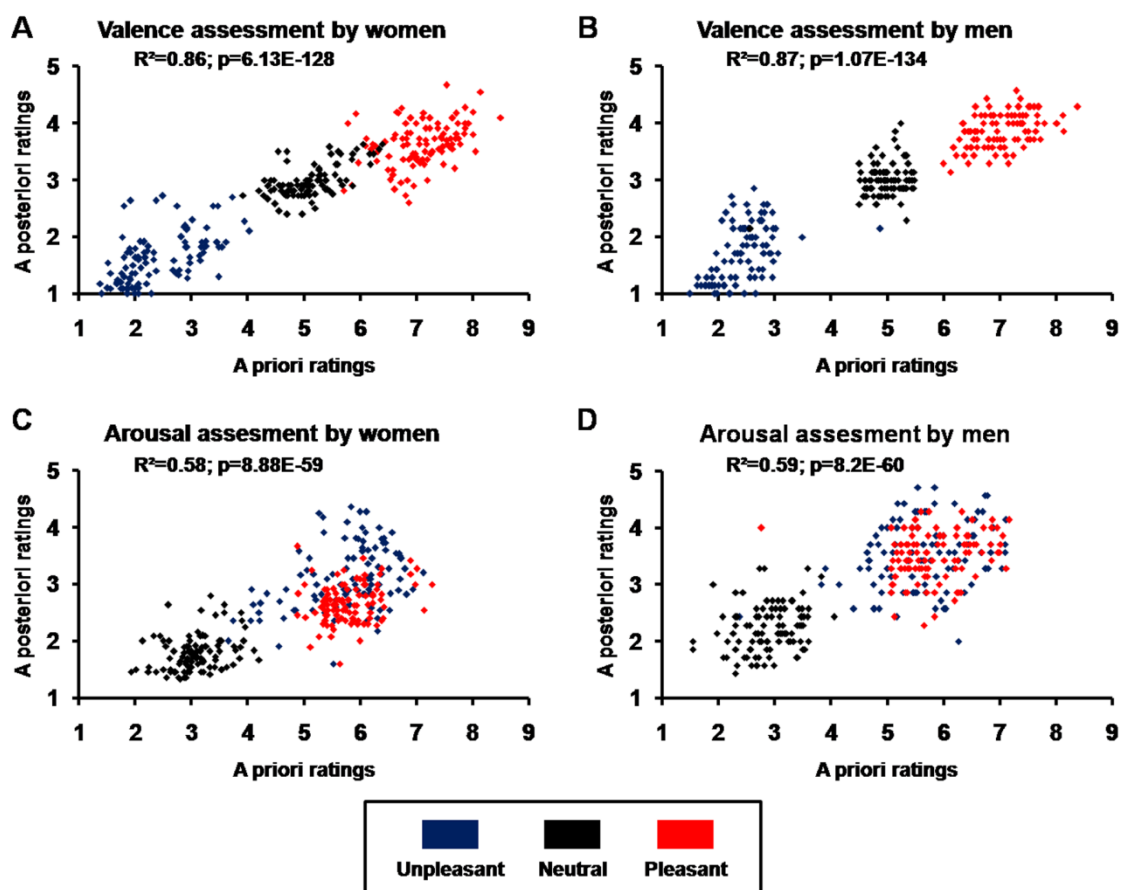


Figure V.2. Validation of picture selection using correlations between standardized (a priori) ratings by the International Affective Picture System (IAPS) and mean subjective (a posteriori) ratings of unpleasant, neutral, and pleasant images. (A) Valence ratings for women; (B) valence ratings for men; (C) arousal ratings for women; (D) arousal ratings for men.

model extracted from the standard brain "MNI/Colin27" defined by the Montreal Neurological Institute. For each participant, surface head models were computed with an overlapping spheres model (Huang, Mosher, & Leahy, 1999). Scalp data used for source reconstruction were the individual arousal values (i.e., the mean of pleasant and unpleasant conditions minus the neutral condition). We applied a Tikhonov regularization parameter λ of 0.01 across all participants. We then applied a z-score procedure to the source reconstruction with a 100 ms baseline before stimulus onset. In order to compare activity revealed by the source reconstruction between the left and right hemispheres, we used functional scout images (Brainstorm software). Scouts correspond to regions of interest defined on the cortical surface, consisting of a subset of surface vertices. We thus obtained the mean activity of a large pre-defined region. We placed these scouts where we found activity after computing the minimum norm solution. Defined regions in the right hemisphere were as large as in the left hemisphere. We then conducted a corrected Greenhouse-Geisser repeated measure ANOVA on individual arousal values with hemispheres (left, right) as a within-subject factor.

RESULTS

Subjective data

Selected pictures were validated by comparing a priori emotional and neutral ratings of valence and arousal and a posteriori subjective mean ratings of the same pictures. Pearson's coefficients revealed significant correlations for both women and men in valence [women, $r_{(298)} = 0.92$, $p = 6.1E-128$; men, $r_{(298)} = 0.93$; $p = 1.1E-134$; figures V.2. (A,B)] and arousal [women, $r_{(298)} = 0.76$, $p = 8.9E-59$; men, $r_{(298)} = 0.77$, $p = 8.2E-60$; figures V.2. (C,D)].

Body and brain data

SCR magnitude

The SCR analysis revealed higher magnitude for pleasant and unpleasant than for neutral pictures (quadratic contrast, $F(1,17) = 12.38$, $p = 0.003$), but no significant difference between unpleasant and pleasant pictures (linear contrast, $F(1,17) = 1.77$, $p = 0.200$; figure V.3.).

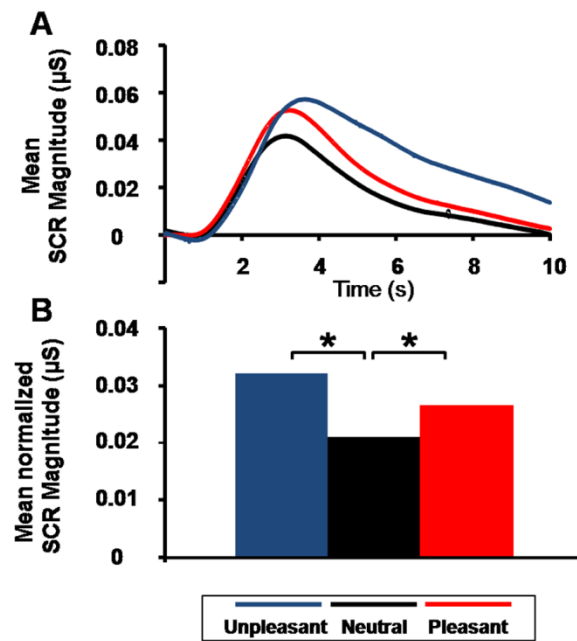


Figure V.3. Emotional arousal effect on skin conductance response (SCR). (A) Grand average of SCR as a function of time and emotional content. (B) Mean normalized SCR magnitude as a function of emotional content (* $p = 0.003$).

MEG analysis

sPCA applied to the 275 MEG sensors yielded 22 SFs that described 96.07% of the spatial variance in the data set. tPCA was then used to synthesize temporal dimensions of the data set from 420 time points to 29 TFs, which accounted for 97.95% of the variance. Using the scree test (Cattell, 1966), 6 SFs [(accounting for 73.57% of the variance; figure V.4. (A)] and 4 TFs [accounting for 79.53% of the variance; figure V.4. (B)] were selected for analysis of variance. For each SF and TF pair showing an emotional effect ($p < 0.05$, two-tailed), emotion-triggered neuromagnetic activity did not differ between experimental blocks, as the ANOVA indicated no significant interaction between blocks and emotional content (all $F_{(8,136)} < 1.58$ and $p_s > 0.17$). We then performed contrast analyses, which revealed greater activity at 180 ms (indicated by the maximum factor loading for TF3, which accounts for 6.05% of the variance) in the occipitotemporal component (indicated by the maximum factor loadings for SF3, which account for 8.56% of the variance) for emotional pictures (unpleasant and pleasant) than for neutral counterparts (quadratic contrast, $F(1,17) = 10.70$, $p = 0.004$; Figure V.5.), with no significant difference between emotional valence (linear contrast, $F(1,17) = 1.37$, $p = 0.260$). No specific arousal effect was found for other neuromagnetic components.

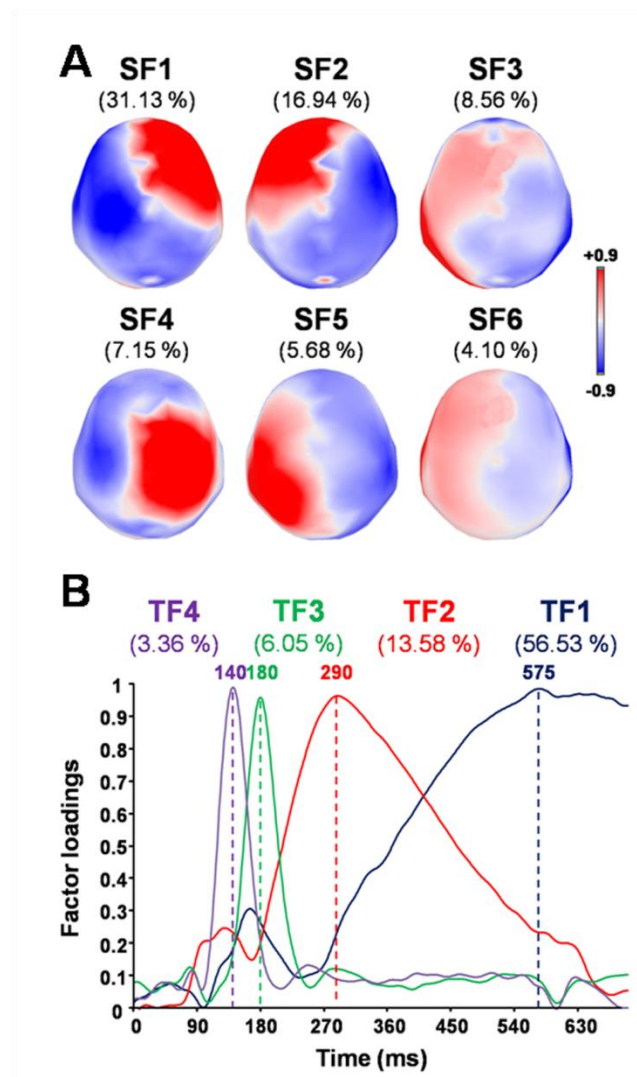


Figure V.4. Factor loadings for the selected SFs and TFs, and the corresponding percentage of variance accounted for by each factor. (A) Topographic maps of factor loadings for the selected spatial factors (SFs) as recorded by MEG sensors. (B) Factor loadings of the selected temporal factors (TFs) as a function of time.

Correlated brain-body data

Spearman's coefficient calculated on the arousal measures revealed a significant correlation between scores at 180 ms for the occipitotemporal component (i.e., TF3 for SF3) and SCR magnitude [$(\sigma_{(16)} = 0.53, p = 0.030)$; figure V.6. (A)]. Thus, the greater the activation in occipitotemporal areas for a specific individual by the emotional compared to the neutral pictures, the greater the bodily response for this person. Figure 6B shows the cerebral counterpart of this correlation as current density maps of the grand average of the source reconstruction results. At 180 ms, the activation pattern suggests the implication of bilateral

occipitotemporal cortical areas, which tend to be more pronounced in the right hemisphere ($F(1,17) = 3.20, p = 0.091$).

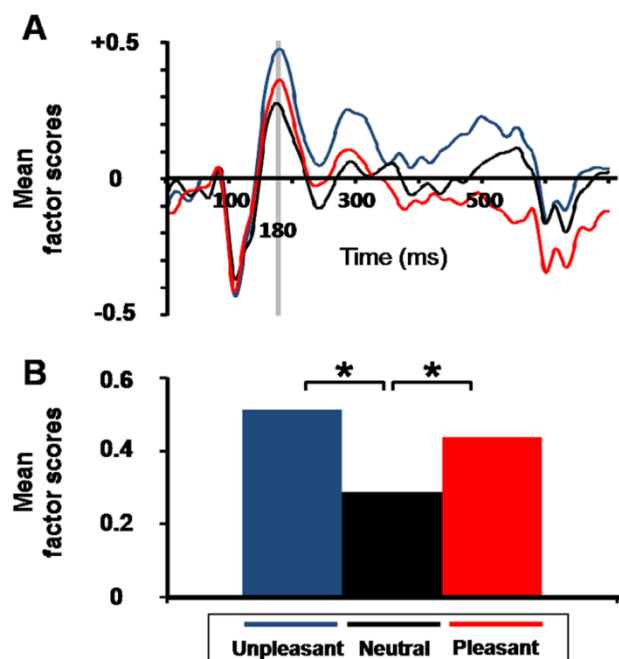


Figure V.5. Emotional arousal effect on virtual event-related magnetic field (ERF). (A) Grand average of the mean factor scores of the occipitotemporal component (SF3) as a function of time and emotional condition. Gray bar indicates the latency (revealed by TF3 extracted from temporal PCA), for which a significant emotional arousal effect was observed. (B) Mean factor scores of TF3 (180 ms latency) for SF3 (occipitotemporal component) as a function of emotional content (* $p = 0.004$). Factor scores (y axis) are unitless dimensions.

DISCUSSION

We used an original method of recording SCRs and ERFs to measure brain activity and bodily responses during affective visual processing. We carefully controlled the emotional categorization of stimuli and applied stPCA to MEG for the first time to identify the spatiotemporal parameters of the data. Statistical analyses revealed that an early difference in visual activity in the occipitotemporal areas between emotional and neutral pictures was significantly correlated with the subsequent impact of emotional arousal at body level.

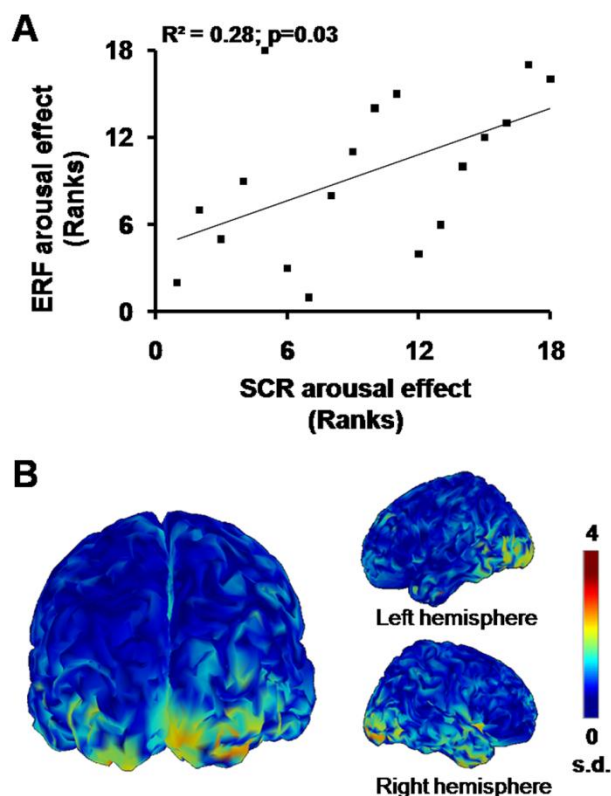


Figure V.6. Emotional arousal effects. (A) Significant rank correlation for arousal effects between SCR and ERF. (B) Cortical maps of the grand average ($n = 18$) of normalized current dipole densities over the bilateral occipitotemporal areas.

First, significant correlations between a priori and a posteriori ratings of IAPS pictures in terms of arousal and valence validated our categorization of emotions between unpleasant, neutral, and pleasant pictures for each gender. This subjective feeling assessment confirmed that visual stimulations induced similar reactions in our participants, and that these pictures were appropriate for studying related brain–body correlates. In particular, unpleasant and pleasant pictures were equally arousing and produced a robust emotion-driven body effect, as revealed by the analysis of SCR magnitude. This confirms the utility of SCRs as a reliable measure of autonomic arousal during emotional processing and its impact at body level (Sequeira et al., 2009).

Second, based on a categorization of emotion-eliciting pictures, stPCA applied to MEG data proved to be an efficient means of analyzing and effectively representing both spatial and temporal dimensions of ERFs, as has been previously shown for ERPs (Pourtois et al., 2008). The analysis of variance applied to the results of this procedure revealed greater activity at 180 ms in an occipitotemporal component for emotional than for neutral pictures, with no difference between emotional valence (pleasant vs. unpleasant). Previous studies

have found enhanced activity in occipitotemporal components in a time window ranging from 120 to 240 ms for emotional compared to neutral pictures, reflecting activity in the visual processing stream (Flaisch, Stockburger, & Schupp, 2008; Junghofer, Sabatinelli et al., 2006; ERFs, Peyk et al., 2008; ERPs, Schupp et al., 2003b). Activity in the visual cortex in response to arousing emotional scenes extracted from the IAPS has also been observed in neuroimaging studies (Bradley, Sabatinelli et al., 2003; Britton et al., 2006; Lane et al., 1999; Lang et al., 1998; Liberzon et al., 2000; Mourao-Miranda, Volchan et al., 2003; Paradiso et al., 1999; Sabatinelli et al., 2005). Taken together, these results suggest that visual activity along the ventral stream is affected by emotional arousal, which constitutes new evidence that emotional cues produce enhanced sensory processing (see Vuilleumier, 2005 for a review). This enhanced visual processing would contribute to the modulation of selective attention as a function of the arousal dimension—for both pleasant and unpleasant visual stimulation—rather than for a specific valence (i.e., for unpleasant or pleasant stimulations only; Vogt, De Houwer et al., 2008).

Third, although previous neuroimaging studies (Critchley et al., 2000; Fredrikson et al., 1998) and one electrophysiological study of SCRs (Keil et al., 2008) have suggested a link between visual cortical activity and SCR generation, none has identified the cerebral temporal dynamics of the bodily impact of these emotions. We found an arousal effect at 180 ms on the occipitotemporal component that was significantly correlated with the arousal effect observed on SCRs [see figure V.6. (A)]. This finding leads to two conclusions. The first is that emotional arousal similarly modulates early visual activity along the ventral stream and subsequent body responses controlled by the sympathetic nervous system. This is strongly in favor of a link between both responses. But it also indicates that the amplitude of the central and peripheral emotional responses could depend on individual personality traits: some subjects respond weakly (both peripherally and centrally) to emotionally laden stimulation while other show strong activations, as measured with our indices. Second, source analyses suggest predominant right hemisphere activation in response to emotional stimuli, which corroborates previous observations of arousal emotional processing and autonomic activation (Spence, Shapiro, & Zaidel, 1996).

Hypothetically, the brain–body arousal effect highlighted in this study could result from the rapid detection of emotional content by the amygdala (Davidson & Irwin, 1999; Morris et al., 1998; Vuilleumier, 2005). Indeed, the amygdala plays a crucial role in both perceiving emotional cues and producing emotional responses (Davidson & Irwin, 1999). First, amygdalar connections to the occipitotemporal cortices have been extensively

described (Amaral et al., 2003), as well as their impact on visual activity during emotional processing (Morris et al., 1998; Pessoa et al., 2002; Sabatinelli et al., 2005; see Vuilleumier, 2005 for a review). Moreover, amygdalar activity in response to emotional stimuli appears to be sensitive to the arousal dimension of emotional processing rather than to its valence (Sergerie et al., 2008). In fact, similar activations of this key region have been observed in response to both pleasant and unpleasant pictures (Garavan et al., 2001; Kensinger & Schacter, 2006; Liberzon et al., 2003; Sabatinelli et al., 2005). Furthermore, the amygdala concomitantly modulates spinal preganglionic sudomotor neurons via direct amygdalospinal projections or indirectly by reticular structures (Holstege, 1992), both networks playing a central role in triggering SCRs (Sequeira et al., 2009). Direct stimulation of the human amygdala elicits SCRs (Mangina & Beuzeron-Mangina, 1996), lesions of the amygdala result in an abolition of emotionally conditioned SCRs (Bechara, Tranel et al., 1995), and neuroimaging studies show a correlation between activity in the amygdala and SCR amplitude (Liberzon et al., 2000; Williams et al., 2001). Finally, a recent study using positron emission tomography (PET) showed that activity in the amygdala was linked to SCR occurrence in monkeys (Laine, Spitler et al., 2009).

A limitation of our study is that by using MEG we were unable to directly test the implication of subcortical structures, in particular amygdala activity. Nevertheless, an argument in favor of the contribution of the amygdala to this brain–body interaction is the existence of a direct short-latency pathway from the thalamus to the amygdala—first demonstrated in animal studies (LeDoux, Ruggiero, & Reis, 1985)—allowing the detection of emotional content of visual stimuli without awareness (LeDoux, 1996). Interestingly, SCRs have been observed in response to emotional facial expressions (EFE) conditioned to predict an aversive electrical shock and presented so as to prevent awareness (Öhman, 1992). Furthermore, Silvert et al. (2004) observed that masked and unmasked emotional words elicited greater SCR amplitude than neutral words. In addition, in a neuroimaging study, modulated amygdalar activity was observed in response to masked EFE without explicit knowledge (Whalen et al., 1998). Consistent with this finding, recognition of fearful faces was observed despite a lesion of striate visual cortex similar to that found in a blindsight patient (de Gelder et al., 1999) or a hemianope patient (de Gelder et al., 2005). In the latter case, unconscious perception of facial expression was associated with enhanced activity in the fusiform gyrus, amygdala, and pulvinar (de Gelder et al., 2005).

In light of these results, the arousal dimension of emotional stimuli appears to modulate in a similar way both early cerebral visual activity and later body responses. In a

recent study that simultaneously recorded MEG and electrocardiograms, Rudrauf et al. (2009) also observed that body responses to emotional stimuli can occur during the first 500 ms after visual presentation, and could be represented in the brain even in the early phase of emotional induction. Using SCRs, which have the further advantage of specifically reflecting sympathetic nervous system responses (Critchley, 2009), our results indicate that even though peripheral physiological responses can occur quite early after emotional visual stimuli are presented (Rudrauf et al., 2009), similar brain activations are triggered even earlier. These findings contradict the James–Lange theory of emotion. Nevertheless, this assumption does not imply that peripheral expressions of emotions are generated simultaneously with the subjective feeling, as posited by the Cannon–Bard theory (Damasio et al., 2000). Indeed, the bodily impact of emotions appears to rely on rapid and certainly unconscious detection of the emotional arousal, probably by the amygdala. Feedback from the periphery could in turn participate in the subjective feeling, through bidirectional connections between anterior affective structures and somatosensory and viscerosensory structures (Rudrauf et al., 2009). Finally, according to the "body-loop" proposed by Damasio in his somatic marker hypothesis, the body responses generated mainly by subcortical structures would inform cortical areas of the internal environment state, most certainly at a prefrontal level (Damasio, 1994). In this context, neuroimaging studies have observed associations between medial frontal activity and SCRs in response to fear as depicted in EFE (Williams et al., 2001) and IAPS pictures (Anders et al., 2004). Concomitantly, the enhanced cortical visual processing, certainly mediated through amygdalar connections, would allow a more efficient treatment of emotional stimulation to inform individuals about their external environment (Vuilleumier, 2005). Together, these peripheral and central components of nervous activity would produce a subjective feeling and appropriate behavioral responses (Damasio, 1999). In our study, the fact that occipitotemporal activity is affected in the same way as SCRs constitutes indirect proof of this interaction.

In conclusion, we examined SCR magnitude to determine the temporal course of a neuromagnetic cortical component linked to a bodily expression of emotion. This link suggests that emotional stimuli in the external environment induce a specific mental state involving an early brain–body interaction as a function of emotional arousal. Finally, the emotion–body modulation highlighted in this study provides new insights into the neural bases of complex and reciprocal mind–body links.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was supported by grants from the Ministère de la Recherche, France (Fabien D'Hondt, Simon Rigoulot), the Rotary Foundation (Fabien D'Hondt), CNRS and the Centre International de Lille 1 (Henrique Sequeira), the Fonds de la Recherche en Santé du Québec (FRSQ; group grant), the Canada Research Chair Program (Maryse Lassonde, Franco Lepore), the Canadian Institutes of Health Research (Maryse Lassonde, Franco Lepore), and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Maryse Lassonde, Franco Lepore). Olivier Collignon is a postdoctoral researcher at the Belgian National Funds for Scientific Research. Cartool software was programmed by Denis Brunet of the Functional Brain Mapping Laboratory, Geneva, Switzerland, and is supported by the Center for Biomedical Imaging (CIBM) of Geneva and Lausanne.

SUPPLEMENTARY MATERIALS AND METHODS

List of IAPS identification numbers for selected pictures by gender (n = 300)

For women, unpleasant: 1022, 1030, 1051, 1052, 1080, 1113, 1200, 1201, 1220, 1280, 1931, 1932, 2053, 2095, 2205, 2352.2, 2375.1, 2399, 2683, 2694, 2710, 2715, 2722, 2751, 2800, 2900, 2981, 3015, 3051, 3061, 3062, 3101, 3168, 3180, 3181, 3220, 3230, 3250, 3261, 3301, 3350, 3530, 3550, 5940, 5972, 6010, 6020, 6210, 6212, 6241, 6243, 6260, 6312, 6315, 6415, 6510, 6555, 6570, 6571, 6800, 6831, 6838, 8230, 9000, 9001, 9006, 9007, 9042, 9046, 9050, 9110, 9140, 9181, 9220, 9253, 9290, 9300, 9301, 9400, 9402, 9404, 9420, 9421, 9433, 9435, 9471, 9490, 9500, 9560, 9570, 9584, 9592, 9600, 9620, 9621, 9622, 9800, 9810, 9910, 9911; neutral: 1333, 1670, 2190, 2191, 2200, 2214, 2215, 2221, 2381, 2383, 2393, 2440, 2480, 2493, 2499, 2500, 2514, 2570, 2580, 2620, 2830, 2840, 2870, 2880, 2890, 2980, 4274, 5130, 5390, 5410, 5500, 5510, 5520, 5530, 5533, 5534, 5731, 5740, 5800, 5875, 6150, 7000, 7002, 7004, 7006, 7009, 7010, 7020, 7025, 7030, 7031, 7034, 7035, 7036, 7037, 7038, 7039, 7040, 7041, 7050, 7060, 7080, 7090, 7096, 7100, 7110, 7130, 7140, 7150, 7160, 7161, 7170, 7175, 7179, 7183, 7184, 7185, 7187, 7205, 7217, 7224, 7233, 7234, 7235, 7490, 7491, 7493, 7500, 7503, 7700, 7705, 7900, 7950, 8010, 8311, 9070, 9190, 9210, 9360, 9700; pleasant: 1640, 1650, 1710, 1722, 2058, 2071, 2209, 2216, 2303, 2345, 2389, 4503, 4510, 4520, 4531, 4532, 4533, 4535, 4537, 4538, 4572, 4598, 4599, 4607, 4608, 4609, 4611, 4614, 4617, 4623, 4626, 4640, 4641, 4653, 4660, 4676, 4677, 4689, 5260, 5450, 5470, 5480, 5621, 5623, 5626, 5628, 5629, 5700, 5831, 5849, 5910, 6250.2, 7220, 7260, 7330, 7400, 7450, 7501, 7502, 8021, 8030,

8031, 8033, 8034, 8040, 8041, 8080, 8116, 8117, 8130, 8161, 8170, 8178, 8179, 8180, 8185, 8186, 8190, 8191, 8193, 8200, 8210, 8220, 8251, 8340, 8341, 8350, 8370, 8380, 8400, 8420, 8460, 8470, 8496, 8500, 8501, 8502, 8503, 8540, 9156. For men, unpleasant: 2053, 2095, 2205, 2352.2, 2750, 2800, 2900, 3000, 3005.1, 3010, 3015, 3030, 3051, 3053, 3060, 3061, 3062, 3063, 3064, 3068, 3069, 3071, 3080, 3100, 3101, 3102, 3110, 3120, 3130, 3140, 3150, 3168, 3170, 3180, 3181, 3220, 3230, 3261, 3266, 3301, 3350, 3400, 3500, 3530, 3550.1, 6212, 6230, 6243, 6260, 6311, 6312, 6313, 6315, 6350, 6415, 6510, 6530, 6540, 6560, 6570, 6821, 6831, 6838, 7380, 9000, 9006, 9007, 9040, 9140, 9180, 9181, 9220, 9250, 9252, 9253, 9265, 9300, 9301, 9340, 9405, 9410, 9420, 9421, 9433, 9435, 9500, 9520, 9560, 9570, 9571, 9611, 9630, 9635.1, 9800, 9810, 9830, 9910, 9911, 9920, 9921; neutral: 1616, 2005, 2020, 2190, 2200, 2210, 2214, 2215, 2235, 2270, 2272, 2280, 2320, 2357, 2372, 2383, 2393, 2410, 2441, 2480, 2493, 2495, 2499, 2514, 2516, 2518, 2570, 2580, 2630, 2745.1, 2840, 2850, 2870, 2880, 2890, 2980, 4500, 4532, 4534, 4536, 4537, 4571, 5390, 5500, 5510, 5520, 5530, 5531, 5533, 5534, 5731, 5740, 7000, 7002, 7004, 7006, 7009, 7010, 7020, 7030, 7034, 7035, 7036, 7038, 7040, 7041, 7050, 7060, 7080, 7090, 7100, 7110, 7130, 7150, 7160, 7161, 7170, 7175, 7179, 7180, 7184, 7185, 7186, 7187, 7205, 7207, 7217, 7233, 7235, 7285, 7490, 7491, 7493, 7500, 7595, 7710, 7950, 8465, 9070, 9700; pleasant: 1560, 1640, 1650, 1710, 1720, 2025, 2030, 2160, 2340, 2346, 2375.2, 2389, 2391, 4150, 4220, 4250, 4255, 4274, 4275, 4598, 4599, 4601, 4606, 4608, 4609, 4623, 4626, 4641, 4770, 5260, 5450, 5470, 5480, 5600, 5621, 5622, 5623, 5626, 5628, 5629, 5660, 5700, 5890, 5910, 5950, 5982, 6910, 7230, 7270, 7289, 7291, 7350, 7480, 7501, 7502, 7570, 7580, 7600, 8021, 8030, 8031, 8034, 8040, 8060, 8080, 8090, 8116, 8117, 8120, 8130, 8161, 8170, 8178, 8179, 8180, 8185, 8186, 8190, 8191, 8200, 8210, 8211, 8250, 8251, 8260, 8340, 8341, 8370, 8380, 8400, 8420, 8470, 8490, 8500, 8501, 8502, 8503, 8510, 8531, 9156.

Skin temperature control

A Greenhouse-Geisser corrected repeated measures ANOVA was applied to the skin temperature data with hands (left, right) as a within-subject factor. Results did not reveal significant differences in temperature between the two hands of participants, a necessary condition for averaging SCRs recorded on both hands (Ba-M'hamed et al., 1986).



CHAPITRE VI

Hemispherical coding of emotion: brain–body correlates

Short title: Hemispherical coding of emotion⁹.

Fabien D'Hondt^{1,2}, Maryse Lassonde^{3,5}, Olivier Collignon^{3,5}, Franco Lepore^{3,5},
Jacques Honoré^{1,2,6} and Henrique Sequeira^{1,2,4}

¹ Univ Lille Nord de France, F-59000 Lille, France

² UDSL, Neurosciences Fonctionnelles et Pathologies, EA4559, F-59000 Lille, France

³ Univ de Montréal, CERNEC, Montreal, QC, Canada H3C 3J7

⁴ USTL, Neurosciences, F-59650 Villeneuve d'Ascq, France

⁵ CHU Sainte-Justine, Centre de Recherche, Montreal, QC, Canada H3T 1C5

⁶ CNRS, France.

ABSTRACT

Despite numerous evidences of brain asymmetry in emotional processing of visual stimuli, it remains unsolved if the right hemisphere (RH) dominates the left one (LH) for any emotional perception and expression, or if the left and the right frontal areas prevail for the positive and negative emotions respectively, as proposed by the valence model. In the current study, we investigated whether these hemispheric differences could be expressed at different spatiotemporal stages of cerebral processing during the perception of peripheral visual scenes and lead to a differential impact on the body. To test this, sixteen participants had to categorize as fast as possible unpleasant, neutral and pleasant scenes presented either in the left (LVF) or in the right visual field (RVF), at 12° from a central point they had to

⁹ Article soumis à une revue scientifique, impliquant d'éventuelles modifications ultérieures du texte.

fixate, while we recorded whole head magnetoencephalogram (MEG) data and skin conductance response (SCR). While behavioral analyses revealed an overall better performance for emotional pictures, MEG results suggest that the early emotional arousal processing in the contralateral frontotemporal regions occurred even earlier for the LVF than for the RVF condition, but also that emotional responses distributed later in visual pathways were stronger for the unpleasant scenes in the LVF and for the pleasant ones in the RVF. Moreover, the same emotional effects depending on the hemisphere which initially handled visual inputs were evidenced on the SCR data. Therefore, the RH and the valence hypotheses are not mutually exclusive and result in multilevel impacts expressed at cerebral and bodily levels.

Keywords: emotion, brain-body, magneto-encephalography, skin conductance response, hemispheric lateralization.

INTRODUCTION

Brain asymmetry in emotional processing of visual stimuli is extensively studied and debated between the supporters of a right hemisphere (RH) dominating the left one (LH) for any emotional perception and expression, and those of the "valence" hypothesis where the left and the right frontal areas prevail for the positive and negative emotions respectively (Demaree et al., 2005; Killgore & Yurgelun-Todd, 2007). One of the most used methods consists in projecting stimuli in the left or the right visual fields, since due to the decussation of ganglionic axons of nasal retina, any information addressed to one hemifield is initially handled by the contralateral hemisphere (Alves et al., 2008). However, the putative modulation of emotional processing, caused by the heterogeneity of human abilities according to the part of the retina stimulated, has only recently been taken into account. Despite the drop of visual acuity with eccentricity, studies showed that affective stimuli are preferentially processed compared to neutral events in peripheral vision (PV) (Liu & Ioannides, 2010; Rigoulot et al., 2011; Rigoulot et al., 2008), even if they are unexpected (Hung et al., 2010) or not consciously perceived (Bayle et al., 2009).

The capacity of PV to process affective cues could rely on its privileged association with the magnocellular pathway (Dacey & Petersen, 1992; Livingstone & Hubel, 1987, 1988; Schiller et al., 1990). Indeed, the well-documented facilitation of visual perception by emotional arousal (Vuilleumier, 2005) as well as its impact on the body (D'Hondt et al., 2010) may be based on a fast coarse representation from low spatial frequency (LSF) conveyed by magnocellular channels during the parallel extraction of the different visual features

(Bocanegra & Zeelenberg, 2009, 2011; Calvo & Nummenmaa, 2008; Phelps et al., 2006; Pourtois, Dan, et al., 2005). Accordingly, influential models of visual recognition posit that these crude inputs rapidly reach higher order regions which, through top-down feedbacks into lower level visual areas, can finely tune the processing of high spatial frequencies (HSF), conveyed more slowly by the parvocellular channels to the ventral stream (Bar et al., 2006; Bullier, 2001; Kveraga, Boshyan, et al., 2007; Kveraga, Ghuman, et al., 2007; Peyrin et al., 2010). In this context, evidence suggest a RH dominance in the coarse-to-fine visual processing (Peyrin et al., 2004; Peyrin et al., 2005), which can be critical under degraded visual condition (Blanca & Lopez-Montiel, 2009; Hellige, 1996).

Thus, LSF inputs from PV, reaching the affective anterior regions such as the amygdala, the temporal pole and the orbitofrontal cortex (Rudrauf et al., 2008), could contribute to the quick initiation and the subsequent regulation of cerebral and bodily responses such as attentional capture and autonomic changes (Barrett & Bar, 2009; Damasio, 2010; Rudrauf et al., 2009). Furthermore, emotional impact in PV may differ at different stages of the cerebral processing according to the hemisphere which initially receives inputs. To test this, behavioral and brain–body impacts of lateralized neutral, pleasant and unpleasant scenes were compared during an affective categorization task associated with the recordings of the magnetoencephalographic (MEG) signal, a good temporal and spatial resolution method to explore cerebral activity, and the skin conductance response (SCR), a reliable autonomic marker of central activation.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

Sixteen healthy right-handed (Hécaen, 1984) students (8 females; mean 25.9 ± 8.5 years) were included in the study. All participants had normal or corrected to normal vision and had never presented neurological or psychiatric disorders. Moreover, they were submitted to the State-Trait Anxiety Inventory (STAI, A and B; Spielberger et al., 1983) and to the Beck Depression Inventory (BDI-II; Beck, Steer, & Brown, 1996). Participants gave their written informed consent for the protocol, which was approved by the ethics committee of the Université de Montréal. The study was conducted at the MEG laboratory of the Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition (CERNEC, Université de Montréal).

Stimuli

Three sets of one hundred pictures were selected from the International Affective Picture System (IAPS; Lang et al., 2005) for each gender: unpleasant (U), pleasant (P), and neutral (N). U and P differed in terms of valence (women: means, U = 2.41, N = 5.01, P = 7.08, linear contrast, $F(1,297) = 3245.06$; $p < 0.0001$; men: means, U = 2.45, N = 4.97, P = 7.03, linear contrast, $F(1,297) = 5183.62$; $p < 0.0001$) but were equally arousing, and had higher arousal ratings than N (women: means, U = 5.75, N = 3.08, P = 5.81, quadratic contrast, $F(1,297) = 1372.77$; $p < 0.0001$; men: means, U = 5.64, N = 2.89, P = 5.85; quadratic contrast, $F(1,297) = 1189.65$; $p < 0.0001$); there was no difference in arousal or valence between picture sets shown to men and women (all $F_s(1,198) < 0.60$ and $p_s > 0.22$). Pictures were processed with a lateral mirror according to the visual hemifield stimulated in such a way that one given visual element of a picture was projected at the same eccentricity on the retina when projected in the left visual field (LVF) or in the right visual field (RVF). Each set contained the same number of pictures of the same semantic category, and were homogenized (Image J Software) in terms of main physical characteristics: mean luminance, standard deviation of luminance (i.e., contrast index), spatial frequencies and color saturation (red, green, blue). ANOVAs performed on these characteristics did not reveal any difference between unpleasant, neutral, and pleasant scenes shown to men and women (all $F_s(2,297) < 2.45$ and $p_s > 0.09$). Moreover, there was no difference with respect to these features between men and women (all $F_s(1,198) < 2.52$ and $p_s > 0.11$). A video projector placed on the external wall of the shielded MEG room projected the visual stimuli which had a horizontal angular size of 16° (E-prime 1, Psychological Software Tools, Inc.). The center of the pictures appeared at 12° horizontally from the center of the screen, which was placed at 45 cm from the participant.

Affective categorization task

During the experiment, a central fixation cross was continually presented and pictures appeared pseudo-randomly (not more than two successive pictures of the same valence) during 500 ms, either in LVF (-12°) or in RVF ($+12^\circ$). The affective categorization task was split in two steps: the first step (A), during which SCRs and MEG data were also gathered, comprised two blocks (A1, A2) of sixty pictures (20 U, 20 N, 20P) presented with an inter-stimulus interval (ISI) varying between 10 and 18 s to avoid SCR habituation effects; the second step (B) was made of four blocks of one hundred twenty pictures (40 U, 40 N, 40 P) with an ISI varying between 2.5 and 4.5 s. These new 480 trials were recorded to increase

the MEG signal quality. For each trial, participants had to fixate the central cross (0°) and to indicate, as fast as possible, if the lateralized scene was unpleasant, neutral or pleasant. The hand of response and the one used for SCR recording randomly alternated across experimental blocks and subjects.

Recordings

Reaction Times (RT) as well as the percentage of corrects responses (CR) as a measure of accuracy to the emotional categorization task was gathered using a three-buttons box controlled by the stimulation software.

Magnetic fields were measured with a 275-channel whole head magnetometer (CTF MEG 275, CTF Systems) at a sampling rate of 600 Hz. Only 271 MEG sensors were used during the study due to technical issues. The head-shape of each participant was digitized with Polhemus (Polhemus Inc., Vermont, USA). Before and after each experimental session, the position of the participant's head relative to the 271 MEG sensors was located using three fiducial coils placed on the nasion and near the left and right ear. Vertical and horizontal electro-oculograms were also recorded (VEOG-HEOG).

SCRs were recorded using the constant-voltage method (0.5 V) at a sampling rate of 600 Hz, and all trials were low-pass filtered at 60 Hz. Ag-AgCl electrodes (8 mm diameter active area) filled with 0.05-M NaCl electrolyte were attached to the palmar side of the middle phalanges of the second and third fingers of participants' hand. Electrodes were connected to Coulbourn S71-23 isolated skin conductance couplers linked to a common acquisition system (CTF MEG 275, CTF Systems) for amplification, storage, and analysis. A sensor was attached to the ring finger of each hand to allow continuous recording of skin temperature, known to affect several SCR parameters (Ba-M'hamed et al., 1986).

Preprocessings

To reduce the influence of outliers, trials with RTs which were more than 3 standard deviations above each participant's mean were excluded (Mogg et al., 2008).

All trials for which the MEG sensor position differed by more than 5 mm—indicating head movement—were automatically removed. Third-order gradient noise reduction (computed with CTF software) was applied to MEG signals, which were then baseline-corrected based on mean activity during the 100 ms prior to the onset of visual stimuli. Trials with eye blinks or eye movements were excluded from the analysis by visual inspection of VEOG and HEOG traces (DataEditor, CTF Systems). This latter control was very important to verify that participants stayed focused on the central fixation cross during

the experiment. Trials were also rejected offline for muscular or electromagnetic artifacts. Remaining trials ($94.34 \pm 8\%$ of the trials across all conditions) were band-pass filtered from 0.1 to 55 Hz. Averaged event-related magnetic fields (ERFs) were calculated over a period of 500 ms for each emotional condition (unpleasant, neutral, and pleasant), each experimental block, each of the 271 MEG sensors, and each participant.

Concerning SCRs, we used the usual latency criterion of between 1 and 4 s. Trials for which the stimulation did not produce SCRs were nonetheless considered in the averaging data for each participant. To standardize the distribution of SCR magnitude observed in response to stimulation, a logarithmic transformation was conducted according to the formula $\log(1 + \text{magnitude})$ (Dawson et al., 2000).

Spatiotemporal analyses on MEG signals

Spatiotemporal Principal Component Analysis (stPCA)

StPCA has proved to be an efficient mean in order to synthesize the spatial and temporal dimensions of electrophysiological recordings (MEG, D'Hondt et al., 2010; See Pourtois et al., 2008 for a review on electroencephalographic data). Because we hypothesized that emotional pictures would induce different spatiotemporal responses between LVF and RVF, we carried out a stPCA analysis for each visual hemifield.

Two successive PCAs were computed on neuromagnetic signals, providing scores that reflect amplitude of event-related magnetic fields (ERF) at specific localizations (spatial factors, or SFs, extracted during spatial PCA) and specific latencies (temporal factors, or TFs, extracted during temporal PCA) in response to emotional and neutral pictures (Spencer et al., 1999; Spencer et al., 2001). First, a spatial PCA (sPCA) was performed on MEG sensors (271) as dependent variables whereas time points, emotional conditions, experimental blocks, and participants constituted observations (Varimax rotation, SPSS V. 15 software). Each specific spatial configuration of brain activation, i.e. SF, is defined by the highest factor loadings (D'Hondt et al., 2010; Rigoulot et al., 2008), which correspond to the SF's contribution to the magnetic fields recorded at each sensor, and which distribution can be visualized through topographic maps (Cartool software, Denis Brunet)¹⁰. sPCA also provides factor scores that reflects the contribution of the SF to the magnetic fields observed for each original waveform, and can be analyzed by regular statistical tests (Pourtois et al., 2008). Second, SF scores are subsequently considered as "virtual" ERF, and their corresponding time series (300 time points, 500 ms duration at 600 Hz sampling rate) are subjected to

¹⁰ <http://brainmapping.unige.ch/Cartool.htm>

temporal PCA (tPCA), with emotional conditions, experimental blocks, and participants as observations. tPCA identifies groups of highly correlated points in time and redistributes them into new linear combinations (Varimax rotation, SPSS V. 15) called temporal factors (TFs) (Pourtois et al., 2008). The highest factor loadings of each TF extracted indicate specific latencies of SFs activity. Finally, the complete stPCA procedure, results in a set of factor scores, used here to compare the activity of cerebral configurations (i.e., SFs) at specific latencies (i.e., for each TF) in response to unpleasant, neutral, and pleasant pictures.

Weighted minimum-norm estimation (wMNE)

Cortical current density was estimated for each time point in each condition and participant by mean of a wMNE with standard Tikhonov regularization using BrainStorm software, which is documented and freely available for download online under the GNU General Public License (Tadel, Baillet et al., 2011)¹¹. This method selects the most plausible source distribution among those compatible with the measurements without explicit a priori information on the sources. Thus, using this technique, we aimed to find cortical sources corresponding to the emotional effects shown with the stPCA procedure. For each participant, a noise covariance matrix was computed from the 100 ms baseline before of the stimulus onset, from the trials used to obtain averaged ERFs. Surface head models were computed with an overlapping spheres model (Huang et al., 1999) and source reconstruction was constrained to the cortical mantle of a generic brain model extracted from the standard brain "MNI/Colin27" (Collins, Zijdenbos et al., 1998) defined by the Montreal Neurological Institute. To obtain a measure of noise normalized dipole strength of the MEG activity, we applied a z-score procedure with a 100 ms baseline before stimulus onset to the source reconstructions of arousal (i.e., the mean of pleasant and unpleasant conditions minus the neutral condition) and valence (i.e., the unpleasant conditions minus the pleasant one) values, for each participant and each visual hemifield. To describe these cortical patterns, we used functional scout images (Brainstorm software) i.e. regions of interest defined on the cortical surface, as defined by Tzourio-Mazoyer et al (2002). We then looked for arousal and valence responses three standard deviations above baseline according to the spatiotemporal characteristics described without any *a priori* assumptions by analyses of variance on stPCA results.

¹¹ <http://neuroimage.usc.edu/brainstorm>

Statistical analyses

A Greenhouse-Geisser corrected repeated measures ANOVA was applied to individual behavioral (CRs and RTs) and SCRs data with visual hemifield (LVF, RVF) and emotional conditions (unpleasant, neutral, and pleasant) as within-subject factors. Linear and quadratic contrasts were used to evaluate valence (unpleasant vs. pleasant) and arousal (emotional vs. neutral) effects (D'Hondt et al., 2010; Hot et al., 2006), respectively. Importantly, we defined the specific arousal effect as a significant difference revealed by quadratic contrast associated with an absence of significant difference indicated by linear contrast and vice versa for the specific valence effect. Significance was set at 0.05 (two-tailed).

For MEG data, we conducted, for LVF and for RVF, corrected Greenhouse-Geisser repeated measures ANOVAs on individual stPCA scores for each SF and TF pair, with emotional conditions (unpleasant, neutral, pleasant) and experimental blocks (A, B1, B2, B3, B4) as within-subject factors. We then verified for SF and TF pairs showing significant effects on emotional conditions ($p < 0.05$, two-tailed) that there was no significant interaction between experimental block and emotional condition. As for behavioral and SCRs data, we used linear and quadratic contrasts to evaluate valence and arousal effects, respectively.

Correlations

We sought to determine the relationship between emotional effects evidenced by ANOVAs at bodily (SCRs) and behavioral levels with those observed on MEG components. To this purpose we computed Bravais-Pearson's coefficients between the individual values corresponding to these effects.

RESULTS

Behavioral data

Differences in performance were analyzed by submitting the mean CR and RT to a repeated measures ANOVA with a Greenhouse-Geisser correction with visual hemifield (LVF, RVF) and emotional content (unpleasant, neutral, pleasant) as within subject factors. This analysis revealed that mean CRs were higher for emotional than for neutral pictures (quadratic contrast, $F(1,15) = 4.879$, $p = 0.043$) and tended to be higher for unpleasant than for pleasant pictures [linear contrast, $F(1,15) = 4.187$, $p = 0.059$; figure VI.1. (A)], whereas

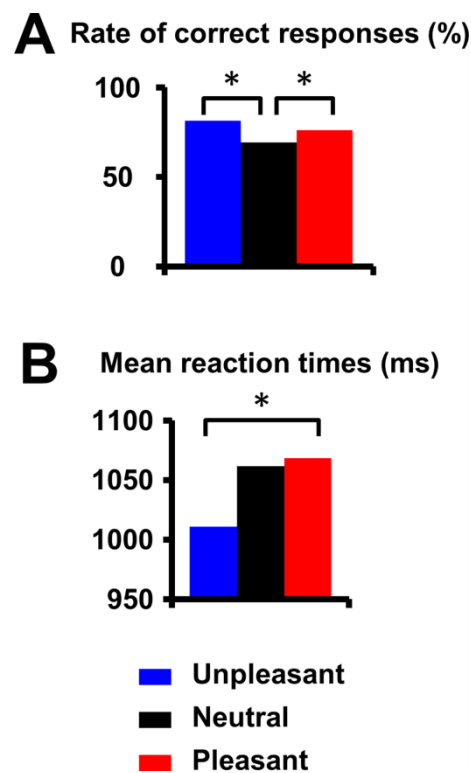


Figure VI.1. Performance in the affective categorization task. (A) The figure displays the performance obtained as a function of emotional conditions. The speed-accuracy composite score was obtained by subtracting normalized reaction times from the normalized rate of correct responses, thus eliminating any potential speed/accuracy tradeoff effects in the data; the higher the score, the more efficient the performance. (B) Rate of correct responses as a function of emotional conditions. (C) Mean reaction times a function of emotional conditions (* $p < 0.05$).

mean RTs were significant lower for unpleasant than for pleasant pictures [linear contrast, $F(1,15) = 5.079$, $p = 0.040$; figure VI.1. (B)].

MEG data

Left visual field (LVF)

sPCA applied to the 271 MEG sensors yielded 25 SFs that described 96.2% of the spatial variance in the data set. tPCA was then used to synthesize temporal dimensions of the data set from 300 time points to 16 TFs, which accounted for 97.1% of the variance. Only SFs and TFs factors whose loadings (the correlation between the factor and the original variables) reached the 0.7 criterion for at least one original variable (sensors for sPCA, and time points for tPCA) were kept for further analyses (see Delplanque et al., 2006). Such criterion allowed retaining eighteen SFs (accounting for 92.5% of the variance) and six TFs (accounting for 88.79% of the variance). TF01 (59.5% of the temporal variance, related to

the auto-correlation of the data) and TF2 (14.8%, not associated to event-related components) were excluded from further analyses (See Delplanque, Silvert et al., 2006; Spencer et al., 1999 for more details).

For each SF and TF pair showing an emotional effect ($p < 0.05$, two-tailed, figure VI.2.), emotion-triggered neuromagnetic activity did not differ between experimental blocks, as the ANOVA indicated no significant interaction between blocks and emotional content (all $F_s(8,120) \leq 1.73$ and $p_s \geq 0.14$). We then performed contrast analyses, which revealed more negative scores at 180 ms [indicated by the maximum factor loading for TF04, which accounts for 4.1% of the variance; figure VI.2. (A)] in the right frontotemporal component [indicated by the maximum factor loadings for SF11, which accounts for 2.2% of the variance; figure VI.2. (B)] for emotional pictures (unpleasant and pleasant) than for their neutral counterparts [quadratic contrast, $F(1,15) = 8.410$, $p = 0.011$; figure VI.2. (C)], with no significant difference between emotional valence (linear contrast, $F(1,17) = 1.050$, $p = 0.322$). Later, at 230 ms [indicated by the maximum factor loading for TF06, which accounts for 2.2% of the variance; figure VI.2. (A)], contrast analyses revealed that scores of the right occipitotemporal component [indicated by the maximum factor loadings for SF06, which accounts for 2.2% of the variance; figure VI.2. (B)] tended to be more negative for emotional pictures (unpleasant and pleasant) than for neutral counterparts (quadratic contrast, $F(1,15) = 3.910$, $p = 0.067$), and was significantly more negative for unpleasant than pleasant pictures [linear contrast, $F(1,15) = 6.220$, $p = 0.025$; figure VI.2. (C)]. Finally, at 285 ms [indicated by the maximum factor loading for TF03, which accounts for 5.3% of the variance; figure VI.2. (A)], the scores of the right occipitotemporoparietal component (indicated by the maximum factor loadings for SF03, which accounts for 10.6% of the variance; figure VI.2. (B)) was significantly more negative for unpleasant than pleasant pictures [linear contrast, $F(1,15) = 7.588$, $p = 0.015$; figure VI.2. (C)], without significant emotional arousal effect (quadratic contrast, $F(1,15) = 0.741$, $p = 0.403$).

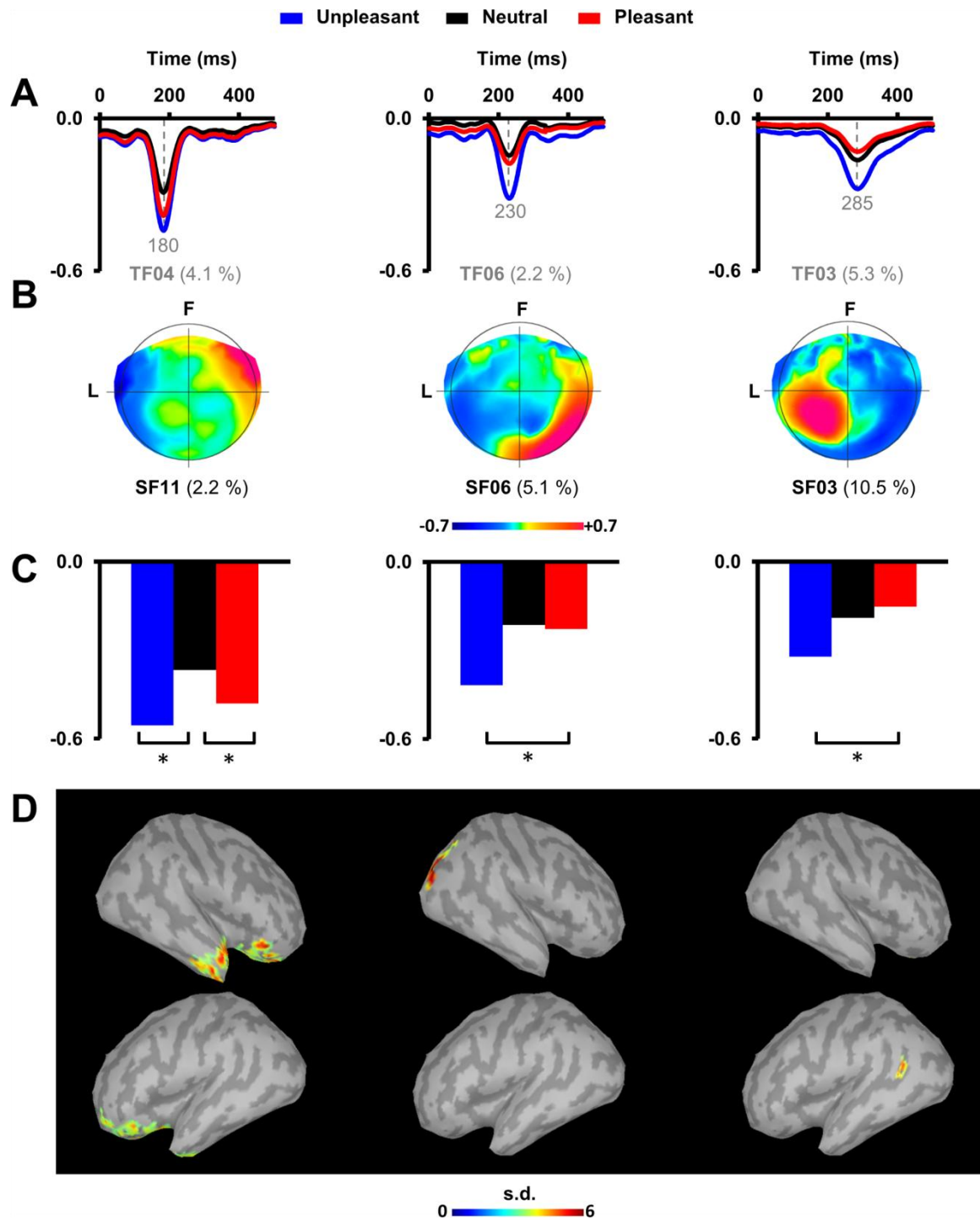


Figure VI.2. Emotional effects on magnetoencephalographic data for the left visual field. (A) From the left to the right, representation of mean TF04 (180 ms), TF06 (230 ms) and TF03 (285 ms) scores for the right frontotemporal component (SF11), the right occipitotemporal component (SF06), and the right occipitotemporoparietal component (SF03) respectively, multiplied by loadings of same TF as a function of emotional conditions (the corresponding percentage of variance accounted by each TF is specified). Grey bars indicate the latency (revealed by the maximum factor loading of the specified TF) for which a significant emotional effect was observed. Y axis is unitless. (B) From the left to the right, topographic maps of the factor loadings for SF11, SF06, and SF03 (the corresponding percentage of variance accounted by each SF is specified). (C) From the left to the right, mean factor scores of TF04, TF06 and TF03 for SF11, SF06 and SF03 respectively, as a function of emotional content ($* p < 0.05$). Y axis is unitless. (D) From the left to the right, grand-average ($n=16$) of the normalized current dipole strengths over the cortex for arousal activity at 180 ms and valence activity at 230 and 285 ms. The color code is in standard deviations (s.d.) thresholded at 3 s.d. above baseline.

Source reconstructions [figure VI.2. (D); table VI.1] of arousal activity at 180 ms revealed arousal responses (3 s.d. above baseline) bilaterally in the orbitofrontal cortex (OFC), including particularly the ventromedial prefrontal cortex (VMPFC), the ventrolateral prefrontal cortex (VLPFC), in the sub/pregenual portions of the anterior cingulate cortex (ACC) as well as in the temporal pole (TP) and in the right visual ventral stream (VVS), at the level of the inferior temporal gyrus. Valence responses were also identified in the right VVS at 230 ms, at the level of the middle occipital gyri as well as the lingual and the fusiform gyri. Later, at 285 ms, valence responses were located in the left temporoparietal junction (TPJ).

Table VI.1. Anatomic location of arousal and valence effects for LVF.

Anatomic locations		MNE Results
Hemisphere	Tzourio-Mazoyer's ROI	Z scores (max)
180 ms - Arousal		
L	Superior frontal gyrus, orbital part	4.33
R	Superior frontal gyrus, orbital part	6.05
L	Middle frontal gyrus, orbital part	4.57
R	Middle frontal gyrus, orbital part	6.28
L	Inferior frontal gyrus, orbital part	4.56
R	Inferior frontal gyrus, orbital part	5.79
L	Gyrus rectus	5.05
R	Gyrus rectus	6.05
L	Anterior cingulate gyrus	4.34
R	Anterior cingulate gyrus	3.91
R	Temporal pole: superior temporal gyrus	5.04
L	Temporal pole: middle temporal gyrus	3.97
R	Temporal pole: middle temporal gyrus	5.28
R	Inferior temporal gyrus	5.49
230 ms - Valence		
R	Lingual gyrus	6.50
R	Middle occipital gyrus	6.11
R	Fusiform gyrus	7.14
285 ms - Valence		
L	Middle temporal gyrus	4.83
L	Angular gyrus	4.53

Right visual field (RVF)

SPCA applied to the 271 MEG sensors yielded 25 SFs that described 96.1% of the spatial variance in the data set. tPCA was then used to synthesize temporal dimensions of the

data set from 300 time points to 16 TFs, which accounted for 97.1% of the variance. The same criterion was chosen in the selection of SFs and TFs than for the LVF and allowed identifying nineteen SFs (accounting for 93.0% of the variance) and six TFs (accounting for 88.4% of the variance). TF01 (59.1% of the temporal variance) and TF2 (14.50%) were excluded from further analysis because their extractions appear to be related to the auto-correlation of the data (See Spencer et al., 1999 for more details).

For each SF and TF pair showing an emotional effect ($p < 0.05$, two-tailed, figure VI.3.), emotion-triggered neuromagnetic activities did not differ between experimental blocks, as the ANOVA indicated no significant interaction between blocks and emotional content (all $F_s(8,120) \leq 1.71$ and $p_s \geq 0.17$). We then performed contrast analyses, which revealed more positive scores at 190 ms (indicated by the maximum factor loading for TF06, which accounts for 2.2% of the variance) in the left frontotemporal component (indicated by the maximum factor loadings for SF14, which accounts for 1.3% of the variance) for emotional pictures (unpleasant and pleasant) than for neutral counterparts (quadratic contrast, $F(1,15) = 5.063$, $p = 0.024$), with no significant difference between emotional valence (linear contrast, $F(1,17) = 0.379$, $p = 0.547$). At 285 ms (indicated by the maximum factor loading for TF03, which accounts for 5.4% of the variance), scores were more negative for emotional than neutral pictures for the left frontotemporal component (SF14; quadratic contrast, $F(1,15) = 6.328$, $p = 0.024$), with no significant difference between emotional valence (linear contrast, $F(1,17) = 2.957$, $p = 0.106$). At the same latency, scores for the right centroparietal component (indicated by the maximum factor loadings for SF11, which accounts for 1.8% of the variance) were significantly more positive for pleasant than unpleasant pictures (linear contrast, $F(1,15) = 8.681$, $p = 0.010$), without significant emotional arousal effect (quadratic contrast, $F(1,15) = 0.567$, $p = 0.463$).

Source reconstructions [figure VI.3. (D); table VI.2.,] of arousal activity at 190 ms revealed arousal responses (3 s.d. above baseline) bilaterally in the OFC, including the VMPFC and the VLPFC. At 285 ms, these arousal responses were more extended bilaterally in the OFC, in the ACC, in the TP and in the interior temporal gyri, as well as in the right inferior occipital gyrus. At the same latency, valence responses were elicited in the right precentral and parahippocampal gyri, and bilaterally in the VLPFC, the VMPFC, the TP, and in the VVS.

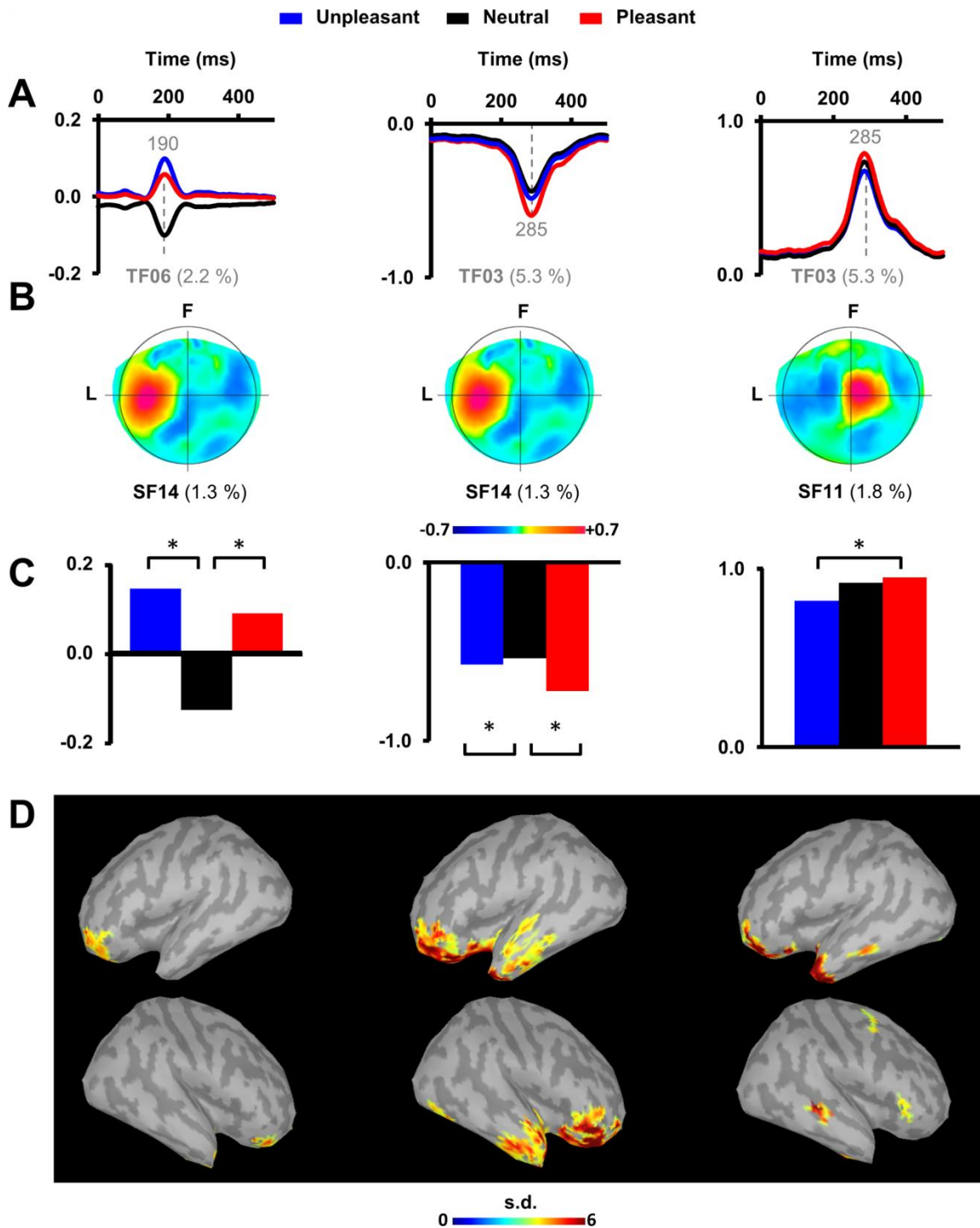


Figure VI.3. Emotional effects on magnetoencephalographic data for the right visual field. (A) From the left to the right, representation of mean TF06 (190 ms) and TF03 (285 ms) scores for the left frontotemporal component (SF14), and mean TF03 scores for the right centroparietal component (SF11), multiplied by loadings of same TF as a function of emotional conditions (the corresponding percentage of variance accounted by each TF is specified). Grey bars indicate the latency (revealed by the maximum factor loading of the specified TF) for which a significant emotional effect was observed. Y axis is unitless. (B) From the left to the right, topographic maps of the factor loadings for SF14 and SF11 (the corresponding percentage of variance accounted by each SF is specified). (C) From the left to the right, mean factor scores of TF06 for SF14, and of TF03 for SF14 and SF11 as a function of emotional content (* $p < 0.05$). Y axis is unitless. (D) From the left to the right, grand-average ($n=16$) of the normalized current dipole strengths over the cortex for arousal activity at 190 and at 285 ms and for valence activity and 285 ms. The color code is in standard deviations (s.d.) thresholded at 3 s.d. above baseline.

Table VI.2. Anatomic location of arousal and valence effects for RVF.

Anatomic locations		MNE Results
Hemisphere	Tzourio-Mazoyer's ROI	Z scores (max)
190 ms - Arousal		
L	Superior frontal gyrus, orbital part	5.48
R	Superior frontal gyrus, orbital part	4.95
L	Middle frontal gyrus, orbital part	5.48
R	Middle frontal gyrus, orbital part	5.93
L	Inferior frontal gyrus, orbital part	4.52
R	Inferior frontal gyrus, orbital part	5.93
L	Gyrus rectus	4.11
R	Gyrus rectus	4.34
285 ms - Arousal		
L	Superior frontal gyrus, orbital part	7.90
R	Superior frontal gyrus, orbital part	7.74
L	Middle frontal gyrus, orbital part	5.98
R	Middle frontal gyrus, orbital part	7.49
L	Inferior frontal gyrus, orbital part	7.90
R	Inferior frontal gyrus, orbital part	8.54
L	Gyrus rectus	9.11
R	Gyrus rectus	8.66
L	Anterior cingulate gyrus	6.79
R	Anterior cingulate gyrus	5.86
R	Inferior occipital gyrus	7.65
L	Fusiform gyrus	7.51
R	Fusiform gyrus	7.03
L	Temporal pole: superior temporal gyrus	7.74
R	Temporal pole: superior temporal gyrus	7.60
L	Temporal pole: middle temporal gyrus	5.87
R	Temporal pole: middle temporal gyrus	4.72
L	Inferior temporal gyrus	5.24
R	Inferior temporal gyrus	5.85
285 ms - Valence		
R	Precentral gyrus	3.96
L	Superior frontal gyrus, orbital part	7.36
R	Middle frontal gyrus	4.20
L	Middle frontal gyrus, orbital part	7.36
R	Inferior frontal gyrus, triangular part	3.91
L	Inferior frontal gyrus, orbital part	8.61
R	Inferior frontal gyrus, orbital part	3.91
L	Gyrus rectus	3.72
R	Parahippocampal gyrus	4.99
L	Lingual gyrus	5.42
R	Lingual gyrus	6.11
L	Fusiform gyrus	6.59

Anatomic locations		MNE Results
Hemisphere	Tzourio-Mazoyer's ROI	Z scores (max)
R	Fusiform gyrus	6.40
L	Temporal pole: superior temporal gyrus	8.59
L	Middle temporal gyrus	6.83
R	Middle temporal gyrus	6.78
L	Temporal pole: middle temporal gyrus	8.96
L	Inferior temporal gyrus	8.96
R	Inferior temporal gyrus	5.45

SCR data

A Greenhouse-Geisser corrected repeated measures ANOVA was applied to the skin temperature data with hands (left, right) as a within-subject factor. Results did not reveal significant differences in temperature between the two hands of participants, a necessary condition for averaging SCRs recorded on both hands (Ba-M'hamed et al., 1986).

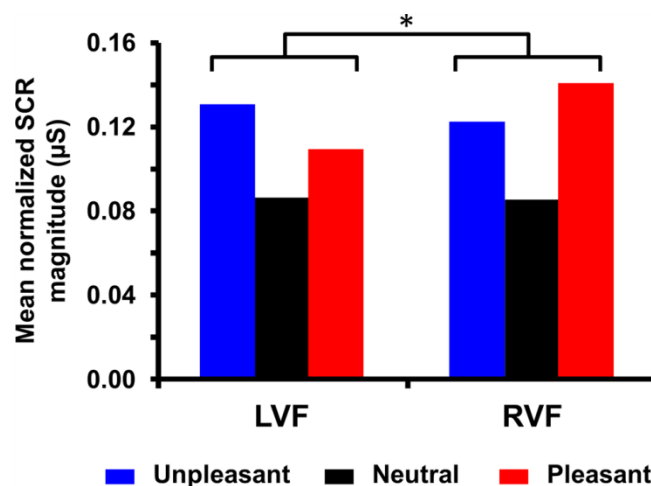


Figure VI.4. Emotional effects on skin conductance response (SCR). Mean normalized SCR magnitude for the left (LVF) and the right visual hemifield (RVF) as a function of emotional conditions (* $p < 0.05$).

Then, the SCR analysis revealed higher magnitude for pleasant and unpleasant than for neutral pictures (quadratic contrast, $F(1,17) = 9.987$, $p = 0.006$), but no significant difference between unpleasant and pleasant pictures was observed (linear contrast, $F(1,15) = 0.019$, $p = 0.892$). Analyses of variance also showed a significant Emotional content \times Visual hemi-field interaction effect: SCR magnitude was higher for unpleasant than for the pleasant pictures presented in the LVF while SCR magnitude was higher for pleasant than for unpleasant pictures presented in the RVF (linear contrast, $F(1,15) = 5.412$, $p = 0.034$; figure VI.4.).

Correlations

Bodily (SCRs) and behavioral (SACS) traces of the cerebral effects evidenced by analyses of variance were looked for by computing Bravais-Pearson's coefficients between the individual values corresponding to these effects. Concerning the arousal effect, the autonomic changes as indexed by SCR amplitude tended to correlate with the performance changes (SACS, $r_{(14)} = 0.46$; $p = 0.070$), and with the changes in the early MEG activity of the frontotemporal components (SF11-TF04 for LVF and SF14-TF06 for RVF; $r_{(14)} = 0.433$; $p = 0.093$). Concerning the differential effect of valence between the LVF and the RVF, the autonomic changes correlated with the cerebral ones (SF11-TF04 for LVF and SF14-TF06 for RVF; $r_{(14)} = -0.533$; $p = 0.033$).

DISCUSSION

In this study, we investigated whether the hemispheric coding of emotion could be expressed at distinct spatiotemporal stages of brain processing during the perception of peripheral visual scenes and lead to a differential impact on the body. To this end, we recorded the MEG activity and the SCR as well as the speed and accuracy of sixteen participants during the categorization of unpleasant, neutral or pleasant scenes, appearing at 12° of eccentricity from a central fixation point either in the LVF or in the RVF. Our results clearly suggest that the emotional arousal processing in the contralateral frontotemporal regions occurred earlier for the LVF condition, but also that emotional responses distributed later in visual areas were stronger for the unpleasant scenes in the LVF and for the pleasant ones in the RVF. Finally, the same emotional effects observed according to the hemisphere which initially handled visual inputs were evidenced on the body.

We observed that emotional-laden stimuli, whatever their valence, induced a better behavioral performance, a higher early processing by the frontotemporal areas contralateral to the visual hemifield stimulated and stronger autonomic responses. All these arousal effects tended to be linked together. Moreover, the reliability of these results was particularly ensured by our *a priori* selection of unpleasant, neutral and pleasant pictures, which was constrained by an extensive set of controls concerning the affective as well as the physical parameters, in such a way that the three stimulus groups only differed according to the emotional content. In this context, the global higher behavioral performance for emotional pictures is in line with numerous studies (e.g. Anderson & Phelps, 2001; See Vuilleumier, 2005 for a review). Moreover, recent behavioral and EEG or MEG studies showed the

persistence of affective processing in peripheral vision (Calvo et al., 2008; Liu & Ioannides, 2010), even at large eccentricities (Rigoulot et al., 2011; Rigoulot et al., 2008) and when emotional stimuli are not attended (Hung et al., 2010) or not consciously perceived (Bayle et al., 2009). In this study, the early arousal activity of frontotemporal regions is in agreement with previous results evidenced in the categorization of emotional faces presented at fixation or parafoveally (See Bayle et al., 2009; Eimer & Holmes, 2007 for a review; Preibisch, Lanfermann et al., 2009; Vuilleumier & Pourtois, 2007). Moreover, we recently described the same arousal impact in the SCR, known to be a robust marker of emotional arousal activation and its somatovisceral impact (Sequeira et al., 2009), during the passive viewing in central vision of the same picture set (D'Hondt et al., 2010).

Our findings confirmed that early affective processing can occur from the coarse impression of visual stimuli regardless of the part of the visual field stimulated (Calvo et al., 2008). This is consistent with the assumption that the coarse-to-fine functioning is dominant in the visual system (Peyrin et al., 2010). This strategy would benefit the early assessment of the biological value of a stimulus in order to provide a rapid response to information of high adaptive significance. This also agrees with the idea that vision is biased toward the emotional salience (Lang et al., 1990; Vuilleumier, 2005), which can modulate visual attention and awareness before the full-fledged processing of stimuli (Anderson, 2005), through rapid interactions between the visual cortices and the affective anterior network (Rudrauf et al., 2008). In particular, source reconstructions data indicated strong responses to emotional arousal early in the orbitofrontal cortex (OFC), recently hypothesized to generate fast predictions from the coarse, low-spatial-frequency (LSF), representation of the visual scenes, in order to further facilitate recognition through top-down modulations in VVS (Bar et al., 2006). Furthermore, convergent data suggest that these predictions from magnocellular-LSF inputs (Kveraga, Boshyan, et al., 2007) incorporate a representation of the affective impact of those visual stimuli in the past (Barrett & Bar, 2009).

Taken together, results of the study showed that lateralization of cortical emotional processing result in multilevel impact during the perception of visual scenes. Convergent evidence suggests that the early processing of arousal predominantly involves the RH: the temporal component affected by arousal in LVF peaked earlier (180 ms) than the one (190 ms) in the RVF, in which arousal impact also persisted later (285 ms). At this latency, source reconstruction of this effect indicated the involvement of a large set of bilateral frontotemporal regions, suggesting that in the RVF condition, arousal information may be quickly transmitted to the right hemisphere (see Nowicka et al., 1996). Interestingly, in our previous

study in central vision mentioned above (D'Hondt et al., 2010), arousal impact on the SCR was correlated to the same one observed along the right VVS, at the same early latency evidenced here for the LVF. Moreover, the RH dominance in visual processing under degraded visual condition may particularly benefit to quickly react to potential threats whatever the visual hemifield stimulated possibly because of its high ability in coarse-to-fine strategy (Blanca & Lopez-Montiel, 2009; Hellige, 1996; Peyrin et al., 2005). In line with this, participants performed better for unpleasant than pleasant pictures, which induced faster responses. This has been already described as a "negativity bias", according to which, at equally arousing level, negative stimuli can lead to more intense reactions (Cacioppo & Gardner, 1999; Fox et al., 2000; Fox et al., 2002; Hansen & Hansen, 1988; Öhman et al., 2001), even at large eccentricities in PV (Rigoulot et al., 2011).

Given that anterior affective structures regulate further emotional responses (Rudrauf et al., 2009) as top-down modulations of sensory cortices to capture attention (Vuilleumier, 2005) or autonomic changes (Critchley, 2009; Sequeira et al., 2009), such spatiotemporal modulations in frontotemporal responses have certainly influenced the subsequent processing of emotional pictures according to the visual hemifield stimulated, at the origin of the preferential processing of unpleasant and pleasant pictures in LVF and RVF respectively. Indeed, we showed that the first valence effect was observed at 230 ms in the right visual cortices in the LVF and was in favor of negative valence. Later (285 ms), similar responses for the LVF were observed in the left temporoparietal junction (285 ms), known to emphasize local information (Peyrin et al., 2003) and to be involved in the processing of negative morally-laden stimuli (Cope, Schaich Borg et al., 2010) and more generally in social reasoning (Carmichael, 2004). This confirms that visual abilities of RH may allow a privileged processing of unpleasant scenes from the crude visual inputs which guide subsequent detailed (HFS) analysis. Conversely, at the same latency in the RVF, higher responses to pleasant scenes were observed in the right frontocentral component, but reconstruction analyses located distributed sources bilaterally in the affective anterior network and the VVS, as well as in the right parahippocampal gyrus, previously shown to be involved in the processing of visual-spatial information (Sommer, Rose et al., 2005) and intense emotional pictures (Surguladze, Russell et al., 2006) and precentral gyri, found to be related to affective empathy (Hooker, Verosky et al., 2010). In agreement with a RH dominance of the processing of LSF information, the crude inputs conveyed to the para-hippocampal gyrus by the magnocellular signals would contribute to extract the context of the scene (Bar, 2004; Bar & Aminoff, 2003; Torralba & Oliva, 2003). It is interesting to note that the latest emotional

effect observed for the LVF, in favor of unpleasant pictures, was located in a region specialized in the processing of HSF information, while the latest one observed for the RVF, to the benefit of pleasant pictures, concerned a structure involved in the processing of LSF. Thus, these data suggest that the RH dominance in coarse-to-fine processing of visual inputs (Peyrin et al., 2004; Peyrin et al., 2003; Peyrin et al., 2005) supports the processing of unpleasant pictures, while the coarse-to-fine processing, predominant in the LH (Peyrin et al., 2004; Peyrin et al., 2003; Peyrin et al., 2005), would promote the processing of pleasant events. Interestingly, analyses of SCR magnitude showed that such lateralization of emotional cortical valence persisted at body level, and was significantly correlated to it.

Because the brain modulates the visual strategy used as a function of task demands, the valence asymmetries may reflect that negative stimuli, like threat, and positive ones, such as salient feature relevant to achieve a task, require respectively a coarse-to-fine strategy by the RH and a fine-to-coarse one by the LH (Peyrin et al., 2005). Because RH strategy particularly fits the need to react fast (Davidson & Irwin, 1999), it may contribute to quickly attribute a stronger weight for negative events in the competition for attentional resources and prioritized access to awareness (Vuilleumier, 2005). The LH dominance in the fine-to-coarse, providing a slower but more accurate visual processing, would allow a more detailed exploration of positive stimuli, contributing to the well-being of the organism. In this context, recent results have shown that the brief presentation of a fearful face, compared with a neutral one, enhances sensitivity for the orientation of subsequently presented LSF stimuli, but also diminishes orientation sensitivity for HSF stimuli (Bocanegra & Zeelenberg, 2009). Importantly, this emotional modulation in early vision did not reflect a local change in perceptual processing as it did not vary as a function of the spatial location of the fearful face. Moreover, by testing visual acuity either in space or time, the same authors have proposed that the emotion enhances fast temporal vision at the expense of fine-grained spatial vision, through a trade-off between magno- and parvocellular-type visual channels involving inhibitory interactions (Bocanegra & Zeelenberg, 2011). We believe that the finely detailed perception by LH may be more appropriate to process pleasant stimuli by optimizing the visual representation from highly processed inputs. Interestingly, studies on covert attentional cueing have observed the exact inverse pattern than the one observed for fearful faces by Bocanegra and Zeelenberg: attention to a given location allows a better resolution of the fine details of the visual scene at that location but at the expense of lower resolution at the unattended locations (Carrasco & Yeshurun, 2009). Thus, it may be

interesting to compare impact of pleasant and unpleasant stimuli on spatiotemporal acuity of visual perception.

Finally, it is traditionally supposed that a rapid phylogenetically ancient pathway allows the non-conscious perception of emotion via the superior colliculus and the pulvinar nucleus of the thalamus which provides fast and putatively automatic access to the amygdala (Tamietto & de Gelder, 2010). The proposed roles for the right and the left amygdala in the rapid detection and the evaluation of emotional stimuli respectively (Gläscher & Adolphs, 2003; Markowitsch, 1998), are also in agreement with the observed results. However, because it remains unclear if neuromagnetic signals from deep regions could be localized by MEG yet (Pessoa, 2010a), we did not focus our analyses strategy to estimate activity of subcortical regions. Nevertheless, Pessoa and Adolphs (2010) recently pointed out the role of cortical networks in the evaluation of the biological significance of affective visual stimuli, suggesting that the role of the amygdala concerns essentially the allocation of processing resources to salient visual stimuli in a given context through its large network of connectivity, including visual cortices (Amaral et al., 2003) and PFC in particular (Davidson & Irwin, 1999). Moreover, these authors propose that the need for a fast subcortical route is actually controversial, as for example, many visual properties can be processed very rapidly by the initial wave of cortical activity. In this context, the medial parts of OFC, in particular the ventromedial prefrontal cortex (Damasio, 1994), participate to the representation of elementary positive and negative emotional states from bodily information, while the lateral parts of OFC integrate these bodily emotional responses with the highly processed perceptual inputs, with a significant contribution of the TP (Olson et al., 2007). Interestingly, Barrett & Bar (2009) proposed that such brain-body integration relies on a magnocellular advantage: The LSF visual information about an object reach the medial OFC before the HSF visual information arrive to the lateral OFC through the parvocellular system. The initial affective prediction based on body signals may be optimized in right prefrontal areas and have a strong weight in the perceptual processing. Besides, this bodily-based prediction could be supplanted by a more contextually-based affective prediction dominating in left PFC, allowing a better semantic evaluation and a deeper processing of positive pictures.

To summarize, combining behavioral, MEG and autonomic measures, we characterized the spatiotemporal neural correlates of the processing of affective value in PV. Our results revealed that emotions are quickly distinguished from neutral events but also that unpleasant and pleasant ones are differently coded between the two hemispheres. We argued that this relies on the differential abilities of the two cerebral hemispheres to deal with visual

inputs, providing an integrative framework which confers the possibility to the "right hemisphere" and the "valence" hypotheses to co-exist but also sheds new lights on the brain-body impact of the affective value crucial for cognitive and behavioral adjustment during visual exploration.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was supported by grants from the Ministère de la Recherche, France (F.D.), the Rotary Foundation (F.D.), the Programme International de Collaboration Scientifique (PICS) of CNRS (group grant) and the Centre International de Lille 1 (CIL, H.S.), the Fonds de la Recherche en Santé du Québec (FRSQ, group grant), the Canada Research Chair Program (CRCP, M.L., F.L.), the Canadian Institutes of Health Research (CIHR, M.L., F.L.), and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSRECC, M.L.). Cartool software was programmed by Denis Brunet of the Functional Brain Mapping Laboratory, Geneva, Switzerland, and is supported by the Center for Biomedical Imaging (CIBM) of Geneva and Lausanne.



CHAPITRE VII

Peripherally emotional saliency and attentional capture: MEG and behavioral correlates.

Short title: Attentional capture by peripheral emotional scenes¹²

Fabien D'Hondt^{1,2}, Maryse Lassonde^{3,5}, Olivier Collignon^{3,5}, Franco Lepore^{3,5},
Jacques Honoré^{1,2,6} and Henrique Sequeira^{1,2,4}

¹ Univ Lille Nord de France, F-59000 Lille, France

² UDSL, Neurosciences Fonctionnelles et Pathologies, EA4559, F-59000 Lille, France

³ Univ de Montréal, CERNEC, Montreal, QC, Canada H3C 3J7

⁴ USTL, Neurosciences, F-59650 Villeneuve d'Ascq, France

⁵ CHU Sainte-Justine, Centre de Recherche, Montreal, QC, Canada H3T 1C5

⁶ CNRS, France.

ABSTRACT

In the current study, we sought to investigate the cerebral and behavioral impacts of the peripherally emotional saliency, into the subsequent processing of foveal information. To this purpose, we recorded whole head magnetoencephalogram (MEG) data while twelve participants performed a task in which they had to judge of the orientation of an arrow presented at fixation in foveal vision, each time preceded by peripheral prime pairs. These prime pairs were constituted by two pictures from the international affective pictures system (IAPS), one emotional (pleasant or unpleasant) in one peripheral hemifield, one neutral in the other. Although the location of the emotional scene was not associated with a higher

¹² Article soumis à une revue scientifique, impliquant d'éventuelles modifications ultérieures du texte.

probability for one of the responses, participants were faster at judging the orientation of the arrow if the response to give was congruent to the location of the previous peripherally emotional scene. This emotional bias was associated with a greater early activity, first, in the left fronto-central and then in the right occipital components. The equivalent MEG contrasts computed on source reconstruction results indicated higher activity in the left rostral orbitofrontal cortex (OFC) and in the right occipital cortex respectively. Consistently with the hypothesis that OFC generates affectively colored predictions about the gist of the stimuli to facilitate visual recognition, our results suggest that prior information about the location of peripherally emotional salience modify transiently our perceptual abilities in the center of the visual field, which shed new lights on cerebral and behavioral correlates of the emotional coding of visual space.

Keywords: emotion, magneto-encephalography, peripheral vision, attention, behavior.

INTRODUCTION

Unexpected events with a particular affective value can be detected more readily than neutral ones in our visual environment, even before full-fledged processing of the stimuli (Anderson, 2005), and at least to some extent, independently of the current attentional goals (Vuilleumier, 2005). Because the primary aim of the brain remains to support the body, it has the ability to change the current course of action to respond to potentially advantageous or threatening stimuli (Corbetta et al., 2008). In this context, recent behavioral and neurophysiological studies have shown that emotional stimuli did not require foveal capture, where a finely detailed analysis of visual signals can take place, to be preferentially processed (Calvo et al., 2008; D'Hondt et al., submitted; Liu & Ioannides, 2010). This benefit is preserved at large visual eccentricities (Rigoulot et al., 2011; Rigoulot et al., 2008), even when the stimuli are unexpected (Hung et al., 2010) or not consciously perceived (Bayle et al., 2009). Therefore, a capacity has certainly evolved to amplify affective visual signals without eye fixations, in such a way that they are preferentially processed even in low visual acuity conditions, typical of peripheral vision.

Indeed, besides the well-known limited sensory processing capacity, one major constraint for the visual system to detect relevant information for its well-being and its survival relies on the properties of the retina, which presents different density and proportion of rod and cone cells (See Bullier, 2001; Dacey & Petersen, 1992; Livingstone &

Hubel, 1987; Schiller et al., 1990; Wandell, 1995): central and peripheral retina, subtending central (CV) and peripheral vision (PV) respectively, present differences in visual acuity in terms of spatiotemporal resolution. Outside the CV, and particularly outside the fovea (covering the central 2° of the visual field), there is a strong drop of visual acuity in terms of spatial resolution, supported by the parvocellular system which conveys the high-spatial-frequency (HSF) visual information conducted to the ventral "what" stream to V1. Conversely, PV has a good temporal visual resolution and appears to be mainly related to the magnocellular system (e.g. Baizer et al., 1991; Lee et al., 1997; Purpura et al., 1988; Stephen et al., 2002). For instance, magnocellular neurons from the lateral geniculate nucleus convey more rapidly low-spatial-frequency (LSF) visual information to V1 and the dorsal "where" stream areas, compared to the high-spatial frequency (HSF) visual information conducted to the ventral 'what' stream to V1 by the parvocellular neurons. To deal with these visual resolution differences between the central and the peripheral parts of the visual field, spatial attention relies on sequential scanning by means of eye movements that bring detected stimuli to the fovea. Spatial attention has been divided in two anatomically and functionally distinct systems which may interact during visual perception: a dorsal fronto-parietal network involved in endogenous spatial attention, and a ventral fronto-parietal network, thought to be the source of an exogenous spatial orientation toward unattended but behaviorally relevant stimuli (Corbetta et al., 2008; Corbetta & Shulman, 2002; Shulman, Pope et al., 2010).

Among the multiple top-down influences that modulate visual attention and awareness, emotion-related processing plays an important role, certainly through rapid interactions between the visual ventral stream and the affective anterior network, including mainly the amygdala, temporal pole, and orbitofrontal cortex (OFC; Barrett & Bar, 2009; Pessoa & Adolphs, 2010; Rudrauf et al., 2008). In particular, numerous studies using dot-probe tasks have suggested an exogenous spatial orienting of attention towards parafoveal emotional stimuli: Human individuals are quicker and/or more accurate at judging the orientation of probes replacing the location of briefly presented emotional stimuli rather than neutral ones (Armony & Dolan, 2002; Bradley, Mogg, Millar, et al., 1997; Brosch et al., 2008; Fox, Russo et al., 2001b; Fox et al., 2002; Frewen et al., 2008; MacLeod, Mathews, & Tata, 1986b; Pourtois et al., 2004; Santesso et al., 2008; Yiend & Mathews, 2001a). Even if attentional biases towards emotion were frequently associated to the detection of threatening events, there is now evidence that the arousal level of emotional stimuli modulates the allocation of spatial attention independently of the valence of these stimuli (Vogt et al.,

2008). Event-related potentials (ERP) studies have shown an enhanced early activity in visual cortices (as indexed by P1 component) in responses to the parafoveal targets succeeding to brief parafoveal fearful (Pourtois et al., 2004), angry (Santesso et al., 2008) or baby (Brosch et al., 2008) faces at the same location (emotionally congruent condition). Besides, additive effects of emotional content and selective attention have been found for lateralized visual scenes in ERPs evoked over contralateral parieto-occipital regions (Keil, Moratti et al., 2005). These enhanced sensory responses to emotional stimuli provide a plausible substrate for their greater salience in covertly attracting attention in PV. This boosting can generate a more robust and sustained representation of emotional stimuli within the sensory pathways, yielding a stronger weight in the competition for attentional resources and prioritized access to awareness (Pessoa, 2010b; Vuilleumier, 2005).

In fact, there is accumulating evidence that during visual perception, the brain quickly makes an initial prediction about the "gist" of the scene or object to which visual sensations refer (Bar, 2003; Bar et al., 2006; Schyns & Oliva, 1994), that could be affectively colored (Barrett & Bar, 2009). In particular, it is supposed that the orbitofrontal cortex (OFC) generates predictions about the most probable interpretations of the visual stimuli, based on a fast coarse representation from low spatial frequency (LSF) conveyed by magnocellular channels during the parallel extraction of the different visual features, which are then integrated to the bottom-up stream of analysis along the ventral visual pathway to facilitate recognition (Bar, 2003; Bar et al., 2006; Kveraga, Boshyan, et al., 2007; Kveraga, Ghuman, et al., 2007). Moreover, recent studies suggest that emotional facilitation of visual perception could be based on a crude representation of stimuli extracted from the processing of LSF information (Bocanegra & Zeelenberg, 2009, 2011; Phelps et al., 2006; Pourtois, Dan, et al., 2005). In this context, Barrett & Bar (2009) propose that the medial parts of OFC, in particular the ventromedial prefrontal cortex (Damasio, 1994), participate to the representation of elementary emotional states from bodily information, while the lateral parts of OFC integrate these bodily emotional responses with the highly processed perceptual inputs, with a significant contribution of the TP (Olson et al., 2007). According to these authors, a magnocellular advantage by which the LSF visual information about an object reach the medial OFC before the HSF visual information arrive to the lateral OFC through the parvocellular system, may allow autonomic, hormonal or muscular changes in the body, to be incorporated early into the multimodal representation of the world, and would also explain how the brain processes affective value of objects and faces when they are unattended or presented outside of visual awareness.

Because of the privileged association between PV and the magnocellular system, affective predictions elicited by OFC are likely to influence where attending to and may contribute to the preferential orienting towards emotional stimuli when occurring in PV, even if attention is focused on the center of the visual field. First, the early and stimulus-specific OFC response has been related to attentional allocation, certainly through top-down signals enhancing perceptual processing in the sensory cortex (Desimone & Duncan, 1995): these attention signals depend on the particular physical properties of the target image, and sensitizes only the representation of the most likely interpretations of the input rather than generally elevating visual sensitivity (Bar et al., 2006). Second, this idea is supported by studies reporting the involvement of the magnocellular pathway in attention (Cheng, Eysel, & Vidyasagar, 2004; Omtzigt & Hendriks, 2004). Third, early enhanced activity of frontotemporal regions has been observed during the categorization of emotional compared to neutral faces presented at fixation or parafoveally (See Bayle et al., 2009; Eimer & Holmes, 2007 for a review; Preibisch et al., 2009; Vuilleumier & Pourtois, 2007) and more recently using natural scenes presented in PV (D'Hondt et al., submitted). In the latter study, this was associated to stronger autonomic changes and a better performance in visual recognition in terms of speed and accuracy. Finally, recent evidence suggests that emotion could enhance the fast coarse visual processing at the expense of the slower but finer one (Bocanegra & Zeelenberg, 2009, 2011). Consistently with theories of embodied cognition, which suggest that emotional processing of visual stimuli involves perceptual, somatovisceral and motoric re-experiencing of the relevant emotion (Critchley, 2009; Damasio, 2010; Niedenthal, 2007), the affective bodily state induced by peripheral emotional stimuli could thus modify the perception of the visual environment (Barrett & Bar, 2009), leading to selective attentional orienting or—in the absence of overt attention—causes false alarms for related probes (Calvo et al., 2008). Thus, the enhancement by emotion of the fast but coarse visual processing in the periphery could be at the expense of the slower but finely detailed visual analysis in the center of the visual field, and constitute the substrate by which human individuals are able to rapidly change the current course of action to respond to potentially advantageous or threatening stimuli, independently of their current attention goals.

In this study, we therefore aimed to investigate whether peripherally emotional stimulations could transiently interfere with the goal-directed processing of foveal information. In other words, our question was how covert attention to emotional stimuli can interact with overt attention, independently of gaze shift. To address this issue, we used a modified version of the dot-probe task in which we presented pairs of prime pictures during

500 ms, each one containing one emotional (unpleasant or pleasant) and one neutral picture, projected at 12° of eccentricity from a fixation point, either in the left or the right visual field. After a delay varying from 100 to 300 ms following the pair offset, the fixation cross was briefly replaced by an arrow (< or >) and participants had to indicate as fast as possible its orientation ("left" or "right") by pressing one of the two buttons of a response-box, while the whole-head magnetoencephalogram (MEG) data were recorded. During the whole experiment, participants had to fixate the central cross. Although the location of the emotional scene was in any circumstance associated with a greater probability of one of the two responses, we hypothesized that participants would be quicker if the response to give is congruent with the previous location of the emotional scene of the prime pair. According to the affective prediction hypothesis, we postulated that this emotional bias at behavioral level could be associated with an early higher activity in the orbitofrontal regions, involved in the generation of predictions from crude visual inputs, and stronger responses in visual cortices, reflecting top-down signals to enhance sensory processing according to this prediction (bias signals toward the previous location of emotional stimuli). More precisely, emotional cues from periphery could bias the processing of the subsequent foveal target, resulting in an interference between peripheral information with biological relevance and central information with task relevance.

MATERIALS AND METHODS

The study was approved by the ethics committee of the Université de Montréal and carried out in accordance with the Helsinki declaration, at the MEG laboratory of the Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition (CERNEC, Université de Montréal).

Subjects

The twelve healthy students recruited (7 females; mean 26 ± 3 years), were right-handed (Hécaen, 1984), had normal or corrected to normal vision and had never presented neurological or psychiatric disorders. They all provided informed consent and were submitted to psychological tests evaluating anxiety (State-Trait Anxiety Inventory, A and B; Spielberger et al., 1983) and depression (BDI-II, Beck Depression Inventory; Beck, Steer, & Brown, 1996).

Materials

We presented four experimental blocks, each one comprising 200 emotional (100 unpleasant, U, and 100 pleasant, P) and 200 neutral pictures selected in the international affective picture system (IAPS, Lang et al., 2005). Given the differences usually observed between males and females (Bradley, Codispoti, Sabatinelli, et al., 2001), pictures were selected according to gender. We formed 200 balanced "prime" pairs of emotional and neutral images according to 4 conditions: either 50 unpleasant images presented in the left visual field ("U+N"), 50 unpleasant images presented in the right visual field ("N+U"), 50 pleasant images presented in the left visual field ("P+N"), 50 pleasant images presented in the right visual field ("N+P"). The pictures were counterbalanced so that one picture appearing on the left in one trial, appears in "mirror" on the right in a different trial, and *vice versa*. Thus, the various elements of the picture were equidistant from the fixation point (IrfanView Software) when projected in the left or in the right visual field. Unpleasant (U) and Pleasant (P) pictures differed in terms of valence (women: means, U = 2.55, N = 5.10, P = 7.38; men: U = 2.52, N = 4.99, P = 7.40; $p > 0.05$) but were equally arousing, and had higher arousal ratings than N (women: means, U = 5.93, N = 3.00, P = 5.94; men: means, U = 6.11, N = 2.88, P = 6.13; $p > 0.05$); there was no difference in arousal or valence between picture sets shown to men and women ($p > 0.05$). Each set contained the same number of pictures of the same semantic category, and were homogenized (Image J Software) in terms of main physical characteristics: mean luminance, standard deviation of luminance (i.e., contrast index), spatial frequencies and color saturation (red, green, blue). ANOVAs performed on these characteristics did not reveal any difference between unpleasant, neutral, and pleasant scenes shown to men and women ($p > 0.05$). The pictures were further tested for complexity (indexed in terms of the number of bytes) as well as the percentage of pictures covered by face stimuli (Calvo & Lang, 2005) and for spatial frequencies ($p > 0.05$; see Delplanque, N'Diaye et al., 2007). Finally, for each emotional value and physical parameter mentioned above, we computed differences between emotional and neutral pictures from a prime pair and we controlled for any significant difference between "U+N", "N+U", "P+N", and "N+P" conditions ($p > 0.05$). Pictures from each prime pair had a horizontal angular size of 16° and their center was projected at 12° of eccentricity from the central fixation cross (Eprime 1, Psychological Software Tools, Inc.). The target, i.e. the arrow, indicated either the left visual field (LVF; "<"), or the right visual field (RVF; ">") and had an angular size of 2° . Testing was conducted in a dimly lit laboratory, with a computer screen at a viewing distance of 45 cm.

Procedure

The experiment consisted of one practice block of 10 trials, followed by four experimental blocks of 200 trials (total 800 trials) counterbalanced across subjects. i.e. 100 trials with the direction of the arrow indicating the location of a previous emotional image and inversely for the 100 others. Each block contained 50 counterbalanced presentations of each pair condition ("U+N", "N+U", "P+N", and "N+P"). Each trial began with a fixation cross for 200 ms, followed by the simultaneous presentation of the two pictures of a prime pair for 500 ms (figure VII.1). After a random interval (100, 150, 200, 250 or 300 ms) following the offset of the pair, the arrow to detect transiently replaced the central fixation

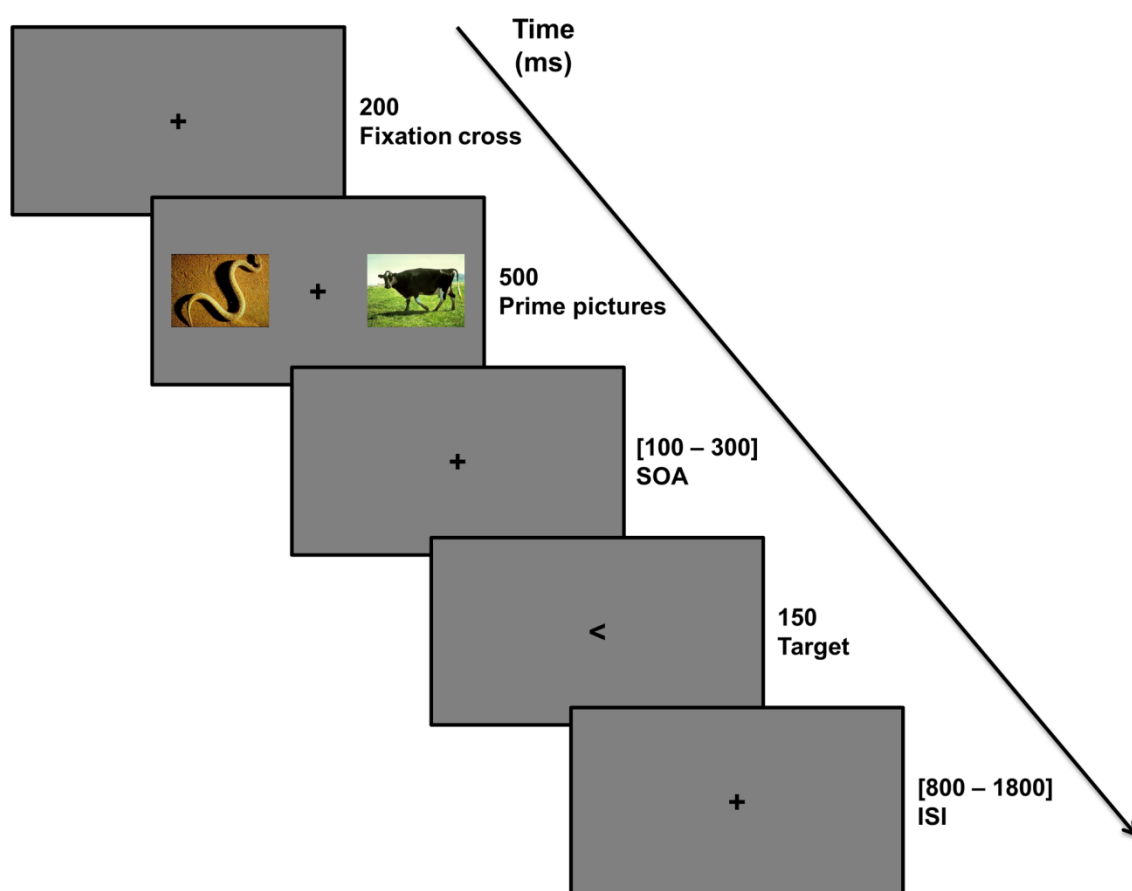


Figure VII.1. Illustration of the experimental protocol in the case of an emotionally congruent trial. A trial begins with the presentation of a fixation cross in the center of the screen for 200 ms. The two images of a pair appear simultaneously (the emotional one, on the left, the other, neutral, on the right) for 500 ms, then cross remains alone at fixation on the screen for a period (SOA, stimulus onset asynchrony, delay between images and the onset of the target) varying randomly for each trial (100, 150, 200, 250 or 300 ms). Then, the target to be detected (arrow) appears. As shown, the trial is considered emotionally congruent when the arrow indicates the previous location of the emotional image. Finally, the fixation cross reappears for an inter-stimulus interval (ISI) between 800 and 1800 ms, so the time between the target and the images ranged from 1 to 2 s.

cross during 150 ms, and indicated either the side of the visual hemifield stimulated by an emotional picture (50 % of emotionally congruent trials) or not (50 % of emotionally incongruent trials). Participants were instructed to keep their gaze in the center of the screen throughout the course of the experiment and to detect as quickly as possible the direction of the arrow by pressing the left button of a response-box if it indicated the LVF ("<") or the right button for the RVF (">"). To avoid any effect of response hand, the hand changed for each block and was counterbalanced from each participant. The factorial design was: 2 (arrow) * 2 (prime pair) * 2 (emotional valence).

Data acquisition

Reaction Times (RT) as well as the percentage of corrects responses (CR) as a measure of accuracy to the 'emotional interference' task were gathered using a two buttons-box controlled by the presentation software. Magnetic fields were measured with a 275-channel whole head magnetometer (CTF MEG 275, CTF Systems) at a sampling rate of 600 Hz. Only 271 MEG sensors were used during the experiment due to technical issues. The head-shape of each participant was digitized with Polhemus (Polhemus Inc., Vermont, USA). Before and after each experimental session, the position of the participant's head relative to the 271 MEG sensors was located using three fiducial coils placed on the nasion and near the left and right ear. Vertical and horizontal electro-oculograms were also recorded (VEOG-HEOG).

Preprocessings

To reduce the influence of outliers, trials with RTs which were more than 3 standard deviations above each participant's mean were excluded (Mogg et al., 2008). All trials for which the MEG sensor position differed by more than 5 mm—indicating head movement—were automatically removed. Third-order gradient noise reduction (computed with CTF software) was applied to MEG signals, which were then baseline-corrected based on mean activity during the 100 ms prior to the onset of targets. Importantly, trials with eye blinks or eye movements, observed between the onset of prime pairs and the end of arrows were excluded from the analysis by visual inspection of VEOG and HEOG traces (DataEditor, CTF Systems). This former control was very important to verify that participants stayed focused on fixation cross during the experiment. Trials were also rejected offline for muscular or electromagnetic artifacts. Remaining trials (97 ± 2 % of the trials across all conditions) were band-pass filtered from 0.1 to 55 Hz. Averaged event-related magnetic

fields (ERFs) were calculated over a period of 500 ms for each condition, each of the 271 MEG sensors, and each participant.

Spatiotemporal analyses on MEG signals

Spatiotemporal Principal Component Analysis (stPCA)

We performed a spatiotemporal principal component analysis (stPCA) on the neuromagnetic data which has proved to be an efficient mean in order to synthesize the spatial and temporal dimensions of electrophysiological recordings (MEG, D'Hondt et al., 2010; See Pourtois et al., 2008 for a review on electroencephalographic data). Two successive PCAs were computed on neuromagnetic signals, providing scores that reflect amplitude of event-related magnetic fields (ERF) at specific localizations (spatial factors, or SFs, extracted during spatial PCA) and specific latencies (temporal factors, or TFs, extracted during temporal PCA) in response to arrows (detailed EEG procedures are reported in Spencer et al., 2001). First, a spatial PCA (sPCA) was performed on MEG sensors (271) as dependent variables whereas time points, "arrow", "prime pair", and "valence" conditions, as well as participants constituted observations (Varimax rotation, SPSS V. 15 software). Each specific spatial configuration of brain activation, i.e. SF, are defined by the highest factor loadings (D'Hondt et al., 2010; Rigoulot et al., 2011; Rigoulot et al., 2008), which correspond to the SF's contribution to the magnetic fields recorded at each sensor., and which distribution can be visualized through topographic maps (Cartool software, Denis Brunet)¹³. sPCA also provides factor scores that reflects the contribution of the SF to the magnetic fields observed for each original waveform, and can be analyzed by regular statistical tests (Pourtois et al., 2008). Second, SF scores are subsequently considered as "virtual" ERF, and their corresponding time series (300 time points, 500 ms duration at 600 Hz sampling rate) are subjected to temporal PCA (tPCA), with emotional conditions, experimental blocks, and participants as observations. tPCA identifies groups of highly correlated points in time and redistributes them into new linear combinations (Varimax rotation, SPSS V. 15) called temporal factors (TFs; Pourtois et al., 2008). The highest factor loadings of each TF extracted indicate specific latencies of SFs activity. Finally, the complete stPCA procedure, results in a set of factor scores, used here to compare the activity of cerebral configurations (i.e., SFs) at specific latencies (i.e., for each TF) in response to each condition.

¹³ <http://brainmapping.unige.ch/Cartool.htm>

Weighted minimum-norm estimation (wMNE)

Cortical current density was estimated for each time point in each condition and participant by mean of a weighed minimum-norm estimation (wMNE) with standard Tikhonov regularization using BrainStorm software, which is documented and freely available for download online under the GNU General Public License (Tadel et al., 2011)¹⁴. For each participant, a noise covariance matrix was computed from the 100 ms baseline before of the stimulus onset, from the trials used to obtain averaged ERFs. Surface head models were computed with an overlapping spheres model (Huang et al., 1999) and source reconstruction was constrained to the cortical mantle of a generic brain model extracted from the standard brain "MNI/Colin27" (Collins et al., 1998) defined by the Montreal Neurological Institute. To obtain a measure of noise normalized dipole strength of the MEG activity, we applied a z-score procedure with a 100 ms baseline before stimulus onset to the source reconstructions obtained for each condition and each participant. Then, for each subject and each time points, differences between emotionally congruent (E+N as prime pair and RVF > as arrow; N+E as prime pair and RVF < as arrow) and incongruent (E+N as prime pair and LVF < as arrow; N+E as prime pair and RVF > as arrow) conditions were calculated by subtracting normalized wMNE results. Resulting contrasts were tested by a one-sample t-test against zero. Differentially greater activation by emotionally congruent relative to emotionally incongruent conditions was defined with a Student t-statistic exceeding an alpha level of 0.01 (Bonferroni correction). Locations of these main differences are reported using Talairach coordinates.

Statistical analyses

A Greenhouse-Geisser corrected repeated measures ANOVAs were applied to individual behavioral (CRs and RTs) and on individual stPCA scores for each SF and TF pair with "arrow" (LVF <; RVF >), "prime pair" (Emotional+Neutral, E+N; Neutral+Emotional; N+E) and "valence" (Unpleasant, pleasant) as within-subject factors. Student's paired t-tests were also computed as *post hoc* analyses ($p < 0.05$; one-tailed).

Correlations

Behavioral tracks of the cerebral effects evidenced by ANOVAs were looked for by computing Spearman's ranks coefficients between the individual values corresponding to these effects.

¹⁴ <http://neuroimage.usc.edu/brainstorm>

RESULTS

Behavioral data

The performance in the task was very high ($98\% \pm 1$) and analyses of variance with a Greenhouse-Geisser correction did not reveal any significant difference on mean CRs between experimental conditions ($p > 0.05$). Thus, following analyses of variance were conducted on the RTs of correct responses. They revealed a significant interaction effect between "arrow" and "prime pair" conditions ($F(1, 11) = 6.827$; $p = 0.024$; $\eta_p^2 = 0.38$), indicating faster RTs for the left arrow preceded by a left emotional picture than a neutral one (E+N and LVF < vs N+E and LVF >; $t(11) = -2.424$; $p < 0.05$; $r^2 = 0.37$) and faster RTs for the right arrow preceded by a right emotional picture than a neutral one (N+E and RVF > vs E+N and RVF >; $t(11) = -2.069$; $p < 0.05$; $r^2 = 0.30$; table VII.1, figure VII.2). RTs were significantly faster in emotionally congruent condition (E+N and LVF <; N+E and RVF >) than in emotionally incongruent condition (N+E and LVF <; E+N and RVF >; $t(11) = -2.613$; $p < 0.05$; $r^2 = 0.40$).

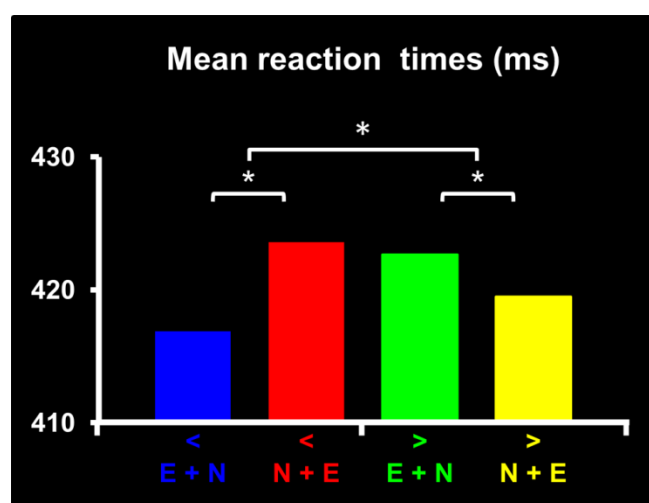


Figure VII.2. Mean reaction times of the participants to judge of the orientation of the left arrow, when preceded by emotional-neutral (blue) or neutral-emotional pairs (red), and to judge the orientation of the right arrow, when preceded by emotional-neutral (green) or neutral-emotional pairs (yellow; $n = 12$).

Table VI.1. Behavioral results (mean RTs \pm SD, in ms) in the task.

Visual field	Valence	Arrow	
		Left <	Right >
Emotional - Neutral	Unpleasant	414 (\pm 66)	423 (\pm 80)
	Pleasant	419 (\pm 75)	423 (\pm 83)
Neutral - Emotional	Unpleasant	424 (\pm 79)	420 (\pm 78)
	Pleasant	424 (\pm 76)	419 (\pm 83)

MEG data

stPCA

sPCA applied to the 271 MEG sensors yielded 18 SFs that described 96.74% of the spatial variance in the data set. tPCA was then used to synthesize temporal dimensions of the data set from 300 time points to 16 TFs, which accounted for 97.03% of the variance. Only SFs and TFs factors whose loadings (the correlation between the factor and the original variables) reached the 0.7 criterion for at least one original variable (sensors for sPCA, and time points for tPCA) were kept for further analyses (see Delplanque et al., 2006). Such criterion allows retaining twelve SFs (accounting for 93.08% of the variance) and nine TFs (accounting for 91.86% of the variance). TF02 (15.68% of the temporal variance, related to the auto-correlation of the data) and TF08 (1.88%, not associated to event-related components) were excluded from further analyses (See Delplanque et al., 2006).

Then, the 2 (arrow) * 2 (prime pair) * 2 (valence) ANOVA with a Greenhouse-Geisser correction revealed significant effects at two latencies. At 135 ms (indicated by the maximum factor loadings for TF07, which accounts for 2.76 % of the temporal variance), there was a significant interaction effect between "arrow" and "prime pair" condition [$F(1, 11) = 5.888$, $p = 0.034$; $r^2 = 0.35$; figure VII.3. (A)] in the left frontocentral component [indicated by the maximum factor loadings for SF01, which accounts for 34.40 % of the spatial variance; figure VII.3. (B)], without any influence by other factor ($P > 0.05$): scores were significantly more positive in emotionally congruent condition (E+N and LVF <; N+E and RVF >) than in emotionally incongruent condition [N+E and LVF <; E+N and RVF >; $t(11) = 2.426$; $p < 0.05$; $r^2 = 0.37$; figure VII.3. (V)]. At 187 ms (indicated by the maximum factor loading for TF04, which accounts for 9.51 % of the temporal variance; figure VII.3 (A)), the interaction effect between "visual field" and "arrow" tended to be significant in the right occipital component [indicated by the maximum factor loadings for SF11, which accounts for 1.62 % of the spatial variance; $F(1, 11) = 3.760$, $p = 0.078$; $\eta_p^2 = 0.25$; figure

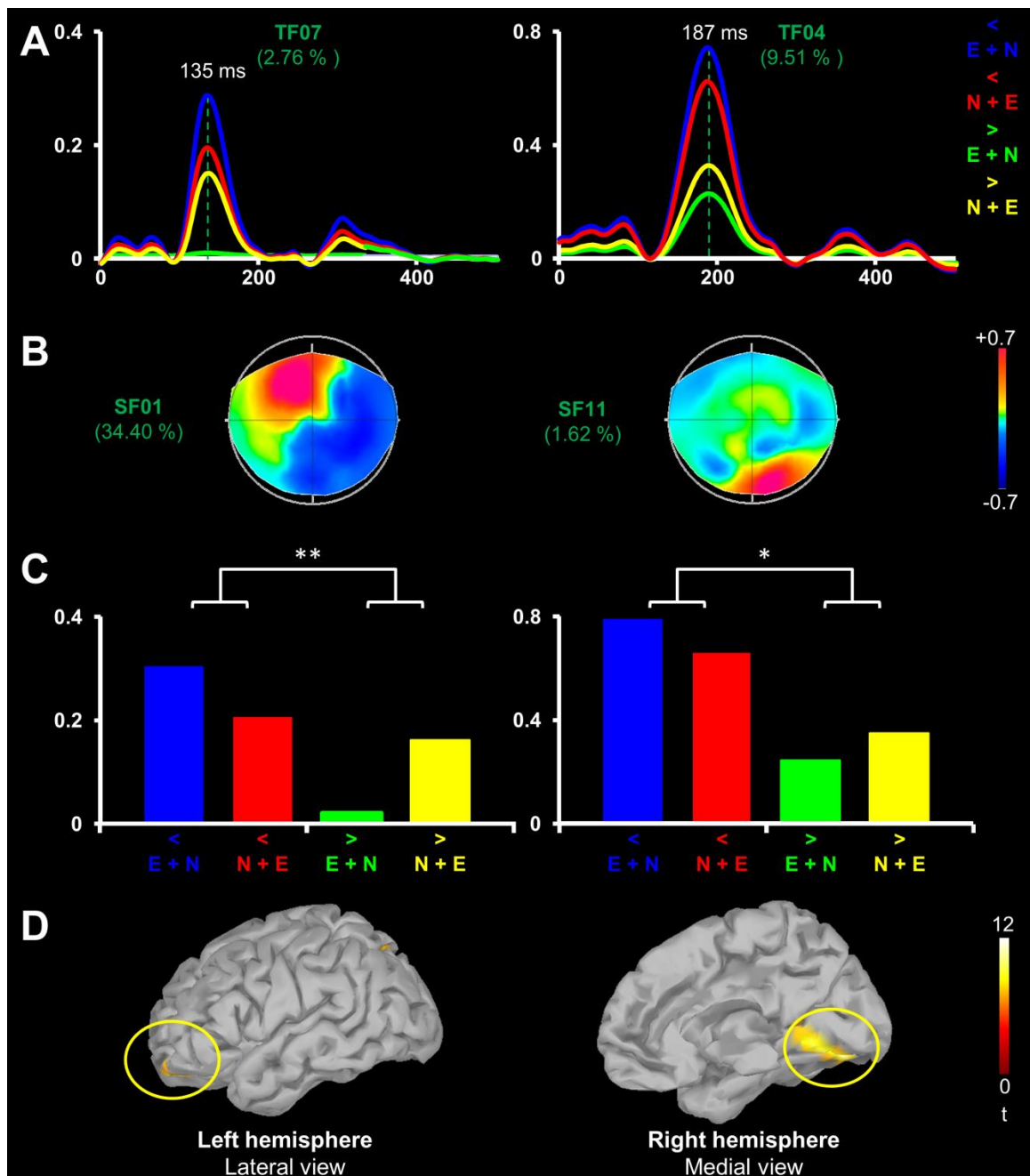


Figure VII.3. Emotional bias effects on MEG data. (A) Left panel, representation of mean TF07 (135 ms) scores for the left frontocentral component (SF01) multiplied by temporal loadings of TF07, and right panel, representation of the mean scores of TF04 (187 ms) for the right occipital component (SF11) multiplied by temporal loadings of TF04, of as a function of experimental conditions (the corresponding percentage of variance accounted by each TF is specified). Green bars indicate the latency (revealed by the maximum factor loading of the specified TF) for which a significant interaction effect between "prime pair" and "arrow" was observed. Y axis is unitless. (B) Topographic maps of the factor loadings for SF01 (left panel) and SF11 (right panel; the corresponding percentage of variance accounted by each SF is specified). (C) left panel, mean factor scores of TF07 for SF01, right panel, mean factor scores of TF04 for SF11, for the left arrow, when preceded by emotional-neutral (blue) or neutral-emotional pairs (red), and for the right arrow, when preceded by emotional-neutral (green) or neutral-emotional pairs (yellow) (** $p < 0.05$; * $p < 0.10$). Y axis is unitless. D, significant differences on MNE results (t-test corrected for multiple comparisons, $p < 0.01$) at 135 and 187 ms for comparison between conditions in which the orientation of the arrow corresponded to the previous location of the emotional image (E+N and LVF "<"; N+E and RVF ">") by the MNE results of conditions in which not (N+E and LVF "<"; E+N and RVF ">").

VII.3. (B)]: scores were significantly more positive in emotionally congruent condition (E+N and LVF <; N+E and RVF >) than in emotionally incongruent condition [N+E and LVF <; E+N and RVF >; $t(11) = 1.939$; $p < 0.05$; $r^2 = 0.27$; figure VII.3. (C)].

wMNE

We looked for the sources of the significant differences revealed by stPCA in neuromagnetic activity. To this end, for each subject and each time points, we subtracted the MNE results of emotionally congruent conditions (E+N and LVF <; N+E and RVF >) by the MNE results of emotionally incongruent conditions (N+E and LVF <; E+N and RVF >). We then applied a z-score procedure with a 100 ms baseline before stimulus onset to obtain a measure of noise normalized dipole strength of the MEG activity. Finally, we computed a one-sample t-test against zero [$n = 12$, $p < 0.01$, Bonferroni correction; figure VII.3. (D)] on the resulting contrasts which revealed significant greater activity for emotionally congruent than emotionally incongruent conditions at 135 ms in the left rostral orbitofrontal cortex (BA11, $x = -20$, $y = 60$, $y = -10$; $t = 7.75$) and at 187 ms in the right medial occipital cortices (BA19, $x = 19$, $y = -65$; $z = -3$; $t = 10.83$).

Correlation

Behavioral tracks of the cerebral effects evidenced by analyses of variance were looked for by computing Spearman's rank coefficients between the individual values corresponding to these effects. This revealed that the interaction effect between "visual field" and "arrow" observed on reaction times was positively correlated to the one observed in the left frontocentral component (SF01) at 135 ms (TF07) ($\rho_{(10)} = 0.678$; $p = 0.015$; figure VII.4).

DISCUSSION

In the current study, we recorded MEG activity in healthy participants who had to judge of the orientation of an arrow appearing at fixation, each time preceded by two pictures simultaneously presented, one emotional in one visual hemifield, and one neutral in the other. Our hypothesis was that peripherally emotional salience could transiently interfere with the subsequent processing of foveal information. In agreement with this, we showed that participants were faster at judging the orientation of the central arrow if it was congruent to the location of the previous peripherally emotional scene. Cortical counterparts of this emotional bias at behavioral level were observed firstly at 135 ms in the left frontocentral

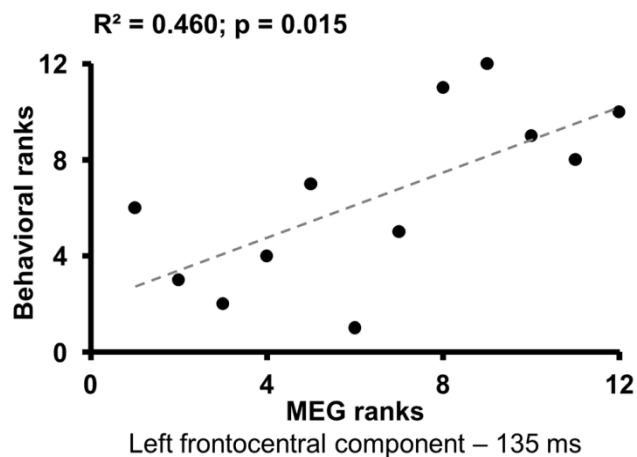


Figure VII.4. Significant rank correlation for interaction effects between "prime pair" and "arrow" for reaction times (y axis) and TF07 scores (135 ms) for the left frontocentral component (SF01; x axis).

component and later at 187 ms in the right occipital component. Student t tests computed on equivalent contrasts for source reconstruction results indicated greater activity in the left rostral orbitofrontal cortex (OFC) and in the right medial occipital cortex respectively.

Given the extensive controls carried on physical and emotional parameters of our pictures selection, interaction effect evidenced between "prime pair" and "arrow" can only rely on the emotional content. Our task was designed in such a way that localization of emotional stimuli in the prime pair was not associated with a higher probability of response. Thus, our results indicate that the preferential processing of affective scenes previously described in peripheral vision (PV; D'Hondt et al., submitted; Rigoulot et al., 2008) occurs even if it is not relevant to the central task, as suggested by studies showing an exogenous spatial orienting towards emotional stimuli (Brosch et al., 2008; Frewen et al., 2008; Pourtois et al., 2004; Vogt et al., 2008). However, our results are the first to evidence that covert attention to emotional stimuli in periphery modulates attentional resources dedicated to a subsequent visual task in central vision. These results also support the idea coming from visuo-spatial domain that the foveal vision system, dominating in the center of the visual field, is dedicated to achieve a careful analysis of visual signals, while PV serves as a warning system favoring particularly salient signals of high adaptive relevance (Mialet, 2000).

The emotional modulation of visual cortex activity observed here occurred later than the one described in the emotional dot-probe tasks (P1 component: 80–130 ms, e.g. Brosch et al., 2008; Pourtois et al., 2004). Nevertheless, a larger N1 (130–190 ms) component for emotionally congruent compared with incongruent trials (targets appearing at the opposite

spatial position of emotion) has also been associated to the spatial validity effect observed in classical studies of covert orienting using simple visual cues, as well as endogenous orienting by instructed strategies (Hillyard & Anllo-Vento, 1998). The time course of the N1 component surprisingly fits this of emotional bias effects evidenced here: it consists of a complex of at least three separate subcomponents that are associated with current flows over frontal (peaking at 140 ms), parietal (150–160 ms), and occipital (170–190) scalp areas (Clark & Hillyard, 1996). Interestingly, some authors argued that spatial attention involves two qualitatively different mechanisms, one for suppression of inputs from unattended locations at an early stage (P1) and another one for enhancement of signals arising from attended locations at a later stage (N1; Hillyard, Vogel, & Luck, 1998; Luck, Hillyard et al., 1994). The greater activity in the visual cortices evidenced in this study is thus likely to reflect an enhancement of visual signals for emotional stimuli, from top-down signals coming from affective anterior regions. Lateralization of such effect in the right hemisphere is also consistent with previous findings suggesting that the early evaluation of the affective significance of emotional stimuli through covert attention mechanisms may depend on a right-hemisphere dominance (Calvo & Avero, 2008).

In this study, the higher activity observed in the left fronto-central component (135 ms) for emotionally congruent conditions (E+N and LVF <; N+E and RVF >) compared to emotionally incongruent conditions (N+E and LVF <; E+N and RVF), was significantly correlated to the same behavioral effect. Thus, the stronger the frontal activity for a specific individual, the faster the behavioral response for emotionally-congruent targets for this person. At this latency, statistical analyses on source results evidenced stronger activity in the left medial part of OFC. This is in line with the affective prediction hypothesis suggesting that the affective state can have a top-down influence in normal object perception (Barrett & Bar, 2009). Neurophysiological changes induced by peripherally emotional salience (D'Hondt et al., submitted), may have been coded within the medial parts of OFC in the early coarse visual representation of the target, and then interferes with executive control in determining behavioral outcome (Pessoa, 2009). In particular, medial parts of OFC has strong reciprocal connections to the lateral parietal areas within the dorsal "where" visual stream, which carries low spatial and fast temporal resolution and provides the basis for spatial localization (Ungerleider & Mishkin, 1982a) and visually guided action (Goodale & Milner, 1992). Thus, these neuroanatomical connections may allow to the physiological and behavioural response to be coordinated with the information about the spatial location of the emotional stimuli (Barrett & Bar, 2009). Thus, the stronger activity observed in the left medial part of OFC for

emotionally congruent conditions appears to support the idea that the internal world of the body may be one element of the "context frame" that facilitates vision (Bar, 2004; Barrett & Bar, 2009).

This is also consistent with the proposed role, based on neuroanatomical and neurofunctional evidence, for the prefrontal cortex in the initiation and maintaining of the selective sensory bias in spatial working memory (Corbetta, Miezin et al., 1993; Kravitz et al., 2011; Posner & Dehaene, 1994) and more precisely, for the rostral orbitofrontal region (BA 11) in the encoding of new information (Frey & Petrides, 2000, 2002). Recently, some authors have confirmed the convergence of information about rewarding and aversive stimuli in OFC (Morrison & Salzman, 2009), as well as its role in the assignment of behavioral significance, and putatively in the prioritization of attentional selection and behavioral control (Diekhof, Falkai, & Gruber, 2011). In this study, the lateralization of the emotional bias in frontal activity may be linked to the frequently observed lateralization of activity related to encoding in the left hemisphere (Tulving, Kapur et al., 1994), most probably due to the fact that human subjects tend to use verbal strategies to organize and to learn a wide variety of stimuli, including nonverbal ones (Frey & Petrides, 2000).

Taken together, these results raise interesting questions about the nature of the emotional impact on the visuo-spatial sketchpad. The human organism is constantly bombarded by environmental stimulation. Because of capacity limits, the brain needs to select stimuli that require in-depth processing from physical features (Desimone & Duncan, 1995; Wolfe & Horowitz, 2004). But does the emotional relevance selected just as color or size? Although designed in the same way that studies showing an automatic spatial orientation bias toward emotional stimuli, our experiment certainly shows a specific facet of emotional salience, other than a coarse-grained affective meaning especially accessible to covert attention (Calvo et al., 2008). Moreover, convergent evidence suggest that endogenous and exogenous spatial covert attention enhance resolution at the attended location to better resolve the fine details of the visual scene at that location, but at the expense of lower resolution at the unattended locations (Carrasco & Yeshurun, 2009; Yeshurun & Carrasco, 1998). These covert attentional effects on spatiotemporal visual resolution did not appear to be adapted to the one evidenced for emotional effects. As previously mentioned, the well-documented facilitation of visual perception by emotional arousal (Vuilleumier, 2005) as well as its impact on the body (D'Hondt et al., 2010) may be based on the fast coarse representation during the parallel extraction of the different visual features (Rudrauf et al., 2008). In a study by Calvo et al (2008), emotional-neutral pairs of visual scenes were

presented peripherally (with their inner edges 5.2° away from fixation) as primes, followed by a centrally presented recognition probe scene, which was either identical in specific content to one of the primes or related in general content and affective valence. Results indicated that, if no foveal fixations on the primes were allowed, the false alarm rate for emotional probes was increased, but also that the specific content of emotional or neutral scenes was not processed in peripheral vision. This is thus in favor of the rapid extraction of a coarse impression of emotional scenes, and more improbably linked to an enhancement of fine visual resolution.

Furthermore, recent behavioral studies observed the exact inverse pattern for emotional effects on spatiotemporal resolution (Bocanegra & Zeelenberg, 2009, 2011) than the one described for covert attentional effects: the brief presentation of a fearful face, compared with a neutral one, enhanced sensitivity for the orientation of subsequently presented LSF stimuli, but also diminished orientation sensitivity for HSF stimuli (Bocanegra & Zeelenberg, 2009). By testing visual acuity either in space or time, the same authors showed that the emotion enhanced fast temporal vision at the expense of fine-grained spatial vision, through a trade-off between magno- and parvocellular-type visual channels involving inhibitory interactions. A gain in temporal resolution could benefit to the perception of features that are potentially important for the detection of threat in the environment, such as motion, depth, and direction (Bocanegra & Zeelenberg, 2011). Interestingly, interchannel interactions have been also associated with attentional cueing effects in texture segmentation and spatiotemporal resolution (Yeshurun & Carrasco, 2000; Yeshurun & Levy, 2003). Finally, the emotional modulation in early vision observed by Bocanegra and Zeelenberg did not reflect a local change in perceptual processing, since it did not vary as a function of the spatial location of the fearful face. Given the privileged association between magno and parvocellular-type of visual processing, and peripheral and central visions respectively, those inhibitory interactions are likely to explain the effects of peripherally emotional salience in foveal vision observed in this study.

To conclude, we showed that when individuals are engaged on a task performed in the center of their visual field, prior information about the location of peripherally emotional saliency modify transiently their performance. This emotional bias in attentional resources dedicated to a simple orientation task in foveal vision suggest that a prediction about the location of potential threat or positive stimuli in the extra-personal space may be generated by the medial orbitofrontal cortex through a coarse representation of visual inputs conveyed

by magnocellular channels, and contributes to the mobilization of cerebral and somatic resources allowing the organism to cope with biologically relevant events.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was supported by grants from the Ministère de la Recherche, France (F.D.), the Rotary Foundation (F.D.), the Programme International de Collaboration Scientifique (PICS) of CNRS (group grant) and the Centre International de Lille 1 (CIL, H.S.), the Fonds de la Recherche en Santé du Québec (FRSQ, group grant), the Canada Research Chair Program (CRCP, M.L., F.L.), the Canadian Institutes of Health Research (CIHR, M.L., F.L.), and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSRECC, M.L.). The authors would like to thank Florence Mustin for her participation in data acquisition. Cartool software was programmed by Denis Brunet of the Functional Brain Mapping Laboratory, Geneva, Switzerland, and is supported by the Center for Biomedical Imaging (CIBM) of Geneva and Lausanne.



CHAPITRE VIII

Emotional salience processing in anxious and mixed anxious-depressed individuals.

*Short title: Emotional salience processing in anxiety*¹⁵

Fabien D'Hondt^{1,2}, Jacques Honoré^{1,2,5}, Alexandre Williot¹,
Mandy Rossignol⁴ and Henrique Sequeira^{1,2,3}

¹ Univ Lille Nord de France, F-59000 Lille, France

² UDSL, Neurosciences Fonctionnelles et Pathologies, EA4559, F-59000 Lille, France

³ USTL, Neurosciences, F-59650 Villeneuve d'Ascq, France

⁴ UCL, Cognitive Neuroscience Unit, B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgium

⁵ CNRS, France.

ABSTRACT

In the present study, we investigated whether emotional bias caused by peripherally emotional salience on the subsequent processing of information in the center of the visual field, recently observed in healthy participants, is modulated by the presence of high levels of anxiety, associated with a depressive tendency or not. To this purpose, we recruited three groups of nine participants each, according to anxiety (trait and state) and depression questionnaires measures: one group of low trait anxious (LTA) individuals, one group of high trait anxious (HTA) individuals and one group of mixed anxious-depressed participants (MAD). All participants had to judge of the orientation of an arrow briefly presented in foveal vision, each time preceded by prime pairs, constituted by two pictures from the international affective pictures system (IAPS), one emotional (pleasant or unpleasant) in one

¹⁵ Article soumis à une revue scientifique, impliquant d'éventuelles modifications ultérieures du texte.

peripheral hemifield, one neutral in the other. Statistical analyses on reaction times revealed an emotional bias and confirmed previous results observed in healthy participants: participants were faster at judging the orientation of the arrow if the response to give was congruent to the location of the previous peripherally emotional scene. Nevertheless, in the left visual field (LVF) condition of exposure, only the HTA group showed a pronounced emotional bias, in agreement with the hyper-activity of the right hemisphere, frequently observed in anxiety. Moreover, this emotional bias in the LVF was reduced according to depressive scores of all participants considered together, and even reversed in MAD individuals who appeared to avoid emotional stimuli from this peripheral hemifield. These results contribute therefore to the understanding of the cognitive mechanisms underlying anxiety associated or not to a depressive tendency at a sub-clinical level. In particular, this study highlights the importance of peripheral visual processing, acting like a warning system for biologically relevant stimuli and that could be a key characteristic to study in the causation and the maintenance of affective disorders.

Keywords: emotion, anxiety, depression, peripheral vision, attention.

INTRODUCTION

Emotional information, because of its high adaptive value, benefits from a preferential attentional processing. Indeed, survival may depend on the ability of individuals to change their conduct to address potentially advantageous or threatening stimuli (Corbetta et al., 2008). One of the most employed paradigm to study attentional bias towards emotional stimuli is certainly the "dot-probe task" (Bar-Haim et al., 2007; Frewen et al., 2008): in this paradigm, participants are usually faster and/or more accurate at judging the orientation of a bar replacing the location of an emotional stimulus, whether pleasant or unpleasant, than a neutral one, briefly and simultaneously presented in each visual hemifield (Armony & Dolan, 2002; Bar-Haim et al., 2007; Bradley, Mogg, Millar, et al., 1997; Brosch et al., 2008; Fox et al., 2001a; Fox et al., 2002; Frewen et al., 2008; MacLeod et al., 1986a; Pourtois et al., 2004; Santesso et al., 2008; Yiend & Mathews, 2001b). However, many questions remain open about the cognitive mechanisms involved in such task (Mogg & Bradley, 1999). Initially, Posner, Cohen, & Rafal (1982) mentioned a mechanism for attentional engagement towards the cue, facilitating the detection of the subsequent target replacing its location (congruent or valid trial). Meanwhile, targets appearing in a non-indexed location (incongruent or invalid) require a disengagement of attention from the

location previously fixed, a shift of attentional focus towards the target and a new engagement of attention (Fox, 2004; Fox et al., 2001a; Koster, Crombez, Verschuere, et al., 2004; Koster et al., 2006).

This succession of processes is thought to be responsible for the lengthening of reaction time when the targets to be detected are invalid, and the mechanism of attentional disengagement may be particularly sensitive to the effects of anxiety (Fox et al., 2002; Salemink et al., 2007), but also depression (Bradley, Mogg, & Lee, 1997). Dot-probe tasks therefore require considering many factors. For example, a long presentation of the prime pairs allows an attentional shift between them and prevents to decide with certainty the stimulus initially fixed. Similarly, a long delay between the presentation of primes and targets allows a shift of attentional focus. Finally, another crucial aspect, but rarely taken into account, is the condition of fixation: in fact, the instructions given to subjects can ask them to keep their attention at the center of the screen and not move their gaze toward the stimuli (so-called covert condition), or allow eye movements (so-called overt condition; Bradley et al., 2000; Broomfield & Turpin, 2005). In covert condition, prime pairs are therefore mainly processed in peripheral vision (PV).

Interestingly, recent emotional studies have emphasized the importance to consider the differences of anatomical and functional properties between peripheral and central parts of the visual field (e.g. Calvo et al., 2008; D'Hondt et al., submitted; Liu & Ioannides, 2010; Rigoulot et al., 2011; Rigoulot et al., 2008). These behavioral and neurophysiological studies showed that emotional stimuli did not require foveal capture, associated with a fine and detailed analysis of visual signals, to benefit from preferential treatment from the early step of information processing. This privileged status is preserved at large visual eccentricities (Bayle et al., 2011; Rigoulot et al., 2011; Rigoulot et al., en préparation; Rigoulot et al., 2008), even when the emotional stimuli are unexpected (Hung et al., 2010) or not consciously perceived (Bayle et al., 2009). These results suggest that the ability to detect biologically relevant information do not crucially depend on visual acuity, and that properties of PV, mainly characterized by a fast processing of coarse visual inputs, can advantageously processed emotional stimuli.

In addition, we recently observed that emotional processing of unexpected information in PV interferes with the performance in a task devoted to foveal vision (D'Hondt, Lassonde et al., in preparation). In this study, we used a modified version of the "dot-probe" task, in which the prime pairs were natural scenes taken from the international affective picture system (IAPS), one emotional projected in one hemifield, whether pleasant

or unpleasant but equally arousing, and one neutral projected in the other. These prime pairs were briefly presented at 12° of eccentricity from a central fixation cross which, quickly after the offset of the primes pairs, was transiently replaced by an arrow indicating either the left visual field (LVF, "<") or the right visual field (RVF, ">"). We showed that, even if the location of the emotional pictures in PV was not associated with a higher probability of one of the responses, participants were faster to judge of the orientation of the central arrow in emotionally congruent conditions of exposure. Therefore, emotional stimuli are preferentially processed in PV, and can modify transiently our representation of the visual environment to guide our behavior towards affective cues, at least to some extent, independently of the current attentional goals. These results also support the idea coming from the visuo-spatial domain that the foveal vision system, dominating in the center of the visual field, is dedicated to achieve a careful analysis of visual signals, while PV serves as a warning system favoring particularly salient signals of high adaptive relevance (Mialet, 2000).

In this context, high-trait anxiety is likely to be associated with a hypervigilance of the peripheral system. Indeed, cognitive theories of anxiety disorders posit that biased attentive processing of threatening information is a function of trait anxiety and a prominent factor in the causation and maintenance of anxiety (e.g. Beck, Emery, & Greenberg, 1985; Eysenck, 1992; Mathews & MacLeod, 1994; Mogg & Bradley, 1998). Anxiety is considered as a normal and transient reaction, associated with the apprehension of future negative events, which may be inappropriate in anxious disorders and generated by an over-activation of cognitive representations of threat in anxiety, acting like a negative filter on the perception of the environment (Mogg & Bradley, 1998, 2003). Numerous evidences support these models by showing enhanced attention to threat in high trait anxious (HTA) compared to low trait anxious (LTA) individuals (for reviews, see Mogg & Bradley, 1998; Williams, Watts et al., 1997). In particular, a recent meta-analysis of 172 studies (including 2263 anxious and 1768 non-anxious participants) using emotional Stroop, "dot-probe", or emotional spatial cueing tasks, found that attentional bias toward threat is absent in low anxious individuals and marked only in anxiety (Bar-Haim et al., 2007). In this framework, anxiety would thus disrupt the balance between two attentional systems and be associated with an increase in the influence of the attentional system directed by external stimuli and a decrease of the influence of the attentional system directed by the goals of the individual (Eysenck et al., 2007).

Moreover, the emotional processing in anxious individuals may differ according to the stimulated hemifield. Indeed, the right hemisphere has frequently been involved in the

hypervigilance to emotional stimuli in anxiety (Fox, 2002; Maxwell et al., 2005; Mogg & Bradley, 2002; Monk et al., 2006; Wright et al., 2003). For example, Monk et al. (2006) have shown that faces expressing anger evoked stronger activations of right frontal regions in adolescents with generalized anxiety. Then, Everhart & Harrison (2000) have shown that individuals with high levels of trait anxiety were more accurate in categorizing negative emotional faces presented in the left visual field compared to low-anxious individuals. Consistently with this, some behavioral data revealed that the effect of emotional facilitation in the "dot-probe" paradigm was dominant in the left visual field (Fox, 2002; Mogg & Bradley, 1999, 2002). Nevertheless, the data are not always convergent and may vary according to the valence of emotion and the sub-type of anxiety considered. For instance, an earlier study has observed a greater number of errors in the right visual field of individuals performing verbal and spatial tasks during periods of high anxiety (Tucker et al., 1978). While the authors argued that the results revealed a hyperactivation of the LH, others suggest rather a deficit of this hemisphere due to a hyperactivation of the RH (Everhart & Harrison, 2000; Silberman & Weingartner, 1986). Besides, using a dot-probe task, Pourtois et al. (2004) observed an attentional orienting toward fearful faces which was restricted to the right visual field, whereas Fox (2002) described an increased processing of fear in the left visual field of individuals with high levels of trait anxiety. Others authors observed a more pronounced bias when threatening faces were presented in the left visual field of individuals with high social anxiety (Mogg & Bradley, 2002) or a more intense activity in the LH, including limbic regions such as the amygdala, when subjects with social phobia processed faces expressing shame or anger, in comparison with happy faces (Stein et al., 2002). In a recent study, Bourne & Vladeanu (2011) examined the relationship between strength of lateralization for the processing the six basic emotions and measures of trait and social anxiety. They showed that participants with high levels of trait anxiety were more strongly lateralized to the right hemisphere for processing facial emotion than participants with high levels of social anxiety, suggesting different neural circuitry for these two measures of anxiety.

One other aspect that may account for the disparity in findings in anxious individuals would be the presence or not of a depressive tendency associated with anxiety. Although anxiety and depression are underpinned by specific physiological characteristics that lead to different patterns of performance (Bruder et al., 1997; Heller & Nitschke, 1998; Keller et al., 2000), the authors have frequently highlighted the comorbidity between these two syndromes (Akiskal, 1990; Barlow & Campbell, 2000; Heller & Nitschke, 1998; Katon & Roy-Byrne, 1991; Mineka et al., 1998). From the observation of this comorbidity, leading to

singular features, is born the concept of anxiety-depression ("Mixed Anxiety-Depression" or MAD; Barlow & Campbell, 2000). Interestingly, some authors have evidenced that the attentional bias towards threatening information in social anxiety disappeared with a depressive comorbidity (Gilboa-Schechtman, Presburger et al., 2005; Grant & Beck, 2006). In fact, the association of depressive tendency to anxiety would moderate the impact of anxiety alone on attention. For example, in a study using an emotional stroop task, the detection of words related to threat or dysphorical affects was slowed in individuals suffering from social anxiety, but not in individuals suffering from dysphoria, alone or associated with social anxiety (Grant & Beck, 2006). Concerning dot-probe paradigm, in which the attentional bias towards emotional stimulus is marked in anxiety, particularly for threatening information (e.g. Mathews & Mackintosh, 1998; Mogg et al., 2008), results are less consistent in depressive disorders (Donaldson et al., 2007; Joormann, 2008; but see Peckham, McHugh, & Otto, 2010). Interestingly, a recent study showed that individuals manifesting both anxious and depressive symptoms appeared to be more responsive to visual changes and especially the emotional ones, without showing specific valence bias (Rossignol et al., 2008). These authors suggested that anxiety mainly influences late decision making processes while the combination of anxiety and depression may interfere with earlier stages of emotional processing (Mikhailova et al., 1996), in the sense of a modified alertness. Finally, the comparison of anxiety alone with anxiety associated to depression should reveal differences of hemispherical patterns between these individuals. Indeed, studies have described a hyperactivity of the right hemisphere, together with a hypoactivity of the left one in individuals with depression (Davidson, 1995; Davidson & Irwin, 1999; Hecht, 2010). It has been suggested, however, that a right anterior hyperactivation in depression may be associated to a right posterior hypoactivation (Heller, 1993). Therefore, the comorbidity of depressive tendency with anxiety may modulate the hemispherical balance, leading to putative differences in emotional processing according to the visual hemifield stimulated between anxious and anxious-depressed individuals.

Thus, in the present study, we aimed to examine the modulation of the attentional bias towards peripheral emotional pictures by anxiety, with or without depressive tendency. To this purpose, we compared the behavioral performance on the "emotional reorientation" task described earlier (D'Hondt, Lassonde, et al., en préparation) of three groups defined by the Spielberger state and trait anxiety inventory (STAI, Spielberger et al., 1983), and the Beck depression inventory (BDI-II; Beck, Steer, & Brown, 1996): low trait anxious (LTA), high trait anxious (HTA) and mixed anxious-depressed (MAD) individuals. While a large majority

of the studies about anxiety mentioned here employed faces, in particular expressing fear or anger, we used emotional pictures from IAPS (Lang et al., 2005) which allowed us to examine the impact of a larger variety of emotional stimuli, defined according to arousal, i.e. the intensity of emotions, and valence, i.e. the level of pleasantness/unpleasantness (Lang et al., 1993). In this framework, we hypothesized that emotional bias may be pronounced in HTA, particularly for the left visual field condition of exposure, while it may be absent or reduced in LTA and MAD individuals.

METHODS

Participants

Twenty-seven students (right-handed, with normal/corrected vision, and without neurological disease) from the faculty of psychology of University of Lille took part in the experiment. They were selected from a sample of 150 students according to their scores on French versions of the Spielberger state and trait anxiety inventory (STAI, Spielberger et al., 1983), and the Beck Depression Inventory-II (BDI-II, Beck, Steer, & Brown, 1996). Participants scoring above than 50 on trait anxiety (STAI-T; median of the scores = 50) were classified as anxious, and the BDI cut-off scores used to define the depressive tendencies were 13 and higher (Beck, Steer et al., 1996). On these bases, we constituted three groups of 9 low trait anxious participants (LTA), 9 high trait anxious participants (HTA), and 9 high anxious participants with depressive tendencies (mixed anxious-depressed or MAD; Group characteristics are reported in Table VIII.1.). All participants were right-handed, between 18 and 23 years of age, with normal/corrected vision, and without neurological disease.

Materials

We presented four experimental blocks, each one comprising 200 emotional (100 unpleasant, U, and 100 pleasant, P) and 200 neutral pictures selected in the international affective picture system (IAPS, Lang et al., 2005). Given the differences usually observed between males and females (Bradley, Codispoti, Sabatinelli, et al., 2001), pictures were selected according to gender. We formed 200 balanced "prime" pairs of emotional and neutral images according to 4 conditions (figure VIII.1. A-D): either 50 unpleasant images presented in the left visual field ("U+N"), 50 unpleasant images presented in the right visual field ("N+U"), 50 pleasant images presented in the left visual field ("P+N"), 50 pleasant images presented in the right visual field ("N+P"). The pictures were counterbalanced so that one picture appearing on the left in one trial, appears in "mirror" on the right in a different

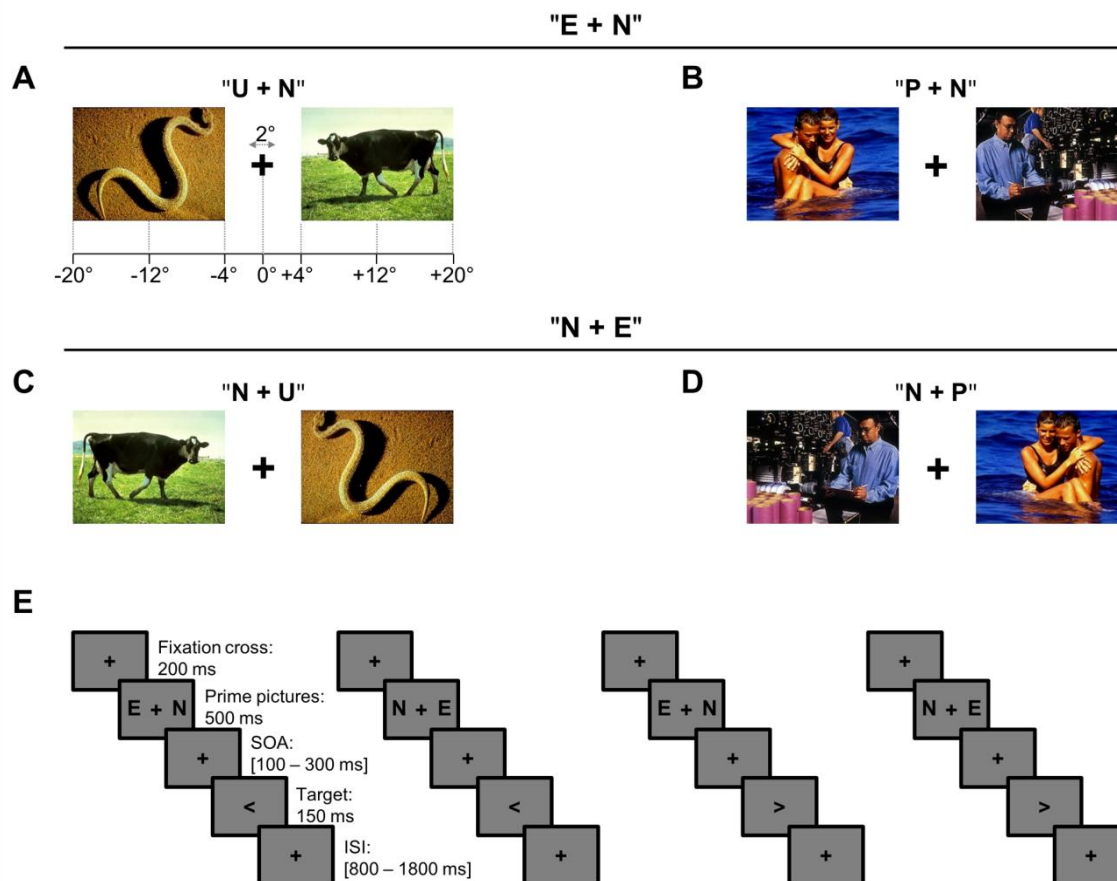


Figure VIII.1. (A-D) Examples of "prime pair" (A-B) Emotional+Neutral (E+N) pairs. (A) Unpleasant-Neutral pair. (B) Pleasant+Neutral (P+N) pair. (C-D) Neutral+Emotional (N+E) pairs. (C) Neutral+Unpleasant (U+N) pair. (D) Neutral+Pleasant (N+P) pair. (E) From the left to the right, illustration of the experimental protocol in the case of an emotionally congruent trial and of an emotionally incongruent trial for the left arrow, and in the case of an emotionally congruent trial and of an emotionally incongruent trial for the right arrow, respectively. A trial begins with the presentation of a fixation cross in the center of the screen for 200 ms. The two pictures of a pair appear simultaneously for 500 ms, then central cross remains alone at fixation on the screen for a period (SOA, stimulus onset asynchrony, delay between images and the onset of the target) varying randomly for each trial (100, 150, 200, 250 or 300 ms). Then, the target to be detected (arrow) briefly appears (150 ms). Finally, the fixation cross reappears for an inter-stimulus interval (ISI) between 800 and 1800 ms, so the time between the target and the images ranged from 1 to 2 s.

trial. Thus, the various elements of the picture were equidistant from the fixation point (IrfanView Software). Unpleasant (U) and Pleasant (P) pictures differed in terms of valence (women: means, $U = 2.55$, $N = 5.10$, $P = 7.38$; men: $U = 2.52$, $N = 4.99$, $P = 7.40$; $P > 0.05$) but were equally arousing, and had higher arousal ratings than N (women: means, $U = 5.93$, $N = 3.00$, $P = 5.94$; men: means, $U = 6.11$, $N = 2.88$, $P = 6.13$; $P > 0.05$); there was no difference in arousal or valence between picture sets shown to men and women ($p > 0.05$). Each set contained the same number of pictures of the same semantic category, and were

homogenized (Image J Software) in terms of main physical characteristics: mean luminance, standard deviation of luminance (i.e., contrast index), spatial frequencies and color saturation (red, green, blue). ANOVAs performed on these characteristics did not reveal any difference between unpleasant, neutral, and pleasant scenes shown to men and women ($p > 0.05$). The pictures were further tested for complexity (indexed in terms of the number of bytes) as well as the percentage of pictures covered by face stimuli (Calvo & Lang, 2005) and for spatial frequencies ($p > 0.05$; see Delplanque et al., 2007). Finally, for each emotional value and physical parameter mentioned above, we computed differences between emotional and neutral pictures from a prime pair and we controlled for any significant difference between "U+N", "N+U", "P+N", and "N+P" conditions ($p > 0.05$). Pictures from each prime pair had a horizontal angular size of 16° and their center was projected at 12° of eccentricity from the central fixation cross (Eprime 1, Psychological Software Tools, Inc.). The target, i.e. the arrow, indicated either the left visual field (LVF; "<"), or the right visual field (RVF; ">") and had an angular size of 2° . Testing was conducted in a dimly lit laboratory, with a computer screen at a viewing distance of 45 cm.

Procedure

The experiment consisted of one practice block of 10 trials, followed by four experimental blocks of 200 trials (total, 800 trials) counterbalanced across subjects. Each block contained 50 counterbalanced presentations of each pair condition ("U+N", "N+U", "P+N", and "N+P"). Each trial began with a fixation cross for 200 ms, followed by the simultaneous presentation of the two pictures of a prime pair for 500 ms (figure 8.1.E.). After a random interval (100, 150, 200, 250 or 300 ms) following the offset of the pair, the arrow to detect transiently replaced the central fixation cross during 150 ms, and indicated either the side of the visual hemifield stimulated by an emotional picture (50 % of emotionally congruent trials) or not (50 % of emotionally incongruent trials). Participants were instructed to keep their gaze in the center of the screen throughout the course of the experiment and to detect as quickly as possible the direction of the arrow by pressing the left button of a response-box if it indicated the LVF ("<") or the right button for the RVF (">"). To avoid any effect of response hand, the hand changed for each block and was counterbalanced from each participant. Reaction Times (RT) as well as the percentage of corrects responses (CR) as a measure of accuracy to the "emotional reorientation" task was gathered using a two buttons-box controlled by the presentation software. The factorial design was: 2 (arrow) * 2 (visual hemifield) * 2 (emotional valence).

Data analyses

To reduce the influence of outliers, trials with RTs which were more than 3 standard deviations above each participant's mean were excluded (Mogg et al., 2008). A Greenhouse-Geisser corrected repeated measures ANOVA was applied to individual behavioral (CRs and RTs) with the arrow (LVF "<", RVF ">"), the visual field (E+N, N+E), and the valence (unpleasant, pleasant) as within-subject factors and the group (LTA, HTA, MAD) as between-subject factor.

Table VIII.1. Psychological characteristics of LTA, HTA and MAD participants.

Participants	LTA (n = 9)	HTA (n = 9)	MAD (n = 9)
Age	20.56 (1.51)	20.56 (1.13)	21.11 (1.76)
Male/Female	2/7	1/8	2/7
Beck Score ^{b,c}	5.33 (3.64)	7.78 (3.56)	17.78 (3.96)
STAI-A	44.11 (2.57)	47.67 (7.47)	47.33 (5.24)
STAI-B ^{a,b}	41.00 (3.16)	54.67 (5.43)	55.89 (5.04)

^a Significant mean differences between LTA and HTA ($p < 0.0001$); ^b Significant mean differences between LTA and MAD ($p < 0.0001$); ^c Significant mean differences between HTA and MAD ($p < 0.0001$).

RESULTS

Psychometrical features

Statistical analysis (Table VIII.1.) confirmed that groups were not significantly different with respect to age ($F(2, 24) = 0.42$; $p = 0.664$; $\eta_p^2 = 0.05$). For the STAIT-T ($F(2, 24) = 28.44$; $p < 0.0001$; $\eta_p^2 = 0.70$), analyses showed that anxiety scores were higher for HTA than LTA ($t(16) = 6.52$; $p < 0.0001$; $r^2 = 0.74$) and for MAD than LTA ($t(16) = 7.51$; $p < 0.0001$; $r^2 = 0.79$), but did not differ between HTA and MAD ($t(16) = -0.49$, $p = 0.627$). For BDI ($F(2, 24) = 28.19$; $p < 0.001$; $\eta_p^2 = 0.70$). Depression scores (BDI-II) were higher for MAD than HTA ($t(16) = 5.63$, $p < 0.0001$; $r^2 = 0.68$), and also for MAD than LTA ($t(16) = 6.94$, $p < 0.0001$; $r^2 = 0.76$), but did not differ between HTA and LTA ($t(16) = 1.44$, $p = 0.169$; $r^2 = 0.12$). Finally, for the STAI-S ($F(2, 24) = 1.16$; $p = 0.331$; $\eta_p^2 = 0.09$), anxiety scores did not differ between the three groups (LTA vs. HTA, $t(16) = -1.35$, $p = 0.207$; $r^2 = 0.11$; LTA vs. MAD, $t(16) = -1.65$, $p = 0.117$; HTA vs. MAD, $t(16) = 0.11$, $p = 0.914$; $r^2 = 0.0008$).

Behavioral data

The performance in the task was very high ($99\% \pm 1$) and analyses of variance with a Greenhouse-Geisser correction did not reveal any significant difference on mean CRs ($p > 0.05$). Thus, following analyses of variance were conducted on the RTs of correct responses (Table VIII.2).

Table VIII.2. Behavioral results (mean RTs \pm SD, in ms) in the task.

LTA		Arrow	
Visual field	Valence	LVF "<"	RVF ">"
Emotional + Neutral	Unpleasant	452 (\pm 37)	447 (\pm 39)
	Pleasant	453 (\pm 49)	447 (\pm 39)
Neutral + Emotional	Unpleasant	452 (\pm 39)	442 (\pm 43)
	Pleasant	457 (\pm 81)	443 (\pm 46)
HTA		Arrow	
Visual field	Valence	LVF "<"	RVF ">"
Emotional + Neutral	Unpleasant	458 (\pm 49)	462 (\pm 49)
	Pleasant	460 (\pm 43)	461 (\pm 49)
Neutral + Emotional	Unpleasant	472 (\pm 50)	457 (\pm 45)
	Pleasant	471 (\pm 51)	457 (\pm 49)
MAD		Arrow	
Visual field	Valence	LVF "<"	RVF ">"
Emotional + Neutral	Unpleasant	468 (\pm 83)	470 (\pm 84)
	Pleasant	461 (\pm 72)	460 (\pm 75)
Neutral + Emotional	Unpleasant	454 (\pm 68)	459 (\pm 77)
	Pleasant	464 (\pm 76)	463 (\pm 87)

Analyses of variance revealed a significant visual field (E+N, N+E) * arrow (LVF <, RVF >) interaction effect ($F(1, 24) = 7.286, p = 0.012; \eta_p^2 = 0.23$), indicating a tendency to faster RTs for the left arrow primed by a left emotional picture rather than a neutral one ($t(26) = -1.35; p = 0.09; r^2 = 0.07$) and significant faster RTs for the right arrow primed by a right emotional picture rather than a neutral one ($t(26) = 2.048; p = 0.025; r^2 = 0.14$). Moreover, analyses of variance also revealed a significant visual field (E+N, N+E) * arrow (LVF <, RVF >) * group (LTA, HTA, MAD) interaction effect ($F(2, 24) = 3.58, p = 0.03; \eta_p^2 = 0.23$). Therefore, to facilitate interpretation of this triple interaction, separate ANOVAs for each arrow condition were carried out on mean RT differences ("emotional bias" computed for each participant; figure VIII.2.) between emotionally incongruent (E+N and RVF >; N+E and RVF <) and congruent (E+N and LVF <; N+E and RVF >) conditions of exposure, with the group as between-subject factors. Thus, a positive or a negative bias

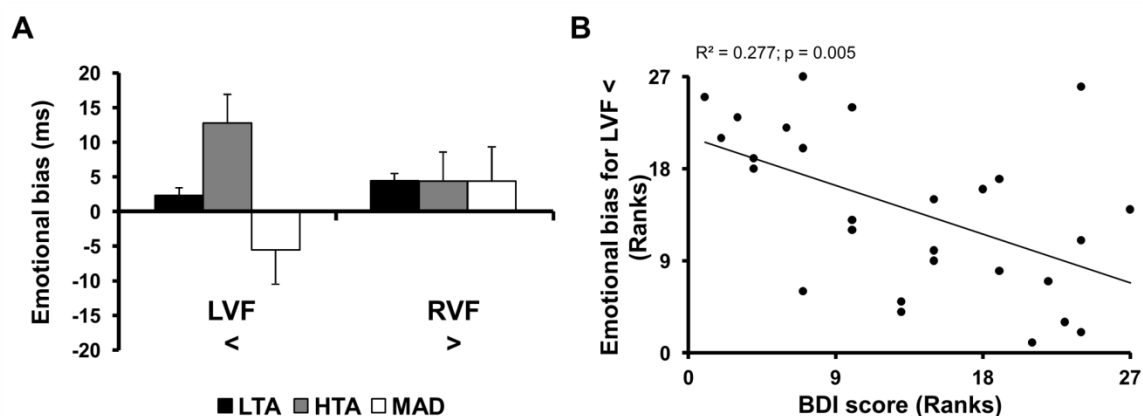


Figure VIII.2. (A) Mean emotional bias scores (in milliseconds) for LVF and RVF arrow condition as a function of group. (B) Significant rank correlation between emotional bias for the LVF "<" condition and BDI score.

score indicated faster or slower RTs respectively, in response to emotionally congruent arrows. These analyses confirmed a significant effect of the group only for the left arrow condition ($F(2,24) = 7.709$, $p = 0.003$, $\eta_p^2 = 0.31$; for the right arrow condition, $F(2, 24) = 0.001$, $p = 0.999$, $\eta_p^2 = 0.0001$). A contrast of the emotional bias scores against a value of zero (one-sample t-tests; 0 = no bias) confirmed that emotional primes had a significant speeding effect on RTs of HTA ($M = +12$ ms, $t(8) = 3.585$, $p = 0.003$; $r^2 = 0.64$), but not LTA ($M = +2$ ms, $t(8) = -0.639$, $p = 0.270$; $r^2 = 0.06$) and revealed a significant slowing effect on RTs of MAD ($M = -6$ ms, $t(8) = -2.13$, $p = 0.033$; $r^2 = 0.39$). Spearman correlations between emotional biases for each arrow condition (LVF <, RVF >) and scores on questionnaire measures (STAIT-T, STAIT-S, BDI-II) showed no significant results for each group considered separately. However, for all participants taken together, emotional bias ranks in the LVF "<" condition correlated negatively with BDI scores ranks ($\rho(25) = -0.53$, $p = 0.005$; figure VIII.2. (B)]. Thus, in all participants, increased depressive tendency was associated with reduced emotional bias in the LVF "<" condition.

DISCUSSION

In the present study, we tested the hypothesis that the emotional bias generated by a peripheral stimulation on the subsequent processing of information in central vision, previously observed in healthy participants (D'Hondt, Lassonde, et al., en préparation), would be modulated as a function of anxiety, and the presence of not of an associated depressive tendency. On the basis of anxiety and depression questionnaire measures, we recruited three groups of nine participants each, the first including low trait anxious (LTA),

the second, high trait anxious (HTA), and the third, mixed anxious-depressed (MAD) individuals. These participants had to judge of the orientation of an arrow, briefly presented at fixation, and preceded by two pictures in the periphery of the visual field, one emotional in one hemifield, one neutral in the other. Statistical analyses on reaction times confirmed previously observed results (D'Hondt, Lasseonde, et al., in preparation): participants were faster at judging the orientation of the arrow if the response to give was congruent to the location of the peripherally emotional scene. Nevertheless, we clearly evidenced a modulation of this emotional bias according to the group of participants for the left visual field (LVF) arrow condition: emotional bias was pronounced for the HTA group whereas we did not observe a significant speeding effect for the LTA group. Moreover, this emotional bias was reversed in the same condition for the MAD group which was slower in the emotionally congruent context. Such impact of the depressive tendency was further confirmed by the observation of a significant negative correlation over all participants between the emotional bias in the LVF arrow condition and the score at the BDI.

Firstly, as we hypothesized, high-trait anxiety appeared to be associated with a hypervigilance of the peripheral system in the LVF. These results are in line with previous observation of an attentional bias towards emotional stimuli, considered as a function of trait anxiety (e.g. Bar-Haim et al., 2007; Mogg & Bradley, 1998; Williams et al., 1997), but also with studies associating this hypervigilance to hyperactivity of the right hemisphere (Fox, 2002; Maxwell et al., 2005; Mogg & Bradley, 2002; Monk et al., 2006; Wright et al., 2003), which induces a more pronounced attentional bias for emotional stimuli in the LVF. The majority of the studies mentioned above used emotional faces as affective stimuli. Our results therefore confirmed that these emotional biases evidenced in anxiety are not linked to the stimulus type (face or scene) but to its emotional content. Moreover, these data also indicate that such hypervigilance in anxiety may be not restricted to threat signals but may rather rely on arousal dimension of emotional stimuli, in agreement with studies showing a hypervigilance for any type of emotional cues in anxiety (see Bar-Haim et al., 2007; Cisler & Koster, 2010). Therefore, this suggests that trait anxiety might imply an inappropriate affective anticipation associated with the occurrence of future negative events as well as the fear of missing a potentially advantageous stimulus.

In our first study using Magnetoencephalography (MEG) associated with the same emotional reorientation task, we observed an early enhanced activity in the right visual cortices during emotionally congruent condition of exposure (D'Hondt, Lasseonde, et al., in preparation). This was consistent with previous findings suggesting that the rapid evaluation

of the affective significance of emotional stimuli through covert attention mechanisms may predominate in the right hemisphere (e.g. Calvo & Avero, 2008; D'Hondt et al., *soumis*). MEG results also revealed an earlier implication of a fronto-central component which activity was positively correlated to the emotional bias evidenced at behavioral level. Source reconstruction results revealed greater activity in the left rostral orbitofrontal cortex (OFC) and lead us to interpret the emotional bias as the result of affective predictions, thought to be generated in orbitofrontal regions from a coarse representation of visual inputs and to occur rapidly thanks to the magnocellular channels (Barrett & Bar, 2009). According to Barrett & Bar (2009), these affective predictions, which guide visual perception through top-down modulations into visual cortices, would explain how the brain processes affective value of objects and faces when they are unattended or presented outside of visual awareness. Consistently, we proposed that in the periphery of the visual field, which is mainly related to the magnocellular system (e.g. Baizer et al., 1991; Lee et al., 1997; Purpura et al., 1988; Stephen et al., 2002), those rapid and coarse affective predictions would be particularly important to detect biologically relevant stimulus and may interact with the fine and detailed analysis in central vision, dominated by parvocellular processing at level of the fovea. This proposal is further supported by recent studies showing that emotion enhanced fast temporal vision at the expense of fine-grained spatial vision, certainly through a trade-off between magno- and parvocellular-type visual channels involving inhibitory interactions (Bocanegra & Zeelenberg, 2009, 2011). Therefore, it may be interesting to record MEG activity in high trait anxious individuals during the emotional reorientation task, in order to determine which cerebral component is affected by trait anxiety. In this context, the observation of an early higher activity in the orbitofrontal cortex for HTA compared to LTA individuals could be linked to a propensity to give more weight to affective predictions in the representation of the visual environment. Such emotional bias might therefore interfere with the fine and detailed visual analysis and explain why, despite the drop of visual activity in the periphery of the visual field, emotional signals are nonetheless enhanced, even if attentional resources are dedicated to the processing of information in the center. A predominant role for the prefrontal regions in anxiety is also in agreement with the attentional control theory (Eysenck et al., 2007), which postulates that increased cortical activity is required in anxiety to inhibit irrelevant information processing and obstructive thoughts. Interestingly, Bishop (2009) also recently proposed that trait anxiety may be linked to impoverished recruitment of prefrontal attentional control mechanisms in order to inhibit distractor processing even when threat-related stimuli are absent.

The second main result of the current study concerned the MAD participants that showed the opposite pattern of performance in the LVF condition of exposure, in comparison to the HTA group: MAD participants were significantly slower at judging the orientation of the left arrow in emotionally congruent context. Thus, the attentional bias towards emotional stimuli associated to anxiety alone appears to be reversed by a depressive comorbidity (Gilboa-Schechtman et al., 2005; Grant & Beck, 2006). In agreement with this, the negative correlation of such bias with BDI scores evidence here clearly suggests that increased depressive tendency was associated with reduced emotional bias (defined by faster responses in emotionally congruent context) in the LVF "<" condition. Thus, these results suggest avoidance for emotional stimuli in the MAD group, as previously observed in anxiety-depression comorbidity for happy faces (Hankin, Gibb et al., 2010). Moreover, it has been recently proposed that emotional avoidance may reduce, for example, the acute impact of imminent threat, but this may come at a price in terms of an elevated risk for psychopathology (Bar-Haim, Holoshitz et al., 2010). In an event-related potentials (ERP) study, Rossignol et al (2008) have recently compared three equivalent groups of participants during a visual oddball task: they had to detect, as quickly as possible, deviant faces among a train of standard neutral faces, which could change either on identity, or on emotion (happy or sad expression). These authors showed that both the HTA and MAD groups produced quicker responses than low trait anxious participants. However, while these effects were correlated with the decisional wave (P3b) for anxious participants, MAD participants showed enhanced early visual processing of deviant stimuli and produced higher amplitude in attentional complex (N2b/P3a), both for identity and emotional trials. In particular, MAD individuals showed a specific enhancement of the P3a for emotional cues, leading the authors to conclude that MAD participants are particularly sensitive to emotional changes. Thus, the emotional slowing effect observed in the left arrow condition for MAD individuals could be associated with a strengthened emotional impact at early steps of visual perception that capture attentional resources and then a specific regulation strategy, certainly avoidance of emotionally arousing stimuli. Furthermore, the depressive comorbidity may explain why some studies have observed that anxious individuals could be sometimes slower to detect targets succeeding to emotional stimuli rather than neutral ones (e.g. Bar-Haim et al., 2005). Again, cerebral recordings such as MEG or ERP during an emotional reorientation task in MAD participants would help to understand the mechanisms underlying the modulation of behavioral patterns associated to anxiety alone, by the depressive comorbidity. In particular, this may help to determine specific hemispherical profile of anxious individuals and the

impact of a depressive comorbidity, which has been associated to a right anterior hyperactivation and a right posterior hypoactivation (Heller, 1993).

To conclude, we showed a pronounced emotional bias on the processing of information in the center of the visual field, induced by unpleasant and pleasant scenes in the left peripheral visual field of high trait anxious individuals, suggesting a hyperactivity of the right hemisphere. Moreover, this emotional bias was reduced by a comorbid depressive tendency and become even reversed in mixed-anxious depressed individuals, who appeared to avoid emotional stimuli. In this context, anxiety could be characterized by an over-implication of predictive-based emotional behaviors, generated from coarse and fast representations of visual signals, and typical of a magnocellular processing which appears to be the dominant mode of functioning in the periphery. Mixed anxious-depressed individuals may be even more sensitive to emotional changes in their left visual environment, but mainly differed from anxious individuals by an avoidance strategy. These results contribute to the understanding of the cognitive mechanisms underlying anxiety associated or not to a depressive tendency at a sub-clinical level. They may also furnish significant insights in the study of affective disorders and have interesting clinical implications. In particular, the study of peripheral stimulations could be useful in attentional re-entrainment employed in cognitive-behavioral therapy (CBT, Cognitive Behavioral Therapy, see Clark & Beck, 2010 for example), which consists in training patients to allocate their attention to different categories of target stimuli in order to defuse the biased attentional processing towards emotional stimuli (e.g. Amir, Beard et al., 2009; Amir, Weber et al., 2008).

ACKNOWLEDGMENTS

This work was supported by grants from the Ministère de la Recherche, France (F.D.), the Rotary Foundation (F.D.), the Programme International de Collaboration Scientifique (PICS) of CNRS (group grant), and the Belgian National Fund for Scientific Research (M.R.).



CHAPITRE IX

Synthèse & perspectives

Dans ce dernier chapitre, nous résumons et discuterons les résultats obtenus lors des quatre études expérimentales. Nous évaluerons aussi les limites mais également les multiples apports méthodologiques et théoriques de ces études. Avant de conclure, et en guise de perspectives dans le domaine de la psychopathologie, nous présenterons brièvement la programmation expérimentale d'une étude en cours menée chez des patients anxieux.

1. RÉSUMÉ DES PRINCIPAUX RÉSULTATS

L'objectif principal de la thèse était de déterminer les bases cérébrales, corporelles et comportementales du codage émotionnel de l'espace visuel, grâce auxquelles l'information affective présente dans l'environnement visuel peut bénéficier d'une sélection perceptive et attentionnelle prioritaire permettant à l'individu de privilégier les éléments saillants.

Dans la première expérimentation, nous avons développé une approche intégrant un marqueur corporel de l'activation émotionnelle, l'activité électrodermale (AED), et un indicateur de la dynamique spatio-temporelle de l'activité cérébrale, la magnétoencéphalographie (MEG). En associant cette approche neurophysiologique à la projection de scènes naturelles au centre du champ visuel, nous avons pu démontrer l'existence d'un lien entre l'impact des stimuli visuels, évalués subjectivement comme plaisants ou déplaisants, sur le traitement cérébral précoce au niveau des cortex occipito-temporaux, et sur le corps (D'Hondt et al., 2010).

Dans une seconde étude, nous avons mis en évidence la persistance de la saillance des scènes émotionnelles par rapport à des scènes neutres en vision périphérique, en employant la même approche intégrée lors d'une tâche de catégorisation émotionnelle (D'Hondt et al., soumis). Bien que les analyses comportementales aient montré une meilleure performance globale pour les images émotionnelles, les résultats MEG suggèrent que le traitement précoce de l'activation émotionnelle dans les régions fronto-temporales controlatérales surviennent plus tôt pour le champ visuel gauche que pour le champ visuel droit; aussi, les effets émotionnels sur les composantes MEG plus tardives étaient en faveur

des scènes déplaisantes et plaisantes, respectivement dans les champs visuels gauche et droit. De plus, grâce à l'analyse de l'AED, nous avons observé au niveau du corps des modulations émotionnelles similaires en fonction de l'hémisphère qui traitait initialement les signaux visuels.

Lors de la troisième étude, nous avons associé la MEG à une procédure comportementale de réorientation émotionnelle qui nous a permis d'identifier un biais émotionnel, induit par des stimulations émotionnelles périphériques, indépendamment de l'hémichamp stimulé, sur le traitement des informations au centre du champ visuel (D'Hondt, Lassonde, et al., en préparation). Pour ce faire, nous avons entrepris l'analyse de la dynamique spatio-temporelle de l'activité cérébrale associée à la réalisation d'un nouveau paradigme consistant à juger de l'orientation d'une flèche centrale précédée par la présentation brève et simultanée de deux images: l'une, émotionnelle, dans un hémichamp; l'autre, neutre, dans l'autre hémichamp visuel périphérique. Tandis que les participants devaient fixer en permanence la croix centrale, nous avons observé qu'ils étaient plus rapides pour détecter le sens de la flèche qui remplaçait brièvement la croix de fixation, dans un contexte émotionnellement congruent, c'est-à-dire lorsque la flèche indiquait la position précédente de la stimulation émotionnelle au sein de la paire d'images périphériques. Les corrélats cérébraux de ce biais incluaient une plus grande activité d'une composante précoce fronto-centrale gauche, effet qui était positivement corrélé au biais comportemental; aussi, une plus grande activité était observée, un peu plus tard, dans les cortex occipitaux droits.

Finalement, au cours de la quatrième et dernière étude, basée sur la même tâche de réorientation émotionnelle, nous avons comparé les performances comportementales d'individus présentant un faible niveau d'anxiété-trait (LTA pour low trait anxious) avec celles d'individus caractérisés par un haut niveau d'anxiété-trait (HTA pour high trait anxious), associé ou non à une tendance dépressive (MAD pour Mixed anxious-depressed; D'Hondt, Williot et al., en préparation). En effet, de nombreuses données suggèrent que le biais attentionnel envers les stimuli émotionnels est fonction de l'anxiété-trait, et pourrait également être modulé par la présence d'une tendance dépressive associée. Nos résultats ont confirmé ceux précédemment observés, à savoir les participants répondaient plus rapidement lorsque la flèche indiquait la position précédente de la stimulation émotionnelle au sein de la paire d'images périphériques. Néanmoins, lorsque la flèche indiquait le champ visuel gauche, le groupe HTA montrait un biais émotionnel significatif contrairement aux individus LTA. De plus, dans la même condition, ce biais émotionnel était réduit en fonction des scores de dépression de l'ensemble des participants, et même inversé chez les individus MAD.

2. DISCUSSION

"The question which now arises is whether an ominous and persistent state of fear can end the life of a man."

Walter Cannon, *Voodoo Death*, 1942¹⁶

2.1. Approche neurosomatique du codage émotionnel

2.1.1. Dimensions émotionnelles et codage hémisphérique

Dimensions émotionnelles

Dans le cadre de ce travail, nous avons souhaité utiliser des scènes naturelles issues de l'IAPS en tant que stimuli émotionnels. D'une part, comme nous l'avons évoqué, l'utilisation de cette banque de données a l'avantage de permettre une sélection selon des mesures normées de l'activation et de la valence émotionnelles. Il est ainsi possible d'employer des images émotionnelles différentes en termes de valence (plaisante ou déplaisante) mais qui ont le même niveau d'activation, afin de les comparer à des images neutres. D'autre part, les scènes naturelles comprennent divers contenus sémantiques permettant d'appréhender de manière écologique la large variété de stimulations émotionnelles auxquelles nous sommes confrontés au quotidien. Enfin, il faut noter que l'ensemble des contrôles des paramètres physiques effectués sur nos sélections d'images garantit que les variations entre les groupes plaisant, neutre et déplaisant, ne concernaient que le contenu affectif et ne différaient pas en termes de luminosité, contraste, complexité, ou en contenu fréquentiel.

Dans ce contexte, l'ensemble de nos études expérimentales concourent à l'idée que l'activation, plutôt que la valence, serait la dimension intervenant initialement dans le codage émotionnel de l'espace visuel. Dans notre première étude (D'Hondt et al., 2010), nous avons observé un effet d'activation émotionnelle précoce (180 ms après la présentation des stimulations émotionnelles) dans les aires occipito-temporales, le long de la voie ventrale, lors de la visualisation passive des scènes naturelles. À des latences équivalentes, nous avons observé un effet d'activation dans les régions fronto-temporales lors de la seconde étude explorant la catégorisation émotionnelle en périphérie du champ visuel (180 ms pour le champ visuel gauche; 190 ms pour le champ visuel droit; D'Hondt et al., soumis). Finalement, dans la tâche de réorientation émotionnelle que nous avons développée dans la

¹⁶ Cité par Lane, Waldstein et al. (2009), référence originale: Cannon WB. "Voodoo" death. *Am Anthropol* 1942; 44:169–81.

troisième étude (D'Hondt, Lassonde, et al., en préparation) et appliquée à l'analyse de l'anxiété et de la dépression dans la quatrième étude de ce travail (D'Hondt, Williot, et al., en préparation), nous n'avons pas observé de modulation des biais émotionnels, associés à des traitements précoces au sein des régions orbito-frontales puis occipitales, en fonction de la valence des scènes, plaisante ou déplaisante. La première dimension qui affecte le codage émotionnel semble donc bien être l'activation, l'intensité des stimuli émotionnels.

Ces résultats sont en accord avec ceux de récentes études montrant que l'allocation de ressources attentionnelles en faveur des stimuli émotionnels dépend de la dimension d'activation et non pas de la valence émotionnelle, en particulier négative (e.g. Buodo, Sarlo, & Palomba, 2002; Sarlo, Buodo, & Palomba, 2010; Schimmack & Derryberry, 2005; Vogt et al., 2008). De nombreuses études ont observé des biais attentionnels envers des visages exprimant la colère (e.g. Fox et al., 2001a) et des stimulations aversives (e.g. Koster, Crombez, Van Damme et al., 2004). Ainsi, il est courant de considérer que les biais émotionnels de l'attention sont dirigés par la valence et priorisent les informations menaçantes (Larsen, 2009; Pratto & John, 1991). Néanmoins, la haute pertinence de cette catégorie de stimulations négatives est en général associée à de hauts niveaux d'activation (Lang, Bradley, & Cuthbert, 1997; Russell, 1980), cohérents avec la nécessité de mobiliser nos ressources en cas de danger. En contrôlant les niveaux d'arousal des stimulations plaisantes et déplaisantes employées dans nos études, nous avons confirmé que les stimulations émotionnelles de valence différente mais de niveaux d'activation identiques et élevés bénéficient d'une sélection perceptuelle prioritaire et captent préférentiellement les ressources attentionnelles (Buodo et al., 2002; Schimmack & Derryberry, 2005; Vogt et al., 2008).

Codage hémisphérique des dimensions émotionnelles

Par ailleurs, les résultats de nos deux premières études ont révélé l'existence d'un codage hémisphérique dans le traitement des dimensions émotionnelles. Lors de la première étude, la localisation de source de l'effet d'activation émotionnelle précoce, observée dans les cortex occipito-temporaux, tendait à être significativement plus importante dans l'hémisphère droit (D'Hondt et al., 2010), conformément à l'hypothèse suggérant la prédominance de cet hémisphère dans le traitement émotionnel (voir Alves et al., 2008; Demaree et al., 2005). Nous avons confirmé cette prédominance hémisphérique droite dans le traitement précoce de l'activation émotionnelle au cours de notre seconde étude portant sur la catégorisation émotionnelle en vision périphérique (D'Hondt et al., soumis). En effet, les résultats ont mis en évidence des patterns spatio-temporels de réponses cérébrales différents selon l'hémichamp stimulé. En premier lieu, l'effet d'activation dans les régions fronto-temporales

contralatérales était plus précoce pour le champ visuel gauche (CVG; 180 ms) que pour le champ visuel droit (CVD; 190 ms). De plus, l'effet d'activation émotionnelle, faisant suite à la présentation dans le CVD, persistait plus tardivement que pour le CVG, et l'analyse de source de cet effet indiquait l'implication des régions fronto-temporales bilatérales (285 ms). Ces résultats suggèrent que, dans des conditions de vision excentrée, présentant de manière prédominante un traitement de type magnocellulaire, l'évaluation de la valeur affective survient plus tôt quand l'image est traitée initialement par l'hémisphère droit, mais également que l'information serait rapidement transmise à cet hémisphère lorsque les images surviennent dans le champ visuel droit (voir Nowicka et al., 1996). Par ailleurs, ces données sont également cohérentes avec celles montrant un traitement préférentiel des informations de BFS dans l'hémisphère droit (Peyrin et al., 2003; Peyrin et al., 2005; Sergent, 1987), ainsi que la prédominance d'une analyse de type coarse-to-fine (Peyrin et al., 2005).

Les analyses de nos données MEG soutiennent également l'hypothèse de valence, en mettant en évidence des différences spatio-temporelles dans les étapes de traitement plus tardives entre les images déplaisantes et plaisantes, et ceci en fonction du champ visuel. En effet, les images déplaisantes présentées dans le CVG ont induit une plus grande activité que les images plaisantes, dans les cortex visuels droits (230 ms) puis au niveau de la jonction temporo-pariétale gauche (285 ms). Le traitement des informations de BFS dans l'hémisphère droit serait donc particulièrement avantageux en réponse aux stimuli déplaisants, qui nécessitent une réaction rapide afin de mobiliser notre organisme. Cette analyse rapide de la valence négative au sein de l'hémisphère droit pourrait contribuer à influencer par la suite le traitement des informations de HFS, pour lequel la jonction temporo-pariétale gauche est spécialisée (e.g. Peyrin et al., 2003; Robertson et al., 1988). Concernant le champ visuel droit, les images plaisantes induisaient des réponses plus fortes que les images déplaisantes, à partir de 285 ms, au niveau des gyri précentaux ainsi que du gyrus para-hippocampique droit. De manière intéressante, les gyri précentaux ont été impliqués dans l'empathie (Hooker et al., 2010) tandis que le rôle du gyrus para-hippocampique concernerait le traitement des images émotionnelles intenses (Surguladze et al., 2006), de même que le traitement visuo-spatial (Sommer et al., 2005). En accord avec la dominance du traitement des BFS dans l'hémisphère droit, la représentation grossière fournie au gyrus para-hippocampique par les signaux magnocellulaires contribuerait à extraire le contexte de la scène (Bar, 2004; Bar & Aminoff, 2003; Torralba & Oliva, 2003). Il est alors intéressant de constater que le dernier effet émotionnel observé dans le champ visuel gauche, en faveur des images déplaisantes, se situe dans une région spécialisée dans le traitement des

informations de HFS alors que le dernier effet observé dans le champ visuel droit, au bénéfice des images plaisantes par rapport aux images déplaisantes, concerne une structure impliquée dans le traitement des informations de BFS. Ainsi, ces données suggèrent que la prédominance d'une analyse coarse-to-fine dans la perception visuelle du champ visuel gauche (Peyrin et al., 2004; Peyrin et al., 2003; Peyrin et al., 2005), initialement pris en charge par l'hémisphère droit favorise le traitement des images déplaisantes, tandis que l'analyse fine-to-coarse, supposée prédominante dans l'hémisphère gauche (Peyrin et al., 2004; Peyrin et al., 2003; Peyrin et al., 2005), favoriserait le traitement des images plaisantes. Dans ce dernier cas, le traitement visuel de type parvocellulaire, plus lent, mais plus précis que le traitement de type magnocellulaire, serait particulièrement adapté à une exploration optimale et détaillée des stimulations agréables.

Ces données semblent donc s'intégrer avantageusement aux modèles récents de la perception visuelle et confirment l'idée selon laquelle l'impact émotionnel survient très précocement dans la perception visuelle mais également à différentes étapes de l'élaboration de la représentation visuelle de notre environnement. Ces résultats permettent également d'intégrer les hypothèses de l'hémisphère droit et de la valence en montrant que l'hémisphère droit prédominerait dans les étapes précoces du traitement de la valeur affective des stimulations, et favorise davantage le traitement des stimulations déplaisantes dans les étapes plus tardives tandis que l'hémisphère gauche favoriserait alors les images plaisantes en réalisant un traitement accru de ces stimulations.

2.1.2. Impact somatique des émotions

Les modulations neurovégétatives d'origine émotionnelle

Lors de l'application de l'approche neurophysiologique intégrée en vision centrale, puis en vision périphérique, nous avons observé à deux reprises un effet d'activation émotionnelle, confirmant ainsi la fiabilité de l'activité électrodermale comme marqueur neurovégétatif de l'activation centrale d'origine affective (Manning & Melchiori, 1974; Sequeira et al., 2009; Winton et al., 1984). Il serait désormais intéressant de réaliser une comparaison systématique entre des stimulations plaisantes, neutres et déplaisantes en visions centrale et périphérique et dans des conditions homogénéisées afin d'apprécier une éventuelle différence de la magnitude des réponses électrodermales (c'est-à-dire leur amplitude moyenne normalisée). En effet, la comparaison des réponses électrodermales moyennes obtenues en vision centrale lors de notre première étude (D'Hondt et al., 2010), et dans les hémichamps gauche et droit, lors de notre seconde étude (D'Hondt et al., soumis) fait apparaître plusieurs

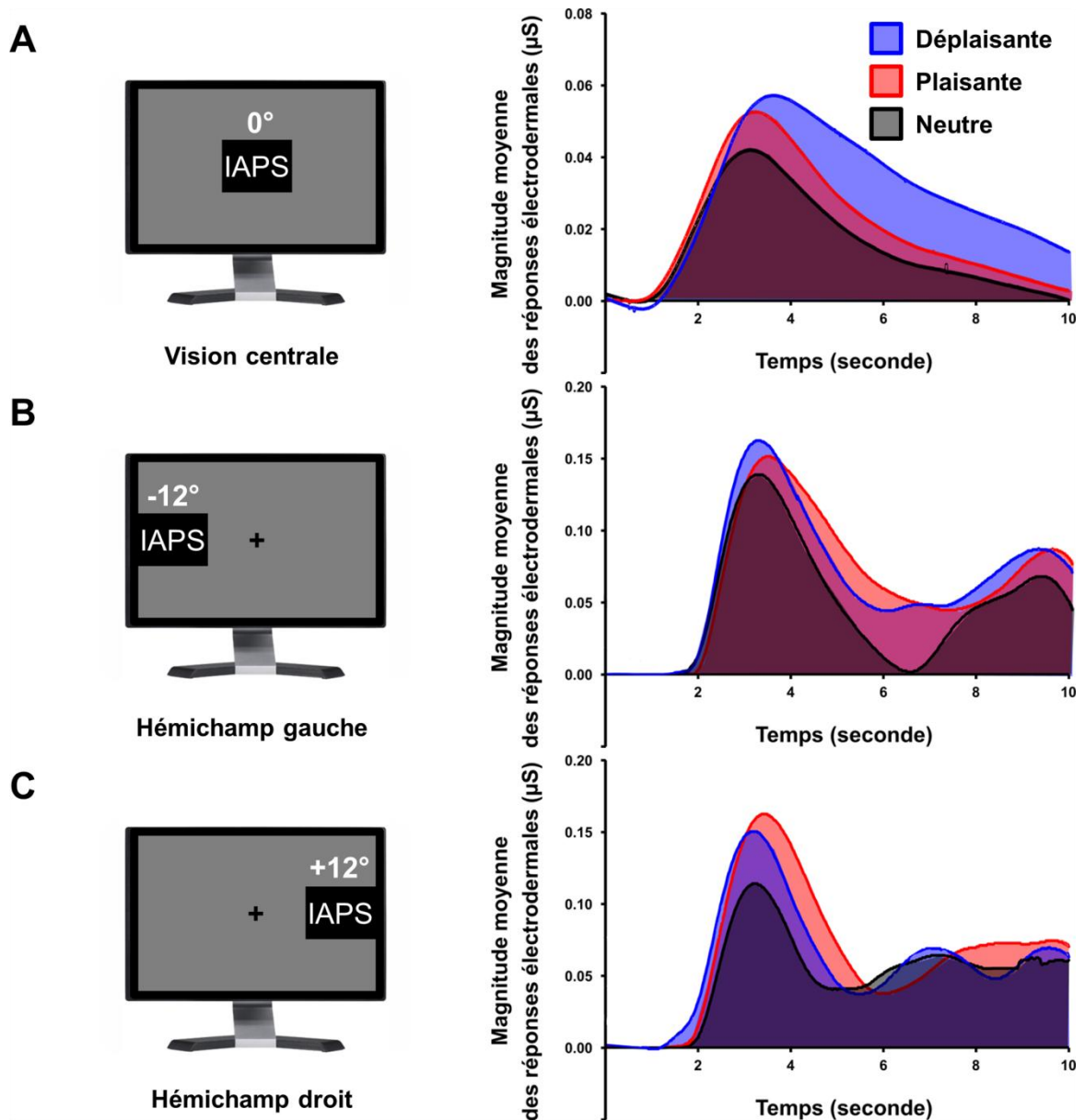


Figure IX.1. Magnitude moyenne des réponses électrodermales à des scènes naturelles issues de l'IAPS, projetées (A) en vision centrale ($n = 18$; D'Hondt, Lassonde et al., 2010), ou en vision périphérique ($n = 16$; D'Hondt, Lassonde et al., soumis), (B) dans l'hémichamp gauche, et (C) l'hémichamp droit. Les degrés d'excentricité auxquels apparaissait le centre des images projetées dans chacune des conditions sont précisés. Les aires sous la courbe de chaque tracé, moyenné par condition émotionnelle, sont représentées par les couleurs respectivement associées aux images déplaisantes (bleu), neutres (noir) et plaisantes (rouge).

différences descriptives (figure IX.1). En premier lieu, il semble que le délai de survenue de ces réponses, i.e. leur latence, diffère indépendamment de la valence entre visions centrale et périphérique. Ainsi, la comparaison des latences de réponses électrodermales entre ces conditions pourrait révéler l'existence de réponses neurovégétatives plus lentes en vision excentrée. Un autre aspect descriptif méritant d'être évoqué concerne le maintien dans le temps des réponses neurovégétatives entre visions centrale et périphérique. En effet, bien que les latences auxquelles les réponses électrodermales sont maximales ne diffèrent

probablement pas entre visions centrale et périphérique, les réponses électrodermales en vision périphérique semblent décroître rapidement après avoir atteint leur pic d'activité, alors que celles observées lors de projections en vision centrale semblent persister plus longtemps. Notamment, cette différence semble marquée pour les images à valence négative et pourrait traduire l'émergence de réponses d'association faisant suite à des stimulations déplaisantes. Il serait alors intéressant de déterminer l'existence de modulations émotionnelles plus fines de l'activité nerveuse sympathique, et le développement d'une nouvelle méthode d'analyse des réponses électrodermales telles que l'analyse de la surface sous le tracé de la réponse engendrée par une stimulation émotionnelle (e.g. Bach, Friston, & Dolan, 2010). Elle pourrait rendre compte à la fois de l'intensité de la réponse neurovégétative et de sa modulation dans le temps (voir figure IX.1.). De plus, cette analyse complémentaire aiderait fort probablement à évaluer les effets somatiques différentiels de la valence, mis en évidence au cours de ce travail (D'Hondt et al., soumis).

Par ailleurs, l'analyse de la variation du rythme cardiaque lors de projections centrales et latéralisées d'images plaisantes, neutres et déplaisantes, pourrait contribuer à distinguer l'impact corporel des émotions selon la valence: en général, comme nous l'avons déjà évoqué, une décélération initiale est observée en réponse à des images émotionnelles, plus fortes pour des images déplaisantes que pour des images plaisantes; cette décélération persiste de manière soutenue pour les images déplaisantes, tandis qu'elle est suivie d'une relative accélération pour les images plaisantes (Bradley, Codispoti, Cuthbert, et al., 2001). De plus, contrairement à l'AED qui dépend uniquement du système nerveux sympathique, le rythme cardiaque est régulé à la fois par les systèmes nerveux sympathique et parasympathique. Dans ce contexte, l'application d'une analyse spectrale du contenu fréquentiel de l'activité cardiaque, permettrait de distinguer la contribution sympathique et parasympathique dans les modulations neurovégétatives d'origine émotionnelle. En effet, cette méthode mathématique étudie les différentes oscillations d'un rythme et son application à l'analyse cardiaque permet de caractériser deux composantes fréquentielles: une composante de basses fréquences généralement considérée comme le reflet de l'activité sympathique mais aussi parasympathique; une composante de hautes fréquences dont la puissance reflèterait, à travers la fréquence respiratoire, l'activité parasympathique. Dans ce cadre, les rapports normalisés de ces composantes cardiaques spectrales sont classiquement acceptés pour décrire le tonus sympathique et parasympathique, et permettraient d'étudier l'influence de l'un et l'autre lors du codage émotionnel. En particulier, l'étude de la variabilité cardiaque apporterait des informations utiles sur les capacités de régulation émotionnelle des individus.

Ce type d'analyse serait donc un moyen pertinent d'apprécier finement les modulations neurovégétatives engendrées par la valence d'une stimulation émotionnelle, et conformément à notre approche associant marqueurs nerveux périphérique et centraux, de mettre en évidence d'autres liens entre cerveau et corps, en référence à des étapes de régulation émotionnelle, liées à l'ajustement des réponses physiologiques aux variations de l'environnement (Appelhans & Luecken, 2006).

Interactions "cerveau-corps" et médecine psychosomatique

La mise en évidence de liens précis entre le cerveau et le corps lors de stimulations émotionnelles pourrait avoir des retombées cliniques, notamment dans le cadre de la médecine psychosomatique, qui s'intéresse à deux questions fondamentales (Lane, Waldstein, Chesney, et al., 2009; Lane, Waldstein, Critchley, et al., 2009): quels sont les mécanismes biologiques par lesquels certains facteurs psycho-sociaux peuvent aboutir à l'émergence de maladies physiques? À l'inverse, comment un trouble physique peut-il moduler nos émotions ainsi que nos traitements cognitifs, et conduire à des inadaptations comportementales? Ces questions se retrouvent déjà posées en partie dans la réflexion initiale de nombreux théoriciens des émotions. Par exemple, dès le début du 20^{ème} siècle, Cannon suggérait que la physiologie de l'émotion constituait l'interface clé entre les états mentaux et les maladies physiques (Cannon, 1928). De même, MacLean (1949) faisait l'hypothèse que les troubles psychosomatiques résultaient d'une communication déficitaire entre le système limbique et le néocortex. On attribue néanmoins le premier modèle biopsychosocial du concept de santé à Engel (1977), qui suppose l'existence d'interrelations critiques entre les systèmes biologiques, psychologiques et sociaux, influençant le bien-être et la maladie. Récemment, Lane, Waldstein, Chesney, et al. (2009) ont insisté sur les possibilités offertes par les méthodes fonctionnelles employées en Neurosciences dans l'étude des mécanismes par lesquels des variables psychosociales pourraient influencer l'émergence de troubles physiques.

Dans ce contexte, nos résultats montrent que l'impact corporel de l'activation émotionnelle au niveau des réponses électrodermales est lié à des réponses cérébrales précoces et pourrait survenir avant l'émergence consciente du ressenti affectif, en accord avec le modèle de Damasio, présenté dans le troisième chapitre de ce travail (Damasio, 1999; Damasio et al., 2000; Rudrauf et al., 2008; Rudrauf et al., 2009). De manière intéressante, les interactions mises en évidence semblent en effet refléter les réponses initiales associées à la détection de la pertinence affective d'une stimulation grâce à l'intervention du système affectif antérieur et du système nerveux végétatif. Lorsque la stimulation émotionnelle apparaît en vision centrale, l'effet d'activation émotionnelle sur l'AED est corrélé à celui

observé dans l'activité précoce des cortex occipito-temporaux, le long de la voie ventrale, dont le traitement visuel prédominant est de type parvocellulaire. Lorsque la stimulation survient en vision périphérique, l'effet d'activation émotionnelle sur l'AED est corrélé à celui observé dans l'activité des régions fronto-temporales controlatérales, incluant le pôle temporal et les aires orbitofrontales. Ces dernières aires seraient particulièrement impliquées dans la genèse de prédictions affectives sur la base d'une impression rapide mais grossière, issue du traitement magnocellulaire des signaux visuels, typique de la vision périphérique. Ces prédictions affectives influenceraient en retour l'activité visuelle le long de la voie ventrale se distribuant des cortex primaires au cortex inféro-temporaux, par des signaux rétro-actifs: ils permettraient alors l'anticipation des conséquences positives ou négatives des stimuli, en se basant sur les représentations mnésiques associées au type de stimulus rencontré. Dans ces conditions de vision excentrée, un effet de valence survient également dans les interactions corps-cerveau avec un bénéfice pour les images déplaisantes initialement traitées par l'hémisphère droit et les images plaisantes initialement traitées dans l'hémisphère gauche.

Ces résultats montrent donc que la réactivité neurovégétative d'origine émotionnelle est fortement liée à la représentation visuelle des stimuli qui est opérée dès les premières étapes de la perception. Toutefois, cela n'exclut pas la possibilité que d'autres échanges dynamiques entre ces systèmes interviennent par la suite dans l'élaboration plus fine du comportement. Une étude récente associant la MEG et l'électroencéphalographie (EEG; Rudrauf et al., 2009), a montré que les battements cardiaques survenant dans les 500 premières millisecondes faisant suite à des stimuli émotionnels présentaient de plus longs intervalles pour les images déplaisantes par rapport aux neutres, en comparaison avec les battements précédant ces stimulations. De plus, les résultats MEG indiquaient des réponses corticales plus importantes pour les stimuli émotionnels que pour les stimuli neutres, entre 350 et 500 ms, plus importantes pour les images plaisantes et déplaisantes par rapport aux neutres, au niveau des régions orbito-frontales, du cortex préfrontal ventro-médian, du cortex cingulaire antérieur et des cortex somatosensoriels, lesquelles étaient corrélées aux évaluations subjectives d'activation. Ces auteurs en ont donc conclu que dès les phases précoces de l'induction d'un ressenti affectif, les réponses corporelles évoquées par la stimulation émotionnelle pourraient, en retour, être prises en considération par le cerveau.

Dans ce cadre, et comme déjà souligné, le développement d'une approche associant AED et ECG à des marqueurs de l'activité nerveuse centrale serait alors particulièrement adapté à l'étude de troubles affectifs et pourrait fournir un profil étendu de la réactivité émotionnelle associée à l'émergence des sentiments. Notamment, cette approche intégrée

permettrait l'identification de variables psychophysiologiques et de leurs composantes centrales et périphériques, pouvant être associées à des différences interindividuelles mais également à l'émergence de troubles physiques ou mentaux. Par exemple, le modèle de l'intégration neuroviscérale de l'émotion (Hagemann, Waldstein, & Thayer, 2003) propose l'existence d'échanges neuro-dynamiques entre le système nerveux central et le système nerveux végétatif qui s'organiseraient selon les demandes spécifiques de la situation. Dans des conditions "normales", ces interactions se caractériseraient par leur complexité à l'origine d'une large diversité émotionnelle; dans des conditions "pathologiques", ces échanges dynamiques seraient stéréotypés (Lacey & Lacey, 1958), caractérisés par des persévérations (Friedman & Thayer, 1998; Thayer & Friedman, 2002), lesquelles reflèteraient l'incapacité du système à mobiliser de manière flexible les structures nécessaires en unités fonctionnelles appropriées, en réponse aux demandes extrêmement variables et changeantes de l'environnement (Hagemann et al., 2003). En accord avec les théories de la cognition incarnée (Niedenthal, 2007), l'étude des interactions cerveau-corps devrait s'étendre à l'ensemble des processus cognitifs, qui impliquent tous, à des degrés différents, des composantes affectives; une telle recherche aiderait à dévoiler les mécanismes par lesquels des variables corporelles ont un impact sur la santé mentale, ou à l'inverse, des variables psychosociales ont un impact sur la santé physique (Critchley, 2009; Lane, Waldstein, Chesney, et al., 2009; Lane, Waldstein, Critchley, et al., 2009).

2.2. Codage émotionnel en vision périphérique et prédiction affective

L'un des résultats majeurs de ce travail est la persistance de la saillance émotionnelle en vision périphérique, quelle que soit sa valence, et qui semble survenir au détriment de traitements cognitifs effectués en vision centrale. Au niveau comportemental, nous avons démontré dans notre seconde étude que les participants catégorisaient avec plus de précision et de rapidité les images émotionnelles que les images neutres en vision périphérique (D'Hondt et al., soumis). Comme nous l'avons déjà souligné, ce résultat prouve, qu'en dépit de la diminution des performances comportementales avec l'excentricité, les stimulations émotionnelles bénéficient de la persistance d'un traitement privilégié, confirmant ainsi d'autres résultats récents (e.g. Bayle et al., 2011; Rigoulot et al., 2011; Rigoulot et al., 2008). Au cours de notre troisième étude (D'Hondt, Lassonde, et al., en préparation), nous avons mis en évidence que ce traitement émotionnel en périphérie interférait de manière transitoire avec le traitement neurocognitif des informations au centre du champ visuel, en orientant les ressources attentionnelles. En vision périphérique, le traitement visuel de type

magnocellulaire serait particulièrement adapté à la détection de la saillance¹⁷, afin d'alerter l'individu d'un évènement potentiellement bénéfique ou menaçant au sein de son environnement, et de détourner son regard dans la direction de cette stimulation pour y répondre de manière optimale. En effet, comme nous l'avons décrit dans le premier chapitre de ce travail¹⁸, les modèles actuels de la perception visuelle proposent que le mode de fonctionnement visuel dominant serait de type "coarse-to-fine": le système visuel analyserait en parallèle les différentes fréquences spatiales avec une précedence temporelle de l'utilisation des BFS suivie du traitement des hautes fréquences spatiales (HFS), porteuses des détails de la scène, qui serviraient à affiner, confirmer ou infirmer la première catégorisation (Oliva & Schyns, 1997; Schyns & Oliva, 1994, 1997, 1999). En accord avec des résultats récents, lors de la détection initiale du contenu affectif d'une scène, le système affectif antérieur sacrifierait le traitement visuel plus lent des HFS aux profits du traitement visuel des BFS, plus grossier mais aussi plus rapide, au travers d'interactions inhibitrices entre les voies parvocellulaire et magnocellulaire (Bocanegra & Zeelenberg, 2009, 2011). En particulier, nous avons évoqué les modèles postulant l'existence de prédictions sur les objets visuels, générées par les régions orbito-frontales sur la base de la représentation mnésique associée à l'impression visuelle grossière fournie par le système magnocellulaire et qui guiderait notre perception visuelle (Bar, 2003, 2009; Bar et al., 2006; Kveraga, Boshyan, et al., 2007; Kveraga, Ghuman, et al., 2007). Ces prédictions seraient colorées affectivement (Barrett & Bar, 2009) et influenceraient en retour le traitement visuel de type parvocellulaire le long de la voie ventrale, s'étendant des cortex primaires aux pôles temporaux (Peyrin et al., 2010; Schettino, Loeys et al., 2011). Dans ce cadre, lors de l'exploration visuelle de notre environnement, la vision périphérique, principalement associée au traitement de type magnocellulaire, constituerait un système d'alarme permettant une évaluation rapide de la pertinence affective des éléments qui nous entourent, en partie indépendamment de nos buts attentionnels et de notre engagement dans une analyse fovéale fine et détaillée.

Conformément à ces hypothèses, nous avons mis en évidence des effets précoces de l'activation émotionnelle au sein du système affectif antérieur, incluant les régions orbito-frontales et le pôle temporal (180 ms pour le champ visuel gauche et 190 ms pour le champ visuel droit), lors de la projection des scènes naturelles en vision périphérique. De plus, nous avons également démontré un effet précoce (135 ms) dans l'activité des régions orbito-

¹⁷ Voir le chapitre III, paragraphe 3.1. Vision centrale et périphérique, pp. 94-97, pour une description des données en faveur d'une association préférentielle entre vision centrale, voie ventrale et traitement visuel de type parvocellulaire d'une part, et vision périphérique, voie dorsale et traitement visuel de type magnocellulaire d'autre part.

¹⁸ Voir le chapitre I, partie 2. Modèles de la perception, pp. 29-42, en particulier le paragraphe 2.3. La reconnaissance des scènes visuelles, p. 35.

frontales médianes gauche en réponse aux flèches congruentes avec la position des stimulations émotionnelles périphériques qui les précédaient. L'avantage en termes de rapidité du traitement magnocellulaire, dominant en vision périphérique, sur le traitement parvocellulaire, dominant en vision centrale, semble donc pouvoir expliquer la capture préférentielle des ressources attentionnelles par des stimulations émotionnelles, en dehors de nos objectifs explicites et de la conscience. Dans ce contexte, la vision périphérique constituerait un véritable système de détection de la saillance émotionnelle pouvant interrompre les traitements plus précis en vision centrale, en fonction du niveau d'activation émotionnelle des stimuli inducteurs, pour une adaptation comportementale optimale. Si les voies de traitements visuels qui privilégient les émotions sont associées au système magnocellulaire, nous pourrions nous attendre à ce que le traitement émotionnel diffère également entre périphérie proche et périphérie lointaine. En effet, la distribution des cônes est concentrée au niveau de la fovéa alors que les bâtonnets sont présents en quantité significative dans toutes les autres régions rétinienne. Néanmoins, la densité des bâtonnets varie aussi selon l'excentricité et semble être maximale aux alentours de 25° ¹⁹. À ce niveau, nous pouvons donc postuler que le traitement de type magnocellulaire serait encore plus prédominant sur le traitement de type parvocellulaire, qu'à 12° d'excentricité, localisation du centre des images employées dans nos études émotionnelles en vision périphérique. Dans ce cadre, nous avons récemment comparé périphérie proche et périphérie lointaine lors de la catégorisation émotionnelle de visages, et les résultats semblent indiquer qu'il n'y aurait pas de modulation par cette condition d'excentricité (Rigoulot et al., 2011; Rigoulot et al., en préparation). Néanmoins, à l'heure actuelle, rares sont les études ayant directement comparé le traitement émotionnel à ces excentricités avec celui au centre du champ visuel (De Cesare et al., 2009; Rigoulot et al., 2008).

Finalement, comme nous l'avons évoqué, plusieurs modèles d'interaction entre la voie ventrale et les structures émotionnelles ont été proposés pour expliquer la modulation de l'attention visuelle par la signification affective des stimuli visuels, avant même leur traitement complet (voir de Gelder et al., 2011; Pessoa & Adolphs, 2010, 2011; Rudrauf et al., 2008; Tamietto et al., 2010; Tamietto & de Gelder, 2010). La précocité des effets émotionnels observés dans les régions orbito-frontales et le pôle temporal, lors de nos études MEG en vision périphérique, sont en faveur d'un modèle de traitement à multiples voies visuelles corticales tel que proposé par Pessoa & Adolphs (Pessoa & Adolphs, 2010, 2011). Néanmoins, nous ne pouvons pas exclure l'intervention d'une route sous-corticale

¹⁹ Voir le chapitre III, Figure II.4. Répartition des cônes et des bâtonnets de la rétine humaine, p. 95.

phylogénétiquement ancienne, passant par l'amygdale, dont le rôle dans la perception non-consciente des émotions est suggéré par de nombreuses études (de Gelder et al., 2011; Tamietto & de Gelder, 2010). En effet, les méthodes d'analyse des données neuromagnétiques que nous avons employées ne nous permettent pas d'observer l'activité des régions sous-corticales. Par ailleurs, certains auteurs suggèrent que les preuves de la capacité de la MEG à enregistrer l'activité de ces régions cérébrales profondes sont encore insuffisantes (e.g. Pessoa, 2010a). Ainsi, Rudrauf et al. (2008) ont aussi utilisé l'algorithme "minimum-norm" lors de la localisation de sources restreintes à la surface corticale sur des données MEG, et ont suggéré que l'analyse des régions corticales entourant l'amygdale permet tout de même d'en apprécier l'influence. En effet, lors de leur étude MEG sur les interactions précoces entre la voie ventrale et le système affectif antérieur, ces auteurs n'ont pas directement modélisé l'amygdale mais ont défini une région d'intérêt incluant le pôle temporal et l'uncus, voisin de l'amygdale, considérant que la résolution spatiale de la MEG ne permettait pas de distinguer finement l'activité de l'amygdale et celle du pôle temporal. Si cela est confirmé, nous pouvons donc supposer que les activations émotionnelles que nous avons observées dans le pôle temporal lors de la tâche de catégorisation affective en vision périphérique, reflètent en partie une activation de l'amygdale. Nos données n'indiquent pas pour autant d'effets émotionnels plus précoces dans le pôle temporal par rapport aux autres régions affectives, qui auraient pu conforter l'idée d'un rôle préférentiel de la route sous-corticale passant par l'amygdale dans la détection émotionnelle initiale. Elles viennent toutefois appuyer les modèles émotionnels postulant l'existence de multiples voies courtes additionnelles et qui atteignent plus directement les régions affectives antérieures (Pessoa & Adolphs, 2010; Rudrauf et al., 2008).

2.3. Codage émotionnel de l'espace visuel et différences interindividuelles

Lors de la quatrième étude (D'Hondt, Williot, et al., en préparation), nous avons confirmé l'existence d'un biais émotionnel induit par des stimulations émotionnelles dans la réalisation de traitements neurocognitifs en vision centrale. Néanmoins, nous avons également mis en évidence des différences interindividuelles lorsque l'image émotionnelle périphérique était traitée initialement par l'hémisphère droit. Ainsi, lorsque la flèche indiquait le champ visuel gauche, le groupe d'individus avec une anxiété-trait élevée montrait un biais émotionnel significatif mais pas les individus faiblement anxieux. Nous avons ainsi proposé que ce biais d'orientation émotionnelle en périphérie gauche, serait lié à l'hyperactivation de

l'hémisphère droit lié à l'anxiété-trait. Associé à la dépression, ce biais lié à l'anxiété-trait s'inversait, et indiquait un évitement des stimuli émotionnels en périphérie gauche. En accord avec notre proposition, l'hémisphère droit serait donc prépondérant dans la détection précoce de l'information émotionnelle grâce au traitement visuel de type magnocellulaire, permettant la capture préférentielle des ressources attentionnelles. À nouveau, il est important d'insister sur le fait que cette détection précoce concerne l'activation et non pas la valence émotionnelle. Les biais émotionnels chez les individus anxieux ou anxieux-dépressifs ne se limiteraient donc pas aux seuls stimuli menaçants mais s'étendraient à toutes stimulations pourvues d'un degré d'activation (Bar-Haim et al., 2007).

Les anxieux et les anxieux-dépressifs se distingueraient alors par la stratégie mise en place pour répondre à cette détection précoce: traitement accru des stimulations émotionnelles périphériques gauches dans le cas de l'anxiété, évitement de ces mêmes stimulations dans le cas de l'anxiété-dépression. Il est envisageable que l'hyperactivation droite, également proposée dans la dépression (Hecht, 2010), vienne se surajouter à celle associée à l'anxiété-trait, expliquant ainsi la plus grande sensibilité aux changements visuels des individus anxieux-dépressifs, en particulier de type émotionnel (Rossignol et al., 2008): il est alors probable que le ralentissement observé dans la tâche de détection de l'orientation de la flèche gauche congruente émotionnellement, soit le résultat d'une détection encore plus rapide des images émotionnelles périphériques gauches chez ces individus, puis d'une stratégie d'évitement par un déplacement très rapide des ressources attentionnelles du côté de l'image neutre. L'un des moyens de tester cette hypothèse serait de reproduire ce paradigme chez le même type d'individus mais en faisant varier les temps de présentation des paires amorces d'images périphériques; en cas de validation, nous ne devrions pas observer d'inversement du biais émotionnel lié à l'anxiété chez les individus anxieux-dépressifs pour des temps de présentation plus courts (Williams et al., 1997). Ces résultats sont donc très encourageants et suggèrent de nombreuses perspectives dans l'étude des troubles affectifs cliniques. Il faut toutefois noter que le faible nombre d'individus constituant chacun des groupes testés pourrait limiter la puissance statistique des comparaisons effectuées. Néanmoins, les mesures de taille d'effet (eta-carré partiels, η_p^2 et r^2) confortent la validité des conclusions que nous avons tirées à partir des résultats obtenus. Dans ce contexte, il serait intéressant alors d'ajouter un groupe d'individus présentant une tendance dépressive sans anxiété associée, ce qui n'a pas été possible au cours de ce travail étant donné le faible nombre d'individus présentant ces caractéristiques dans leurs réponses aux questionnaires d'anxiété et de dépression (2 sur 150). Cette constatation reste néanmoins intéressante, car

elle suggère qu'une anxiété-trait élevée serait souvent associée à une tendance dépressive prononcée.

Finalement, nous proposons que les biais émotionnels observés reflètent des différences interindividuelles qui interviendraient dans le poids attribué aux prédictions affectives formulées à partir des stimulations émotionnelles périphériques dans la représentation de notre espace visuel. Chez les individus anxieux, l'état d'alerte permanent serait alors associé à une tendance à attribuer un poids important aux prédictions affectives, si bien que ces individus effectueraient en permanence un scanning de leur environnement afin de vérifier ou d'infirmer par une capture fovéale ces prédictions affectives générées par des stimulations périphériques. Ce biais pourrait concerner tant la crainte d'une menace imminente que la possibilité de manquer l'occurrence d'un stimulus agréable. La tendance dépressive, quant à elle, viendrait moduler la stratégie liée à l'anxiété-trait en conduisant à un évitement plutôt qu'à un traitement accru de ces stimulations périphériques. Ceci est cohérent avec l'idée selon laquelle l'évitement permettrait de réduire l'impact imminent d'une stimulation menaçante par exemple; néanmoins, l'utilisation répétée de cette stratégie aurait un coût en termes de risque élevé pour la psychopathologie (Bar-Haim et al., 2010).

3. PERSPECTIVES EN PSYCHOPATHOLOGIE:

APPLICATION À L'ÉTUDE DES TROUBLES ANXIEUX

En guise d'illustration, et en continuité avec les résultats obtenus lors de ce travail, nous appliquons actuellement notre approche intégrée à l'étude des patients anxieux, en tenant compte des limites et des apports méthodologiques évoqués au cours de la discussion générale. Notre objectif principal est alors de comparer l'impact cérébral, corporel et subjectif de stimulations émotionnelles présentées en vision centrale et en vision périphérique chez des patients atteints d'un trouble anxieux et des participants contrôles.

Comme nous l'avons évoqué, l'anxiété en tant qu'état temporaire d'hypervigilance, associé à des manifestations neurosomatiques spécifiques, et justifié par un événement émotionnel futur, peut varier en sévérité et en fréquence selon les individus et se différencie des troubles anxieux, dans lesquels l'individu ne peut plus maîtriser son anxiété et se laisse envahir par elle. Ces troubles cliniques nécessitant une prise en charge thérapeutique selon que l'objet de la peur ressentie est aspécifique (anxiété généralisée), ou fixé sur un stimulus spécifique (Rossignol, 2008).

3.1. Corrélats cérébraux

La large hétérogénéité clinique des troubles anxieux semble être à l'origine de la variabilité des résultats observés quant à leurs corrélats neuronaux. Nous avons déjà évoqué les désaccords concernant les déséquilibres de la balance hémisphérique associée à l'anxiété. Les résultats de notre quatrième étude sont toutefois en faveur d'une sur-implication de l'hémisphère droit associée à l'anxiété-trait. Cependant, nous n'avons pas exploré les corrélats neurophysiologiques du traitement émotionnel chez ces individus. Dans ce contexte, le rôle central de l'amygdale dans la détection de la pertinence biologique ayant été réévalué, il n'en reste pas moins important dans la physiologie des individus anxieux (Chua & Dolan, 2000). Néanmoins, les études en IRMf ont observé des réponses accrues de l'amygdale lors du traitement d'expressions faciales de peur, chez des sujets souffrant de stress post-traumatique (Shin, Wright et al., 2005) mais pas chez des patients souffrant de phobie sociale (Stein et al., 2002). De plus, cette hyper-activation de l'amygdale ne se retrouve pas non plus chez des sujets obsessionnels-compulsifs (Cannistraro, Wright et al., 2004) ni chez des individus souffrant d'une phobie spécifique (e.g. animaux, Wright et al., 2003). Chaque désordre anxieux pourrait donc être associé à un profil physiologique unique (Wright et al., 2003), et reposer sur l'intervention de réseaux largement distribués de régions corticales participant à l'évaluation précoce du contenu affectif des stimulations visuelles (Pessoa & Adolphs, 2010). L'étude de la neurodynamique de ces réseaux semble donc indispensable.

Dans ce cadre, nous avons opté pour l'utilisation des potentiels évoqués, (PE) qui s'est avéré un moyen efficace pour étudier les patterns spatio-temporels d'activations cérébrales liées au traitement émotionnel au sein de nombreux troubles à forte composante affective, par exemple, l'alcoolisme chronique (Campanella, Petit et al., 2009; Maurage, Philippot et al., 2008; Maurage, Philippot et al., 2007) ou de type "binge-drinking" (Maurage, Pesenti et al., 2009), ou encore la schizophrénie (Campanella & Guerit, 2009; Jeon & Polich, 2003). Concernant l'anxiété, de nombreuses études électrophysiologiques ont montré que l'anxiété modifie différentes composantes évoquées par des stimulations visuelles, notamment en utilisant des expressions faciales émotionnelles comme stimuli affectifs (Rossignol et al., 2008). Bien que les résultats concernant une altération du complexe N1/P1, indexant les étapes précoces de traitement visuel, soient contradictoires (Kolassa & Miltner, 2006; Rossignol et al., 2005; Weinstein, 1995), plusieurs études suggèrent une P2 d'amplitude plus large chez les individus anxieux, qui reflèterait la détection initiale du traitement de la pertinence émotionnelle (Bar-Haim et al., 2005; Carretie et al., 2001), de même qu'une N200 accrue dans les sites antérieurs, indexant le contrôle top-down des stimuli émotionnels

(Dennis & Chen, 2007). De plus, ces altérations persisteraient dans les étapes plus tardives de traitement. À l'aide d'une étude odd-ball, Rossignol et al. (2005) ont montré que des individus anxieux produisaient une P3b plus précoce corrélée à des temps de réaction plus courts, sans biais particuliers pour les stimuli menaçants. Au total, il semble que l'enregistrement des PE permettrait de déterminer des différences subtiles dans le déroulement temporel du traitement émotionnel des informations visuelles centrales et périphériques.

3.2. Corrélats somatiques

Au niveau corporel, nous avons insisté sur le fait que les manifestations somatiques de l'anxiété soient particulièrement remarquables de par leur diversité. Dans ce cadre, le maintien de ces manifestations neurovégétatives dans le temps pourrait avoir un impact sur la manière dont les individus anxieux se représentent leur environnement. L'étude des interactions cerveau-corps dans les troubles anxieux permettrait ainsi de déterminer l'existence d'un possible découplage entre les réponses physiologiques et les réponses cérébrales spécifiquement évoquées par des images émotionnelles. Plusieurs études ont utilisé l'activité électrodermale pour étudier les réponses émotionnelles associées aux troubles anxieux (Bryant, Harvey et al., 1995; Felmingham, Rennie et al., 2011). Par exemple, Felmingham, Rennie et al. (2011) ont récemment observé, en couplant la technique d'eye tracking à l'enregistrement des réponses électrodermales, un biais attentionnel envers la menace associée à des patterns d'activation neurovégétative spécifiques chez des individus présentant un stress post-traumatique, confirmant ainsi des résultats plus anciens (Bryant et al., 1995). De plus, Tsunoda, Yoshino et al. (2008) ont observé qu'un groupe d'anxieux sociaux présentait des différences significativement plus importantes que des individus faiblement anxieux dans les réponses électrodermales à des visages effrayés et joyeux, non consciemment perçus, grâce à l'utilisation d'une procédure de masquage. Ces réponses neurovégétatives témoigneraient donc d'un traitement pré-attentif de la menace. Néanmoins, comme nous l'avons montré, les biais attentionnels chez les individus anxieux pourraient être généralisés à toute information affective ayant un potentiel inducteur en termes d'activation émotionnelle.

Par ailleurs, si des différences en termes de valence existent, l'utilisation de l'électrocardiographie serait particulièrement pertinente, permettant de distinguer, de plus, les contributions sympathiques et parasympathiques aux modulations neurovégétatives observées. L'analyse de l'activité cardiaque contribuerait également à établir des profils distincts selon les types de troubles anxieux mais également en fonction d'une tendance dépressive associée ou non. En effet, Hofmann, Schulz et al. (2010) ont examiné si la

comorbidité d'un trouble dépressif majeur pouvait permettre de distinguer des individus présentant un trouble anxieux généralisé entre eux, lors d'une tâche d'induction d'inquiétude associée à l'enregistrement de la fréquence cardiaque, de la variabilité cardiaque ainsi que du niveau de conductance dermale. Tandis que les deux groupes ne différaient pas en termes d'anxiété, ni de patterns de réponses cardiaques et de niveaux de conductance dermale, les participants présentant une comorbidité dépressive montraient de plus grandes valeurs de variabilité cardiaque dans les bandes fréquentielles élevées que ceux ne présentant pas de comorbidité dépressive lors de la tâche expérimentale. Cet effet était corrélé avec les mesures de dépression suggérant que les patients présentant une comorbidité entre anxiété générale et dépression majeure peuvent être distingués de ceux présentant uniquement une anxiété généralisée sur la base de l'analyse spectrale de la variabilité cardiaque dans les composantes de haute fréquence. Ces composantes reflètent l'activité parasympathique, en général plus active pendant le repos et le sommeil et qui favorise la restauration et la conservation de l'énergie (Sequeira et al., 2009).

3.3. Anxiété et comorbidité dépressive

La présence de la comorbidité d'une dépression majeure chez des patients anxieux pourrait également induire un biais au niveau subjectif (Rossignol, 2008). En effet, la cognition du patient dépressif est caractérisée par des schémas négatifs qui altèreraient sa perception du monde en l'orientant spécifiquement vers des événements négatifs au détriment des positifs, à l'origine d'un biais d'attention visuo-spatiale et dans la perception des expressions faciales émotionnelles. Ce biais de négativité serait congruent à l'humeur, et agirait sur l'attention, la mémoire, l'apprentissage ou encore l'interprétation de situations ambiguës (Gotlib, Kasch, et al., 2004; Gotlib, Krasnoperova et al., 2004). Certains auteurs postulent plutôt un déficit hédonique à l'origine d'une diminution de l'attrait envers les stimuli positifs (Pizzagalli, Iosifescu et al., 2008; Suslow, Junghanns, & Arolt, 2001), en lien avec le concept d'anhédonie définie par Kraepelin (voir Sloan, Strauss et al., 1997), s'appuyant sur la perte de plaisir décrite par les patients dépressifs. D'autres proposent une altération globale de la capacité à décoder toutes les expressions faciales émotionnelles (Mikhailova et al., 1996; Rubinow & Post, 1992; Surguladze, Young et al., 2004). Il est donc probable que la présence d'une dépression majeure module l'impact subjectif d'une stimulation émotionnelle chez un patient anxieux. Il serait alors intéressant d'examiner la manière dont cette modulation varie en fonction de l'excentricité visuelle. En particulier, certains auteurs suggèrent que des stimulations neutres pourraient être considérés comme émotionnelles par des individus anxieux, du simple fait qu'elles soient ambiguës (Wilson,

MacLeod et al., 2006), ce qui est caractéristique dans une certaine mesure, du traitement visuel en périphérie: en effet, plus une stimulation est présentée de manière excentrée, plus l'acuité est basse et l'analyse visuelle grossière. Par ailleurs, il a été proposé que l'amygdale serait également anormalement activée lorsque les sujets anxieux sociaux traitent des visages neutres (Cooney et al., 2006), ce qui suggère une perception altérée de la neutralité dans ce trouble.

3.4. Perspectives expérimentales

Au total, non seulement nous pouvons nous attendre à différents profils neuro-fonctionnels et comportementaux selon les différentes formes de troubles anxieux, mais de plus, comme nous l'avons observé à un niveau sous-clinique, la comorbidité d'une dépression majeure viendrait encore complexifier l'analyse. C'est un argument de plus en faveur de l'intégration de multiples marqueurs lors de l'étude des mécanismes émotionnels, en particulier dans l'étude des troubles affectifs. L'examen de la physiologie des patients anxieux nous permettrait de déterminer les singularités pouvant rendre compte de l'état d'alerte ou d'évitement émotionnel, ainsi que les conséquences neuro-somatiques des biais émotionnels.

Dans ce contexte, nous avons récemment débuté l'inclusion de patients anxieux dans une étude de catégorisation de scènes émotionnelles plaisantes, neutres, et déplaisantes, projetées à différents degrés d'excentricité visuelles: au centre du champ visuel (0°), dans le champ visuel droit à $+12^\circ$ et à $+24^\circ$, et dans le champ visuel gauche à -12° et à -24° (figure IX.2.). Lors de l'expérience, les images sont présentées une à une de manière aléatoire pendant 500 ms à l'une des 5 excentricités visuelles avec un intervalle inter-stimulus variant entre 9 et 15 secondes. Les participants doivent alors catégoriser le plus rapidement possible sans faire d'erreur les images selon leur valence émotionnelle (déplaisante, neutre ou plaisante). Les stimuli utilisés lors de cette étude correspondent à 375 images de scènes naturelles extraites de la banque IAPS. Ces images sont réparties en trois groupes de 125 images de valence significativement différentes. Pour la dimension d'activation, les images déplaisantes et plaisantes ont des valeurs significativement plus élevées que les images neutres. Chaque image a une taille angulaire de 12° et chaque groupe d'images contient un nombre similaire de types de contenu sémantique (paysages, objets, visages...). L'ensemble de ces groupes a été homogénéisé concernant leurs principales caractéristiques physiques: luminance, saturation en couleurs, fréquences. Comme nous l'avons évoqué, nous avons opté pour une approche associant, en parallèle des mesures comportementales classiques (pourcentage de bonnes réponses, temps de réaction), l'enregistrement des PE, ainsi que de l'AED et de l'ECG.

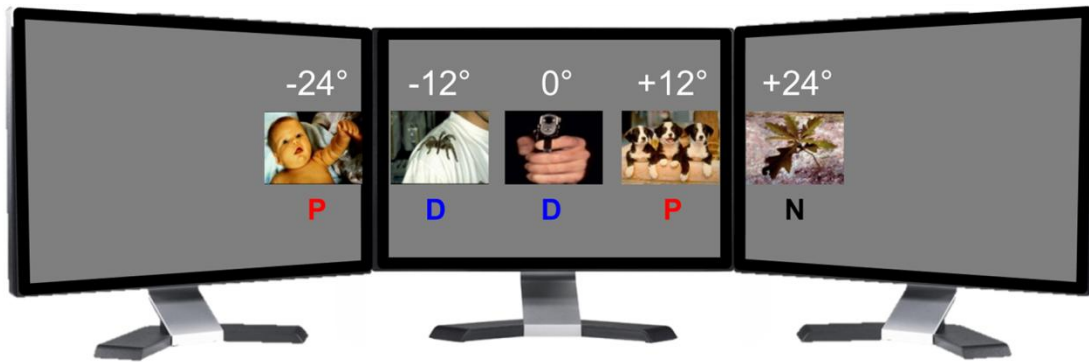


Figure IX.2. Illustration des conditions de projection des images plaisantes (P), neutres (N) et déplaisantes (D) à -24° et -12° dans le champ visuel gauche, 0° dans le champ visuel central, et $+12^\circ$ ainsi que $+24^\circ$ dans le champ visuel droit. De manière concomitante, nous enregistrons les potentiels évoqués, l'électrocardiographie et les réponses électrodermales.

Étant donné la grande variabilité dans les formes de troubles anxieux et l'hypothèse sous-jacente de profils neurophysiologiques distincts, nous avons entrepris l'établissement d'une large cohorte de patients, qui nous permettra, *in fine*, d'associer ces différents troubles anxieux, et leur tendance dépressive associée ou non, à des profils spécifiques de réponses émotionnelles au niveau cérébral, corporel et comportemental, et ceci en fonction du degré d'excentricité de projection. Dans ce contexte, nous souhaiterions comparer des participants contrôles avec des patients présentant une anxiété généralisée, et des patients présentant une forme d'anxiété où l'objet de la peur est spécifique à une catégorie de stimulus négatif. Pour chacun de ces troubles anxieux, la présence d'une tendance dépressive associée constituera un groupe distinct.

Le nombre restreint d'individus inclus à l'heure actuelle ne nous permet pas d'effectuer des comparaisons entre les différents profils de troubles anxieux et des individus contrôles. Néanmoins, les premières données acquises semblent confirmer l'effet d'activation émotionnelle sur les réponses électrodermales. Cette recherche devrait surtout nous éclairer sur la part des composantes émotionnelles dans l'exploration visuelle normale ou pathologique de l'espace visuel. Son impact clinique concernerait le diagnostic et la prise en charge thérapeutique des troubles anxieux.

4. CONCLUSION GÉNÉRALE

Les principaux objectifs de ce travail, issus de l'intégration des données actuelles sur les modèles de la perception visuelle et du traitement émotionnel, nous semblent avoir été atteints.

Premièrement, nous avons montré que la valeur affective des informations visuelles est codée dès les premières étapes de traitement cérébral de l'information, indépendamment de la portion du champ visuel stimulé, et participe à l'élaboration de la représentation visuelle de notre environnement, probablement grâce à des échanges dynamiques entre le système affectif antérieur et les cortex visuels. Dans ce cadre, nous avons observé que le traitement cérébral précoce de la valeur émotionnelle d'une stimulation retentit au niveau somatique par des modulations émotionnelles de l'activité neurovégétative, laissant également présager la possibilité de signaux rétroactifs du corps vers le cerveau participant à l'émergence du ressenti affectif. Le codage émotionnel impliquerait de plus une contribution différentielle des hémisphères selon les étapes de traitement considérées ainsi que la valence des stimulations émotionnelles. L'hémisphère droit serait davantage spécialisé dans le traitement précoce de l'activation émotionnelle, et le traitement plus tardif de la valence négative tandis que l'hémisphère gauche serait spécialisé pour la valence positive.

Deuxièmement, nous avons montré que le traitement de la valeur affective de stimulations périphériques modifie transitoirement la perception au centre du champ visuel, indépendamment des buts attentionnels. Cette interférence émotionnelle pourrait refléter le résultat d'interactions inhibitrices entre le traitement parvocellulaire, dominant en vision centrale, et le traitement visuel de type magnocellulaire, dominant en périphérie. Dans ces conditions, les régions orbito-frontales généreraient des prédictions affectives basées spécifiquement sur le traitement de type magnocellulaire, correspondant à une analyse grossière mais rapide des signaux visuels. Ces prédictions seraient transmises en retour aux cortex visuels postérieurs et guideraient l'analyse plus fine des informations visuelles. Dans ce contexte, nous avons montré que les individus anxieux seraient particulièrement sensibles aux stimuli émotionnels en périphérie visuelle gauche. Toutefois, ce biais émotionnel, probablement lié à une hyperactivation de l'hémisphère droit, serait inversé par l'association d'une tendance dépressive.

En dernier lieu, la contribution de cette recherche, quant aux corrélats cérébraux, corporels et comportementaux des émotions visuelles et la mise en évidence de différences interindividuelles dans l'orientation d'origine émotionnelle du comportement, nous a conduits à mettre en œuvre une dernière étude dédiée au codage émotionnel dans les troubles affectifs.

En conclusion, ce travail de thèse a permis d'apporter des connaissances originales et novatrices sur la perception visuelle de l'information émotionnelle en vision centrale et périphérique. Il fournit aussi des perspectives nouvelles dans la compréhension des composantes affectives des troubles mentaux et physiques d'origine émotionnelle.



Références bibliographiques

COMMUNICATIONS ASSOCIÉES À CE TRAVAIL DE THÈSE

Orales

1. Sequeira, H., **D'Hondt, F.**, Collignon, O., Dubarry, A. S., Robert, M., Taisne, M., Tremblay, J., Martinez Montes, E., Lepore, F. & Lassonde, M. Emotional processing: integrating neuromagnetic and autonomic markers. 10th International Conference on Cognitive Neuroscience, September 1-5, 2008, Bodrum, Turkey.
Proceedings: *Frontiers in Human Neuroscience*. Conference Abstract: 10th International Conference on Cognitive Neuroscience. doi: 10.3389/conf.neuro.09.2009.01.069
2. Sequeira, H., **D'Hondt, F.**, Collignon, O., Dubarry, A. S., Robert, M., Rigoulot, S., Honoré, J., Lepore, F., & Lassonde, M. MEG and neurovisceral integration of Emotion : New perspectives. Annual ANT Neurometing, Burgundy, January 28-31, 2009, Beaune, France.
3. **D'Hondt, F.**, Collignon, O., Dubarry, A. S., Robert, M., Rigoulot, S., Honoré, J., Lepore, F., Lassonde, M., & Sequeira, H. Emotional arousal: a new evidence from MEG and autonomic correlates. Bi-annual Meeting of the International Society for Research on Emotion, August 6-8, 2009, Leuven, Belgium.
4. Sequeira, H., **D'Hondt, F.**, Lepore, F., & Lassonde, M. An autonomic window on mind-body links. 6th Congress of The International Society for Autonomic Neuroscience and Satellite Meeting on "Invasive and non-invasive studies of the human autonomic nervous system", September 1-7, 2009, Sydney, Australia.
5. **D'Hondt, F.** Codage émotionnel de l'espace visuel: approche neurophysiologique chez l'individu sain, anxieux ou dépressif. Conférence invitée, CERNEC, Université de Montréal, 22 janvier 2010.
6. **D'Hondt, F.**, Lassonde, M., Collignon, O., Honoré, J., Lepore, F., & Sequeira, H. Brain-body impact of emotional scenes. 3rd European Conference on Emotion, symposium "Sensory gates of emotion", April 22-24, 2010, Université Lille Nord de France, Lille, France.
7. **D'Hondt, F.**, Lassonde, M., Collignon, O., Honoré, J., Lepore, F., & Sequeira, H. Cerebral spatiotemporal dynamics in emotional processing: A MEG study. Annual BAPS (Belgian Association for Psychological Science), symposium "Information-processing biases in emotional disorders: Perceptual and attentional processes", May 28th, 2010, Université Libre de Bruxelles, Brussels, Belgium.
8. **D'Hondt, F.**, Lassonde, M., Collignon, O., Honoré, J., Lepore, F., & Sequeira, H. Impact neurophysiologique des émotions. 10^{ème} journée André Verbert, colloque annuel des doctorants de l'école doctorale biologie santé de Lille, Université de Lille Nord de France, 15 septembre 2010, Lille, France.
9. **D'Hondt, F.**, Approche neurophysiologique du codage émotionnel de l'espace visuel. Séminaire, LNFP, Université Lille Nord de France, 16 novembre 2010, Lille, France.
10. Sequeira, H., **D'Hondt, F.**, Honoré, J., Lepore, F., & Lassonde, M. Brain-body impact of emotion. 2nd Annual World Congress of Neurotalk, May 22-25, 2011, Dalian, China.

Affichées

1. **D'Hondt, F.**, Collignon, O., Dubarry, A. S., Robert, M., Rigoulot, S., Honoré, J., Lepore, F., Lassonde, M., & Sequeira, H. Neuromagnetic and electrodermal correlates of emotional processing. 12th Annual Meeting of the LARC-Neuroscience Network, October 17th, 2008, Rouen, France.
2. **D'Hondt, F.**, Lassonde, M., Collignon, O., Honoré, J., Lepore, F., & Sequeira, H. Neurophysiological impact of emotional scenes. 17th Annual Cognitive Neuroscience Society Meeting, April 17-20, 2010, Montreal, Canada.
3. **D'Hondt, F.**, Lassonde, M., Collignon, O., Honoré, J., Lepore, F., & Sequeira, H. Neurophysiological impact of emotional scenes. 14th Annual Meeting of the LARC-Neuroscience network, October 29th, 2010, Lille, France.
4. **D'Hondt, F.**, Lassonde, M., Lepore, F., Honoré, J. & Sequeira, H. Brain-body impact of lateralized emotional scenes. 11th International Conference on Cognitive Neuroscience, September 25-29, 2011, Palma, Mallorca, Spain.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Abramson, B. P., & Chalupa, L. M. (1985). The laminar distribution of cortical connections with the tecto- and cortico-recipient zones in the cat's lateral posterior nucleus. *Neuroscience*, *15*(1), 81-95.
- Adolphs, R. (2003). Dissociable neural systems for recognizing emotions. *Brain and Cognition*, *52*(1), 61-69.
- Adolphs, R., Damasio, H., Tranel, D., & Damasio, A. R. (1996). Cortical systems for the recognition of emotion in facial expressions. *Journal of Neuroscience*, *16*(23), 7678-7687.
- Adolphs, R., Gosselin, F., Buchanan, T. W., Tranel, D., Schyns, P., & Damasio, A. R. (2005). A mechanism for impaired fear recognition after amygdala damage. *Nature*, *433*(7021), 68-72.
- Adolphs, R., & Spezio, M. (2006). Role of the amygdala in processing visual social stimuli. *156*, 363-378.
- 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*(10), 1111-1117.
- Aharon, I., Etcoff, N., Ariely, D., Chabris, C. F., O'Connor, E., & Breiter, H. C. (2001). Beautiful faces have variable reward value: fMRI and behavioral evidence. *Neuron*, *32*(3), 537-551.
- Ahern, G. L., Schomer, D. L., Kleefield, J., Blume, H., Cosgrove, G. R., Weintraub, S., & Mesulam, M. M. (1991). Right hemisphere advantage for evaluating emotional facial expressions. *Cortex*, *27*(2), 193-202.
- Akiskal, H. S. (1990). Toward a clinical understanding of the relationship of anxiety and depressive disorders. In J. D. Maser & C. R. Cloninger (Eds.), *Comorbidity of mood and anxiety disorders* (pp. 597-607). Washington, DC: American Psychiatric Press.
- 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*(14), 3223-3233.
- Alves, N. T., Fukusima, S. S., & Aznar-Casanova, A. (2008). Models of brain asymmetry in emotional processing. *Psychology and Neuroscience*, *1*(1), 63-66.
- Amaral, D. G., Behnia, H., & Kelly, J. L. (2003). Topographic organization of projections from the amygdala to the visual cortex in the macaque monkey. *Neuroscience*, *118*(4), 1099-1120.
- Amaral, D. G., & Price, J. L. (1984). Amygdalo-cortical projections in the monkey (*Macaca fascicularis*). *The Journal of comparative neurology*, *230*(4), 465-496.
- Amiez, C., Procyk, E., Honore, J., Sequeira, H., & Joseph, J. P. (2003). Reward anticipation, cognition, and electrodermal activity in the conditioned monkey. *Experimental brain research*, *149*(3), 267-275.
- Amir, N., Beard, C., Burns, M., & Bomyea, J. (2009). Attention modification program in individuals with generalized anxiety disorder. *Journal of abnormal psychology*, *118*(1), 28-33.
- Amir, N., Weber, G., Beard, C., Bomyea, J., & Taylor, C. T. (2008). The effect of a single-session attention modification program on response to a public-speaking challenge in socially anxious individuals. *Journal of abnormal psychology*, *117*(4), 860-868.
- Amodio, D. M., & Frith, C. D. (2006). Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition. *Nature reviews Neuroscience*, *7*(4), 268-277.
- Amrhein, C., Muhlberger, A., Pauli, P., & Wiedemann, G. (2004). Modulation of event-related brain potentials during affective picture processing: a complement to startle reflex and skin conductance response? *International Journal of Psychophysiology*, *54*(3), 231-240.
- Anders, S., Lotze, M., Erb, M., Grodd, W., & Birbaumer, N. (2004). Brain activity underlying emotional valence and arousal: a response-related fMRI study. *Human brain mapping*, *23*(4), 200-209.
- Anderson, A. K. (2005). Affective influences on the attentional dynamics supporting awareness. *Journal of experimental psychology. General*, *134*(2), 258-281.
- Anderson, A. K., & Phelps, E. A. (2001). Lesions of the human amygdala impair enhanced perception of emotionally salient events. *Nature*, *411*(6835), 305-309.
- Anderson, A. K., & Sobel, N. (2003). Dissociating intensity from valence as sensory inputs to emotion. *Neuron*, *39*(4), 581-583.
- Appelhans, B. M., & Luecken, L. J. (2006). Heart rate variability as an index of regulated emotional responding. *Review of general psychology*, *10*(3), 229-240.
- Armony, J. L., & Dolan, R. J. (2002). Modulation of spatial attention by fear-conditioned stimuli: an event-related fMRI study. *Neuropsychologia*, *40*(7), 817-826.
- Arnold. (1960). *Emotion and personality*. New York, NY: Columbia University Press.
- Aron, A., Fisher, H., Mashek, D. J., Strong, G., Li, H., & Brown, L. L. (2005). Reward, motivation, and emotion systems associated with early-stage intense romantic love. *Journal of neurophysiology*, *94*(1), 327-337.
- Ba-M'hamed, S., Ciancia, F., Delerm, B., Roy, J. C., & Sequeira-Martinho, A. H. (1986). Influence of skin temperature on latency and amplitude of skin potential responses in the cat. *Biological Psychology*, *22*(1), 59-67.

- Babinski, J. (1914). Contribution of cerebral hemispheric organization in the study of mental troubles. *Revue Neurologique*, 27(845-848).
- Bach, D. R., Friston, K. J., & Dolan, R. J. (2010). Analytic measures for quantification of arousal from spontaneous skin conductance fluctuations. *International Journal of Psychophysiology*, 76(1), 52-55.
- Badcock, J. C., Whitworth, F. A., Badcock, D. R., & Lovegrove, W. J. (1990). Low-frequency filtering and the processing of local-global stimuli. *Perception*, 19(5), 617-629.
- Baillet, S., Mosher, J. C., & Leahy, R. M. (2001). Electromagnetic brain mapping. *IEEE Signal Processing Magazine*, 18, 14-30.
- 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(1), 168-190.
- Balleine, B. W. (2005). Neural bases of food-seeking: affect, arousal and reward in corticostriatal limbic circuits. *Physiology & behavior*, 86(5), 717-730.
- Bar-Haim, Y., Holoshitz, Y., Eldar, S., Frenkel, T. I., Muller, D., Charney, D. S., Pine, D. S., Fox, N. A., & Wald, I. (2010). Life-threatening danger and suppression of attention bias to threat. *The American journal of psychiatry*, 167(6), 694-698.
- Bar-Haim, Y., Lamy, D., & Glickman, S. (2005). Attentional bias in anxiety: a behavioral and ERP study. *Brain and Cognition*, 59(1), 11-22.
- Bar-Haim, Y., Lamy, D., Pergamin, L., Bakermans-Kranenburg, M. J., & van IJzendoorn, M. H. (2007). Threat-related attentional bias in anxious and nonanxious individuals: a meta-analytic study. *Psychological bulletin*, 133(1), 1-24.
- Bar, M. (2003). A cortical mechanism for triggering top-down facilitation in visual object recognition. *Journal of cognitive neuroscience*, 15(4), 600-609.
- Bar, M. (2004). Visual objects in context. *Nature reviews. Neuroscience*, 5(8), 617-629.
- Bar, M. (2007). The proactive brain: using analogies and associations to generate predictions. *Trends in cognitive sciences*, 11(7), 280-289.
- Bar, M. (2009). The proactive brain: memory for predictions. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 364(1521), 1235-1243.
- Bar, M., & Aminoff, E. (2003). Cortical analysis of visual context. *Neuron*, 38(2), 347-358.
- Bar, M., Kassam, K. S., Ghuman, A. S., Boshyan, J., Schmid, A. M., Dale, A. M., Hamalainen, M. S., Marinkovic, K., Schacter, D. L., Rosen, B. R., & Halgren, E. (2006). Top-down facilitation of visual recognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(2), 449-454.
- Bar, M., Tootell, R. B., Schacter, D. L., Greve, D. N., Fischl, B., Mendola, J. D., Rosen, B. R., & Dale, A. M. (2001). Cortical mechanisms specific to explicit visual object recognition. *Neuron*, 29(2), 529-535.
- Barbas, H. (1988). Anatomic organization of basoventral and mediodorsal visual recipient prefrontal regions in the rhesus monkey. *The Journal of comparative neurology*, 276(3), 313-342.
- Barbas, H. (1995). Anatomic basis of cognitive-emotional interactions in the primate prefrontal cortex. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 19(3), 499-510.
- Barbas, H., & De Olmos, J. (1990). Projections from the amygdala to basoventral and mediodorsal prefrontal regions in the rhesus monkey. *The Journal of comparative neurology*, 300(4), 549-571.
- Barbas, H., & Pandya, D. N. (1989). Architecture and intrinsic connections of the prefrontal cortex in the rhesus monkey. *The Journal of comparative neurology*, 286(3), 353-375.
- Barbas, H., Saha, S., Rempel-Clower, N., & Ghashghaei, T. (2003). Serial pathways from primate prefrontal cortex to autonomic areas may influence emotional expression. *BMC neuroscience*, 4, 25.
- Barcelo, F., Suwazono, S., & Knight, R. T. (2000). Prefrontal modulation of visual processing in humans. *Nature neuroscience*, 3(4), 399-403.
- Barlow, D. H., & Campbell, L. A. (2000). Mixed anxiety-depression and its implications for models of mood and anxiety disorders. *Comprehensive psychiatry*, 41(2 Suppl 1), 55-60.
- Barrett, L. F., & Bar, M. (2009). See it with feeling: affective predictions during object perception. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 364(1521), 1325-1334.
- Barsalou, L. W. (1999). Perceptual symbol systems. *The Behavioral and brain sciences*, 22(4), 577-609; discussion 610-660.
- Barsalou, L. W. (2003). Abstraction in perceptual symbol systems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 358(1435), 1177-1187.
- Bartels, A., & Zeki, S. (2004). The neural correlates of maternal and romantic love. *NeuroImage*, 21(3), 1155-1166.
- Batty, M. (2003). Early processing of the six basic facial emotional expressions. *Cognitive Brain Research*, 17(3), 613-620.
- Bayle, D. J., Henaff, M. A., & Krolak-Salmon, P. (2009). Unconsciously perceived fear in peripheral vision alerts the limbic system: a MEG study. *PLoS one*, 4(12), e8207.
- Bayle, D. J., Schoendorff, B., Henaff, M. A., & Krolak-Salmon, P. (2011). Emotional facial expression detection in the peripheral visual field. *PLoS one*, 6(6), e21584.

- Bayle, D. J., & Taylor, M. J. (2010). Attention inhibition of early cortical activation to fearful faces. *Brain research*, *1313*, 113-123.
- Beatty, J. (1986). The pupillary system. In M. G. H. Coles, E. Donchin & S. W. Porges (Eds.), *Psychophysiology: Systems, processes, and applications* (pp. 43-50). New York, NY: Guilford Press.
- Beauregard, M., Leroux, J. M., Bergman, S., Arzoumanian, Y., Beaudoin, G., Bourgouin, P., & Stip, E. (1998). The functional neuroanatomy of major depression: an fMRI study using an emotional activation paradigm. *Neuroreport*, *9*(14), 3253-3258.
- Beauregard, M., Levesque, J., & Bourgouin, P. (2001). Neural correlates of conscious self-regulation of emotion. *Journal of Neuroscience*, *21*(18), RC165.
- Becerra, L., Breiter, H. C., Wise, R., Gonzalez, R. G., & Borsook, D. (2001). Reward circuitry activation by noxious thermal stimuli. *Neuron*, *32*(5), 927-946.
- Bechara, A., Damasio, A. R., Damasio, H., & Anderson, S. W. (1994). Insensitivity to future consequences following damage to human prefrontal cortex. *Cognition*, *50*(1-3), 7-15.
- Bechara, A., Damasio, H., Damasio, A. R., & Lee, G. P. (1999). Different contributions of the human amygdala and ventromedial prefrontal cortex to decision-making. *Journal of Neuroscience*, *19*(13), 5473-5481.
- 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*(1), 428-437.
- Bechara, A., Tranel, D., Damasio, H., Adolphs, R., Rockland, C., & Damasio, A. R. (1995). Double dissociation of conditioning and declarative knowledge relative to the amygdala and hippocampus in humans. *Science*, *269*(5227), 1115-1118.
- Beck, A. T., Emery, G., & Greenberg, R. L. (1985). *Anxiety disorders and phobias: A cognitive perspective*. New York, NY: Basic Books.
- Beck, A. T., Steer, R. A., Ball, R., & Ranieri, W. (1996). Comparison of Beck Depression Inventories -IA and -II in psychiatric outpatients. *Journal of personality assessment*, *67*(3), 588-597.
- Beck, A. T., Steer, R. A., & Brown, G. K. (1996). *Manual for the Beck Depression Inventory-II*. San Antonio, TX: Psychological Corporation.
- Bench, C. J., Friston, K. J., Brown, R. G., Scott, L. C., Frackowiak, R. S., & Dolan, R. J. (1992). The anatomy of melancholia--focal abnormalities of cerebral blood flow in major depression. *Psychological medicine*, *22*(3), 607-615.
- Bender, D. B., & Youakim, M. (2001). Effect of attentive fixation in macaque thalamus and cortex. *Journal of neurophysiology*, *85*(1), 219-234.
- Benevento, L. A., & Port, J. D. (1995). Single neurons with both form/color differential responses and saccade-related responses in the nonretinotopic pulvinar of the behaving macaque monkey. *Visual neuroscience*, *12*(3), 523-544.
- Benowitz, L. I., Bear, D. M., Rosenthal, R., Mesulam, M. M., Zaidel, E., & Sperry, R. W. (1983). Hemispheric specialization in nonverbal communication. *Cortex*, *19*(1), 5-11.
- Berns, G. S., Cohen, J. D., & Mintun, M. A. (1997). Brain regions responsive to novelty in the absence of awareness. *Science*, *276*(5316), 1272-1275.
- Berntson, G. G., Cacioppo, J. T., & Quigley, K. S. (1991). Autonomic determinism: the modes of autonomic control, the doctrine of autonomic space, and the laws of autonomic constraint. *Psychological review*, *98*(4), 459-487.
- Berntson, G. G., Sarter, M., & Cacioppo, J. T. (2003). Ascending visceral regulation of cortical affective information processing. *The European journal of neuroscience*, *18*(8), 2103-2109.
- Berthoz, S., Armony, J. L., Blair, R. J., & Dolan, R. J. (2002). An fMRI study of intentional and unintentional (embarrassing) violations of social norms. *Brain*, *125*(Pt 8), 1696-1708.
- Bishop, S. J. (2009). Trait anxiety and impoverished prefrontal control of attention. *Nature neuroscience*, *12*(1), 92-98.
- Bishop, S. J., Duncan, J., & Lawrence, A. D. (2004). State anxiety modulation of the amygdala response to unattended threat-related stimuli. *Journal of Neuroscience*, *24*(46), 10364-10368.
- Bishop, S. J., Jenkins, R., & Lawrence, A. D. (2007). Neural processing of fearful faces: effects of anxiety are gated by perceptual capacity limitations. *Cerebral cortex*, *17*(7), 1595-1603.
- Blakemore, C., & Vital-Durand, F. (1986). Organization and post-natal development of the monkey's lateral geniculate nucleus. *The Journal of physiology*, *380*, 453-491.
- Blanca, M. J., & Lopez-Montiel, G. (2009). Hemispheric differences for global and local processing: effect of stimulus size and sparsity. *The Spanish journal of psychology*, *12*(1), 21-31.
- Blatt, G. J., Andersen, R. A., & Stoner, G. R. (1990). Visual receptive field organization and cortico-cortical connections of the lateral intraparietal area (area LIP) in the macaque. *The Journal of comparative neurology*, *299*(4), 421-445.
- Bocanegra, B. R., & Zeelenberg, R. (2009). Emotion improves and impairs early vision. *Psychological science*, *20*(6), 707-713.
- Bocanegra, B. R., & Zeelenberg, R. (2011). Emotion-Induced Trade-Offs in Spatiotemporal Vision. *Journal of Experimental Psychology: General*, Advance online publication.

- 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*(3), 446-458.
- Borod, J. C., Haywood, C. S., & Koff, E. (1997). Neuropsychological aspects of facial asymmetry during emotional expression: a review of the normal adult literature. *Neuropsychology review*, *7*(1), 41-60.
- Bourne, V. J., & Vladeanu, M. (2011). Lateralisation for processing facial emotion and anxiety: contrasting state, trait and social anxiety. *Neuropsychologia*, *49*(5), 1343-1349.
- Boussaoud, D., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1991). Visual topography of area TEO in the macaque. *The Journal of comparative neurology*, *306*(4), 554-575.
- 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*(3), 462-495.
- 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*(7), 644-662.
- Bradley, B. P., Mogg, K., & Lee, S. C. (1997). Attentional biases for negative information in induced and naturally occurring dysphoria. *Behaviour research and therapy*, *35*(10), 911-927.
- Bradley, B. P., Mogg, K., & Millar, N. H. (2000). Covert and overt orienting of attention to emotional faces in anxiety. *Cognition & Emotion*, *14*(6), 789-808.
- Bradley, B. P., Mogg, K., Millar, N. H., Bonham-Carter, C., Fergusson, E., Jenkins, J., & Parr, M. (1997). Attentional Biases for Emotional Faces. *Cognition & Emotion*, *11*(1), 25-42.
- Bradley, M. M., Codispoti, M., Cuthbert, B. N., & Lang, P. J. (2001). Emotion and motivation I: Defensive and appetitive reactions in picture processing. *Emotion*, *1*(3), 276-298.
- Bradley, M. M., Codispoti, M., Sabatinelli, D., & Lang, P. J. (2001). Emotion and motivation II: Sex differences in picture processing. *Emotion*, *1*(3), 300-319.
- Bradley, M. M., Cuthbert, B. N., & Lang, P. J. (1996). Picture media and emotion: effects of a sustained affective context. *Psychophysiology*, *33*(6), 662-670.
- Bradley, M. M., & Lang, P. J. (1994). Measuring emotion: the Self-Assessment Manikin and the Semantic Differential. *Journal of behavior therapy and experimental psychiatry*, *25*(1), 49-59.
- Bradley, M. M., & Lang, P. J. (1999). International affective digitized sounds (IADS): Stimuli, instruction manual and affective ratings (Tech. Rep. No. B-2). Gainesville, FL: The Center for Research in Psychophysiology, University of Florida.
- Bradley, M. M., & Lang, P. J. (2000). Measuring emotion: behavior, feeling and physiology. In R. D. Lane & L. Nadel (Eds.), *Cognitive Neuroscience of Emotion* (pp. 242-276). Oxford: Oxford University Press.
- Bradley, M. M., Sabatinelli, D., Lang, P. J., Fitzsimmons, J. R., King, W., & Desai, P. (2003). Activation of the visual cortex in motivated attention. *Behavioral Neuroscience*, *117*(2), 369-380.
- Breiter, H. C., Aharon, I., Kahneman, D., Dale, A., & Shizgal, P. (2001). Functional imaging of neural responses to expectancy and experience of monetary gains and losses. *Neuron*, *30*(2), 619-639.
- Breiter, H. C., Gollub, R. L., Weisskoff, R. M., Kennedy, D. N., Makris, N., Berke, J. D., Goodman, J. M., Kantor, H. L., Gastfriend, D. R., Riorden, J. P., Mathew, R. T., Rosen, B. R., & Hyman, S. E. (1997). Acute effects of cocaine on human brain activity and emotion. *Neuron*, *19*(3), 591-611.
- Breitmeyer, B. G. (1975). Simple reaction time as a measure of the temporal response properties of transient and sustained channels. *Vision Research*, *15*(12), 1411-1412.
- Britton, J. C., Taylor, S. F., Sudheimer, K. D., & Liberzon, I. (2006). Facial expressions and complex IAPS pictures: Common and differential networks. *NeuroImage*, *31*(2), 906-919.
- Bromberg-Martin, E. S., Matsumoto, M., & Hikosaka, O. (2010). Dopamine in motivational control: rewarding, aversive, and alerting. *Neuron*, *68*(5), 815-834.
- Broomfield, N. M., & Turpin, G. (2005). Covert and overt attention in trait anxiety: a cognitive psychophysiological analysis. *Biological Psychology*, *68*(3), 179-200.
- Brosch, T., Sander, D., Pourtois, G., & Scherer, K. (2008). Beyond fear: Rapid spatial orienting toward positive emotional stimuli. *Psychological science*, *19*(362-370).
- Bruder, G. E., Fong, R., Tenke, C. E., Leite, P., Towey, J. P., Stewart, J. E., McGrath, P. J., & Quitkin, F. M. (1997). Regional brain asymmetries in major depression with or without an anxiety disorder: a quantitative electroencephalographic study. *Biological psychiatry*, *41*(9), 939-948.
- Bryant, R. A., Harvey, A. G., Gordon, E., & Barry, R. J. (1995). Eye movement and electrodermal responses to threat stimuli in post-traumatic stress disorder. *International Journal of Psychophysiology*, *20*(3), 209-213.
- Bryden, M. P. (1982). *Laterality*. San Diego, CA: Academic Press.
- Buchner, H., Gobbele, R., Wagner, M., Fuchs, M., Waberski, T. D., & Beckmann, R. (1997). Fast visual evoked potential input into human area V5. *Neuroreport*, *8*(11), 2419-2422.
- Bullier, J. (1998). Architecture fonctionnelle du système visuel. In M. Boucart, M.-A. Hénaff & C. Belin (Eds.), *Vision: aspects perceptifs et cognitifs* (pp. 11-42). Cahors: Solal.
- Bullier, J. (2001). Integrated model of visual processing. *Brain Research Reviews*, *36*, 96-107.

- Bundy, R. S., & Fitzgerald, H. E. (1975). Stimulus specificity of electrodermal recovery time: an examination and reinterpretation of the evidence. *Psychophysiology*, *12*(4), 406-411.
- Buodo, G., Sarlo, M., & Palomba, D. (2002). Attentional resources measured by reaction times highlight differences with pleasant and unpleasant, high arousing stimuli. *Motivation and Emotion*, *26*, 123-138.
- Buser, P., & Imbert, M. (1987). *Neurophysiologie fonctionnelle* (Vol. 4). Paris: Hermann.
- Bush, G., Luu, P., & Posner, M. I. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends in cognitive sciences*, *4*(6), 215-222.
- 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*(4), 270-282.
- Cabot, J. B. (1990). Sympathetic preganglionic neurons: cytoarchitecture, ultrastructure, and biophysical properties. In A. D. Loewy & K. M. Spyer (Eds.), *Central regulation of autonomic functions* (pp. 44-67). Oxford: Oxford university Press,.
- Cacioppo, J. T., & Gardner, W. L. (1999). Emotion. *Annual review of psychology*, *50*, 191-214.
- Cacioppo, J. T., & Petty, R. E. (1981). Electromyograms as measures of extent and affectivity of information processing. *The American psychologist*, *36*(5), 441-456.
- Calder, A. J., Lawrence, A. D., & Young, A. W. (2001). Neuropsychology of fear and loathing. *Nature reviews. Neuroscience*, *2*(5), 352-363.
- 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*(6492), 70-72.
- Calvo, M. G., & Avero, P. (2008). Affective priming of emotional pictures in parafoveal vision: Left visual field advantage. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *8*(1), 41-53.
- Calvo, M. G., & Lang, P. J. (2005). Parafoveal semantic processing of emotional visual scenes. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance*, *31*(3), 502-519.
- Calvo, M. G., & Nummenmaa, L. (2008). Detection of emotional faces: salient physical features guide effective visual search. *Journal of experimental psychology. General*, *137*(3), 471-494.
- Calvo, M. G., Nummenmaa, L., & Hyona, J. (2008). Emotional scenes in peripheral vision: selective orienting and gist processing, but not content identification. *Emotion*, *8*(1), 68-80.
- Campanella, S., & Guerit, J. M. (2009). How clinical neurophysiology may contribute to the understanding of a psychiatric disease such as schizophrenia. *Clinical Neurophysiology*, *39*(1), 31-39.
- Campanella, S., Petit, G., Maurage, P., Kornreich, C., Verbanck, P., & Noel, X. (2009). Chronic alcoholism: insights from neurophysiology. *Clinical Neurophysiology*, *39*(4-5), 191-207.
- Campbell, F. W., & Robson, J. G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *The Journal of physiology*, *197*(3), 551-566.
- Cannistraro, P. A., Wright, C. I., Wedig, M. M., Martis, B., Shin, L. M., Wilhelm, S., & Rauch, S. L. (2004). Amygdala responses to human faces in obsessive-compulsive disorder. *Biological psychiatry*, *56*(12), 916-920.
- Cannon, W. (1928). The mechanism of emotional disturbance of bodily functions. *The New England Journal of Medicine*, *198*, 877- 884.
- Carbonnell, L., Vidal, F., Sequeira, H., & Caverni, J. P. (2006). A reasoning bias revealed by electrodermal activity. *Psychophysiology*, *43*(4), 387-393.
- Cardinal, R. N., Parkinson, J. A., Hall, J., & Everitt, B. J. (2002). Emotion and motivation: the role of the amygdala, ventral striatum, and prefrontal cortex. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *26*(3), 321-352.
- Carmichael, G. (2004). Left temporoparietal junction performs social reasoning. *Lancet neurology*, *3*(6), 328.
- Carmichael, S. T., & Price, J. L. (1995). Sensory and premotor connections of the orbital and medial prefrontal cortex of macaque monkeys. *The Journal of comparative neurology*, *363*(4), 642-664.
- Carmichael, S. T., & Price, J. L. (1996). Connectional networks within the orbital and medial prefrontal cortex of macaque monkeys. *The Journal of comparative neurology*, *371*(2), 179-207.
- Carrasco, M., & Yeshurun, Y. (2009). Covert attention effects on spatial resolution. *Progress in brain research*, *176*, 65-86.
- Carretie, 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*(6), 1187-1195.
- Carretie, L., Hinojosa, J. A., Martin-Loeches, M., Mercado, F., & Tapia, M. (2004). Automatic attention to emotional stimuli: neural correlates. *Human brain mapping*, *22*(4), 290-299.
- Carretie, L., Martin-Loeches, M., Hinojosa, J. A., & Mercado, F. (2001). Emotion and attention interaction studied through event-related potentials. *Journal of cognitive neuroscience*, *13*(8), 1109-1128.
- Carretie, L., Rios, M., de la Gandara, B. S., Tapia, M., Albert, J., Lopez-Martin, S., & Alvarez-Linera, J. (2009). The striatum beyond reward: caudate responds intensely to unpleasant pictures. *Neuroscience*, *164*(4), 1615-1622.

- Carroll, E. W., & 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), 1-17.
- 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(1), 49-57.
- Catani, M., Howard, R. J., Pajevic, S., & Jones, D. K. (2002). Virtual in vivo interactive dissection of white matter fasciculi in the human brain. *NeuroImage*, 17(1), 77-94.
- Catani, M., Jones, D. K., Donato, R., & Ffytche, D. H. (2003). Occipito-temporal connections in the human brain. *Brain*, 126(Pt 9), 2093-2107.
- Cattell, R. B. (1966). The scree test for the number of factors. *Multivariate Behavioral Research*, 1, 245-276.
- Cavada, C., Company, T., Tejedor, J., Cruz-Rizzolo, R. J., & Reinoso-Suarez, F. (2000). The anatomical connections of the macaque monkey orbitofrontal cortex. A review. *Cerebral cortex*, 10(3), 220-242.
- Cecheto, D. F., & Saper, C. B. (1990). Role of the cortex in autonomic function. In A. D. Loewy & C. B. Saper (Eds.), *Central Regulation of Autonomic Functions* (pp. 208-223). New York, NY: Oxford University Press.
- Cechetto, D. F., & Saper, C. B. (1990). Role of the cerebral cortex in autonomic function. In A. D. Loewy & K. M. Saper (Eds.), *Central regulation of autonomic function* (pp. 208-223). New York, NY: Oxford University Press.
- Charney, D. S., & Deutch, A. (1996). A functional neuroanatomy of anxiety and fear: implications for the pathophysiology and treatment of anxiety disorders. *Critical reviews in neurobiology*, 10(3-4), 419-446.
- Cheng, A., Eysel, U. T., & Vidyasagar, T. R. (2004). The role of the magnocellular pathway in serial deployment of visual attention. *The European journal of neuroscience*, 20(8), 2188-2192.
- Chua, P., & Dolan, R. J. (2000). The neurobiology of anxiety and anxiety-related disorders: a functional neuroimaging perspective. In J. C. Mazziotta, A. W. Toga & R. S. J. Frackowiak (Eds.), *Brain mapping: the disorders* (pp. 509-522). New York, NY: Academic Press.
- Cicone, M., Wapner, W., & Gardner, H. (1980). Sensitivity to emotional expressions and situations in organic patients. *Cortex*, 16(1), 145-158.
- Cisler, J. M., & Koster, E. H. (2010). Mechanisms of attentional biases towards threat in anxiety disorders: An integrative review. *Clinical psychology review*, 30(2), 203-216.
- Clark, D. A., & Beck, A. T. (2010). Cognitive theory and therapy of anxiety and depression: convergence with neurobiological findings. *Trends in cognitive sciences*, 14(9), 418-424.
- 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., & Hillyard, S. A. (1996). Spatial selective attention affects early extrastriate but not striate components of the visual evoked potential. *Journal of cognitive neuroscience*, 8(5), 387-402.
- Codispoti, M., Ferrari, V., Junghofer, M., & Schupp, H. T. (2006). The categorization of natural scenes: brain attention networks revealed by dense sensor ERPs. *NeuroImage*, 32(2), 583-591.
- 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(3), 392-413.
- Cole, H. W., & Ray, W. J. (1985). EEG correlates of emotional tasks related to attentional demands. *International Journal of Psychophysiology*, 3(1), 33-41.
- Collins, D. L., Zijdenbos, A. P., Kollokian, V., Sled, J. G., Kabani, N. J., Holmes, C. J., & Evans, A. C. (1998). Design and construction of a realistic digital brain phantom. *Trans. Med. Imag.*, 17, 463-468.
- Cooney, R. E., Atlas, L. Y., Joormann, J., Eugene, F., & Gotlib, I. H. (2006). Amygdala activation in the processing of neutral faces in social anxiety disorder: is neutral really neutral? *Psychiatry research*, 148(1), 55-59.
- Cooper, J. C., & Knutson, B. (2008). Valence and salience contribute to nucleus accumbens activation. *NeuroImage*, 39(1), 538-547.
- Cope, L. M., Schaich Borg, J., Harenski, C. L., Sinnott-Armstrong, W., Lieberman, D., Nyalakanti, P. K., Calhoun, V. D., & Kiehl, K. A. (2010). Hemispheric Asymmetries during Processing of Immoral Stimuli. *Frontiers in evolutionary neuroscience*, 2, 110.
- Corbetta, M., Miezin, F. M., Shulman, G. L., & Petersen, S. E. (1993). A PET study of visuospatial attention. *Journal of Neuroscience*, 13(3), 1202-1226.
- Corbetta, M., Patel, G., & Shulman, G. L. (2008). The reorienting system of the human brain: from environment to theory of mind. *Neuron*, 58(3), 306-324.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature reviews. Neuroscience*, 3(3), 201-215.
- Cornwell, B. R., Carver, F. W., Coppola, R., Johnson, L., Alvarez, R., & Grillon, C. (2008). Evoked amygdala responses to negative faces revealed by adaptive MEG beamformers. *Brain research*, 1244, 103-112.
- Costa, V. D., Lang, P. J., Sabatinelli, D., Versace, F., & Bradley, M. M. (2010). Emotional imagery: assessing pleasure and arousal in the brain's reward circuitry. *Human brain mapping*, 31(9), 1446-1457.

- Craig, A. D. (2002). How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nature reviews. Neuroscience*, 3(8), 655-666.
- Craig, A. D. (2003). Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Current opinion in neurobiology*, 13(4), 500-505.
- Craig, A. D. (2009). How do you feel — now? The anterior insula and human awareness. *Nature reviews. Neuroscience*, 10, 50-70.
- Craig, A. D. (2010). The sentient self. *Brain structure & function*, 214(5-6), 563-577.
- Critchley, H. D. (2002). Volitional Control of Autonomic Arousal: A Functional Magnetic Resonance Study. *NeuroImage*, 16(4), 909-919.
- Critchley, H. D. (2009). Psychophysiology of neural, cognitive and affective integration: fMRI and autonomic indicators. *International Journal of Psychophysiology*, 73(2), 88-94.
- Critchley, H. D., Elliott, R., Mathias, C. J., & Dolan, R. J. (2000). Neural activity relating to generation and representation of galvanic skin conductance responses: a functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Neuroscience*, 20(8), 3033-3040.
- Critchley, H. D., Wiens, S., Rotshtein, P., Ohman, A., & Dolan, R. J. (2004). Neural systems supporting interoceptive awareness. *Nature neuroscience*, 7(2), 189-195.
- Crowley, K. E., & Colrain, I. M. (2004). A review of the evidence for P2 being an independent component process: age, sleep and modality. *Clinical Neurophysiology*, 115(4), 732-744.
- Curcio, C. A., & Allen, K. A. (1990). Topography of ganglion cells in human retina. *The Journal of comparative neurology*, 300(1), 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(4801), 579-582.
- Curcio, C. A., Sloan, K. R., Kalina, R. E., & Hendrickson, A. E. (1990). Human photoreceptor topography. *The Journal of comparative neurology*, 292(4), 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(2), 95-111.
- D'Hondt, F., Lasseonde, M., Collignon, O., Dubarry, A. S., Robert, M., Rigoulot, S., Honore, J., Lepore, F., & Sequeira, H. (2010). Early brain-body impact of emotional arousal. *Frontiers in human neuroscience*, 4(33), 1-10.
- D'Hondt, F., Lasseonde, M., Collignon, O., Lepore, F., Honore, J., & Sequeira, H. (en préparation). Peripherally emotional saliency and attentional capture: MEG and behavioral correlates.
- D'Hondt, F., Lasseonde, M., Mustin, F., Collignon, O., Honore, J., Lepore, F., & Sequeira, H. (soumis). Hemispherical coding of emotion: brain-body correlates.
- D'Hondt, F., Williot, A., Rossignol, M., Honore, J., & Sequeira, H. (en préparation). Emotional salience processing in anxious and mixed anxious-depressed individuals.
- Dacey, D. M., & Petersen, M. R. (1992). Dendritic field size and morphology of midget and parasol ganglion cells of the human retina. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89(20), 9666-9670.
- Damasio, A. R. (1994). *Descartes' error: emotion, reason, and the human brain*. New York, NY: Grosset/Putnam.
- Damasio, A. R. (1996). The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 351(1346), 1413-1420.
- Damasio, A. R. (1999). *The Feeling of What Happens: Body and Emotion in the Making of Consciousness*. New York, NY: Harcourt Brace.
- Damasio, A. R. (2000). A second chance for emotion. In R. D. Lane & L. Nadel (Eds.), *Cognitive Neuroscience of Emotion* (pp. 12-23). New York, NY: Oxford University Press.
- Damasio, A. R. (2004). William James and the modern neurobiology of emotion. In D. Evans & P. Cruse (Eds.), *Emotion, Evolution and Rationality*. Oxford: Oxford University Press.
- Damasio, A. R. (2010). *Self Comes to Mind: Constructing the Conscious Brain*. New York, NY: Pantheon books.
- Damasio, A. R., Grabowski, T. J., Bechara, A., Damasio, H., Ponto, L. L., Parvizi, J., & Hichwa, R. D. (2000). Subcortical and cortical brain activity during the feeling of self-generated emotions. *Nature neuroscience*, 3(10), 1049-1056.
- Damasio, A. R., Tranel, D., & Damasio, H. C. (1991). Somatic markers and the guidance of behavior: theory and preliminary testing. In H. S. Levin, H. M. Eisenberg & L. B. Benton (Eds.), *Frontal Lobe Function and Dysfunction* (pp. 217-229). New York: Oxford University Press.
- David, S. P., Munafo, M. R., Johansen-Berg, H., Smith, S. M., Rogers, R. D., Matthews, P. M., & Walton, R. T. (2005). Ventral striatum/nucleus accumbens activation to smoking-related pictorial cues in smokers and nonsmokers: a functional magnetic resonance imaging study. *Biological psychiatry*, 58(6), 488-494.
- Davidson, R. J. (1984). Affect, cognition, and hemispheric specialization. In C. E. Izard, J. Kagan & R. B. Zajonc (Eds.), *Emotion, cognition, and behavior* (pp. 320-365). New York, NY: Cambridge University Press.

- Davidson, R. J. (1993). The neuropsychology of emotion and affective style. In M. Lewis & J. M. Haviland (Eds.), *Handbook of emotion*. New York, NY: Guilford Press.
- Davidson, R. J. (1995). Cerebral asymmetry, emotion and affective style. In R. J. Davidson & K. Hugdahl (Eds.), *Brain asymmetry* (pp. 361-287). Massachusetts: MIT Press.
- Davidson, R. J. (2002). Anxiety and affective style: role of prefrontal cortex and amygdala. *Biological psychiatry*, *51*(1), 68-80.
- Davidson, R. J. (2003). Affective neuroscience and psychophysiology: toward a synthesis. *Psychophysiology*, *40*(5), 655-665.
- Davidson, R. J., & Fox, N. A. (1982). Asymmetrical brain activity discriminates between positive and negative affective stimuli in human infants. *Science*, *218*(4578), 1235-1237.
- Davidson, R. J., & Irwin, W. (1999). The functional neuroanatomy of emotion and affective style. *Trends in cognitive sciences*, *3*(1), 11-21.
- Davidson, R. J., Schwartz, G. E., Saron, C., Bennett, J., & Goleman, D. J. (1979). Frontal vs. parietal EEG asymmetry during positive and negative affect. *Psychophysiology*, *16*, 202-203.
- Davis, K. D., Taylor, S. J., Crawley, A. P., Wood, M. L., & Mikulis, D. J. (1997). Functional MRI of pain- and attention-related activations in the human cingulate cortex. *Journal of neurophysiology*, *77*(6), 3370-3380.
- Davis, M., & Whalen, P. J. (2001). The amygdala: vigilance and emotion. *Molecular psychiatry*, *6*(1), 13-34.
- Dawson, M. E., Schell, A. M., & Filion, D. L. (2000). The electrodermal system. In L. G. T. a. G. G. B. J. T. Cacioppo (Ed.), *Handbook of Psychophysiology* (pp. 201-233). New York: Cambridge University Press.
- De Cesarei, A., Codispoti, M., & Schupp, H. T. (2009). Peripheral vision and preferential emotion processing. *Neuroreport*, *20*(16), 1439-1443.
- de Gelder, B., & Hadjikhani, N. (2006). Non-conscious recognition of emotional body language. *Neuroreport*, *17*(6), 583-586.
- de Gelder, B., Morris, J. S., & Dolan, R. J. (2005). Unconscious fear influences emotional awareness of faces and voices. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*(51), 18682-18687.
- de Gelder, B., Pourtois, G., Vroomen, J., & Bachoud-Levi, A. C. (2000). Covert processing of faces in prosopagnosia is restricted to facial expressions: evidence from cross-modal bias. *Brain and Cognition*, *44*(3), 425-444.
- de Gelder, B., van Honk, J., & Tamietto, M. (2011). Emotion in the brain: of low roads, high roads and roads less travelled. *Nature reviews. Neuroscience*, *12*(7), 425.
- de Gelder, B., Vroomen, J., Pourtois, G., & Weiskrantz, L. (1999). Non-conscious recognition of affect in the absence of striate cortex. *Neuroreport*, *10*(18), 3759-3763.
- De Valois, R. L., & De Valois, K. K. (1988). *Spatial vision*. New York, NY: Oxford University Press.
- 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), 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*(1), 144-150.
- Delplanque, S., Silvert, L., Hot, P., Rigoulot, S., & Sequeira, H. (2006). Arousal and valence effects on event-related P3a and P3b during emotional categorization. *International Journal of Psychophysiology*, *60*(3), 315-322.
- Delplanque, S., Silvert, L., Hot, P., & Sequeira, H. (2005). Event-related P3a and P3b in response to unpredictable emotional stimuli. *Biological Psychology*, *68*(2), 107-120.
- Demaree, H. A., Everhart, D. E., Youngstrom, E. A., & Harrison, D. W. (2005). Brain lateralization of emotional processing: historical roots and a future incorporating "dominance". *Behavioral and cognitive neuroscience reviews*, *4*(1), 3-20.
- Dennis, T. A., & Chen, C. C. (2007). Neurophysiological mechanisms in the emotional modulation of attention: the interplay between threat sensitivity and attentional control. *Biological Psychology*, *76*(1-2), 1-10.
- Dennis, T. A., & Hajcak, G. (2009). The late positive potential: a neurophysiological marker for emotion regulation in children. *Journal of child psychology and psychiatry, and allied disciplines*, *50*(11), 1373-1383.
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual review of neuroscience*, *18*, 193-222.
- Desimone, R., Fleming, J., & Gross, C. G. (1980). Prestriate afferents to inferior temporal cortex: an HRP study. *Brain research*, *184*(1), 41-55.
- 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*, 963-971.
- DeYoe, E. A., Carman, G. J., Bandettini, 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*(6), 2382-2386.
- Di Russo, F., & Spinelli, D. (1999). Electrophysiological evidence for an early attentional mechanism in visual processing in humans. *Vision Research*, *39*(18), 2975-2985.

- Diekhof, E. K., Falkai, P., & Gruber, O. (2011). The orbitofrontal cortex and its role in the assignment of behavioural significance. *Neuropsychologia*, *49*(5), 984-991.
- 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*(1), 125-150.
- Dolcos, F., & Cabeza, R. (2002). Event-related potentials of emotional memory: encoding pleasant, unpleasant, and neutral pictures. *Cognitive, affective & behavioral neuroscience*, *2*(3), 252-263.
- Dolcos, F., LaBar, K. S., & Cabeza, R. (2004). Dissociable effects of arousal and valence on prefrontal activity indexing emotional evaluation and subsequent memory: an event-related fMRI study. *NeuroImage*, *23*(1), 64-74.
- Donaldson, C., Lam, D., & Mathews, A. (2007). Rumination and attention in major depression. *Behaviour research and therapy*, *45*(11), 2664-2678.
- Donchin, E., & Coles, M. G. H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral and Brain Sciences*, *11*(03), 357-374.
- Drasdo, N., & Fowler, C. W. (1974). Non-linear projection of the retinal image in a wide-angle schematic eye. *The British journal of ophthalmology*, *58*(8), 709-714.
- Drevets, W. C., Price, J. L., Simpson, J. R., Jr., Todd, R. D., Reich, T., Vannier, M., & Raichle, M. E. (1997). Subgenual prefrontal cortex abnormalities in mood disorders. *Nature*, *386*(6627), 824-827.
- Drevets, W. C., & 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 & Emotion*, *12*, 353-385.
- Duncan, R. O., & Boynton, G. M. (2003). Cortical magnification within human primary visual cortex correlates with acuity thresholds. *Neuron*, *38*(4), 659-671.
- Eimer, M., & Holmes, A. (2002). An ERP study on the time course of emotional face processing. *Neuroreport*, *13*(4), 427-431.
- Eimer, M., & Holmes, A. (2007). Event-related brain potential correlates of emotional face processing. *Neuropsychologia*, *45*(1), 15-31.
- Eippert, F., Veit, R., Weiskopf, N., Erb, M., Birbaumer, N., & Anders, S. (2007). Regulation of emotional responses elicited by threat-related stimuli. *Human brain mapping*, *28*(5), 409-423.
- Ekman, P. (1972). *Universals and cultural differences in facial expressions of emotion*. Paper presented at the Nebraska Symposium on Motivation, Lincoln, NE.
- Ekman, P. (1984). Expression and the nature of emotion. In K. R. Scherer & P. Ekman (Eds.), *Approached to emotion* (pp. 319-433). Hillsdale, NJ: LEA.
- Ekman, P. (1992a). Are there basic emotions? *Psychological review*, *99*(3), 550-553.
- 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*(1273), 63-69.
- Ekman, P., & Friesen, W. V. (1971). Constants across cultures in the face and emotion. *Journal of personality and social psychology*, *17*(2), 124-129.
- Ekman, P., Friesen, W. V., & Ellsworth, P. (1982). What emotion categories or dimensions can observers judge from facial behavior? In P. Ekman (Ed.), *Emotion in the human face* (pp. 39-55). New York, NY: Cambridge University Press.
- Engel, A. K., Fries, P., & Singer, W. (2001). Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing. *Nature reviews. Neuroscience*, *2*(10), 704-716.
- Engel, G. L. (1977). The need for a new medical model: a challenge for biomedicine. *Science*, *196*(4286), 129-136.
- Etkin, A., Klemenhagen, K. C., Dudman, J. T., Rogan, M. T., Hen, R., Kandel, E. R., & Hirsch, J. (2004). Individual differences in trait anxiety predict the response of the basolateral amygdala to unconsciously processed fearful faces. *Neuron*, *44*(6), 1043-1055.
- Everhart, D. E., & Harrison, D. W. (2000). Facial affect perception among anxious and non-anxious men. *Psychobiology*, *28*(1), 90-98.
- Eysenck, M. W. (1992). *Anxiety: The cognitive perspective*. Hove: Erlbaum.
- Eysenck, M. W., Derakshan, N., Santos, R., & Calvo, M. G. (2007). Anxiety and cognitive performance: attentional control theory. *Emotion*, *7*(2), 336-353.
- Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral cortex*, *1*(1), 1-47.
- Felmingham, K. L., Rennie, C., Manor, B., & Bryant, R. A. (2011). Eye tracking and physiological reactivity to threatening stimuli in posttraumatic stress disorder. *Journal of anxiety disorders*, *25*(5), 668-673.
- Ferretti, A., Caulo, M., Del Gratta, C., Di Matteo, R., Merla, A., Montorsi, F., Pizzella, V., Pompa, P., Rigatti, P., Rossini, P. M., Salonia, A., Tartaro, A., & Romani, G. L. (2005). Dynamics of male sexual arousal: distinct components of brain activation revealed by fMRI. *NeuroImage*, *26*(4), 1086-1096.
- Ferry, A. T., Ongur, D., An, X., & Price, J. L. (2000). Prefrontal cortical projections to the striatum in macaque monkeys: evidence for an organization related to prefrontal networks. *The Journal of comparative neurology*, *425*(3), 447-470.

- Ffytche, D. H., Guy, C. N., & Zeki, S. (1995). The parallel visual motion inputs into areas V1 and V5 of human cerebral cortex. *Brain*, *118* (Pt 6), 1375-1394.
- Fink, G. R., Halligan, P. W., Marshall, J. C., Frith, C. D., Frackowiak, R. S., & Dolan, R. J. (1996). Where in the brain does visual attention select the forest and the trees? *Nature*, *382*(6592), 626-628.
- Fink, G. R., Marshall, J. C., Halligan, P. W., Frith, C. D., Frackowiak, R. S., & Dolan, R. J. (1997). Hemispheric specialization for global and local processing: the effect of stimulus category. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, *264*(1381), 487-494.
- Fink, R., Marshall, J. C., Halligan, P. W., & Dolan, R. J. (2000). Neuronal activity in early visual areas during global and local processing: a comment on Heinze, Hinrichs, Scholz, Burchert and Mangun. *Journal of cognitive neuroscience*, *12*(2), 355-356; discussion 357-359.
- Fisher, H., Aron, A., & Brown, L. L. (2005). Romantic love: an fMRI study of a neural mechanism for mate choice. *The Journal of comparative neurology*, *493*(1), 58-62.
- 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*(2), 307-315.
- Flaisch, T., Stockburger, J., & Schupp, H. T. (2008). Affective prime and target picture processing: an ERP analysis of early and late interference effects. *Brain topography*, *20*(4), 183-191.
- Fletcher, P. C., Happe, F., Frith, U., Baker, S. C., Dolan, R. J., Frackowiak, R. S., & Frith, C. D. (1995). Other minds in the brain: a functional imaging study of "theory of mind" in story comprehension. *Cognition*, *57*(2), 109-128.
- Folkow, B. (2000). Perspectives on the integrative functions of the 'sympatho-adrenomedullary system'. *Autonomic neuroscience : basic & clinical*, *83*(3), 101-115.
- Foti, D., & Hajcak, G. (2008). Deconstructing reappraisal: descriptions preceding arousing pictures modulate the subsequent neural response. *Journal of cognitive neuroscience*, *20*(6), 977-988.
- Fox, E. (2002). Processing emotional facial expressions: the role of anxiety and awareness. *Cognitive, affective & behavioral neuroscience*, *2*(1), 52-63.
- Fox, E. (2004). Maintenance or capture of attention in anxiety-related biases. In J. Yiend (Ed.), *Cognition, Emotion, and Psychopathology : Theoretical, Empirical and Clinical Directions* (pp. 86-105). Cambridge: Cambridge University Press.
- Fox, E., Lester, V., Russo, R., Bowles, R. J., Pichler, A., & Dutton, K. (2000). Facial Expressions of Emotion: Are Angry Faces Detected More Efficiently? *Cognition & Emotion*, *14*(1), 61-92.
- Fox, E., Russo, R., Bowles, R., & Dutton, K. (2001a). Do threatening stimuli draw or hold visual attention in subclinical anxiety? *Journal of experimental psychology. General*, *130*(4), 681-700.
- Fox, E., Russo, R., Bowles, R., & Dutton, K. (2001b). Do threatening stimuli draw or hold visual attention in subclinical anxiety? *J Exp Psychol Gen*, *130*(4), 681-700.
- Fox, E., Russo, R., & Dutton, K. (2002). Attentional Bias for Threat: Evidence for Delayed Disengagement from Emotional Faces. *Cognition & Emotion*, *16*(3), 355-379.
- 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*(4), 396-404.
- Foxe, J. J., & Simpson, G. V. (2002). Flow of activation from V1 to frontal cortex in humans. A framework for defining "early" visual processing. *Experimental brain research*, *142*(1), 139-150.
- Fredrikson, M., Furmark, T., Olsson, M. T., Fischer, H., Andersson, J., & Langstrom, B. (1998). Functional neuroanatomical correlates of electrodermal activity: a positron emission tomographic study. *Psychophysiology*, *35*(2), 179-185.
- Freed, M. A., & Sterling, P. (1988). The ON-alpha ganglion cell of the cat retina and its presynaptic cell types. *Journal of Neuroscience*, *8*(7), 2303-2320.
- Frewen, P. A., Dozois, D. J., Joannisse, M. F., & Neufeld, R. W. (2008). Selective attention to threat versus reward: meta-analysis and neural-network modeling of the dot-probe task. *Clinical psychology review*, *28*(2), 307-337.
- Frey, S., & Petrides, M. (2000). Orbitofrontal cortex: A key prefrontal region for encoding information. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *97*(15), 8723-8727.
- Frey, S., & Petrides, M. (2002). Orbitofrontal cortex and memory formation. *Neuron*, *36*(1), 171-176.
- Friedman, B. H. (2009). Feelings and the body: The Jamesian perspective on autonomic specificity of emotion. *Biological Psychology*.
- Friedman, B. H., & Thayer, J. F. (1998). Autonomic balance revisited: panic anxiety and heart rate variability. *Journal of psychosomatic research*, *44*(1), 133-151.
- Frijda, N. H. (1986). *The emotions*. New York, NY: Cambridge University Press.
- Frith, U., & Frith, C. D. (2003). Development and neurophysiology of mentalizing. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, *358*(1431), 459-473.
- Furl, N., van Rijsbergen, N. J., Kiebel, S. J., Friston, K. J., Treves, A., & Dolan, R. J. (2010). Modulation of perception and brain activity by predictable trajectories of facial expressions. *Cerebral cortex*, *20*(3), 694-703.
- Gainotti, G. (1972). Emotional behavior and hemispheric side of the lesion. *Cortex*, *8*(1), 41-55.

- 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*(12), 2779-2783.
- Garolera, M., Coppola, R., Munoz, K. E., Elvevag, B., Carver, F. W., Weinberger, D. R., & Goldberg, T. E. (2007). Amygdala activation in affective priming: a magnetoencephalogram study. *Neuroreport*, *18*(14), 1449-1453.
- 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*, 385-390.
- Gerdes, A. B., Wieser, M. J., Muhlberger, A., Weyers, P., Alpers, G. W., Plichta, M. M., Breuer, F., & Pauli, P. (2010). Brain Activations to Emotional Pictures are Differentially Associated with Valence and Arousal Ratings. *Frontiers in human neuroscience*, *4*, 175.
- Ghashghaei, H. T., & Barbas, H. (2002). Pathways for emotion: interactions of prefrontal and anterior temporal pathways in the amygdala of the rhesus monkey. *Neuroscience*, *115*(4), 1261-1279.
- Ghashghaei, H. T., Hilgetag, C. C., & Barbas, H. (2007). Sequence of information processing for emotions based on the anatomic dialogue between prefrontal cortex and amygdala. *NeuroImage*, *34*(3), 905-923.
- Gilbert, C. D., & Kelly, J. P. (1975). The projections of cells in different layers of the cat's visual cortex. *The Journal of comparative neurology*, *163*(1), 81-105.
- Gilboa-Schechtman, E., Presburger, G., Marom, S., & Hermesh, H. (2005). The effects of social anxiety and depression on the evaluation of facial crowds. *Behaviour research and therapy*, *43*(4), 467-474.
- Ginsburg, A. P. (1986). Spatial filtering and visual form perception. In K. Boff, L. Kauman & J. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance* (Vol. II, pp. 1-41). New York, NY: Wiley.
- Gläscher, J., & Adolphs, R. (2003). Processing of the Arousal of Subliminal and Supraliminal Emotional Stimuli by the Human Amygdala. *Journal of Neuroscience*, *23*(32), 10274-10282.
- Gloor, P., Olivier, A., Quesney, L. F., Andermann, F., & Horowitz, S. (1982). The role of the limbic system in experiential phenomena of temporal lobe epilepsy. *Annals of neurology*, *12*(2), 129-144.
- Goldberg, E., & Costa, L. D. (1981). Hemisphere differences in the acquisition and use of descriptive systems. *Brain and language*, *14*(1), 144-173.
- Goldstein, K. (1939). *The Organism*. New York, NY: Academic Book.
- Goodale, M. A. (1998). Visuomotor control: where does vision end and action begin? *Current biology : CB*, *8*(14), R489-491.
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in neurosciences*, *15*(1), 20-25.
- Gotlib, I. H., Kasch, K. L., Traill, S., Joormann, J., Arnou, B. A., & Johnson, S. L. (2004). Coherence and specificity of information-processing biases in depression and social phobia. *Journal of abnormal psychology*, *113*(3), 386-398.
- Gotlib, I. H., Krasnoperova, E., Yue, D. N., & Joormann, J. (2004). Attentional biases for negative interpersonal stimuli in clinical depression. *Journal of abnormal psychology*, *113*(1), 121-135.
- Grant, D. M., & Beck, J. G. (2006). Attentional biases in social anxiety and dysphoria: does comorbidity make a difference? *Journal of anxiety disorders*, *20*(4), 520-529.
- Gray, J. A. (1982). *The neurophysiology of anxiety*. Oxford: Oxford University Press.
- Gray, M. A., Rylander, K., Harrison, N. A., Wallin, B. G., & Critchley, H. D. (2009). Following one's heart: cardiac rhythms gate central initiation of sympathetic reflexes. *Journal of Neuroscience*, *29*(6), 1817-1825.
- Grieve, K. L., Acuna, C., & Cudeiro, J. (2000). The primate pulvinar nuclei: vision and action. *Trends in neurosciences*, *23*(1), 35-39.
- Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Research*, *41*(10-11), 1409-1422.
- Grimm, S., Schmidt, C. F., Bermpohl, F., Heinzel, A., Dahlem, Y., Wyss, M., Hell, D., Boesiger, P., Boeker, H., & Northoff, G. (2006). Segregated neural representation of distinct emotion dimensions in the prefrontal cortex-an fMRI study. *NeuroImage*, *30*(1), 325-340.
- Grossberg, S., & Levine, D. S. (1987). Neural dynamics of attentionally modulated Pavlovian conditioning: blocking, interstimulus interval, and secondary reinforcement. *Applied optics*, *26*(23), 5015-5030.
- Grunert, U. (1997). Anatomical evidence for rod input to the parvocellular pathway in the visual system of the primate. *The European journal of neuroscience*, *9*(3), 617-621.
- Guérin-Dugué, A., & Oliva, A. (1999). *Natural images classification from distributions of local dominant orientations*. Paper presented at the 11th Scandinavian Conference on Image Analysis SCIA'99, Kangerlussuaq, Greenland.
- Hadjikhani, N., Liu, A. K., Dale, A. M., Cavanagh, P., & Tootell, R. B. (1998). Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8. *Nature neuroscience*, *1*(3), 235-241.
- Hagan, C. C., Woods, W., Johnson, S., Calder, A. J., Green, G. G., & Young, A. W. (2009). MEG demonstrates a supra-additive response to facial and vocal emotion in the right superior temporal sulcus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(47), 20010-20015.
- Hagemann, D., Waldstein, S. R., & Thayer, J. F. (2003). Central and autonomic nervous system integration in emotion. *Brain and Cognition*, *52*(1), 79-87.

- Hajcak, G., & Olvet, D. M. (2008). The persistence of attention to emotion: brain potentials during and after picture presentation. *Emotion, 8*(2), 250-255.
- Hamann, S., Herman, R. A., Nolan, C. L., & Wallen, K. (2004). Men and women differ in amygdala response to visual sexual stimuli. *Nature neuroscience, 7*(4), 411-416.
- Hankin, B. L., Gibb, B. E., Abela, J. R., & Flory, K. (2010). Selective attention to affective stimuli and clinical depression among youths: role of anxiety and specificity of emotion. *Journal of abnormal psychology, 119*(3), 491-501.
- Hansen, C. H., & Hansen, R. D. (1988). Finding the face in the crowd: an anger superiority effect. *Journal of personality and social psychology, 54*(6), 917-924.
- Hansenne, M. (2000a). [The p300 cognitive event-related potential. I. Theoretical and psychobiologic perspectives]. *Clinical Neurophysiology, 30*(4), 191-210.
- Hansenne, M. (2000b). [The p300 cognitive event-related potential. II. Individual variability and clinical application in psychopathology]. *Clinical Neurophysiology, 30*(4), 211-231.
- Hariri, A. R., Bookheimer, S. Y., & Mazziotta, J. C. (2000). Modulating emotional responses: effects of a neocortical network on the limbic system. *Neuroreport, 11*(1), 43-48.
- Harrison, N. A., Gray, M. A., Gianaros, P. J., & Critchley, H. D. (2010). The embodiment of emotional feelings in the brain. *Journal of Neuroscience, 30*(38), 12878-12884.
- Haruno, M., & Kawato, M. (2006). Different neural correlates of reward expectation and reward expectation error in the putamen and caudate nucleus during stimulus-action-reward association learning. *Journal of neurophysiology, 95*(2), 948-959.
- Haverkamp, S., Grunert, U., & Wassle, H. (2000). The cone pedicle, a complex synapse in the retina. *Neuron, 27*(1), 85-95.
- Hebb, D. O. (1949). *The organization of behavior*. New York, NY: Wiley.
- Hécaen, H. (1984). *Les gauchers: étude neurophysiologique*. Paris: PUF.
- Hecht, D. (2010). Depression and the hyperactive right-hemisphere. *Neuroscience research, 68*(2), 77-87.
- Hegd , J. (2008). Time course of visual perception: coarse-to-fine processing and beyond. *Progress in neurobiology, 84*(4), 405-439.
- Heinze, H. J., Hinrichs, H., Scholz, M., Burchert, W., & Mangun, G. R. (1998). Neural mechanisms of global and local processing. A combined PET and ERP study. *Journal of cognitive neuroscience, 10*(4), 485-498.
- Heller, W. (1993). Neuropsychological mechanisms of individual differences in emotion, personality, and arousal. *Neuropsychology, 7*(4), 476-489.
- Heller, W., Etienne, M. A., & Miller, G. A. (1995). Patterns of perceptual asymmetry in depression and anxiety: implications for neuropsychological models of emotion and psychopathology. *Journal of abnormal psychology, 104*(2), 327-333.
- Heller, W., & Nitschke, J. B. (1998). The puzzle of regional brain activity in depression and anxiety: the importance of subtypes and comorbidity. *Cognition & Emotion, 12*(3), 412-447.
- Hellige, J. B. (1996). Hemispheric asymmetry for visual information processing. *Acta neurobiologiae experimentalis, 56*(1), 485-497.
- Hendry, S. H., & Yoshioka, T. (1994). A neurochemically distinct third channel in the macaque dorsal lateral geniculate nucleus. *Science, 264*(5158), 575-577.
- Henriques, J. B., & Davidson, R. J. (1991). Left frontal hypoactivation in depression. *Journal of abnormal psychology, 100*(4), 535-545.
- H rault, J., Oliva, A., & Gu rin-Dugu , A. (1997, April 16-17-18). *Scene categorisation by curvilinear component analysis of low frequency spectra*. Paper presented at the 5th European Symposium on Artificial Neural Network, ESANN '97, Bruges.
- Herwig, U., Abler, B., Walter, H., & Erk, S. (2007). Expecting unpleasant stimuli--an fMRI study. *Psychiatry research, 154*(1), 1-12.
- Hillyard, S. A., & Anllo-Vento, L. (1998). Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 95*(3), 781-787.
- Hillyard, S. A., Vogel, E. K., & Luck, S. J. (1998). Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 353*(1373), 1257-1270.
- Hofmann, S. G., Schulz, S. M., Heering, S., Muench, F., & Bufka, L. F. (2010). Psychophysiological correlates of generalized anxiety disorder with or without comorbid depression. *International Journal of Psychophysiology, 78*(1), 35-41.
- Holden, C. (1979). Paul MacLean and the triune brain. *Science, 204*(4397), 1066-1068.
- Holmes, A., Vuilleumier, P., & Eimer, M. (2003). The processing of emotional facial expression is gated by spatial attention: evidence from event-related brain potentials. *Cognitive Brain Research, 16*(2), 174-184.
- Holstege, G. (1992). The emotional motor system. *European journal of morphology, 30*(1), 67-79.
- Hooker, C. I., Verosky, S. C., Germine, L. T., Knight, R. T., & D'Esposito, M. (2010). Neural activity during social signal perception correlates with self-reported empathy. *Brain research, 1308*, 100-113.

- Hopf, J. M., & Mangun, G. R. (2000). Shifting visual attention in space: an electrophysiological analysis using high spatial resolution mapping. *Clinical Neurophysiology*, *111*(7), 1241-1257.
- Hot, P., Leconte, P., & Sequeira, H. (2005). Diurnal autonomic variations and emotional reactivity. *Biological Psychology*, *69*(3), 261-270.
- Hot, P., Naveteur, J., Leconte, P., & Sequeira, H. (1999). Diurnal variations of tonic electrodermal activity. *International Journal of Psychophysiology*, *33*(3), 223-230.
- 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*(1), 171-178.
- Hsu, S. M., & Pessoa, L. (2007). Dissociable effects of bottom-up and top-down factors on the processing of unattended fearful faces. *Neuropsychologia*, *45*(13), 3075-3086.
- Huang, M. X., Mosher, J. C., & Leahy, R. M. (1999). A sensor-weighted overlapping-sphere head model and exhaustive head model comparison for MEG. *Physics in medicine and biology*, *44*(2), 423-440.
- Hubel, D. H. (1994). *L'oeil, le cerveau et la vision : les étapes cérébrales du traitement visuel*. Paris: Pour la science.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *The Journal of physiology*, *195*(1), 215-243.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1977). Ferrier lecture. Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing papers of a Biological character. Royal Society*, *198*(1130), 1-59.
- Hugdahl, K. (1995). *Psychophysiology. The mind-body state perspective*. London, UK: Harvard University Press.
- Hughes, H. C. (1986). Asymmetric interference between components of suprathreshold compound gratings. *Perception & psychophysics*, *40*(4), 241-250.
- Hughes, H. C., Layton, W. M., Baird, J. C., & Lester, L. S. (1984). Global precedence in visual pattern recognition. *Perception & psychophysics*, *35*(4), 361-371.
- Hughes, H. C., Nozawa, G., & Kitterle, F. L. (1996). Global precedence, spatial frequency channels, and the statistic of the natural image. *Journal of cognitive neuroscience*, *8*(3).
- Hung, Y., Smith, M. L., Bayle, D. J., Mills, T., Cheyne, D., & Taylor, M. J. (2010). Unattended emotional faces elicit early lateralized amygdala-frontal and fusiform activations. *NeuroImage*, *50*(2), 727-733.
- Ikemoto, S. (2010). Brain reward circuitry beyond the mesolimbic dopamine system: a neurobiological theory. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, *35*(2), 129-150.
- Ioannides, A. A., Liu, L., Theofilou, D., Dammers, J., Burne, T., Ambler, T., & Rose, S. (2000). Real time processing of affective and cognitive stimuli in the human brain extracted from MEG signals. *Brain topography*, *13*(1), 11-19.
- Itier, R. J. (2004). N170 or N1? Spatiotemporal Differences between Object and Face Processing Using ERPs. *Cerebral cortex*, *14*(2), 132-142.
- Itier, R. J., Taylor, M. J., & Lobaugh, N. J. (2004). Spatiotemporal analysis of event-related potentials to upright, inverted, and contrast-reversed faces: effects on encoding and recognition. *Psychophysiology*, *41*(4), 643-653.
- Izard, C. E. (1971). *The face of emotion*. New York, NY: Appleton.
- Izard, C. E. (1977). *Human emotions*. New York, NY: Plenum Press.
- Izard, C. E. (1993). Four systems for emotion activation: cognitive and noncognitive processes. *Psychological review*, *100*(1), 68-90.
- Jacoby, R., Stafford, D., Kouyama, N., & Marshak, D. (1996). Synaptic inputs to ON parasol ganglion cells in the primate retina. *Journal of Neuroscience*, *16*(24), 8041-8056.
- Janig, W., & Kummel, H. (1981). Organization of the sympathetic innervation supplying the hairless skin of the cat's paw. *Journal of the autonomic nervous system*, *3*(2-4), 215-230.
- Jeannerod, M. (1994). The representing brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain Science: BBS*, *17*, 187-202.
- Jebara, N., Pins, D., Despretz, P., & Boucart, M. (2009). Face or building superiority in peripheral vision reversed by task requirements. *Advances in cognitive psychology*, *5*, 42-53.
- Jenkins, R., & Burton, A. M. (2008). 100% accuracy in automatic face recognition. *Science*, *319*(5862), 435.
- Jeon, Y. W., & Polich, J. (2003). Meta-analysis of P300 and schizophrenia: patients, paradigms, and practical implications. *Psychophysiology*, *40*(5), 684-701.
- Johnson, S. C., Baxter, L. C., Wilder, L. S., Pipe, J. G., Heiserman, J. E., & Prigatano, G. P. (2002). Neural correlates of self-reflection. *Brain*, *125*(Pt 8), 1808-1814.
- Jones, E. G., & Burton, H. (1976). A projection from the medial pulvinar to the amygdala in primates. *Brain research*, *104*(1), 142-147.
- Joormann, J. (2008). Cognitive aspects of depression. In I. H. Gotlib & C. L. Hammen (Eds.), *Handbook of depression* (Second Edition ed., pp. 298-321). New York, NY: The Guilford Press.
- Jordan, D. (Ed.). (1997). *Central Control of Autonomic Function*. Amsterdam: Harwood Academic Publishers.
- Junghofer, M., Bradley, M. M., Elbert, T. R., & Lang, P. J. (2001). Fleeting images: a new look at early emotion discrimination. *Psychophysiology*, *38*(2), 175-178.

- Junghofer, M., Sabatinelli, D., Bradley, M. M., Schupp, H. T., Elbert, T. R., & Lang, P. J. (2006). Fleeting images: rapid affect discrimination in the visual cortex. *Neuroreport*, *17*(2), 225-229.
- Kaas, J. H. (1997). Theories of visual cortex organization in primates. In K. S. Rocheland, J. H. Kaas & A. Peters (Eds.).
- Kaplan, E. (2004). The M, P and K pathways of the primate visual system. In L. Chalupa & J. S. Werner (Eds.), *The Visual Neurosciences*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Karama, S., Lecours, A. R., Leroux, J. M., Bourgouin, P., Beaudoin, G., Joubert, S., & Bearegard, M. (2002). Areas of brain activation in males and females during viewing of erotic film excerpts. *Human brain mapping*, *16*(1), 1-13.
- Kastner, S., & Ungerleider, L. G. (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annual review of neuroscience*, *23*, 315-341.
- Katayama, J., & Polich, J. (1996). P300 from one-, two-, and three-stimulus auditory paradigms. *International Journal of Psychophysiology*, *23*(1-2), 33-40.
- Katon, W., & Roy-Byrne, P. P. (1991). Mixed anxiety and depression. *Journal of abnormal psychology*, *100*(3), 337-345.
- Kawabata, H., & Zeki, S. (2004). Neural correlates of beauty. *Journal of neurophysiology*, *91*(4), 1699-1705.
- Kawasaki, H., Kaufman, O., Damasio, H., Damasio, A. R., Granner, M., Bakken, H., Hori, T., Howard, M. A., 3rd, & Adolphs, R. (2001). Single-neuron responses to emotional visual stimuli recorded in human ventral prefrontal cortex. *Nature neuroscience*, *4*(1), 15-16.
- 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*(3), 211-236.
- Kayser, J. K., Tenke, C. E., Norby, H., Hammerborg, D. A. G., Hughdahl, K., & Erdmann, G. (1997). Event-related potential (ERP) asymmetries to emotional stimuli in a visual half-field paradigm. *Psychophysiology*, *34*, 414-426.
- Keil, A., Bradley, M. M., Hauk, O., Rockstroh, B., Elbert, T., & Lang, P. J. (2002). Large-scale neural correlates of affective picture processing. *Psychophysiology*, *39*(5), 641-649.
- Keil, A., & Ihssen, N. (2004). Identification facilitation for emotionally arousing verbs during the attentional blink. *Emotion*, *4*(1), 23-35.
- Keil, A., Moratti, S., Sabatinelli, D., Bradley, M. M., & Lang, P. J. (2005). Additive effects of emotional content and spatial selective attention on electrocortical facilitation. *Cerebral cortex*, *15*(8), 1187-1197.
- Keil, A., Smith, J. C., Wangelin, B. C., Sabatinelli, D., Bradley, M. M., & Lang, P. J. (2008). Electrocortical and electrodermal responses covary as a function of emotional arousal: a single-trial analysis. *Psychophysiology*, *45*(4), 516-523.
- Keil, J., Adenauer, H., Catani, C., & Neuner, F. (2009). Imaging cortical activity following affective stimulation with a high temporal and spatial resolution. *BMC neuroscience*, *10*, 83.
- Keller, J., Nitschke, J. B., Bhargava, T., Deldin, P. J., Gergen, J. A., Miller, G. A., & Heller, W. (2000). Neuropsychological differentiation of depression and anxiety. *Journal of abnormal psychology*, *109*(1), 3-10.
- Kelly, A. M., Di Martino, A., Uddin, L. Q., Shehzad, Z., Gee, D. G., Reiss, P. T., Margulies, D. S., Castellanos, F. X., & Milham, M. P. (2009). Development of anterior cingulate functional connectivity from late childhood to early adulthood. *Cerebral cortex*, *19*(3), 640-657.
- Kensinger, E. A., & Schacter, D. L. (2006). Processing emotional pictures and words: effects of valence and arousal. *Cognitive, affective & behavioral neuroscience*, *6*(2), 110-126.
- Kestenbaum, R., & Nelson, C. A. (1992). Neural and behavioral correlates of emotion recognition in children and adults. *Journal of experimental child psychology*, *54*(1), 1-18.
- Killgore, W. D., & Yurgelun-Todd, D. A. (2004). Activation of the amygdala and anterior cingulate during nonconscious processing of sad versus happy faces. *NeuroImage*, *21*(4), 1215-1223.
- Killgore, W. D., & Yurgelun-Todd, D. A. (2007). The right-hemisphere and valence hypotheses: could they both be right (and sometimes left)? *Social cognitive and affective neuroscience*, *2*(3), 240-250.
- Kim, S. H., & Hamann, S. (2007). Neural correlates of positive and negative emotion regulation. *Journal of cognitive neuroscience*, *19*(5), 776-798.
- Kissler, J., & Hauswald, A. (2008). Neuromagnetic activity during recognition of emotional pictures. *Brain topography*, *20*(4), 192-204.
- Klistorner, A., Crewther, D. P., & Crewther, S. G. (1997). Separate magnocellular and parvocellular contributions from temporal analysis of the multifocal VEP. *Vision Research*, *37*(15), 2161-2169.
- Kluver, H., & Bucy, P. C. (1997). Preliminary analysis of functions of the temporal lobes in monkeys. 1939. *The Journal of neuropsychiatry and clinical neurosciences*, *9*(4), 606-620.
- Knutson, B., & Cooper, J. C. (2005). Functional magnetic resonance imaging of reward prediction. *Current opinion in neurology*, *18*(4), 411-417.
- Knutson, B., Fong, G. W., Bennett, S. M., Adams, C. M., & Hommer, D. (2003). A region of mesial prefrontal cortex tracks monetarily rewarding outcomes: characterization with rapid event-related fMRI. *NeuroImage*, *18*(2), 263-272.

- Kolassa, I. T., & Miltner, W. H. (2006). Psychophysiological correlates of face processing in social phobia. *Brain research*, 1118(1), 130-141.
- Kolb, H. (1995). Simple Anatomy of the Retina. In H. Kolb, E. Fernandez & R. Nelson (Eds.), *Webvision: The Organization of the Retina and Visual System*. Salt Lake City (UT).
- Kolb, H., Linberg, K. A., & Fisher, S. K. (1992). Neurons of the human retina: a Golgi study. *The Journal of comparative neurology*, 318(2), 147-187.
- Kondo, H., Saleem, K. S., & Price, J. L. (2003). Differential connections of the temporal pole with the orbital and medial prefrontal networks in macaque monkeys. *The Journal of comparative neurology*, 465(4), 499-523.
- Konorski, J. (1967). *Integrative activity of the brain*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Koob, G. F., & Volkow, N. D. (2010). Neurocircuitry of addiction. *Neuropsychopharmacology*, 35(1), 217-238.
- 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(10), 1569-1576.
- Koster, E. H., Crombez, G., Van Damme, S., Verschuere, B., & De Houwer, J. (2004). Does imminent threat capture and hold attention? *Emotion*, 4(3), 312-317.
- Koster, E. H., Crombez, G., Verschuere, B., & De Houwer, J. (2004). Selective attention to threat in the dot probe paradigm: differentiating vigilance and difficulty to disengage. *Behaviour research and therapy*, 42(10), 1183-1192.
- Koster, E. H., Crombez, G., Verschuere, B., Van Damme, S., & Wiersema, J. R. (2006). Components of attentional bias to threat in high trait anxiety: Facilitated engagement, impaired disengagement, and attentional avoidance. *Behaviour research and therapy*, 44(12), 1757-1771.
- Koster, E. H., Verschuere, B., Crombez, G., & Van Damme, S. (2005). Time-course of attention for threatening pictures in high and low trait anxiety. *Behaviour research and therapy*, 43(8), 1087-1098.
- Kravitz, D. J., Saleem, K. S., Baker, C. I., & Mishkin, M. (2011). A new neural framework for visuospatial processing. *Nature reviews. Neuroscience*, 12(4), 217-230.
- Kringelbach, M. L., & Rolls, E. T. (2004). The functional neuroanatomy of the human orbitofrontal cortex: evidence from neuroimaging and neuropsychology. *Progress in neurobiology*, 72(5), 341-372.
- Krolak-Salmon, P., Fischer, C., Vighetto, A., & Mauguire, F. (2001). Processing of facial emotional expression: spatio-temporal data as assessed by scalp event-related potentials. *The European journal of neuroscience*, 13(5), 987-994.
- Kross, E., Davidson, M., Weber, J., & Ochsner, K. (2009). Coping with emotions past: the neural bases of regulating affect associated with negative autobiographical memories. *Biological psychiatry*, 65(5), 361-366.
- Kuffler, S. W. (1953). Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *Journal of neurophysiology*, 16(1), 37-68.
- Kveraga, K., Boshyan, J., & Bar, M. (2007). Magnocellular projections as the trigger of top-down facilitation in recognition. *Journal of Neuroscience*, 27(48), 13232-13240.
- Kveraga, K., Ghuman, A. S., & Bar, M. (2007). Top-down predictions in the cognitive brain. *Brain and Cognition*, 65(2), 145-168.
- Lacey, J. I., & Lacey, B. C. (1958). Verification and extension of the principle of autonomic response-stereotypy. *The American journal of psychology*, 71(1), 50-73.
- Ladurelle, N., Roques, B. P., & Dauge, V. (1995). The transfer of rats from a familiar to a novel environment prolongs the increase of extracellular dopamine efflux induced by CCK8 in the posterior nucleus accumbens. *Journal of Neuroscience*, 15(4), 3118-3127.
- Laine, C. M., Spitler, K. M., Mosher, C. P., & Gothard, K. M. (2009). Behavioral triggers of skin conductance responses and their neural correlates in the primate amygdala. *Journal of neurophysiology*, 101(4), 1749-1754.
- Lamb, M. R., & Robertson, L. C. (1989). Do response time advantage and interference reflect the order of processing of global- and local-level information? *Perception & psychophysics*, 46(3), 254-258.
- Landis, T., Assal, G., & Perret, E. (1979). Opposite cerebral hemispheric superiorities for visual associative processing of emotional facial expressions and objects. *Nature*, 278(5706), 739-740.
- 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(9), 989-997.
- Lane, R. D., Reiman, E. M., Bradley, M. M., Lang, P. J., Ahern, G. L., Davidson, R. J., & Schwartz, G. E. (1997). Neuroanatomical correlates of pleasant and unpleasant emotion. *Neuropsychologia*, 35(11), 1437-1444.
- Lane, R. D., Waldstein, S. R., Chesney, M. A., Jennings, J. R., Lovallo, W. R., Kozel, P. J., Rose, R. M., Drossman, D. A., Schneiderman, N., Thayer, J. F., & Cameron, O. G. (2009). The rebirth of neuroscience in psychosomatic medicine, Part I: historical context, methods, and relevant basic science. *Psychosomatic medicine*, 71(2), 117-134.

- Lane, R. D., Waldstein, S. R., Critchley, H. D., Derbyshire, S. W., Drossman, D. A., Wager, T. D., Schneiderman, N., Chesney, M. A., Jennings, J. R., Lovallo, W. R., Rose, R. M., Thayer, J. F., & Cameron, O. G. (2009). The rebirth of neuroscience in psychosomatic medicine, Part II: clinical applications and implications for research. *Psychosomatic medicine*, *71*(2), 135-151.
- Lang, P. J. (1979). Presidential address, 1978. A bio-informational theory of emotional imagery. *Psychophysiology*, *16*(6), 495-512.
- Lang, P. J., Bradley, M. M., & Cuthbert, B. N. (1990). Emotion, attention, and the startle reflex. *Psychological review*, *97*(3), 377-395.
- Lang, P. J., Bradley, M. M., & Cuthbert, B. N. (2005). International Affective Picture System (IAPS): Affective Ratings of Pictures and Instruction Manual. Technical Report A-8. Gainesville, FL: University of Florida.
- 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*(2), 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*, 261-273.
- Lang, P. J., Kozak, M. J., Miller, G. A., Levin, D. N., & McLean, A., Jr. (1980). Emotional imagery: conceptual structure and pattern of somato-visceral response. *Psychophysiology*, *17*(2), 179-192.
- Larsen, J. T. (2009). Negativity bias. In D. Sander & K. Scherer (Eds.), *Oxford companion to the affective sciences*. New-York, NY: Oxford University Press.
- Laurian, S., Bader, M., Lanares, J., & Oros, L. (1991). Topography of event-related potentials elicited by visual emotional stimuli. *International Journal of Psychophysiology*, *10*(3), 231-238.
- Laycock, R., Crewther, S. G., & Crewther, D. P. (2007). A role for the 'magnocellular advantage' in visual impairments in neurodevelopmental and psychiatric disorders. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, *31*(3), 363-376.
- LeDoux, J. E. (1995). Emotion: clues from the brain. *Annual review of psychology*, *46*, 209-235.
- LeDoux, J. E. (1996). *The Emotional Brain*. New York, NY: Simon and Shuster.
- LeDoux, J. E. (1998). Fear and the brain: where have we been, and where are we going? *Biological psychiatry*, *44*(12), 1229-1238.
- LeDoux, J. E. (2007). The amygdala. *Current biology : CB*, *17*(20), R868-874.
- LeDoux, J. E., Ruggiero, D. A., & Reis, D. J. (1985). Projections to the subcortical forebrain from anatomically defined regions of the medial geniculate body in the rat. *The Journal of comparative neurology*, *242*(2), 182-213.
- Lee, B. B., Smith, V. C., Pokorny, J., & Kremers, J. (1997). Rod inputs to macaque ganglion cells. *Vision Research*, *37*(20), 2813-2828.
- Lee, G. P., Arena, J. G., Meador, K. J., Smith, J. R., Loring, D. W., & Flanigin, H. F. (1988). Changes in autonomic responsiveness following bilateral amygdalotomy in humans. *Neuropsychiatry, Neuropsychology, and Behavioral Neurology*, *1*, 119-129.
- Lee, T. W., Dolan, R. J., & Critchley, H. D. (2008). Controlling emotional expression: behavioral and neural correlates of nonimitative emotional responses. *Cerebral cortex*, *18*(1), 104-113.
- Leknes, S. G., Bantick, S., Willis, C. M., Wilkinson, J. D., Wise, R. G., & Tracey, I. (2007). Itch and motivation to scratch: an investigation of the central and peripheral correlates of allergen- and histamine-induced itch in humans. *Journal of neurophysiology*, *97*(1), 415-422.
- Leon-Carrion, J., McManis, M. H., Castillo, E. M., & Papanicolaou, A. C. (2006). Time-locked brain activity associated with emotion: a pilot MEG study. *Brain injury : [BI]*, *20*(8), 857-865.
- Leventhal, A. G., Rodieck, R. W., & Dreher, B. (1981). Retinal ganglion cell classes in the Old World monkey: morphology and central projections. *Science*, *213*(4512), 1139-1142.
- Levesque, J., Eugene, F., Joanette, Y., Paquette, V., Mensour, B., Beaudoin, G., Leroux, J. M., Bourgouin, P., & Beauregard, M. (2003). Neural circuitry underlying voluntary suppression of sadness. *Biological psychiatry*, *53*(6), 502-510.
- Levi, D. M., Klein, S. A., & Aitsebaomo, A. P. (1985). Vernier acuity, crowding and cortical magnification. *Vision Research*, *25*(7), 963-977.
- Levita, L., Hare, T. A., Voss, H. U., Glover, G., Ballon, D. J., & Casey, B. J. (2009). The bivalent side of the nucleus accumbens. *NeuroImage*, *44*(3), 1178-1187.
- Lewis, J. W., & Van Essen, D. C. (2000). Cortico-cortical connections of visual, sensorimotor, and multimodal processing areas in the parietal lobe of the macaque monkey. *The Journal of comparative neurology*, *428*, 112-137.
- Lewis, S., Thoma, R. J., Lanoue, M. D., Miller, G. A., Heller, W., Edgar, C., Huang, M., Weisend, M. P., Irwin, J., Paulson, K., & Canive, J. M. (2003). Visual processing of facial affect. *Neuroreport*, *14*(14), 1841-1845.
- Ley, R. G., & Bryden, M. P. (1979). Hemispheric differences in processing emotions and faces. *Brain and language*, *7*(1), 127-138.

- Liberzon, I., Phan, K. L., Decker, L. R., & Taylor, S. F. (2003). Extended amygdala and emotional salience: a PET activation study of positive and negative affect. *Neuropsychopharmacology*, *28*(4), 726-733.
- Liberzon, I., Taylor, S. F., Fig, L. M., Decker, L. R., Koeppe, R. A., & Minoshima, S. (2000). Limbic activation and psychophysiological responses to aversive visual stimuli. Interaction with cognitive task. *Neuropsychopharmacology*, *23*(5), 508-516.
- Liddell, B. J., Brown, K. J., Kemp, A. H., Barton, M. J., Das, P., Peduto, A., Gordon, E., & Williams, L. M. (2005). A direct brainstem-amygdala-cortical 'alarm' system for subliminal signals of fear. *NeuroImage*, *24*(1), 235-243.
- Lieberman, M. D., Eisenberger, N. I., Crockett, M. J., Tom, S. M., Pfeifer, J. H., & Way, B. M. (2007). Putting feelings into words: affect labeling disrupts amygdala activity in response to affective stimuli. *Psychological science*, *18*(5), 421-428.
- Lim, S. L., Padmala, S., & Pessoa, L. (2008). Affective learning modulates spatial competition during low-load attentional conditions. *Neuropsychologia*, *46*(5), 1267-1278.
- 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*(4), 520-532.
- Liu, L., & Ioannides, A. A. (2010). Emotion separation is completed early and it depends on visual field presentation. *PLoS one*, *5*(3), e9790.
- Liu, L., Ioannides, A. A., & Streit, M. (1999). Single trial analysis of neurophysiological correlates of the recognition of complex objects and facial expressions of emotion. *Brain topography*, *11*(4), 291-303.
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, *7*(11), 3416-3468.
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, *240*(4853), 740-749.
- Logothetis, N. K., & Sheinberg, D. L. (1996). Visual object recognition. *Annual review of neuroscience*, *19*, 577-621.
- Luck, S. J., Hillyard, S. A., Mangun, G. R., & S., G. M. (1994). Independent attentional scanning in the separated hemisphere of split brain patients. *Journal of cognitive neuroscience*, *6*(1), 84-91.
- Luo, D. G., Xue, T., & Yau, K. W. (2008). How vision begins: an odyssey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*(29), 9855-9862.
- Luo, Q., Holroyd, T., Jones, M., Hendler, T., & Blair, J. (2007). Neural dynamics for facial threat processing as revealed by gamma band synchronization using MEG. *NeuroImage*, *34*(2), 839-847.
- Luo, Q., Holroyd, T., Majestic, C., Cheng, X., Schechter, J., & Blair, R. J. (2010). Emotional automaticity is a matter of timing. *Journal of Neuroscience*, *30*(17), 5825-5829.
- Luo, Q., Mitchell, D., Cheng, X., Mondillo, K., McCaffrey, D., Holroyd, T., Carver, F., Coppola, R., & Blair, J. (2009). Visual awareness, emotion, and gamma band synchronization. *Cerebral cortex*, *19*(8), 1896-1904.
- Lutz, C., & White, G. M. (1986). The anthropology of emotions. *Annual Review of Anthropology*, *15*, 405-436.
- 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*(1), 43-60.
- Lux, S., Marshall, J. C., Ritzl, A., Weiss, P. H., Pietrzyk, U., Shah, N. J., Zilles, K., & Fink, G. R. (2004). A functional magnetic resonance imaging study of local/global processing with stimulus presentation in the peripheral visual hemifields. *Neuroscience*, *124*(1), 113-120.
- Lyon, D. C., & Kaas, J. H. (2002). Evidence for a modified V3 with dorsal and ventral halves in macaque monkeys. *Neuron*, *33*(3), 453-461.
- M'Hamed, S. B., Sequeira, H., & Roy, J. C. (1993). Bilateral electrodermal activity during sleep and waking in the cat. *Sleep*, *16*(8), 695-701.
- Maclean, P. D. (1949). Psychosomatic disease and the visceral brain; recent developments bearing on the Papez theory of emotion. *Psychosomatic medicine*, *11*(6), 338-353.
- Maclean, P. D. (1952). Some psychiatric implications of physiological studies on frontotemporal portion of limbic system (visceral brain). *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, *4*(4), 407-418.
- MacLeod, C., Mathews, A., & Tata, P. (1986a). Attentional bias in emotional disorders. *Journal of abnormal psychology*, *95*(1), 15-20.
- MacLeod, C., Mathews, A., & Tata, P. (1986b). Attentional bias in emotional disorders. *J Abnorm Psychol*, *95*(1), 15-20.
- Malach, R., Levy, I., & Hasson, U. (2002). The topography of high-order human object areas. *Trends in cognitive sciences*, *6*(4), 176-184.
- Maljkovic, V., & Martini, P. (2005). Short-term memory for scenes with affective content. *Journal of vision*, *5*(3), 215-229.
- Mangina, C. A., & Beuzeron-Mangina, J. H. (1996). Direct electrical stimulation of specific human brain structures and bilateral electrodermal activity. *International Journal of Psychophysiology*, *22*(1-2), 1-8.
- Mangun, G. R., & Hillyard, S. A. (1996). Selective attention: mechanisms and models. In M. D. Rugg & M. G. H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of mind: event-related brain potentials and cognition*. Oxford: Oxford Psychology Press.

- 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.
- Manning, S. K., & Melchiori, M. P. (1974). Words that upset urban college students: measured with GSRS and rating scales. *The Journal of social psychology*, *94*(2nd half), 305-306.
- Maratos, F. A., Mogg, K., Bradley, B. P., Rippon, G., & Senior, C. (2009). Coarse threat images reveal theta oscillations in the amygdala: a magnetoencephalography study. *Cognitive, affective & behavioral neuroscience*, *9*(2), 133-143.
- Marendaz, C., Rousset, S., & Charnallet, A. (2003). La reconnaissance des objets et des visages. In A. Delorme & M. Flückiger (Eds.), *Perception et réalité*. Montréal, QC: PUM.
- Markowitsch, H. J. (1998). Differential contribution of right and left amygdala to affective information processing. *Behavioural neurology*, *11*(4), 233-244.
- Martin, A., Wiggs, C. L., Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (1996). Neural correlates of category-specific knowledge. *Nature*, *379*(6566), 649-652.
- Martin, P. R., & Grunert, U. (1992). Spatial density and immunoreactivity of bipolar cells in the macaque monkey retina. *The Journal of comparative neurology*, *323*(2), 269-287.
- Masland, R. H. (2001a). The fundamental plan of the retina. *Nature neuroscience*, *4*(9), 877-886.
- Masland, R. H. (2001b). Neuronal diversity in the retina. *Current opinion in neurobiology*, *11*(4), 431-436.
- Mathews, A., Fox, E., Yiend, J., & Calder, A. (2003). The face of fear: Effects of eye gaze and emotion on visual attention. *Visual Cognition*, *10*(7), 823-835.
- Mathews, A., & Mackintosh, B. (1998). A cognitive model of selective processing in anxiety. *Cognitive Therapy and Research*, *22*(6), 539-560.
- Mathews, A., & MacLeod, C. (1994). Cognitive approaches to emotion and emotional disorders. *Annual review of psychology*, *45*, 25-50.
- 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*(10), 3323-3334.
- Maunsell, J. H., & 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*(12), 2563-2586.
- Maunsell, J. H., & Van Essen, D. C. (1987). Topographic 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*(4), 535-555.
- Maurage, P., Pesenti, M., Philippot, P., Joassin, F., & Campanella, S. (2009). Latent deleterious effects of binge drinking over a short period of time revealed only by electrophysiological measures. *Journal of psychiatry & neuroscience : JPN*, *34*(2), 111-118.
- Maurage, P., Philippot, P., Joassin, F., Pauwels, L., Pham, T., Prieto, E. A., Palmero-Soler, E., Zanow, F., & Campanella, S. (2008). The auditory-visual integration of anger is impaired in alcoholism: an event-related potentials study. *Journal of psychiatry & neuroscience : JPN*, *33*(2), 111-122.
- Maurage, P., Philippot, P., Verbanck, P., Noel, X., Kornreich, C., Hanak, C., & Campanella, S. (2007). Is the P300 deficit in alcoholism associated with early visual impairments (P100, N170)? An oddball paradigm. *Clinical Neurophysiology*, *118*(3), 633-644.
- Maxwell, J. S., Shackman, A. J., & Davidson, R. J. (2005). Unattended facial expressions asymmetrically bias the concurrent processing of nonemotional information. *Journal of cognitive neuroscience*, *17*(9), 1386-1395.
- Mayberg, H. S. (2006). Defining neurocircuits in depression. *Psychiatric Annals*, *36*, 259-269.
- McCabe, K., Houser, D., Ryan, L., Smith, V., & Trouard, T. (2001). A functional imaging study of cooperation in two-person reciprocal exchange. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*(20), 11832-11835.
- McDougall, W. (1926). *An introduction to social psychology*. Boston, MA: Luce.
- McKeever, W. F., & Dixon, M. S. (1981). Right-hemisphere superiority for discriminating memorized from nonmemorized faces: affective imagery, sex, and perceived emotionally effects. *Brain and language*, *12*(2), 246-260.
- Medford, N., & Critchley, H. D. (2010). Conjoint activity of anterior insular and anterior cingulate cortex: awareness and response. *Brain structure & function*, *214*(5-6), 535-549.
- Meister, M. (1996). Multineuronal codes in retinal signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *93*(2), 609-614.
- Meister, M., Lagnado, L., & Baylor, D. A. (1995). Concerted signaling by retinal ganglion cells. *Science*, *270*(5239), 1207-1210.
- Merigan, W. H., Byrne, C. E., & Maunsell, J. H. (1991). Does primate motion perception depend on the magnocellular pathway? *Journal of Neuroscience*, *11*(11), 3422-3429.
- Merigan, W. H., & Maunsell, J. H. (1993). How parallel are the primate visual pathways? *Annual review of neuroscience*, *16*, 369-402.
- Mesulam, M. M. (2000). Paralimbic (mesocortical) areas. In M. M. Mesulam (Ed.), *Principles of behavioral and cognitive neurology* (pp. 49-54). New York, NY: Oxford University Press.

- Mialet, J. P. (2000). Les explorations cognitives de l'anxiété. In M. Van der Linden, J. M. Danion & A. Agniel (Eds.), *La psychopathologie : une approche cognitive et neuropsychologique* (pp. 133-159). Marseille: Solal.
- 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*(9), 2041-2048.
- Mikhailova, E. S., Vladimirova, T. V., Iznak, A. F., Tsusulkovskaya, E. J., & Sushko, N. V. (1996). Abnormal recognition of facial expression of emotions in depressed patients with major depression disorder and schizotypal personality disorder. *Biological psychiatry*, *40*(8), 697-705.
- Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual review of neuroscience*, *24*, 167-202.
- Miller, J. (1981). Global precedence in attention and decision. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance*, *7*(6), 1161-1174.
- Mills, C. K. (1912a). The cerebral mechanisms of emotional expression. *Transactions of the College of Physicians of Philadelphia*, *34*, 381-390.
- Mills, C. K. (1912b). The cortical representation of emotion, with a discussion of some points in the general nervous mechanism of expression in its relation to organic nervous mental disease. *Proceedings of the American Medico-Psychological Association*, *19*, 297-300.
- Mineka, S., Watson, D., & Clark, L. A. (1998). Comorbidity of anxiety and unipolar mood disorders. *Annual review of psychology*, *49*, 377-412.
- Mishkin, M., & Gorgays, D. G. (1952). Word recognition as a function of retinal locus. *Journal of experimental psychology*, *43*(1), 43-48.
- Mitchell, D. G. (2011). The nexus between decision making and emotion regulation: a review of convergent neurocognitive substrates. *Behavioural brain research*, *217*(1), 215-231.
- Mitchell, D. G., Luo, Q., Mondillo, K., Vythilingam, M., Finger, E. C., & Blair, R. J. (2008). The interference of operant task performance by emotional distracters: an antagonistic relationship between the amygdala and frontoparietal cortices. *NeuroImage*, *40*(2), 859-868.
- Mitchell, J. P., Macrae, C. N., & Banaji, M. R. (2006). Dissociable medial prefrontal contributions to judgments of similar and dissimilar others. *Neuron*, *50*(4), 655-663.
- Miyashita, Y., & Hayashi, T. (2000). Neural representation of visual objects: encoding and top-down activation. *Current opinion in neurobiology*, *10*(2), 187-194.
- Mogg, K., & Bradley, B. P. (1998). A cognitive-motivational analysis of anxiety. *Behaviour research and therapy*, *36*(9), 809-848.
- Mogg, K., & 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*(6), 595-604.
- Mogg, K., & Bradley, B. P. (2002). Selective orienting of attention to masked threat faces in social anxiety. *Behaviour research and therapy*, *40*(12), 1403-1414.
- Mogg, K., & Bradley, B. P. (2003). Selective processing of non-verbal information in anxiety: Attentional biases for threat. In P. Philippot, E. J. Coats & R. S. Feldman (Eds.), *Nonverbal behavior in clinical settings* (pp. 54-73). New York, NY: Oxford University Press.
- 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*(4), 297-303.
- Mogg, K., Bradley, B. P., & Williams, R. (1995). Attentional bias in anxiety and depression: the role of awareness. *The British journal of clinical psychology*, *34* (Pt 1), 17-36.
- Mogg, K., Holmes, A., Garner, M., & Bradley, B. P. (2008). Effects of threat cues on attentional shifting, disengagement and response slowing in anxious individuals. *Behaviour research and therapy*, *46*(5), 656-667.
- 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*(4), 695-704.
- Monk, C. S., Nelson, E. E., McClure, E. B., Mogg, K., Bradley, B. P., Leibenluft, E., Blair, R. J., Chen, G., Charney, D. S., Ernst, M., & Pine, D. S. (2006). Ventrolateral prefrontal cortex activation and attentional bias in response to angry faces in adolescents with generalized anxiety disorder. *The American journal of psychiatry*, *163*(6), 1091-1097.
- Monk, C. S., Telzer, E. H., Mogg, K., Bradley, B. P., Mai, X., Louro, H. M., Chen, G., McClure-Tone, E. B., Ernst, M., & Pine, D. S. (2008). Amygdala and ventrolateral prefrontal cortex activation to masked angry faces in children and adolescents with generalized anxiety disorder. *Archives of General Psychiatry*, *65*(5), 568-576.
- Morecraft, R. J., Geula, C., & Mesulam, M. M. (1992). Cytoarchitecture and neural afferents of orbitofrontal cortex in the brain of the monkey. *The Journal of comparative neurology*, *323*(3), 341-358.
- Morgane, P. J., Galler, J. R., & Mokler, D. J. (2005). A review of systems and networks of the limbic forebrain/limbic midbrain. *Progress in neurobiology*, *75*(2), 143-160.

- 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*(Pt 6), 1241-1252.
- Morris, J. S., Friston, K. J., & Dolan, R. J. (1997). Neural responses to salient visual stimuli. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, *264*(1382), 769-775.
- Morris, J. S., Ohman, A., & Dolan, R. J. (1998). Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature*, *393*(6684), 467-470.
- Morris, J. S., Ohman, 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*(4), 1680-1685.
- Morrison, S. E., & Salzman, C. D. (2009). The convergence of information about rewarding and aversive stimuli in single neurons. *Journal of Neuroscience*, *29*(37), 11471-11483.
- Moscovitch, M., & Olds, J. (1982). Asymmetries in spontaneous facial expressions and their possible relation to hemispheric specialization. *Neuropsychologia*, *20*(1), 71-81.
- Mourao-Miranda, J., Volchan, E., Moll, J., de Oliveira-Souza, R., Oliveira, L., Bramati, I., Gattass, R., & Pessoa, L. (2003). Contributions of stimulus valence and arousal to visual activation during emotional perception. *NeuroImage*, *20*(4), 1955-1963.
- 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.
- Mowrer, O. H. (1960). *Learning theory and behavior*. New York, NY: Wiley.
- Munte, T. F., Brack, M., Groothuer, O., Wieringa, B. M., Matzke, M., & Johannes, S. (1998). Brain potentials reveal the timing of face identity and expression judgments. *Neuroscience research*, *30*(1), 25-34.
- Näätänen, R., & Gaillard, A. W. K. (1983). 5 The Orienting Reflex and the N2 Deflection of the Event-Related Potential (ERP). In W. K. G. Anthony & R. Walter (Eds.), *Advances in Psychology* (Vol. Volume 10, pp. 119-141): North-Holland.
- Naatanen, R., & 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*(4), 375-425.
- Nagai, Y., Critchley, H. D., Featherstone, E., Trimble, M. R., & Dolan, R. J. (2004). Activity in ventromedial prefrontal cortex covaries with sympathetic skin conductance level: a physiological account of a "default mode" of brain function. *NeuroImage*, *22*(1), 243-251.
- Naili, F., Desprez, P., & Boucart, M. (2006). Colour recognition at large visual eccentricities in normal observers and patients with low vision. *Neuroreport*, *17*(15), 1571-1574.
- Nakamura, H., Gattass, R., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1993). The modular organization of projections from areas V1 and V2 to areas V4 and TEO in macaques. *Journal of Neuroscience*, *13*(9), 3681-3691.
- Narumoto, J., Okada, T., Sadato, N., Fukui, K., & Yonekura, Y. (2001). Attention to emotion modulates fMRI activity in human right superior temporal sulcus. *Brain research. Cognitive brain research*, *12*(2), 225-231.
- Navon, D. (1977). Forest before trees: the precedence of global features in visual perception. *Cognitive Psychology*, *9*, 353-283.
- Neshat-Doost, H. T., Moradi, A. R., Taghavi, M. R., Yule, W., & Dalgleish, T. (2000). Lack of attentional bias for emotional information in clinically depressed children and adolescents on the dot probe task. *Journal of child psychology and psychiatry, and allied disciplines*, *41*(3), 363-368.
- Niedenthal, P. M. (2007). Embodying emotion. *Science*, *316*(5827), 1002-1005.
- Niedenthal, P. M., Barsalou, L. W., Ric, F., & Krauth-Gruber, S. (2005). Embodiment in the acquisition and use of emotion knowledge. In L. F. Barrett, P. M. Niedenthal & P. Winkielman (Eds.), *Emotion and consciousness* (pp. 21-50). New York, NY: Guilford.
- Nielen, M. M., Heslenfeld, D. J., Heinen, K., Van Strien, J. W., Witter, M. P., Jonker, C., & Veltman, D. J. (2009). Distinct brain systems underlie the processing of valence and arousal of affective pictures. *Brain and Cognition*, *71*(3), 387-396.
- Nieuwenhuis, S., Yeung, N., & Cohen, J. D. (2004). Stimulus modality, perceptual overlap, and the go/no-go N2. *Psychophysiology*, *41*(1), 157-160.
- Nomura, M., Ohira, H., Haneda, K., Iidaka, T., Sadato, N., Okada, T., & Yonekura, Y. (2004). Functional association of the amygdala and ventral prefrontal cortex during cognitive evaluation of facial expressions primed by masked angry faces: an event-related fMRI study. *NeuroImage*, *21*(1), 352-363.
- 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*(2), 371-384.
- Nowicka, A., Grabowska, A., & Fersten, E. (1996). Interhemispheric transmission of information and functional asymmetry of the human brain. *Neuropsychologia*, *34*(2), 147-151.
- Nummenmaa, L., Hyona, J., & Calvo, M. G. (2006). Eye movement assessment of selective attentional capture by emotional pictures. *Emotion*, *6*(2), 257-268.
- O'Doherty, J., Kringelbach, M. L., Rolls, E. T., Hornak, J., & Andrews, C. (2001). Abstract reward and punishment representations in the human orbitofrontal cortex. *Nature neuroscience*, *4*(1), 95-102.

- Oatley, K., & Johnson-Laird, P. N. (1987). Towards a cognitive theory of emotion. *Cognition & Emotion*, 1, 29-50.
- Ochsner, K. N., Beer, J. S., Robertson, E. R., Cooper, J. C., Gabrieli, J. D., Kihlstrom, J. F., & D'Esposito, M. (2005). The neural correlates of direct and reflected self-knowledge. *NeuroImage*, 28(4), 797-814.
- Ochsner, K. N., Ray, R. D., Cooper, J. C., Robertson, E. R., Chopra, S., Gabrieli, J. D., & Gross, J. J. (2004). For better or for worse: neural systems supporting the cognitive down- and up-regulation of negative emotion. *NeuroImage*, 23(2), 483-499.
- 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* (pp. 443-471). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Öhman, A. (1986). Face the beast and fear the face: animal and social fears as prototypes for evolutionary analyses of emotion. *Psychophysiology*, 23(2), 123-145.
- Öhman, A. (1992). 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. 263-295). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Öhman, A. (1996). Preferential preattentive processing of threat in anxiety: Preparedness and attentional biases. In R. M. Rapee (Ed.), *Current controversies in the anxiety disorders* (pp. 253-290). New York, NY: Guilford Press.
- Öhman, A. (2000). Fear and anxiety: Clinical, evolutionary, and cognitive perspectives. In M. Lewis & J. M. Haviland (Eds.), *Handbook of emotions* (2 ed.). New York, NY: Guilford.
- Öhman, A. (2002). Automaticity and the amygdala: Nonconscious responses to emotional faces. *Current Directions in Psychological Science*, 11, 62-66.
- 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. 137-157). New York, NY: Plenum Press.
- Öhman, A., Flykt, A., & Esteves, F. (2001). Emotion drives attention: detecting the snake in the grass. *Journal of experimental psychology. General*, 130(3), 466-478.
- Öhman, A., & Mineka, S. (2001). Fears, phobias, and preparedness: toward an evolved module of fear and fear learning. *Psychological review*, 108(3), 483-522.
- Öhman, A., & Soares, J. J. (1994). "Unconscious anxiety": phobic responses to masked stimuli. *Journal of abnormal psychology*, 103(2), 231-240.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97-113.
- Oliva, A., & Schyns, P. G. (1997). Coarse blobs or fine edges? Evidence that information diagnosticity changes the perception of complex visual stimuli. *Cognitive Psychology*, 34(1), 72-107.
- Olofsson, J. K., Nordin, S., Sequeira, H., & Polich, J. (2008). Affective picture processing: an integrative review of ERP findings. *Biological Psychology*, 77(3), 247-265.
- Olofsson, J. K., & Polich, J. (2007). Affective visual event-related potentials: arousal, repetition, and time-on-task. *Biological Psychology*, 75(1), 101-108.
- Olson, I. R., Plotzker, A., & Ezzyat, Y. (2007). The Enigmatic temporal pole: a review of findings on social and emotional processing. *Brain*, 130(Pt 7), 1718-1731.
- Omtzigt, D., & Hendriks, A. W. (2004). Magnocellular involvement in flanked-letter identification relates to the allocation of attention. *Vision Research*, 44(16), 1927-1940.
- Ongur, D., An, X., & Price, J. L. (1998). Prefrontal cortical projections to the hypothalamus in macaque monkeys. *The Journal of comparative neurology*, 401(4), 480-505.
- Ongur, D., Ferry, A. T., & Price, J. L. (2003). Architectonic subdivision of the human orbital and medial prefrontal cortex. *The Journal of comparative neurology*, 460(3), 425-449.
- Ongur, D., & Price, J. L. (2000). The organization of networks within the orbital and medial prefrontal cortex of rats, monkeys and humans. *Cerebral cortex*, 10(3), 206-219.
- Onoda, K., Okamoto, Y., Toki, S., Ueda, K., Shishida, K., Kinoshita, A., Yoshimura, S., Yamashita, H., & Yamawaki, S. (2008). Anterior cingulate cortex modulates preparatory activation during certain anticipation of negative picture. *Neuropsychologia*, 46(1), 102-110.
- Ortony, A., & Turner, T. J. (1990). What's basic about basic emotions? *Psychological review*, 97(3), 315-331.
- Osgood, C. E., May, W. H., & Miron, M. S. (1975). *Crosscultural universals of affective meaning*. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- Osgood, C. E., Suci, G. J., & Tannenbaum, P. H. (1957). *The measurement of meaning*. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- Palmer, S. (1993). *Modern theories of gestalt perception*. Oxford: Blackwell.
- Palomba, D., Angrilli, A., & Mini, A. (1997). Visual evoked potentials, heart rate responses and memory to emotional pictorial stimuli. *International Journal of Psychophysiology*, 27(1), 55-67.
- Pandya, D. N., Van Hoesen, G. W., & Mesulam, M. M. (1981). Efferent connections of the cingulate gyrus in the rhesus monkey. *Experimental brain research*, 42(3-4), 319-330.

- Panksepp, J. (1982). Toward a general psychobiological theory of emotions. *Behavioral and Brain Science: BBS*, 5, 407-422.
- Papez, J. W. (1937). A proposed mechanism of emotion. 1937. *The Journal of neuropsychiatry and clinical neurosciences*, 7(1), 103-112.
- 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(10), 1618-1629.
- Passero, S., Nardini, M., & Battistini, N. (1995). Regional cerebral blood flow changes following chronic administration of antidepressant drugs. *Progress in neuro-psychopharmacology & biological psychiatry*, 19(4), 627-636.
- Paulus, M. P., & Stein, M. B. (2006). An insular view of anxiety. *Biological psychiatry*, 60(4), 383-387.
- Paulus, W., Korinth, S., Wischer, S., & Tergau, F. (1999). Differential inhibition of chromatic and achromatic perception by transcranial magnetic stimulation of the human visual cortex. *Neuroreport*, 10(6), 1245-1248.
- Paus, T. (2001). Primate anterior cingulate cortex: where motor control, drive and cognition interface. *Nature reviews. Neuroscience*, 2(6), 417-424.
- Peckham, A. D., McHugh, R. K., & Otto, M. W. (2010). A meta-analysis of the magnitude of biased attention in depression. *Depression and anxiety*, 27(12), 1135-1142.
- Pessoa, L. (2009). How do emotion and motivation direct executive control? *Trends in cognitive sciences*, 13(4), 160-166.
- Pessoa, L. (2010a). Emotion and attention effects: is it all a matter of timing? Not yet. *Frontiers in human neuroscience*, 4.
- Pessoa, L. (2010b). Emotion and cognition and the amygdala: from "what is it?" to "what's to be done?". *Neuropsychologia*, 48(12), 3416-3429.
- Pessoa, L., & Adolphs, R. (2010). Emotion processing and the amygdala: from a 'low road' to 'many roads' of evaluating biological significance. *Nature reviews. Neuroscience*, 11(11), 773-783.
- Pessoa, L., & Adolphs, R. (2011). Emotion and the brain: multiple roads are better than one. *Nature reviews. Neuroscience*, 12, 425.
- Pessoa, L., Japee, S., & Ungerleider, L. G. (2005). Visual awareness and the detection of fearful faces. *Emotion*, 5(2), 243-247.
- 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(17), 11458-11463.
- Pessoa, L., & Ungerleider, L. G. (2004). Neuroimaging studies of attention and the processing of emotion-laden stimuli. *Progress in brain research*, 144, 171-182.
- Petersen, S. E., Robinson, D. L., & Keys, W. (1985). Pulvinar nuclei of the behaving rhesus monkey: visual responses and their modulation. *Journal of neurophysiology*, 54(4), 867-886.
- Petersen, S. E., Robinson, D. L., & Morris, J. D. (1987). Contributions of the pulvinar to visual spatial attention. *Neuropsychologia*, 25(1A), 97-105.
- Peyk, P., Schupp, H. T., Elbert, T., & Junghofer, M. (2008). Emotion processing in the visual brain: a MEG analysis. *Brain topography*, 20(4), 205-215.
- Peyrin, C., Baciú, M., Segebarth, C., & Marendaz, C. (2004). Cerebral regions and hemispheric specialization for processing spatial frequencies during natural scene recognition. An event-related fMRI study. *NeuroImage*, 23(2), 698-707.
- Peyrin, C., Chauvin, A., Marendaz, C., & Chokron, S. (2003). Hemispheric specialization for spatial frequency processing in the analysis of natural scenes. *Brain and Cognition*, 53(2), 278-282.
- Peyrin, C., Michel, C. M., Schwartz, S., Thut, G., Seghier, M., Landis, T., Marendaz, C., & Vuilleumier, P. (2010). The neural substrates and timing of top-down processes during coarse-to-fine categorization of visual scenes: A combined fMRI and ERP study. *Journal of cognitive neuroscience*, 22(12), 2768-2780.
- Peyrin, C., Schwartz, S., Seghier, M., Michel, C., Landis, T., & Vuilleumier, P. (2005). Hemispheric specialization of human inferior temporal cortex during coarse-to-fine and fine-to-coarse analysis of natural visual scenes. *NeuroImage*, 28(2), 464-473.
- Pezze, M. A., & Feldon, J. (2004). Mesolimbic dopaminergic pathways in fear conditioning. *Progress in neurobiology*, 74(5), 301-320.
- Phan, K. L., Fitzgerald, D. A., Nathan, P. J., Moore, G. J., Uhde, T. W., & Tancer, M. E. (2005). Neural substrates for voluntary suppression of negative affect: a functional magnetic resonance imaging study. *Biological psychiatry*, 57(3), 210-219.
- Phan, K. L., Taylor, S. F., Welsh, R. C., Ho, S. H., Britton, J. C., & Liberzon, I. (2004). Neural correlates of individual ratings of emotional salience: a trial-related fMRI study. *NeuroImage*, 21(2), 768-780.
- Phan, K. L., Wager, T., Taylor, S. F., & Liberzon, I. (2002). Functional neuroanatomy of emotion: a meta-analysis of emotion activation studies in PET and fMRI. *NeuroImage*, 16(2), 331-348.

- Phelps, E. A., & LeDoux, J. E. (2005). Contributions of the amygdala to emotion processing: from animal models to human behavior. *Neuron*, *48*(2), 175-187.
- Phelps, E. A., Ling, S., & Carrasco, M. (2006). Emotion facilitates perception and potentiates the perceptual benefits of attention. *Psychological science*, *17*(4), 292-299.
- Phillips, G. C., & Wilson, H. R. (1984). Orientation bandwidths of spatial mechanisms measured by masking. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics and image science*, *1*(2), 226-232.
- Phillips, M. L., Drevets, W. C., Rauch, S. L., & Lane, R. (2003a). Neurobiology of emotion perception I: The neural basis of normal emotion perception. *Biological psychiatry*, *54*(5), 504-514.
- Phillips, M. L., Drevets, W. C., Rauch, S. L., & Lane, R. D. (2003b). Neurobiology of emotion perception II: implications for major psychiatric disorders. *Biological psychiatry*, *54*(5), 515-528.
- 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*(4), 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*(4), 1484-1496.
- 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*(6650), 495-498.
- Pizzagalli, D., Regard, M., & Lehmann, D. (1999). Rapid emotional face processing in the human right and left brain hemispheres: an ERP study. *Neuroreport*, *10*(13), 2691-2698.
- Pizzagalli, D. A., Iosifescu, D., Hallett, L. A., Ratner, K. G., & Fava, M. (2008). Reduced hedonic capacity in major depressive disorder: evidence from a probabilistic reward task. *Journal of psychiatric research*, *43*(1), 76-87.
- 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 (~160 ms) within the Fusiform Gyri. *NeuroImage*, *16*(3), 663-677.
- Plutchik, R. (1980). A general psychoevolutionary theory of emotion. In R. Plutchik & H. Kellerman (Eds.), *Emotion: Theory, research, and experience* (Vol. 1, pp. 3-33). New York, NY: Academic.
- Polyak, S. L. (1941). *The retina*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Porges, S. W. (1995). Orienting in a defensive world: mammalian modifications of our evolutionary heritage. A Polyvagal Theory. *Psychophysiology*, *32*(4), 301-318.
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *The Quarterly journal of experimental psychology*, *32*(1), 3-25.
- Posner, M. I., Cohen, Y., & Rafal, R. D. (1982). Neural systems control of spatial orienting. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, *298*(1089), 187-198.
- Posner, M. I., & Dehaene, S. (1994). Attentional networks. *Trends in neurosciences*, *17*(2), 75-79.
- Pourtois, G., Dan, E. S., Grandjean, D., Sander, D., & Vuilleumier, P. (2005). Enhanced extrastriate visual response to bandpass spatial frequency filtered fearful faces: time course and topographic evoked-potentials mapping. *Human brain mapping*, *26*(1), 65-79.
- 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*(4), 265-277.
- Pourtois, G., Grandjean, D., Sander, D., & Vuilleumier, P. (2004). Electrophysiological correlates of rapid spatial orienting towards fearful faces. *Cerebral cortex*, *14*(6), 619-633.
- Pourtois, G., Spinelli, L., Seeck, M., & Vuilleumier, P. (2010). Temporal precedence of emotion over attention modulations in the lateral amygdala: Intracranial ERP evidence from a patient with temporal lobe epilepsy. *Cognitive, affective & behavioral neuroscience*, *10*(1), 83-93.
- 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*(1), 149-163.
- Pratto, F., & John, O. P. (1991). Automatic vigilance: the attention-grabbing power of negative social information. *Journal of personality and social psychology*, *61*(3), 380-391.
- Preibisch, C., Lanfermann, H., Wallenhorst, T., Walter, H., & Erk, S. (2009). Neuroanatomical correlates of visual field bias: a sensitive system for detecting potential threats? *Brain research*, *1263*, 69-77.
- Przybylski, A. W., Gaska, J. P., Foote, W., & Pollen, D. A. (2000). Striate cortex increases contrast gain of macaque LGN neurons. *Visual neuroscience*, *17*(4), 485-494.
- 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*(12), 4534-4537.
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Katz, L. C., LaMantia, A.-S., McNamara, J. O., & Williams, S. M. (Eds.). (2001). *Neuroscience* (2 ed.). Sunderland, MA: Sinauer Associate.

- Rafal, R. D., & 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*(20), 7349-7353.
- Ranganath, C., Cohen, M. X., Dam, C., & D'Esposito, M. (2004). Inferior temporal, prefrontal, and hippocampal contributions to visual working memory maintenance and associative memory retrieval. *Journal of Neuroscience*, *24*(16), 3917-3925.
- 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*(6), 446-452.
- Rempel-Clower, N. L., & Barbas, H. (1998). Topographic organization of connections between the hypothalamus and prefrontal cortex in the rhesus monkey. *The Journal of comparative neurology*, *398*(3), 393-419.
- Reuter-Lorenz, P., & Davidson, R. J. (1981). Differential contributions of the two cerebral hemispheres to the perception of happy and sad faces. *Neuropsychologia*, *19*(4), 609-613.
- Ribeiro, R. L., Teixeira-Silva, F., Pompeia, S., & Bueno, O. F. (2007). IAPS includes photographs that elicit low-arousal physiological responses in healthy volunteers. *Physiology & behavior*, *91*(5), 671-675.
- Rigoulot, S., D'Hondt, F., Defoort-Dhellemmes, S., Desprez, P., Honore, J., & Sequeira, H. (2011). Fearful faces impact in peripheral vision: Behavioral and neural evidence. *Neuropsychologia*, *49*(7), 2013-2021.
- Rigoulot, S., D'Hondt, F., Honoré, J., & Sequeira, H. (en préparation). Emotional implicit categorization in peripheral vision: an ERP study.
- Rigoulot, S., Delplanque, S., Desprez, P., Defoort-Dhellemmes, S., Honore, J., & Sequeira, H. (2008). Peripherally presented emotional scenes: a spatiotemporal analysis of early ERP responses. *Brain topography*, *20*(4), 216-223.
- Rizzolatti, G., & Matelli, M. (2003). Two different streams form the dorsal visual system: anatomy and functions. *Experimental brain research*, *153*(2), 146-157.
- Robertson, L. C., & Lamb, M. R. (1991). Neuropsychological contributions to theories of part/whole organization. *Cognitive Psychology*, *23*(2), 299-330.
- Robertson, L. C., Lamb, M. R., & Knight, R. T. (1988). Effects of lesions of temporal-parietal junction on perceptual and attentional processing in humans. *Journal of Neuroscience*, *8*(10), 3757-3769.
- Robinson, D. L., & Cowie, R. J. (1997). The primate pulvinar : structural, functional and behavioral components of visual salience. In D. McCormick (Ed.), *The thalamus* (Vol. 2, pp. 53-92). Oxford: Elsevier.
- Robinson, D. L., & Petersen, S. E. (1992). The pulvinar and visual salience. *Trends in neurosciences*, *15*(4), 127-132.
- Robinson, M. D. (1998). Running from William James' bear: A review of preattentive mechanisms and their contributions to emotional experience. *Cognition & Emotion*, *12*, 667-696.
- Robinson, R. G., & Downhill, J. E. (1995). Lateralization of psychopathology in response to focal brain injury. In R. J. Davidson & K. Hugdahl (Eds.), *Brain Asymmetry* (pp. 693-711). Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Rodieck, R. W., & Watanabe, M. (1993). Survey of the morphology of macaque retinal ganglion cells that project to the pretectum, superior colliculus, and parvicellular laminae of the lateral geniculate nucleus. *The Journal of comparative neurology*, *338*(2), 289-303.
- Rolls, E. T. (2000). Precis of The brain and emotion. *The Behavioral and brain sciences*, *23*(2), 177-191; discussion 192-233.
- Rolls, E. T., & Baylis, L. L. (1994). Gustatory, olfactory, and visual convergence within the primate orbitofrontal cortex. *Journal of Neuroscience*, *14*(9), 5437-5452.
- Romanski, L. M., Giguere, M., Bates, J. F., & Goldman-Rakic, P. S. (1997). Topographic organization of medial pulvinar connections with the prefrontal cortex in the rhesus monkey. *The Journal of comparative neurology*, *379*(3), 313-332.
- Rossi, E. A., & Roorda, A. (2010). The relationship between visual resolution and cone spacing in the human fovea. *Nature neuroscience*, *13*(2), 156-157.
- Rossignol, M. (2008). Expressions faciales émotionnelles et biais émotionnels dans les troubles dépressifs et anxieux. In S. Campanella & E. Streel (Eds.), *Questions actuelles de neurosciences cognitives et affectives* (pp. 149-167). Bruxelles: De Boeck.
- Rossignol, M., Philippot, P., Crommelinck, M., & Campanella, S. (2008). Visual processing of emotional expressions in mixed anxious-depressed subclinical state: an event-related potential study on a female sample. *Clinical Neurophysiology*, *38*(5), 267-275.
- 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*(2), 115-120.
- Rousselet, G. A., Thorpe, S. J., & Fabre-Thorpe, M. (2004). How parallel is visual processing in the ventral pathway? *Trends in cognitive sciences*, *8*(8), 363-370.
- Rovamo, J., & Virsu, V. (1979). An estimation and application of the human cortical magnification factor. *Experimental brain research*, *37*(3), 495-510.

- Rovamo, J., Virsu, V., & Nasanen, R. (1978). Cortical magnification factor predicts the photopic contrast sensitivity of peripheral vision. *Nature*, *271*(5640), 54-56.
- Roy, J. C., Sequeira, H., & Delerm, B. (1993). Neural control of electrodermal activity: spinal and reticular mechanisms. In J. C. Roy, W. Boucsein, D. Fowles & J. Gruzelier (Eds.), *Progress on Electrodermal Activity* (pp. 73-91). New York, NY: Plenum Press.
- Rubinow, D. R., & Post, R. M. (1992). Impaired recognition of affect in facial expression in depressed patients. *Biological psychiatry*, *31*(9), 947-953.
- Rudrauf, D., & Damasio, A. R. (2005). A conjecture regarding the biological mechanism of subjectivity and feeling. *Journal of Consciousness Studies*, *12*(8-10), 236-262.
- Rudrauf, D., David, O., Lachaux, J. P., Kovach, C. K., Martinerie, J., Renault, B., & Damasio, A. R. (2008). Rapid interactions between the ventral visual stream and emotion-related structures rely on a two-pathway architecture. *Journal of Neuroscience*, *28*(11), 2793-2803.
- Rudrauf, D., Lachaux, J. P., Damasio, A. R., Baillet, S., Hugueville, L., Martinerie, J., Damasio, H., & Renault, B. (2009). Enter feelings: somatosensory responses following early stages of visual induction of emotion. *International Journal of Psychophysiology*, *72*(1), 13-23.
- 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., & Carroll, J. M. (1999). On the bipolarity of positive and negative affect. *Psychological bulletin*, *125*(1), 3-30.
- Sabatinelli, D., Bradley, M. M., Fitzsimmons, J. R., & Lang, P. J. (2005). Parallel amygdala and inferotemporal activation reflect emotional intensity and fear relevance. *NeuroImage*, *24*(4), 1265-1270.
- Sabatinelli, D., Bradley, M. M., Lang, P. J., Costa, V. D., & Versace, F. (2007). Pleasure rather than salience activates human nucleus accumbens and medial prefrontal cortex. *Journal of neurophysiology*, *98*(3), 1374-1379.
- Sabatinelli, D., Fortune, E. E., Li, Q., Siddiqui, A., Krafft, C., Oliver, W. T., Beck, S., & Jeffries, J. (2011). Emotional perception: meta-analyses of face and natural scene processing. *NeuroImage*, *54*(3), 2524-2533.
- 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*(4), 210-218.
- Sackeim, H. A., & Gur, R. C. (1978). Lateral asymmetry in intensity of emotional expression. *Neuropsychologia*, *16*(4), 473-481.
- Sackeim, H. A., Gur, R. C., & Saucy, M. C. (1978). Emotions are expressed more intensely on the left side of the face. *Science*, *202*(4366), 434-436.
- Salemink, E., van den Hout, M. A., & Kindt, M. (2007). Selective attention and threat: quick orienting versus slow disengagement and two versions of the dot probe task. *Behaviour research and therapy*, *45*(3), 607-615.
- Salzman, C. D., & Fusi, S. (2010). Emotion, cognition, and mental state representation in amygdala and prefrontal cortex. *Annual review of neuroscience*, *33*, 173-202.
- Sander, D., Grafman, J., & Zalla, T. (2003). The human amygdala: an evolved system for relevance detection. *Reviews in the neurosciences*, *14*(4), 303-316.
- Sander, D., Grandjean, D., & Scherer, K. R. (2005). A systems approach to appraisal mechanisms in emotion. *Neural networks*, *18*(4), 317-352.
- 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*(5), 1338-1348.
- Sarlo, M., Buodo, G., & Palomba, D. (2010). Lack of startle blink potentiation to mutilation pictures irrespective of fearfulness. *Biological Psychology*, *85*(2), 338-343.
- 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. *Brain research. Cognitive brain research*, *20*(1), 81-91.
- Schaffer, C. E., Davidson, R. J., & Saron, C. (1983). Frontal and parietal electroencephalogram asymmetry in depressed and nondepressed subjects. *Biological psychiatry*, *18*(7), 753-762.
- Schellberg, D., Besthorn, C., Pflieger, W., & Gasser, T. (1993). Emotional activation and topographic EEG band power. *Journal of Psychophysiology*, *7*(1), 24-33.
- Schellberg, D., Besthorn, C., Klos, T., & Gasser, T. (1990). EEG power and coherence while male adults watch emotional video films. *International Journal of Psychophysiology*, *9*(3), 279-291.
- 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: Erlbaum.
- Scherer, K. R., & Peper, M. (2001). Psychological theories of emotion and neuropsychological research. In F. Boller & J. Grafman (Eds.), *Handbook of Neuropsychology* (Vol. 5, pp. 17-48). Amsterdam: Elsevier.

- Schettino, A., Loeys, T., Delplanque, S., & Pourtois, G. (2011). Brain dynamics of upstream perceptual processes leading to visual object recognition: a high density ERP topographic mapping study. *NeuroImage*, *55*(3), 1227-1241.
- 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*(6253), 68-70.
- Schiller, P. H., & Malpeli, J. G. (1977). Properties and tectal projections of monkey retinal ganglion cells. *Journal of neurophysiology*, *40*(2), 428-445.
- Schiller, P. H., & Malpeli, J. G. (1978). Functional specificity of lateral geniculate nucleus laminae of the rhesus monkey. *Journal of neurophysiology*, *41*(3), 788-797.
- Schimmack, U., & Derryberry, D. (2005). Attentional interference effects of emotional pictures: threat, negativity, or arousal? *Emotion*, *5*(1), 55-66.
- Schneirla, T. C. (1959). *An evolutionary and developmental theory of biphasic processes underlying approach and withdrawal*. Paper presented at the Nebraska Symposium on motivation, Lincoln, NE.
- Schultz, W. (2000). Multiple reward signals in the brain. *Nature reviews. Neuroscience*, *1*(3), 199-207.
- 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*(2), 257-261.
- 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*(8), 1107-1110.
- Schupp, H. T., Junghofer, M., Weike, A. I., & Hamm, A. O. (2003b). Emotional facilitation of sensory processing in the visual cortex. *Psychological science*, *14*(1), 7-13.
- Schupp, H. T., Junghofer, M., Weike, A. I., & Hamm, A. O. (2004). The selective processing of briefly presented affective pictures: an ERP analysis. *Psychophysiology*, *41*(3), 441-449.
- Schyns, P. G., & Oliva, A. (1994). From blobs to boundary edges: evidence for time- and spatial- dependent scene recognition. *Psychological science*, *5*(4), 195-200.
- Schyns, P. G., & Oliva, A. (1997). Flexible, diagnosticity-driven, rather than fixed, perceptually determined scale selection in scene and face recognition. *Perception*, *26*(8), 1027-1038.
- Schyns, P. G., & Oliva, A. (1999). Dr. Angry and Mr. Smile: when categorization flexibly modifies the perception of faces in rapid visual presentations. *Cognition*, *69*, 243-265.
- Seger, C. A. (2008). How do the basal ganglia contribute to categorization? Their roles in generalization, response selection, and learning via feedback. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, *32*(2), 265-278.
- Sequeira, H., & Ba-M'hamed, S. (1999). Pyramidal control of heart rate and arterial pressure in cats. *Archives italiennes de biologie*, *137*(1), 47-62.
- Sequeira, H., Ba-M'Hamed, S., & Roy, J. C. (1995). Fronto-parietal control of electrodermal activity in the cat. *Journal of the autonomic nervous system*, *53*(2-3), 103-114.
- Sequeira, H., Hot, P., Silvert, L., & Delplanque, S. (2009). Electrical autonomic correlates of emotion. *International Journal of Psychophysiology*, *71*(1), 50-56.
- Sequeira, H., Viltart, O., Ba-M'Hamed, S., & Poulain, P. (2000). Cortical control of somato-cardiovascular integration: neuroanatomical studies. *Brain research bulletin*, *53*(1), 87-93.
- 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*(5212), 889-893.
- Sergent, J. (1982). The cerebral balance of power: confrontation or cooperation? *Journal of experimental psychology. Human perception and performance*, *8*(2), 253-272.
- Sergent, J. (1987). Information processing and laterality effects for object and face perception. In G. W. Humphreys & M. J. Riddoch (Eds.), *Visual Object Processing: A Cognitive Neuropsychological Approach*, (pp. 145-173). Hillsdale, New Jersey: Erlbaum.
- 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*(4), 811-830.
- 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*(5823), 543-545.
- Shin, L. M., Wright, C. I., Cannistraro, P. A., Wedig, M. M., McMullin, K., Martis, B., Macklin, M. L., Lasko, N. B., Cavanagh, S. R., Krangel, T. S., Orr, S. P., Pitman, R. K., Whalen, P. J., & Rauch, S. L. (2005). A functional magnetic resonance imaging study of amygdala and medial prefrontal cortex responses to overtly presented fearful faces in posttraumatic stress disorder. *Archives of General Psychiatry*, *62*(3), 273-281.
- Shipp, S., & Zeki, S. (1985). Segregation of pathways leading from area V2 to areas V4 and V5 of macaque monkey visual cortex. *Nature*, *315*(6017), 322-325.
- Shulman, G. L., Pope, D. L., Astafiev, S. V., McAvoy, M. P., Snyder, A. Z., & Corbetta, M. (2010). Right hemisphere dominance during spatial selective attention and target detection occurs outside the dorsal frontoparietal network. *Journal of Neuroscience*, *30*(10), 3640-3651.

- Shulman, G. L., Sullivan, M. A., Gish, K., & Sakoda, W. J. (1986). The role of spatial-frequency channels in the perception of local and global structure. *Perception, 15*(3), 259-273.
- Shulman, G. L., & Wilson, J. (1987). Spatial frequency and selective attention to local and global information. *Perception, 16*(1), 89-101.
- Siessmeier, T., Kienast, T., Wrase, J., Larsen, J. L., Braus, D. F., Smolka, M. N., Buchholz, H. G., Schreckenberger, M., Rosch, F., Cumming, P., Mann, K., Bartenstein, P., & Heinz, A. (2006). Net influx of plasma 6-[18F]fluoro-L-DOPA (FDOPA) to the ventral striatum correlates with prefrontal processing of affective stimuli. *The European journal of neuroscience, 24*(1), 305-313.
- Silberman, E. K., & Weingartner, H. (1986). Hemispheric lateralization of functions related to emotion. *Brain and Cognition, 5*(3), 322-353.
- 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*(2), 135-145.
- Silvert, L., Lepsien, J., Fragopanagos, N., Goolsby, B., Kiss, M., Taylor, J. G., Raymond, J. E., Shapiro, K. L., Eimer, M., & Nobre, A. C. (2007). Influence of attentional demands on the processing of emotional facial expressions in the amygdala. *NeuroImage, 38*(2), 357-366.
- Simmons, A., Strigo, I., Matthews, S. C., Paulus, M. P., & Stein, M. B. (2006). Anticipation of aversive visual stimuli is associated with increased insula activation in anxiety-prone subjects. *Biological psychiatry, 60*(4), 402-409.
- Sincich, L. C., & Horton, J. C. (2005). The circuitry of V1 and V2: integration of color, form, and motion. *Annual review of neuroscience, 28*, 303-326.
- Sincich, L. C., Park, K. F., Wohlgenuth, M. J., & Horton, J. C. (2004). Bypassing V1: a direct geniculate input to area MT. *Nature neuroscience, 7*(10), 1123-1128.
- Singer, T., Critchley, H. D., & Preuschoff, K. (2009). A common role of insula in feelings, empathy and uncertainty. *Trends in cognitive sciences, 13*(8), 334-340.
- Sloan, D. M., Strauss, M. E., Quirk, S. W., & Sajatovic, M. (1997). Subjective and expressive emotional responses in depression. *Journal of affective disorders, 46*(2), 135-141.
- 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*(2), 171-183.
- Solbakk, A. K., Reinvang, I., Svebak, S., Nielsen, C. S., & Sundet, K. (2005). Attention to affective pictures in closed head injury: event-related brain potentials and cardiac responses. *Journal of clinical and experimental neuropsychology, 27*(2), 205-223.
- Solomon, S. G., & Lennie, P. (2007). The machinery of colour vision. *Nature reviews. Neuroscience, 8*(4), 276-286.
- Somerville, L. H., Kim, H., Johnstone, T., Alexander, A. L., & Whalen, P. J. (2004). Human amygdala responses during presentation of happy and neutral faces: correlations with state anxiety. *Biological psychiatry, 55*(9), 897-903.
- Sommer, T., Rose, M., Weiller, C., & Buchel, C. (2005). Contributions of occipital, parietal and parahippocampal cortex to encoding of object-location associations. *Neuropsychologia, 43*(5), 732-743.
- Spence, S., Shapiro, D., & Zaidel, E. (1996). The role of the right hemisphere in the physiological and cognitive components of emotional processing. *Psychophysiology, 33*(2), 112-122.
- 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*, 409-414.
- Spencer, K. M., Dien, J., & Donchin, E. (2001). Spatiotemporal analysis of the late ERP responses to deviant stimuli. *Psychophysiology, 38*(2), 343-358.
- Spielberger, C. D., Gorsuch, R. L., & Luthene, R. E. (1983). *Manual for the State-Trait Anxiety Inventory*. Palo Alto: Consulting Psychologist Press.
- 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*(2), 663-673.
- Stein, M. B., Goldin, P. R., Sareen, J., Zorrilla, L. T., & Brown, G. G. (2002). Increased amygdala activation to angry and contemptuous faces in generalized social phobia. *Archives of General Psychiatry, 59*(11), 1027-1034.
- 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*(28), 3059-3074.
- Sterling, P. (2004). How retinal circuits optimize the transfer of visual information. In L. Chalupa & J. S. Werner (Eds.), *The visual neurosciences* (pp. 234-259). Cambridge, MA: MIT Press.
- Sterling, P., Freed, M. A., & Smith, R. G. (1988). Architecture of rod and cone circuits to the on-beta ganglion cell. *Journal of Neuroscience, 8*(2), 623-642.
- 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*(1-2), 101-104.

- Strettoi, E., & Masland, R. H. (1995). The organization of the inner nuclear layer of the rabbit retina. *Journal of Neuroscience*, *15*(1 Pt 2), 875-888.
- Suberi, M., & McKeever, W. F. (1977). Differential right hemispheric memory storage of emotional and non-emotional faces. *Neuropsychologia*, *15*(6), 757-768.
- Surguladze, S., Russell, T., Kucharska-Pietura, K., Travis, M. J., Giampietro, V., David, A. S., & Phillips, M. L. (2006). A reversal of the normal pattern of parahippocampal response to neutral and fearful faces is associated with reality distortion in schizophrenia. *Biological psychiatry*, *60*(5), 423-431.
- Surguladze, S. A., Young, A. W., Senior, C., Brebion, G., Travis, M. J., & Phillips, M. L. (2004). Recognition accuracy and response bias to happy and sad facial expressions in patients with major depression. *Neuropsychology*, *18*(2), 212-218.
- Suslow, T., Dannlowski, U., Lalee-Mentzel, J., Donges, U. S., Arolt, V., & Kersting, A. (2004). Spatial processing of facial emotion in patients with unipolar depression: a longitudinal study. *Journal of affective disorders*, *83*(1), 59-63.
- Suslow, T., Junghanns, K., & Arolt, V. (2001). Detection of facial expressions of emotions in depression. *Perceptual and motor skills*, *92*(3 Pt 1), 857-868.
- Sutton, S. K., & Davidson, R. J. (2000). Prefrontal brain electrical asymmetry predicts the evaluation of affective stimuli. *Neuropsychologia*, *38*(13), 1723-1733.
- Sutton, S. K., Davidson, R. J., Donzella, B., Irwin, W., & Dotts, D. A. (1997). Manipulating affective state using extended picture presentations. *Psychophysiology*, *34*(2), 217-226.
- Swanson, L. W., & Petrovich, G. D. (1998). What is the amygdala? *Trends in neurosciences*, *21*(8), 323-331.
- Tadel, T., Baillet, S., Mosher, J. C., Pantazis, D., & Leahy, R. M. (2011). Brainstorm: A User-Friendly Application for MEG/EEG Analysis. *Computational Intelligence and Neuroscience*, *2011*, 13.
- Tamietto, M., Cauda, F., Corazzini, L. L., Savazzi, S., Marzi, C. A., Goebel, R., Weiskrantz, L., & de Gelder, B. (2010). Collicular vision guides nonconscious behavior. *Journal of cognitive neuroscience*, *22*(5), 888-902.
- Tamietto, M., & de Gelder, B. (2010). Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nature reviews. Neuroscience*, *11*(10), 697-709.
- Tanaka, K. (1996). Inferotemporal cortex and object vision. *Annual review of neuroscience*, *19*, 109-139.
- Taylor, J. G., & Fragopanagos, N. F. (2005). The interaction of attention and emotion. *Neural networks*, *18*(4), 353-369.
- Taylor, S. (2003). Subjective rating of emotionally salient stimuli modulates neural activity. *NeuroImage*, *18*(3), 650-659.
- Taylor, S. F., Martis, B., Fitzgerald, K. D., Welsh, R. C., Abelson, J. L., Liberzon, I., Himle, J. A., & Gehring, W. J. (2006). Medial frontal cortex activity and loss-related responses to errors. *Journal of Neuroscience*, *26*(15), 4063-4070.
- Thayer, J. F., & Friedman, B. H. (2002). Stop that! Inhibition, sensitization, and their neurovisceral concomitants. *Scandinavian journal of psychology*, *43*(2), 123-130.
- Thielscher, A., & Pessoa, L. (2007). Neural correlates of perceptual choice and decision making during fear-disgust discrimination. *Journal of Neuroscience*, *27*(11), 2908-2917.
- Thorpe, S., Fize, D., & Marlot, C. (1996). Speed of processing in the human visual system. *Nature*, *381*(6582), 520-522.
- Thorpe, S. J., Gegenfurtner, K. R., Fabre-Thorpe, M., & Bulthoff, H. H. (2001). Detection of animals in natural images using far peripheral vision. *European journal of neuroscience*, *14*, 869-876.
- Thorpe, S. J., & Salkovskis, P. M. (1998). Selective attention to real phobic and safety stimuli. *Behaviour research and therapy*, *36*(5), 471-481.
- Tomita, H., Ohbayashi, M., Nakahara, K., Hasegawa, I., & Miyashita, Y. (1999). Top-down signal from prefrontal cortex in executive control of memory retrieval. *Nature*, *401*(6754), 699-703.
- Tomkins, S. S. (1984). Affect theory. In K. R. Scherer & P. Ekman (Eds.), *Approaches to emotion* (pp. 163-195). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Tootell, R. B., 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*(4), 3215-3230.
- Tootell, R. B., Switkes, E., Silverman, M. S., & Hamilton, S. L. (1988). Functional anatomy of macaque striate cortex. II. Retinotopic organization. *Journal of Neuroscience*, *8*(5), 1531-1568.
- Torralba, A., & Oliva, A. (2003). Statistics of natural image categories. *Network*, *14*(3), 391-412.
- Tranel, D., & Damasio, A. R. (1985). Knowledge without awareness: an autonomic index of facial recognition by prosopagnosics. *Science*, *228*(4706), 1453-1454.
- 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*, 149-160.
- Tsunoda, T., Yoshino, A., Furusawa, T., Miyazaki, M., Takahashi, Y., & Nomura, S. (2008). Social anxiety predicts unconsciously provoked emotional responses to facial expression. *Physiology & behavior*, *93*(1-2), 172-176.
- Tucker, D. M. (1981). Lateral brain function, emotion, and conceptualization. *Psychological bulletin*, *89*(1), 19-46.

- Tucker, D. M., Antes, J. R., Stenslie, C. E., & Barnhardt, T. M. (1978). Anxiety and lateral cerebral function. *Journal of abnormal psychology, 87*(3), 380-383.
- Tucker, D. M., & Dawson, S. L. (1984). Asymmetric EEG changes as method actors generated emotions. *Biological Psychology, 19*(1), 63-75.
- Tulving, E., Kapur, S., Craik, F., Moscovitch, M., & Houle, S. (1994). Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory: Positron emission tomography findings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 91*, 2016-2020.
- Tzourio-Mazoyer, N., Landeau, B., Papathanassiou, D., Crivello, F., Etard, O., Delcroix, N., Mazoyer, B., & Joliot, M. (2002). Automated anatomical labeling of activations in SPM using a macroscopic anatomical parcellation of the MNI MRI single-subject brain. *NeuroImage, 15*(1), 273-289.
- Ungerleider, L. G., & Christensen, C. A. (1979). Pulvinar lesions in monkeys produce abnormal scanning of a complex visual array. *Neuropsychologia, 17*(5), 493-501.
- Ungerleider, L. G., & Desimone, R. (1986). Cortical connections of visual area MT in the macaque. *The Journal of comparative neurology, 248*(2), 190-222.
- Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (1982a). *Two cortical visual systems*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (1982b). Two cortical visual systems. In D. A. Ingle, M. A. Goodale & R. J. W. Mansfield (Eds.), *Analysis of Visual Behavior*. Cambridge, MA: MIT press.
- Ungerleider, L. G., & Pasternak, T. (2004). Ventral and dorsal cortical processing streams. In L. Chalupa & J. S. Werner (Eds.), *The Visual Neurosciences*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Van Essen, D. C., & DeYoe, E. A. (1995). Concurrent processing in the primate visual cortex. In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The Cognitive Neurosciences* (pp. 383-400). Cambridge, MA: MIT Press.
- Van Veen, V., & Carter, C. S. (2002). The timing of action-monitoring processes in the anterior cingulate cortex. *Journal of cognitive neuroscience, 14*(4), 593-602.
- Vanderploeg, R. D., Brown, W. S., & Marsh, J. T. (1987). Judgments of emotion in words and faces: ERP correlates. *International Journal of Psychophysiology, 5*(3), 193-205.
- Virsu, V., Lee, B. B., & Creutzfeldt, O. D. (1987). Mesopic spectral responses and the Purkinje shift of macaque lateral geniculate nucleus cells. *Vision Research, 27*(2), 191-200.
- Vogel, E. K., & Luck, S. J. (2000). The visual N1 component as an index of a discrimination process. *Psychophysiology, 37*(2), 190-203.
- Vogt, J., De Houwer, J., Koster, E. H., Van Damme, S., & Crombez, G. (2008). Allocation of spatial attention to emotional stimuli depends upon arousal and not valence. *Emotion, 8*(6), 880-885.
- Vuilleumier, P. (2005). How brains beware: neural mechanisms of emotional attention. *Trends in cognitive sciences, 9*(12), 585-594.
- 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*(12), 2156-2166.
- Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2003). Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nature neuroscience, 6*(6), 624-631.
- Vuilleumier, P., & Pourtois, G. (2007). Distributed and interactive brain mechanisms during emotion face perception: evidence from functional neuroimaging. *Neuropsychologia, 45*(1), 174-194.
- 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*(11), 1271-1278.
- Vuilleumier, P., & Schwartz, S. (2001). Beware and be aware: capture of spatial attention by fear-related stimuli in neglect. *Neuroreport, 12*(6), 1119-1122.
- Wager, T. D., Phan, K. L., Liberzon, I., & Taylor, S. F. (2003). Valence, gender, and lateralization of functional brain anatomy in emotion: a meta-analysis of findings from neuroimaging. *NeuroImage, 19*(3), 513-531.
- Waldstein, S. R., Kop, W. J., Schmidt, L. A., Haufler, A. J., Krantz, D. S., & Fox, N. A. (2000). Frontal electrocortical and cardiovascular reactivity during happiness and anger. *Biological Psychology, 55*(1), 3-23.
- Wallin, B. G., & Fagius, J. (1986). The sympathetic nervous system in man — aspects derived from microelectrode recordings. *Trends in neurosciences, 9*, 63-67.
- Wandell, B. A. (1995). *Foundations of vision*. Sunderland, M.A.: Sinauer.
- Wang, K., Jiang, T., Yu, C., Tian, L., Li, J., Liu, Y., Zhou, Y., Xu, L., Song, M., & Li, K. (2008). Spontaneous activity associated with primary visual cortex: a resting-state fMRI study. *Cerebral cortex, 18*(3), 697-704.
- Ward, L. M. (1982). Determinants of attention to local and global features of visual forms. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance, 8*(4), 562-581.
- Wassle, H. (2004). Parallel processing in the mammalian retina. *Nature reviews. Neuroscience, 5*(10), 747-757.
- Watson, J. B. (1930). *Behaviorism*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Watson, J. D., Myers, R., Frackowiak, R. S., Hajnal, J. V., Woods, 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*(2), 79-94.

- 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*(1), 73-91.
- Weiner, B., & Graham, S. (1984). An attributional approach to emotional development. In C. E. Izard, J. Kagan & R. B. Zajonc (Eds.), *Emotions, cognition, and behavior* (pp. 167-191). New York, NY: Cambridge University Press.
- Weinstein, A. M. (1995). Visual ERPs evidence for enhanced processing of threatening information in anxious university students. *Biological psychiatry*, *37*(12), 847-858.
- Weiskrantz, L. (1996). Blindsight revisited. *Current opinion in neurobiology*, *6*(2), 215-220.
- Weiskrantz, L., Warrington, E. K., Sanders, M. D., & Marshall, J. (1974). Visual capacity in the hemianopic field following a restricted occipital ablation. *Brain*, *97*(4), 709-728.
- 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*(1), 411-418.
- Wheatstone, C. (1962). On some remarkable and hitherto unobserved phenomena of binocular vision. *The Optometric weekly*, *53*, 2311-2315.
- Wheeler, R. E., Davidson, R. J., & Tomarken, A. J. (1993). Frontal brain asymmetry and emotional reactivity: a biological substrate of affective style. *Psychophysiology*, *30*(1), 82-89.
- Wilkinson-Berka, J. L. (2004). Diabetes and retinal vascular disorders: role of the renin-angiotensin system. *Expert reviews in molecular medicine*, *6*(15), 1-18.
- Wilkinson, D. T., Halligan, P. W., Marshall, J. C., Buchel, C., & Dolan, R. J. (2001). Switching between the forest and the trees: brain systems involved in local/global changed-level judgments. *NeuroImage*, *13*(1), 56-67.
- Williams, J. M., Watts, F. N., MacLeod, C., & Mathews, A. (1997). *Cognitive psychology and emotional disorder*. Chichester: Wiley.
- Williams, L. M., Das, P., Liddell, B. J., Kemp, A. H., Rennie, C. J., & Gordon, E. (2006). Mode of functional connectivity in amygdala pathways dissociates level of awareness for signals of fear. *Journal of Neuroscience*, *26*(36), 9264-9271.
- Williams, L. M., Phillips, M. L., Brammer, M. J., Skerrett, D., Lagopoulos, J., Rennie, C., Bahramali, H., Olivieri, G., David, A. S., Peduto, A., & Gordon, E. (2001). Arousal dissociates amygdala and hippocampal fear responses: evidence from simultaneous fMRI and skin conductance recording. *NeuroImage*, *14*(5), 1070-1079.
- 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*(12), 2898-2904.
- Wilson, E. J., MacLeod, C., Mathews, A., & Rutherford, E. M. (2006). The causal role of interpretive bias in anxiety reactivity. *Journal of abnormal psychology*, *115*(1), 103-111.
- Winton, W., Putnam, L. E., & Krauss, R. M. (1984). Facial and autonomic manifestations of the dimensional structure of emotion. *Journal of experimental social psychology*, *20*, 195-216.
- Wolfe, J. M., & Horowitz, T. S. (2004). What attributes guide the deployment of visual attention and how do they do it? *Nature reviews Neuroscience*, *5*(6), 495-501.
- 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*(2), 379-383.
- Wright, C. I., Martis, B., McMullin, K., Shin, L. M., & Rauch, S. L. (2003). Amygdala and insular responses to emotionally valenced human faces in small animal specific phobia. *Biological psychiatry*, *54*(10), 1067-1076.
- Wright, M. J., & Ikeda, H. (1974). Processing of spatial and temporal information in the visual system. In F. O. Schmitt & F. G. Worden (Eds.), *The Neurosciences* (Vol. Third Study Program, pp. 115-122). Cambridge, MA: MIT Press.
- Yamaguchi, S., Yamagata, S., & Kobayashi, S. (2000). Cerebral asymmetry of the "top-down" allocation of attention to global and local features. *Journal of Neuroscience*, *20*(9), RC72.
- Yeshurun, Y., & Carrasco, M. (1998). Attention improves or impairs visual performance by enhancing spatial resolution. *Nature*, *396*, 72-75.
- Yeshurun, Y., & Carrasco, M. (2000). The locus of attentional effects in texture segmentation. *Nature neuroscience*, *3*(622-627).
- Yeshurun, Y., & Levy, L. (2003). Transient spatial attention degrades temporal resolution. *Psychological science*, *14*(3), 225-231.
- Yiend, J., & Mathews, A. (2001a). Anxiety and attention to threatening pictures. *Q J Exp Psychol A*, *54*(3), 665-681.
- Yiend, J., & Mathews, A. (2001b). Anxiety and attention to threatening pictures. *The Quarterly journal of experimental psychology. A, Human experimental psychology*, *54*(3), 665-681.

- Zald, D. H. (2003). The human amygdala and the emotional evaluation of sensory stimuli. *Brain research. Brain research reviews*, 41(1), 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, Containing papers of a Biological character. Royal Society*, 207(1169), 499-506.
- Zhou, R., Zhang, J., & Oei, T. P. S. (2011). The Effects of Valence and Arousal on Hemispheric Asymmetry of Emotion. *Journal of Psychophysiology*, 25(2), 95-103.
- Zihl, J., & von Cramon, D. (1979). The contribution of the 'second' visual system to directed visual attention in man. *Brain*, 102(4), 835-856.

Résumé

La valeur affective d'une stimulation est codée de manière préférentielle au sein de l'espace visuel et se manifeste par un ensemble de réponses de nature subjective, physiologique et comportementale, dont la finalité tend à favoriser l'adaptation de l'Homme à son environnement. Selon son intensité et sa valence, l'émotion déclenche des réactions cérébrales spécifiques dont l'impact mental et somatique est désormais avéré. Dans ce contexte, l'objectif de ce travail de Thèse était double. D'une part, il visait à déterminer la succession et la distribution des activations neuronales associées au ressenti ainsi qu'aux manifestations somatiques et comportementales des émotions, en vision centrale ou en vision périphérique. D'autre part, nous voulions examiner l'éventuel impact de stimulations périphériques sur les ressources attentionnelles mobilisées lors de tâches devant se dérouler en vision centrale; dans ce cadre, nous avons voulu aussi déterminer l'existence probable de différences interindividuelles en termes d'anxiété, associée ou non à une tendance dépressive.

Dans un premier temps, et pour la première fois en neurosciences, nous avons donc associé l'enregistrement concomitant de la magnétoencéphalographie (MEG), méthode fonctionnelle permettant une analyse spatio-temporelle fine de l'activité cérébrale, et l'activité électrodermale, marqueur neurovégétatif robuste de l'activation émotionnelle, lors de la projection de scènes naturelles. En vision centrale, nous avons pu démontrer l'existence de l'impact des stimuli émotionnels, évalués subjectivement comme plaisants ou déplaisants, sur le traitement cérébral précoce et sur le corps. Nous avons ensuite déterminé la persistance d'un tel impact en vision périphérique, à l'origine de résultats inédits sur un engagement hémisphérique différentiel dans le codage des émotions.

Dans un second temps, nous avons associé la MEG à une procédure comportementale qui nous a permis d'identifier des effets d'interférence, induits par des stimulations émotionnelles périphériques, sur le codage neurocomportemental des informations présentées au centre du champ visuel. Un tel rôle interférant de la valeur émotionnelle pouvant aboutir à des inadaptations comportementales, nous avons donc comparé la performance d'individus sains et anxieux, présentant ou non une tendance dépressive associée, dans ce même paradigme. Nous avons alors identifié un biais émotionnel périphérique, modulé par ces variables psychophysiologiques, lorsque l'hémisphère droit traitait initialement les informations émotionnelles.

Les recherches présentées dans cette Thèse, fondées sur des méthodologies et des données nouvelles, ont permis de contribuer significativement à l'exploration des bases neurophysiologiques et comportementales du codage émotionnel de l'espace visuel. De plus, les données préliminaires issues de l'application de notre approche intégrée à l'étude des troubles anxieux, nous semblent ouvrir des perspectives innovantes sur la compréhension des mécanismes et troubles émotionnels, enjeu majeur de la santé mentale et de ses conséquences neurosomatiques.

Abstract

The emotional value of a stimulus is coded preferentially in the visual space and is characterized by a collection of subjective, physiological and behavioral responses, whose purpose would be to favor the adaptation of Human to his environment. According to its intensity and valence, emotion triggers specific brain responses which specific mental and somatic impact is now demonstrated. In this context, the objective of this thesis was twofold. First, it aimed to determine the succession and the distribution of neural activations associated with feelings as well as somatic and behavioral manifestations of emotions in central or peripheral vision. Second, we wanted to examine the potential impact of peripheral stimuli on attentional resources mobilized during tasks to be carried out in central vision; in this context, we also sought to determine the probable existence of interindividual differences in terms of anxiety, associated or not to a depressive tendency.

Initially, and for the first time in neuroscience, we have combined the concomitant recording of magnetoencephalography (MEG), a neurofunctional approach allowing a fine spatiotemporal analysis of brain activity, and electrodermal activity, a robust autonomic marker of emotional activation induced by natural scenes. In central vision, we were able to demonstrate the impact of emotional stimuli, subjectively assessed as pleasant or unpleasant, on the early brain processing and at body level. We then determined the persistence of such an impact in peripheral vision, yielding new findings on the differential hemispheric involvement in the coding of emotions.

In a second step, we associated MEG with a behavioral procedure that allowed us to identify interference effects induced by peripherally emotional-laden stimulations, on the neurobehavioral coding of information presented in the center of the visual field. Such an interfering role of emotional value could result in a behavioral maladjustment. Thus, we have compared the performance of healthy and anxious individuals, with or without an associated depressive tendency, in the same paradigm. We then identified a peripherally emotional bias modulated by these psychophysiological variables, when the right hemisphere initially processed emotional information.

The research presented in this thesis, based on a new association of original methodologies and data, have enabled us to significantly contribute to the exploration of the behavioral and neurophysiological bases of the emotional coding of the visual space. In addition, preliminary data from the application of our integrated approach to the study of anxiety disorders, appear to open innovative perspectives on the understanding of the emotional mechanisms and disorders, a major challenge for mental health and its neurosomatic consequences.