



HAL
open science

Discrimination des expressions faciales et environnement olfactif – Corrélats cérébraux en électroencéphalographie (EEG) chez l'adulte et le très jeune enfant

Fanny Poncet

► **To cite this version:**

Fanny Poncet. Discrimination des expressions faciales et environnement olfactif – Corrélats cérébraux en électroencéphalographie (EEG) chez l'adulte et le très jeune enfant. Psychologie. Université Bourgogne Franche-Comté, 2019. Français. NNT : 2019UBFCK063 . tel-02478888

HAL Id: tel-02478888

<https://theses.hal.science/tel-02478888>

Submitted on 14 Feb 2020

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.

**THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE
PREPAREE AU CENTRE DES SCIENCES DU GOÛT ET DE L'ALIMENTATION (CSGA)**

Ecole doctorale n°554

Environnement-Santé

Doctorat de Psychologie

Par

Mme Poncet Fanny

Discrimination des expressions faciales et environnement olfactif

-

Corrélats cérébraux en électroencéphalographie (EEG) chez l'adulte et le très jeune enfant

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 3 décembre 2019

Composition du Jury :

Mme, Conty, Laurence	PU, Université Paris Nanterre	Présidente
M., Pascalis, Olivier	DR, Université Grenoble Alpes	Rapporteur
Mme, Caharel, Stéphanie	MCF, Université de Lorraine	Rapporteuse
M., Rossion, Bruno	DR, Université de Lorraine	Examineur
Mme, Conty, Laurence	PU, Université Paris Nanterre	Examinatrice
M., Baudouin, Jean-Yves	PU, Université Lyon 2	Directeur de thèse
M., Leleu, Arnaud	MCF, Université de Bourgogne	Codirecteur de thèse

Discrimination des expressions faciales et environnement olfactif
—
Corrélatés cérébraux en électroencéphalographie (EEG) chez l'adulte
et le très jeune enfant

Fanny PONCET
UNIVERSITÉ BOURGOGNE-FRANCHE-COMTE

Thèse dirigée par Jean-Yves BAUDOIN et co-encadrée par Arnaud LELEU, financée par une allocation de recherche doctorale du MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE attribuée par l'École Doctorale Environnement Santé de l'université de Bourgogne, réalisée dans l'équipe Ethologie développementale et Psychologie cognitive au sein du CSGA (Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation - UMR6265/UMR A1324 uB - CNRS - INRA) et l'École Doctorale Environnement Santé (EDES)

REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord Jean-Yves Baudouin et Arnaud Leleu, directeur et encadrant de thèse, grâce à qui cette thèse a pu voir le jour. Merci d'avoir créé et présenté ce sujet, de m'avoir donné la chance de le défendre, d'avoir cru en moi et de m'avoir accompagnée jusqu'à cette étape.

Je remercie Olivier Pascalis et Stéphanie Caharel d'avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail de thèse, ainsi que Laurence Conty et Bruno Rossion d'être membres du jury. J'adresse des remerciements particuliers à Bruno Rossion et Benoist Schaal, qui ont été les membres bienveillants et de bon conseil de mon comité de suivi de thèse au cours de ces 3 ans.

Je remercie les co-auteurs des articles travaillés durant cette thèse. Merci notamment à Jean-Yves Baudouin et Arnaud Leleu pour leur aide plus que précieuse et leur implication patiente dans chacun des manuscrits, et à Bruno Rossion, Milena P. Dzhelyova, Benoist Schaal, Karine Durand, Diane Rekow et Fabrice Damon pour leur participation à la rédaction des articles constituant cette thèse.

Je remercie Thierry Rigaud, directeur de l'Ecole Doctorale, qui est si impliqué dans la vie doctorale et présent pour les doctorants. Pour m'avoir accueillie dans cette équipe de recherche et avoir travaillé à la diriger, je remercie Benoist Schaal et Jean-Yves Baudouin. Je remercie également Luc Pénicaud, directeur du CSGA à l'époque de mon arrivée en thèse, pour son accueil, et Lionel Bretilon qui a rapidement pris la suite de la direction du laboratoire. Je ne saurai oublier de remercier la cellule anicom pour son travail, en particulier pour l'opportunité qu'elle offre aux doctorants de présenter régulièrement l'avancée de leurs travaux. Un grand merci à Cédric Serrano et Michel Tavan, sans qui nos salles de tests superbement organisées ne seraient pas. Merci également à Benjamin Nourry, pour qui l'informatique n'a aucun secret et qui sait nous sortir de tout mauvais pas avec un ordinateur ou une imprimante. Merci infiniment à Christine Chabert et Sabine Duchesne pour leur travail toujours efficace et agréable au secrétariat, à Daniella Genet et Olivier Lalouette pour leur aide, entre autres, dans la préparation des missions, et à Sabine Julien pour son efficacité dans la recherche de bibliographie introuvable. Merci à Vincent Gigot pour ses enseignements dans la recherche à mieux comprendre le toujours mystérieux logiciel Matlab et le code nécessaire à son utilisation.

Pour avoir créé et mis en place le « labo bébé », merci à Jean-Yves Baudouin, Karine Durand et Benoist Schaal. Un immense merci aux personnes sans qui celui-ci ne tournerait pas, à Sylviane Martin pour le recrutement et le contact avec les parents, à Diane Rekow et Fabrice Damon, collègues inestimables, chercheurs dans l'âme faisant tourner les études du labo bébé. Un merci particulier à Arnaud Leleu et Diane Rekow pour leur aide dans l'utilisation, la compréhension et l'analyse des études conduites en électroencéphalographie chez le très jeune enfant.

Pour la possibilité matérielle de conduire les études chez l'adulte en EEG et en Eyetracking, je remercie Renaud Brochard, Jean-Yves Baudouin et Arnaud Leleu. Je remercie Arnaud Leleu, Jean-Yves Baudouin et Diane Rekow pour leur aide inestimable dans l'apprentissage et la compréhension de l'utilisation de ces techniques, Diane Rekow et Fabrice Damon pour l'aide régulière apportée à la pose des nombreuses électrodes sur la tête des participants. Un grand merci également à Véronique Boulanger pour son aide précieuse dans le recrutement des participants ainsi que dans la passation d'une partie des études Eyetracking. Je remercie également Margaux Jaffiol pour son implication et son efficacité dans le recrutement et la conduction d'études en Eyetracking ainsi que pour son agréable présence. Merci à Robert Soussignan pour son aide dans le codage des expressions faciales des sets d'images utilisées dans nos études chez l'adulte. Je remercie aussi Renaud Brochard et Alessia Baccarani pour leur aide dans l'utilisation des odorants pour les études le nécessitant.

Je remercie Jean-Yves Baudouin d'avoir permis mon implication dans un projet d'études conduites avec des participants porteurs d'une délétion génétique, notamment la délétion 22q11.2, ainsi que Laurence Faivre, Caroline Demily, Nicolas Franck et Emilie Favre, pour leur implication dans ce projet de recherche. J'adresse un grand merci à toutes les personnes, parents, jeunes et très jeunes enfants, ayant accepté de participer à ce projet, ainsi que toutes autres personnes impliquées.

A côté de la recherche, je me dois de remercier Renaud Brochard, Arnaud Leleu, Karine Durand et Jean-Yves Baudouin pour m'avoir laissée partager leurs enseignements, et l'université pour la chance donnée de pouvoir en dispenser durant la thèse.

Que serait la recherche sans une équipe si accueillante et passionnée, j'adresse un immense merci à tous ses membres : Jean-Yves Baudouin, Arnaud Leleu, Karine Durand, Renaud Brochard, Benoist Schaal, Bruno Patris, Alexandra Destrez, Sylviane Martin et Véronique Boulanger.

Comment pourrais-je assez remercier Diane Rekow, Magali Tassone et Alessia Baccarani, merveilleuses collègues de doctorat et amies, toujours agréables, impliquées et généreuses, et Fabrice Damon super post-doctorant qui travaille déjà comme un enseignant-chercheur. Que serait le bureau des doctorants sans les stagiaires qui l'animent ; je remercie notamment Océane Jean, Margaux Jaffiol, Maelle Ahou Gouton, Justine Allary, Anastasia Caude, et tous les stagiaires que j'oublie, qui participent à la vie du bureau et à nos études. Je remercie par ailleurs Margaux Jaffiol et Armand Pollinori, mes premiers stagiaires, pour avoir accepté mon aide et mon encadrement.

Je remercie également toutes les personnes ayant accepté de participer à nos études chez l'adulte, tous les bébés ayant joyeusement participé à celles conduites chez le très jeune enfant et tous les parents ayant accepté de nous laisser faire de la recherche sur la prunelle de leurs yeux.

Je remercie bien sûr ma famille sans qui je ne serais pas là, et qui, sans plus rien comprendre à ce que je fais depuis un moment, continue à me soutenir, et ce depuis toujours. Je terminerai en remerciant Maxence, mon compagnon, qui chaque jour me rappelle que je peux tout faire.

RESUME

Cette thèse se propose d'examiner les mécanismes de la perception des expressions faciales émotionnelles et leur développement précoce, grâce à une approche de présentation visuelle périodique rapide (*Fast Periodic Visual Presentation* : FPVS) couplée à l'électroencéphalographie (EEG). Plus spécifiquement, nous avons cherché à caractériser des réponses cérébrales de discrimination des expressions faciales et à déterminer l'influence d'un contexte olfactif hédonique sur ces réponses, chez l'adulte (Etudes 1 et 2) ainsi que chez le nourrisson à différents stades de développement (Etudes 3 et 4).

Nous avons montré que l'adulte présente des réponses cérébrales distinctes selon l'expression faciale cible à discriminer, indiquant une catégorisation spontanée des expressions faciales de base (Étude 1). Par ailleurs, nous avons mis en évidence que la présence d'un contexte olfactif hédonique influence les réponses cérébrales de catégorisation des expressions faciales. Tandis que la réponse à la joie reste inchangée, la réponse au dégoût est moindre en présence d'un contexte olfactif hédonique agréable ou désagréable. L'effet de l'odeur est particulièrement retrouvé pour la réponse à la neutralité, la réponse étant presque absente en contexte désagréable vs. amplifiée en contexte agréable. Les odeurs hédoniques orienteraient ainsi la perception des expressions faciales vers leur propre valence émotionnelle, ou vers la valence de l'odeur pour l'expression neutre émotionnellement ambiguë, entravant ou facilitant leur discrimination des autres expressions, majoritairement négatives (Etude 2). Chez le nourrisson, une première étude a permis d'isoler des réponses cérébrales de discrimination des expressions faciales à 3,5 et 7 mois (Étude 3). Une évolution de la réponse cérébrale à la joie a été observée entre 3,5 et 7 mois (activité fronto-centrale additionnelle), suggérant l'intégration progressive de la signification émotionnelle de cette expression positive. La seconde étude a été initiée chez les nourrissons de 7 mois pour tester l'influence d'un contexte olfactif agréable sur la réponse cérébrale à l'expression de joie (Etude 4, en cours). Elle semble indiquer que la réponse à la joie est amplifiée par un contexte olfactif agréable plutôt que neutre.

Ces résultats révèlent que les expressions faciales sont facilement discriminées chez l'adulte, la présence d'un contexte olfactif hédonique orientant la perception vers la valence émotionnelle de l'expression faciale plutôt que vers l'émotion de base associée en tant que telle. La valence émotionnelle des expressions pourrait être acquise précocement au cours du développement, avant 7 mois, âge auquel évolue la discrimination de la joie (positive) par rapport aux autres expressions (majoritairement négatives). En outre, à cet âge, la perception de la joie semble facilitée en présence d'un contexte olfactif agréable. Ainsi, du fait de la maturité fonctionnelle précoce du système olfactif, les odeurs pourraient activement participer à l'acquisition de la signification émotionnelle des expressions faciales au cours du développement, et faciliter la perception des expressions dont la signification émotionnelle est ambiguë chez l'adulte. Dans l'ensemble, nos travaux éclairent le rôle de l'intégration multisensorielle au cours du développement perceptif précoce et ouvrent d'intéressantes perspectives pour investiguer le développement sociocognitif et affectif typique et atypique.

Mots-clés : expression faciale, adulte, nourrisson, développement, odeurs, FPVS-EEG

ABSTRACT

This thesis examines the mechanisms subtending the perception of emotional facial expressions and their early development using a Fast Periodic Visual Presentation (FPVS) approach coupled with electroencephalography (EEG). More specifically, we tried to characterize brain responses reflecting facial expression discrimination and to determine whether hedonic odor contexts influence these responses in adults (studies 1 and 2), and in infants at different developmental stages (studies 3 and 4).

We showed specific responses to the discrimination of every facial expression in the adult brain, indicating rapid and automatic categorization of basic facial expressions (study 1). In addition, we revealed that hedonic odor contexts influence these expression-specific brain responses. While the response to happiness is unchanged, the response to disgust is weaker in both pleasant and unpleasant odor contexts. The odor effect is strong for the response to neutrality, this response being nearly absent in the unpleasant odor context vs. larger in the pleasant context. Hedonic odors could thus orient facial expression perception toward their own emotional valence, or toward the valence of the odor for the emotionally ambiguous neutral expression, hampering or facilitating their discrimination from the other mainly negative expressions (study 2). In infants, a first study isolated brain responses to the discrimination of facial expressions in 3.5- and 7-month-olds (study 3). In particular, we observed that the response to happiness evolves between 3.5- and 7-month-old (additional fronto-central activity), suggesting the progressive integration of the emotional meaning of this positive expression. The second study has been initiated in 7-month-old infants to test the influence of a pleasant hedonic odor context on the specific brain response to happiness (study 4, ongoing study). This study seems to indicate that the response is larger in a pleasant rather than neutral odor context.

These results reveal that facial expressions are readily discriminated in adults, hedonic odor contexts orienting perception toward emotional valence rather than related basic emotions. Emotional valence may be acquired early in development, before 7 months, since the discrimination of happiness (positive) from other expressions (mainly negative) evolves at this age. Moreover, at 7 months, the perception of happiness seems facilitated by the presence of a pleasant odor context. Hence, due to the early functional maturity of the olfactory system, odors may actively participate in acquiring the emotional meaning of facial expressions during early development and facilitate the perception of expressions whose emotional meaning is ambiguous in adults. Overall, our work sheds new light on the role of multisensory integration during early perceptual development and opens interesting perspectives to investigate typical and atypical socio-cognitive and affective development.

Keywords: facial expression, adult, very young infants, development, odors, FPVS-EEG

Table des matières

REMERCIEMENTS.....	II
RESUME.....	IV
ABSTRACT.....	V
LISTE DES FIGURES.....	XII
LISTE DES BOXES.....	XIII
PUBLICATIONS DU CANDIDAT.....	XIV
Articles de recherche inclus dans la thèse.....	XIV
Autres articles.....	XIV
INTRODUCTION GENERALE.....	1
Chapitre 1. INTRODUCTION THEORIQUE : REVUE DE LITTERATURE.....	2
1.1. ETAT DE L'ART DES CONNAISSANCES SUR LES EXPRESSIONS FACIALES EMOTIONNELLES.....	3
1.1.1. Les expressions faciales émotionnelles : définitions, historique des grandes théories.....	3
1.1.1.1. L'émotion.....	3
1.1.1.2. Théorie d'innéité d'émotions de base et expressions prototypiques universelles.....	3
1.1.1.3. Remise en cause de l'innéité et de l'universalité d'émotions de base et de leur expression - prise en compte de l'évaluation cognitive-sociale.....	6
1.1.1.4. Théories actuelles - modèle dimensionnel et expressions faciales de base.....	7
1.1.2. Lien réciproque production/perception : importance des expressions faciales émotionnelles dans le développement émotionnel, interactif et sociocognitif.....	8
1.1.2.1. Le développement de la production des expressions faciales émotionnelles.....	8
1.1.2.2. Codages faciaux en situation d'expérience émotionnelle - environnementale.....	9
1.1.2.3. Actions faciales en situation sociale d'interactions - acquisition émotionnelle.....	10
1.1.3. Etat de l'art des études sur la perception des expressions faciales émotionnelles chez l'adulte et chez le très jeune enfant : aspects cérébraux et développementaux.....	11

1.1.3.1.	Les structures cérébrales et les circuits neuronaux de la perception des expressions faciales émotionnelles	11
1.1.3.2.	La perception des expressions faciales chez l'adulte - systèmes cérébraux spécifiques...	14
1.1.3.3.	Le développement précoce de la perception des expressions faciales.....	17
1.2.	ETAT DE L'ART DE L'INFLUENCE D'AUTRES INFORMATIONS SUR LA PERCEPTION DES VISAGES ET EXPRESSIONS	21
1.2.1.	Influence du corps, du contexte, du langage, et notion d'intégration multisensorielle	21
1.2.1.1.	Chez l'adulte.....	21
1.2.1.2.	Chez le jeune enfant	22
1.2.2.	Cas de l'olfaction : précocité fonctionnelle - statut cérébral particulier	25
1.2.2.1.	Organisation et fonctionnement du système olfactif.....	25
1.2.2.2.	Statut particulier dans le cerveau émotionnel chez l'adulte	27
1.2.3.	Précoce mise en place et fonctionnalité de l'olfaction dans le développement - influence émotionnelle chez le très jeune enfant	30
1.2.3.1.	Développement de l'olfaction.....	30
1.2.3.2.	Influence de l'olfaction dans le développement du très jeune enfant.....	31
1.2.4.	L'influence olfactive sur le traitement des visages et leurs expressions émotionnelles : chez l'adulte et chez le très jeune enfant en développement	33
1.2.4.1.	Chez l'adulte.....	33
1.2.4.1.1.	Influence des odeurs corporelles de stress sur la perception des expressions faciales....	33
1.2.4.1.2.	Influence des odeurs hédoniques sur la perception des expressions faciales.....	34
1.2.4.1.3.	Influence des odeurs hédoniques sur la réponse cérébrale aux expressions faciales	35
1.2.4.1.4.	Vers une poursuite de l'investigation des effets d'odeurs hédoniques sur les réponses cérébrales aux expressions	37
1.2.4.2.	Chez le très jeune enfant	38
1.3.	PRESENTATION DES HYPOTHESES DE RECHERCHE ET DES ETUDES CONDUITES.....	42
Chapitre 2. RAPID AND AUTOMATIC DISCRIMINATION BETWEEN FACIAL EXPRESSIONS IN THE HUMAN BRAIN.....		44

2.1.	INTRODUCTION A L'ARTICLE.....	44
2.2.	ABSTRACT	46
2.3.	INTRODUCTION.....	46
2.4.	MATERIALS AND METHODS.....	49
2.4.1.	Participants	49
2.4.2.	Stimuli.....	49
2.4.3.	Procedure.....	50
2.4.4.	EEG acquisition.....	52
2.4.5.	EEG preprocessing.....	52
2.4.6.	EEG frequency-domain analysis.....	52
2.4.7.	Scalp topography analysis.....	54
2.4.8.	Individual data analysis.....	54
2.5.	RESULTS.....	54
2.5.1.	Expression-specific response	54
2.5.2.	Individual data analysis.....	57
2.5.3.	General visual response and behavioral data.....	58
2.6.	DISCUSSION	58
2.6.1.	Limitations.....	61
2.7.	CONCLUSIONS.....	61
2.8.	ACKNOWLEDGMENTS	62
	Chapitre 3. HEDONIC ODOR CONTEXTS INFLUENCE THE CATEGORIZATION OF FACIAL EXPRESSIONS IN THE HUMAN BRAIN.....	63
3.1.	INTRODUCTION A L'ARTICLE.....	63
3.2.	ABSTRACT	65
3.3.	INTRODUCTION.....	65
3.4.	MATERIALS AND METHODS.....	68
3.4.1.	Participants	68

3.4.2.	Visual stimuli	69
3.4.3.	Odor stimuli.....	69
3.4.4.	Procedure.....	70
3.4.5.	EEG acquisition.....	73
3.4.6.	EEG preprocessing.....	73
3.4.7.	EEG frequency-domain analysis	73
3.5.	RESULTS	75
3.5.1.	Expression-specific response and influence of the odor context.....	75
3.5.2.	General visual response and behavioral data	80
3.6.	DISCUSSION	81
3.7.	CONCLUSION.....	84
3.8.	ACKNOWLEDGEMENTS.....	84

Chapitre 4. A NEURAL MARKER OF RAPID DISCRIMINATION OF FACIAL EXPRESSION IN 3.5- AND 7-MONTH-OLD INFANTS	85
4.1. INTRODUCTION A L'ARTICLE.....	85
4.2. ABSTRACT	87
4.3. INTRODUCTION	87
4.4. METHODS	90
4.4.1. Participants	90
4.4.2. Visual stimuli	90
4.4.3. Procedure.....	91
4.4.4. EEG recording and preprocessing	93
4.4.5. Frequency-domain analysis.....	94
4.5. RESULTS	95
4.5.1. Expression-change response.....	95
4.5.2. Differences between expressions for each age group	97
4.5.3. Individual expression-change responses	98

4.5.4.	General visual response.....	98
4.6.	DISCUSSION	99
4.7.	CONCLUSIONS.....	103
Chapitre 5. DISCUSSION GENERALE.....		104
5.1.	RESULTATS PRINCIPAUX ET IMPLICATIONS	105
5.1.1.	Est-il possible d'isoler un marqueur cérébral de la catégorisation des expressions faciales émotionnelles en EEG chez l'adulte ?.....	105
5.1.2.	Les odeurs influencent-elles les réponses cérébrales de catégorisation des expressions de joie, de dégoût et de neutralité chez l'adulte ?.....	107
5.1.3.	Un marqueur cérébral de discrimination des expressions faciales émotionnelles est-il aussi observable chez les très jeunes enfants de 3,5 et 7 mois et avec quelle évolution au cours du développement ?.....	108
5.1.4.	Discussion et implications générales de nos travaux de recherches	111
5.2.	LIMITES GENERALES ET PERSPECTIVES.....	113
5.2.1.	Limites générales.....	113
5.2.1.1.	Limites générales associées à l'utilisation d'expressions faciales émotionnelles basiques prototypiques	113
5.2.1.2.	Variabilité des réponses aux expressions entre les études chez l'adulte	114
5.2.1.3.	Perception des odeurs : forte variabilité interindividuelle	115
5.2.1.4.	Paradigme unique nouveau pour l'étude chez les très jeunes enfants.....	117
5.2.2.	Perspectives	119
5.2.2.1.	Discussion d'une étude en cours sur l'influence d'un contexte olfactif agréable sur la réponse cérébrale à l'expression de joie chez le jeune enfant de 7 mois	119
5.2.2.2.	Perspectives pour le développement atypique/pathologique.....	120
5.2.2.2.1.	Le syndrome de microdélétion génétique 22q11.2.....	121
5.2.2.2.2.	La perception des expressions faciales chez les personnes atteintes du 22q11.2 DS.....	121
5.2.2.2.3.	Etudes en cours chez une population adulte et jeune enfant avec 22q11.2 DS	123

CONCLUSION	126
BIBLIOGRAPHIE.....	127
LISTE DES ANNEXES.....	158

LISTE DES FIGURES

1.1.	Illustration des unités d'actions (AUs) utilisées par des modèles de la base de données KDEF (Lundqvist et al., 1998) pour simuler les cinq émotions de base (exclusion de la surprise).....	4
1.2.	Schéma simplifié du parcours des informations visuelles, de la rétine (deux principaux types de circuits : ON et OFF) au cortex visuel.....	11
1.3.	Le traitement des expressions faciales émotionnelles au niveau cérébral.....	14
1.4.	Circuit simplifié de la perception (orthonasale) des odeurs au niveau cérébral chez l'humain.....	27
2.1.	Stimuli and experimental design.....	50
2.2.	Expression-specific and general visual response for each facial expression.....	55
2.3.	Scalp topography of the expression-specific response.....	56
2.4.	Individual data: expression-specific response recorded for each participant.....	57
3.1.	Visual stimuli and experimental design.....	71
3.2.	Expression-specific response for each facial expression.....	76
3.3.	Expression-specific response according to the odor context.....	78
3.4.	Group and individual amplitude differences between the pleasant and control odor contexts for the expression-specific response to neutrality.....	79
3.5.	General visual response.....	80
4.1.	Fast periodic visual stimulation in electroencephalography (FPVS-EEG) to isolate a neural marker of rapid discrimination of facial expression.....	92
4.2.	Expression-change response for the three facial expressions at 3.5 months (A) and 7 months (B).....	96
4.3.	General visual response for the three facial expressions at 3.5 months (A) and 7 months (B).....	99

LISTE DES BOXES

BOX 1 : Résumé de la revue de littérature	2
BOX 2 : Résumé de l'article : « Rapid and automatic discrimination between facial expressions in the human brain »	45
BOX 3 : Résumé de l'article : « Hedonic odor contexts influence the categorization of facial expressions in the human brain »	64
BOX 4 : Résumé de l'article : « A neural marker of rapid discrimination of facial expression in 3.5- and 7-month-old infants »	86
BOX 5 : Résumé de la discussion générale	104

PUBLICATIONS DU CANDIDAT

Articles de recherche inclus dans la thèse

Les chapitres expérimentaux de cette thèse contiennent plusieurs articles soumis ou publiés.

Publié

Chapitre 2. **Poncet, F.**, Baudouin, J.-Y., Dzhelyova, M. P., Rossion, B., & Leleu, A. (2019). Rapid and automatic discrimination between facial expressions in the human brain. *Neuropsychologia*, *129*, 47–55. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2019.03.006

En préparation

Chapitre 3. **Poncet, F.**, Leleu, A., Rekow, D., Damon, F., Durand, K., Schaal, B., & Baudouin J.-Y. Hedonic odor contexts influence the categorization of facial expressions in the human brain

Soumis

Chapitre 4. **Poncet, F.**, Leleu, A., Rekow, D., Damon, F., Dzhelyova, M. P., Schaal B., Durand K., Faivre, L., Rossion, B. & Baudouin, J.-Y. A neural marker of rapid discrimination of facial expression in 3.5- and 7-month-old infants.

Autres articles

Publié

Leleu, A., Rekow, D., **Poncet, F.**, Schaal, B., Durand, K., Rossion, B., & Baudouin, J.-Y. (2019). Maternal odor shapes rapid face categorization in the infant brain. *Developmental Science*, e12877. <https://doi.org/10.1111/desc.12877>

En révision

Damon, F., Leleu, A., Rekow, D., **Poncet, F.**, & Baudouin, J.-Y. Expertise for conspecific face individuation in the human brain. (*NeuroImage*)

Soumis

Poncet, F., Soussignan, R., Jaffiol, M., Gaudelus, B., Leleu, A., Demily, C., Franck, N., & Baudouin, J.-Y. The spatial distribution of eye movements predicts the (false) recognition of emotional facial expressions

INTRODUCTION GENERALE

Les visages permettent une forme de communication chez les mammifères, notamment les primates et en particulier chez l'être humain, ce qui en fait un objet social dont le statut particulier est largement démontré au niveau cérébral (pour revue, voir [Pascalis & Kelly, 2009](#)). Plus spécifiquement, la communication par les expressions faciales est au cœur de la cognition sociale. Leur production reflète l'état interne d'un individu, le ressenti émotionnel et/ou l'intention associée. Leur perception, leur interprétation correcte et la réaction adaptée face à un visage expressif sont ainsi d'une importance certaine au niveau social. Un défaut de cognition sociale, avec une production inadaptée et/ou une perception erronée des expressions faciales par rapport à la situation, peut causer des difficultés dans les interactions sociales. *A fortiori*, si ces difficultés se manifestent précocement et se poursuivent dans le développement, des troubles de l'interaction sociale peuvent s'installer chez l'individu et affecter sa vie sociale, comme observé dans certains troubles envahissant du développement (TED), tels que les troubles du spectre autistique ([Uljarevic & Hamilton, 2012](#)) ou de la schizophrénie ([Brüne, 2005](#) ; [Loughland et al., 2002](#)). Par ailleurs, la dimension visuelle n'est pas la seule à entrer en jeu dans le traitement d'une expression faciale émotionnelle. L'intégration multisensorielle peut faciliter la perception correcte d'une situation. En particulier, les informations olfactives peuvent influencer le traitement émotionnel d'une situation visuelle, le système olfactif présentant des connexions directes avec des aires cérébrales impliquées dans le traitement émotionnel et ayant un développement plus précoce que le système visuel.

Au cours de cette thèse, nous interrogeons la perception des expressions faciales à l'âge adulte, son développement dans la prime enfance ainsi que l'influence du contexte olfactif sur ceux-ci. Après une revue de littérature sur la question des émotions et expressions faciales associées et de l'influence de l'olfaction dans le **Chapitre 1**, nous exposons ensuite trois études (chapitres) rédigées sous forme d'articles en anglais. Celles-ci investiguent ces questions au niveau cérébral chez l'adulte et le nourrisson grâce une technique de présentation visuelle périodique rapide associée à de l'enregistrement électroencéphalographique (EEG). Dans le **Chapitre 2**, nous mettons en évidence des réponses cérébrales spontanées et spécifiques par catégorie d'émotions chez l'adulte. Dans le **Chapitre 3**, nous révélons que la présence d'un contexte olfactif hédonique, notamment agréable, influence la réponse cérébrale à l'expression émotionnellement ambiguë de neutralité, plus qu'aux expressions clairement valencées. Dans le **Chapitre 4**, nous interrogeons les capacités du cerveau de nourrissons de 3,5 et 7 mois à discriminer des expressions faciales et révélons, outre une discrimination visuelle de chaque expression aux deux âges, l'évolution de la réponse à la joie. Dans le **Chapitre 5**, nous discutons nos résultats et leurs limites et ouvrons sur une étude en cours sur l'effet d'une odeur agréable sur la réponse cérébrale à la joie chez le nourrisson de 7 mois, avant d'amener quelques perspectives de recherches sur le développement atypique.

Chapitre 1. INTRODUCTION THEORIQUE : REVUE DE LITTERATURE

BOX 1 : Résumé de la revue de littérature.

- Les émotions, notamment celles considérées comme basiques et universelles, apparaissent être le fruit d'une évolution adaptative. Leur expression est à la fois associée au ressenti émotionnel, à l'expérience de l'individu et à l'environnement social. L'aspect adapté de leur expression et leur perception/interprétation correcte sont largement impliqués dans la communication et les interactions sociales.
- Le très jeune enfant présente précocement des capacités de production d'expressions faciales, de manière réflexe ou pour exprimer un affect positif ou négatif. Leur développement et l'affinement des expressions associées aux différentes émotions se font progressivement, renforcés par les interactions avec leur environnement social.
- Au niveau cérébral, percevoir ces expressions met en jeu de nombreuses structures et l'implication des voies visuelles et émotionnelles notamment.
- Chez l'adulte, les études s'accordent sur le fait qu'il existe des structures et des réponses cérébrales associées au traitement de toute expression faciale émotionnelle, tandis que certaines seraient partiellement spécifiques d'émotions données.
- La perception des expressions faciales se développe durant la petite enfance sous l'influence de l'environnement. Avec une sensibilité précoce aux visages souriants, les nourrissons présentent des preuves de discrimination et de catégorisation de certaines expressions émotionnelles vers l'âge de 6-7 mois.
- Les différentes dimensions contextuelles et sensorielles d'une situation influencent la perception visuelle des expressions faciales émotionnelles. Les informations olfactives, déclencheurs émotionnels dont le système de traitement est fonctionnel *in utero*, sont de forts candidats, tant chez l'adulte que chez le très jeune enfant.
- Malgré de fortes variations inter-études, les résultats obtenus jusqu'alors tendent à suggérer un effet mélioratif de la perception d'une expression faciale émotionnelle par la mise en présence d'odeurs ; certaines indiquent cet effet pour une valence congruente.
- Les études conduites au niveau cérébral en potentiels évoqués (ERPs, *event-related potentials*) en EEG sont complexes chez l'enfant, et ont donné des résultats très variables chez l'adulte également. L'utilisation d'une approche en présentation visuelle périodique rapide (FPVS, *fast periodic visual stimulation*) semble adaptée à l'étude de la perception des expressions faciales chez ces deux populations.

1.1. ETAT DE L'ART DES CONNAISSANCES SUR LES EXPRESSIONS FACIALES EMOTIONNELLES

1.1.1. Les expressions faciales émotionnelles : définitions, historique des grandes théories

1.1.1.1. L'émotion

Une émotion se définit comme « trouble subit, agitation passagère causés par un sentiment vif [...] », « réaction affective transitoire d'assez grande intensité, habituellement provoquée par une stimulation venue de l'environnement » (définition Larousse). En tant que le plus saillant des états affectifs, elle est prioritaire sur toute autre activité en cours et monopolise les ressources attentionnelles (Frijda, 2007). C'est un épisode qui émerge automatiquement, une manifestation aiguë et soudaine qui interrompt l'interaction en cours entre l'individu et son environnement, le faisant passer d'un état à un autre (Rimé, 2005). Une émotion suit un processus de « triade réactionnelle » constitué d'un ensemble de réponses interreliées de type neurophysiologique, cognitivo-expérientielles et comportemental-expressif (Scherer, 2000, 2005). Les émotions, leur communication et leur interprétation/compréhension, sont à la base des rapports humains et des interactions sociales (Oatley & Jenkins, 1996). En particulier, elles permettent d'établir et entretenir les liens sociaux (Garitte, 1998, p.62 ; Barbalet, 1998). Ce lien émotionnel entre individus nécessite la conscience qu'autrui ressent une émotion (Planalp, 1999) et une compréhension de celle-ci, un défaut de capacités d'interprétation correcte pouvant nuire aux relations socio-affectives (e.g. Brehm, 1984). Nous nous concentrons sur l'étude de l'expression faciale émotionnelle et discutons en premier lieu des courants théoriques et modèles majoritaires associés à cette thématique.

1.1.1.2. Théorie d'innéité d'émotions de base et expressions prototypiques universelles

Les premières grandes théories des émotions en psychologie apparaissent à la fin du XIX^{ème} siècle, s'attachant aux aspects expressifs et physiologiques des émotions à la suite des travaux de Charles Darwin. Décivant d'abord très généralement les expressions faciales comme des actions de toutes sortes, qui peuvent accompagner un état d'esprit ou une émotion, ses travaux l'amènent à conclure à un consensus sur l'interprétation émotionnelle d'une expression faciale (Darwin, 1872/1965). Il caractérise ainsi un nombre limité de catégories d'émotions établies comme fondamentales par leur fonction adaptative (liée à la survie) et leur manifestation au niveau de l'expression faciale (et posturale). Certaines actions faciales, permettant de communiquer notre état émotionnel à autrui, sélectionnées au cours de l'évolution, seraient ainsi ancrées dans l'hérédité humaine et s'observeraient dans toute culture et chez d'autres espèces (*L'expression des émotions chez les hommes et les animaux*, Charles Darwin, 1872). Dans la même lignée, les travaux de Paul Ekman postulent qu'au cours de l'évolution se seraient développées des connexions, des programmes neuromoteurs innés, déterminés biologiquement et phylogénétiquement stables (Ekman, 1992). Ceux-ci permettraient des stratégies émotionnelles adaptatives primaires fondamentales, liant les

états émotionnels de base et leurs expressions faciales prototypiques (signal universel à communiquer à autrui). Il propose ainsi la théorie des émotions discrètes, établissant qu'il existe six émotions de base : la joie, la colère, le dégoût, la surprise, la tristesse et la peur ; chacune serait déclenchée par des conditions particulières et constituée d'un pattern spécifique de réponses physiologiques, d'expression comportementale et d'expérience subjective (Ekman, 1992). Ce point de vue a donné suite à la plupart des recherches sur le sujet (e.g. *The psychology of facial expression*, J. A. Russell & J. M. Fernández-Dols, 1997). En parallèle, divers courants de recherche amènent à considérer que les émotions seraient à la fois source et conséquence de l'expression faciale (James, 1884, 1894/1994 ; Cannon, 1927 ; Niedenthal et al., 2005).

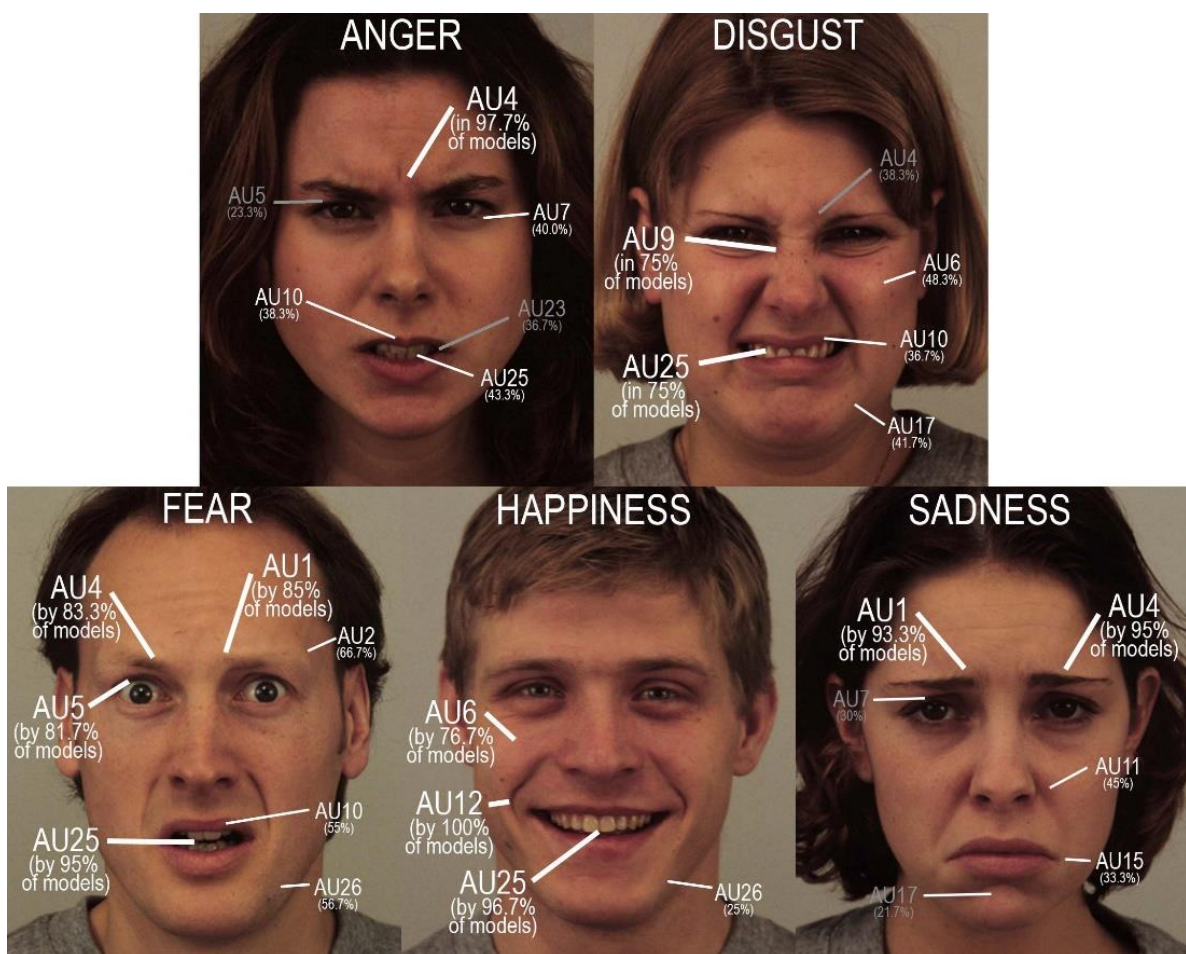


Figure 1.1. Illustration des unités d'actions (AUs) utilisées par des modèles de la base de données KDEF (Lundqvist et al., 1998) pour simuler les cinq émotions de base (exclusion de la surprise). Leur fréquence est indiquée entre crochets. **AU1** : élèvement des sourcils internes, **AU2** : élèvement des sourcils externes, **AU4** : abaissement des sourcils, **AU5** : abaissement de la paupière supérieure, **AU6** : élèvement des joues/pommettes, **AU7** : contraction de la paupière, **AU9** : plissement du nez, **AU10** : élèvement de la lèvre supérieure, **AU11** : approfondissement/creusement des sillons nasolabiaux, **AU12** : étirement du coin des lèvres, **AU15** : abaissement du coin des lèvres, **AU17** : élévation du menton, **AU23** : serrement des lèvres, **AU25** : écartement/ouverture des lèvres, **AU26** : abaissement de la mâchoire. Figure tirée de l'article « The spatial distribution of eye movements predicts the (false) recognition of emotional facial expressions » (Poncet et al. *soumis*).

Cette théorie est notamment appuyée par les données obtenues grâce au FACS (*Facial Action Coding System*, Ekman & Friesen, 1978), un système de codage des actions faciales recensant tous les mouvements faciaux possibles ou « unités d'actions » (AU « *action units* »). Ce système s'inspire des travaux de Duchenne de Boulogne (1862), qui ont permis d'isoler et identifier les muscles mis en action pour chaque émotion exprimée, grâce à de l'électromyographie (voir *Figure 1*, Annexe 1). Associé à des tâches d'identification de l'émotion du visage par des individus observant, le FACS a ainsi permis d'isoler des actions musculaires, des combinaisons d'unités d'actions associées à chacune des expressions de base (*Figure 1.1* ci-avant, voir également tableaux Annexes 2 et 3) et reconnues par toute population, argumentant leur aspect universel (discuté pour la surprise : Kim et al., 2004 ; Etcoff & Magee, 1992).

Malgré les connaissances empiriques certaines apportées par les études sur ce modèle, la généralisation et l'applicabilité des résultats à la perception des expressions faciales émotionnelles en contexte de vie réelle est discutée (Fernández-Dols et al., 1997). En effet, certaines critiques sont soulevées au niveau méthodologique (réduction aux émotions discrètes et expressions prototypiques associées, tâches de jugement à choix forcé : Russell, 1993) et validité écologique (utilisation majoritaire de photographies de visages expressifs statiques et non dynamiques comme naturellement : Hess & Kleck, 1990, 1994 ; Tcherkassof et al., 2007). De plus, l'émotion mimée (non ressentie), est parfois exagérée pour s'approcher de son expression prototypique, la rendant possiblement artificiellement plus reconnaissable. D'autres courants théoriques temporisent l'hypothèse d'un lien fixe entre émotions et expressions faciales (e.g. Frijda, 1982 ; Fridlund, 1994). En effet, quoique le comportement expressif joue un rôle important dans la régulation émotionnelle (e.g. Bell, 1824, p.141), une émotion spécifique pourrait ne pas être nécessaire ni nécessairement suffisante pour produire une expression faciale spécifique, et réciproquement (e.g. Izard, 1977, 1997). De même, une expression prototypique peut être interprétée différemment selon les observateurs (e.g. Russell, 1991), et une expression non-émotionnelle peut être interprétée comme émotionnelle (Frijda, 1958).

1.1.1.3. Remise en cause de l'innéité et de l'universalité d'émotions de base et de leur expression - prise en compte de l'évaluation cognitive-sociale

A partir du milieu du XX^{ème} siècle se développent des théories supposant que, malgré de possibles connexions neuronales innées, les états émotionnels ne sont pas fonctionnels à la naissance mais se formeraient progressivement au fil du développement de l'individu. Les théories multicomponentielles conçoivent l'émotion comme un système de multi-composants distincts interreliés, qui se développeraient grâce à la récurrence des connexions s'établissant entre le système perceptif et le système de réponses corporelles réflexes (Leventhal & Scherer, 1987 ; Philippot & Feldman, 2004). Une fois évalués par des activités cognitives conscientes (caractérisation) et non-conscientes (émotionnelle : attraction/répulsion) (Scherer, 2001 ; Arnold, 1960 ; LeDoux, 1996), les états émotionnels semblables seraient mis en mémoire, associés à leurs circonstances inductrices, sous forme de schémas généralisés prototypiques. Ceux-ci permettraient d'évaluer par comparaison une nouvelle situation d'expérience émotionnelle et de réagir en fonction. Ces théories suggèrent que chaque composant d'une expression faciale aurait une fonction et une signification propre. Il se produirait de manière distincte et dissociée des autres et ne serait pas exclusif d'une émotion (e.g. Kaiser, 2003 ; Scherer & Ellgring, 2007), expliquant les possibles différences d'interprétation (Hess & Philippot, 2007). Par ailleurs, l'hypothèse d'un autre niveau de traitement de l'information, conceptuel, amène une théorie selon laquelle il y aurait, pour chaque catégorie d'émotion, un ensemble de représentations mentales spécifiques. Celles-ci seraient en lien avec des conditions de déclenchement (causes, agents), une séquence comportementale, des sensations physiologiques et des conséquences (Shaver et al., 1987 ; Stein, et al., 1990).

Dans cette perspective, certaines recherches soulignent l'importance du contexte socioculturel, tant pour l'interprétation de la situation inductrice que pour la réaction émotionnelle (e.g. Wierzbicka, 1999). Le contenu des évaluations cognitives suscitant les émotions est en effet notamment déterminé par l'environnement socio-culturel. Chaque individu acquiert au cours de sa socialisation (par l'observation, l'imitation, le jeu, etc.) des règles, normes et attentes sociales quant aux émotions à ressentir et à manifester selon la situation (Montandon, 1992). L'expression comportementale de l'émotion ressentie se manifesterait en fonction (e.g. Averill, 1980, p.312 ; Jakobs, 1998). Le pattern d'expression d'une émotion de base serait donc inné et initialement similaire entre individus, mais modulé au cours du développement par l'apprentissage des règles d'expressivité de l'environnement socio-culturel. Certains auteurs soutiennent que, quoiqu'une expression faciale puisse être émise en co-occurrence avec une émotion à laquelle elle serait effectivement liée, sa fonction biologique n'est pas de signifier l'émotion ressentie mais ses intentions d'action en accord avec l'environnement social (e.g. Fridlund, 1994). Pour autant, l'observant peut, avec des indices additionnels (contexte comportemental, etc.), inférer l'émotion.

1.1.1.4. Théories actuelles - modèle dimensionnel et expressions faciales de base

Les expressions faciales seraient donc la communication des émotions ressenties et des intentions associées, dans une manière adaptée à la situation. Elles seraient dues à la fois à des processus automatiques, spontanés (innés) mais également contrôlés (modulés pour la situation sociale selon l'intention à afficher), dans le but de communiquer avec autrui de manière appropriée (Planalp, 1999 ; Fridlund, 1994 ; Jakobs, 1998). Les théories cognitives actuelles partagent ainsi la vision qu'il existe bien un câblage biologique initial spécialisé dans le traitement des émotions. En revanche, un développement cognitif serait nécessaire pour améliorer le traitement des informations, créer des représentations des situations et permettre des réponses émotionnelles adaptées. Cette vision complexe amène à imaginer une conception (multi)-dimensionnelle de l'expérience émotionnelle et de son expression faciale, permettant de la placer dans un espace selon des axes dimensionnels. L'observateur traiterait les informations faciales en les évaluant et les plaçant selon différentes dimensions. Bien que le type et le nombre restent débattus, certaines dimensions seraient universelles ; les plus représentatives pour évaluer une expression faciale émotionnelle seraient la valence (positive/négative) et le niveau d'activation (élevé/faible) (Russell, 1997 ; Osgood, 1966). Cette conception dimensionnelle est étayée par plusieurs recherches sur la perception des expressions faciales (Schlosberg, 1954 ; Russell, 1997, 1980) et par des travaux de neurophysiologie (e.g. Borod, 2000 ; Heller, 1993) ; elle pourrait expliquer les confusions entre certaines expressions qui seraient proches dans l'espace multidimensionnel (e.g. colère et dégoût).

Ces théories et modèles ne remettent pas pour autant en cause la notion de catégories émotionnelles de base, primaires. En effet, quoiqu'un placement dans un espace dimensionnel permette de considérer une expression faciale émotionnelle parmi toutes les autres, selon des axes représentant des « ressentis », les expressions faciales émotionnelles basiques sont les plus reconnaissables, les plus distinctes entre elles et non-réductibles à d'autres. Ces considérations sont par exemple argumentées par les recherches de Shaver et collaborateurs (1987). Ils supposent une organisation hiérarchique avec des catégories émotionnelles basiques (séparées entre positives et négatives) dans lesquelles prennent source à des niveaux inférieurs des sous-catégories subordonnées d'émotions, de spécificité d'appartenance et de limites plus floues. Oatley & Johnson-Laird (1987) suggèrent quant à eux qu'un terme désigne une émotion de base s'il n'est pas réductible à une autre émotion primaire ni substituable, les émotions primaires seraient des états mentaux irréductibles. Ainsi, bien qu'il existe une infinité d'émotions et d'expressions de spécificité d'appartenance parfois floue, justifiant une approche dimensionnelle, la notion d'émotions basiques/primaires (universellement partagées et non-réductibles à d'autres) peut être défendue, de même que les études conduites sur celles-ci.

1.1.2. Lien réciproque production/perception : importance des expressions faciales émotionnelles dans le développement émotionnel, interactif et sociocognitif

1.1.2.1. Le développement de la production des expressions faciales émotionnelles

L'enfant est le plus principalement concerné par le processus de communication émotionnelle, qui va se mettre en place guidé par les indices et les informations fournis par son environnement tout au long de son développement (Montandon, 1992 ; Le Breton, 1998). L'émotion du très jeune enfant étant considérée comme un organisateur et un motivateur du comportement et de son développement (Tomkins, 1962), nombre de travaux ont été conduits sur le développement de la production et de la perception des expressions faciales émotionnelles chez celui-ci. Suivant différentes grandes théories et modèles sur les émotions et leur expression, plusieurs courants d'idées débâtent concernant le développement des compétences associées chez l'enfant (Malatesta et al., 1989 ; Trevarthen, 1993 ; Sroufe, 1996 ; Mascolo & Griffin, 1998).

S'appuyant sur les modèles théoriques d'orientation nativiste/évolutionniste (Darwin, 1872/1965 ; Ekman, 1992), les théories différentielles supposent une différenciation très précoce d'émotions primaires ou discrètes servant des fonctions adaptatives de signalisation sociale des états internes (Izard, 1977 ; Izard et al., 1983 ; Malatesta-Magai & Izard, 1991). Celle-ci émergerait avec une maturation de systèmes et processus neuronaux génétiquement programmés (Ackerman et al., 1998). Ces courants supposent une correspondance stable entre manifestations expressives stéréotypées et états internes, avec des patterns uniques d'activité neurale qui produiraient des patterns distinctifs et prototypiques d'action faciale (Izard & Malatesta, 1987 ; Panksepp, 1994). En opposition à ces théories, le courant développementaliste-constructiviste réfute l'hypothèse d'une correspondance innée entre expression faciale et expérience émotionnelle. Il souligne notamment que, si des expressions faciales sont observées précocement, elles ne sont pas forcément émotionnelles (e.g. sourire spontané du nouveau-né au cours d'épisodes de sommeil actif : Wolff, 1987, mimiques réflexes de « dégoût » en réponse à une solution amère : Lazarus, 1991 ; Sroufe, 1996).

Par ailleurs, des théories de systèmes dynamiques, adoptant une perspective fonctionnaliste, supposent que si certaines structures d'action peuvent fonctionner de manière réflexe dans certaines conditions, il s'agirait en fait de préadaptations phylogénétiques sensibles aux influences de l'environnement (intra- et extra-utérin) (Fogel & Thelen, 1987 ; Campos et al., 1989). Ces théories soulignent ainsi l'importance des échanges individu-environnement et des régulations adaptées à cet instant. Le nouveau-né humain présenterait ainsi des compétences précoces, permettant des traitements adaptés des stimuli et la programmation de réponses adaptatives, ce qui pourrait témoigner de la transformation d'une réponse réflexe en une réponse émotionnelle (Leventhal & Sherer, 1987).

1.1.2.2. Codages faciaux en situation d'expérience émotionnelle - environnementale

Pour étudier les expressions faciales émotionnelles des jeunes enfants, l'observation du comportement ainsi que le codage de leurs actions faciales a pu être investigué via l'utilisation de systèmes de codage tels que MAX (Izard, 1979) (voir exemple en *Figure 1* Annexe 4) ou AFFEX (Izard et al., 1983). Ces systèmes identifient directement les actions faciales comme des émotions discrètes. Le codage peut également se faire grâce au Baby FACS (Oster & Rosenstein, 1993). Ce système de mesure faciale se base sur le FACS (Ekman & Friesen, 1978 ; Friesen & Ekman, 1992), permettant de coder les actions musculaires faciales de manière objective, sans supposition *a priori* sur les émotions exprimées.

La procédure de codage Baby FACS a par exemple été conduite en situation de stimulation négative par Camras et collaborateurs (1992) qui ont révélé chez de très jeunes enfants, en réponse à une procédure d'immobilisation des bras, des comportements expressifs reflétant un affect négatif. Ces comportements étaient plus négatifs chez les jeunes enfants de 12 mois que chez ceux de 5 mois, quelle que soit la culture (japonaise ou américaine), appuyant l'hypothèse d'une certaine universalité précoce des expressions faciales émotionnellement négatives (de « détresse »). De plus, ces observations viennent soutenir l'idée que les expressions faciales, quoique pouvant présenter précocement une dimension émotionnelle, ne suivent pas une fixité développementale (Oster & Ekman, 1978 ; Oster et al., 1992 ; pour discussion voir Fridlund et al., 1987 ; Hiatt et al., 1979). Par ailleurs, plusieurs théoriciens et chercheurs ont argumenté que, précocement dans le développement, ces expressions ne sont pas différentiellement associées avec des émotions négatives différentes (Bridges, 1932 ; Camras, 1992 ; Matias & Cohn, 1993 ; Young & Décarie, 1977). Avec une stimulation moins directe, Blass et collaborateurs (1984) ont par exemple observé des réactions conditionnées de pleurs chez les nouveau-nés, indiquant qu'ils pourraient attribuer une charge affective à certains événements appris. Dans cette optique, certaines études, comme celle de Soussignan & Schaal (2001), révèlent que les nouveau-nés présentent des réactions faciales à des odeurs de manière différenciée en fonction de l'hédonicité et de la signification acquise (selon l'expérience préalable avec celles-ci dans l'environnement *in utero*). Ces travaux soulignent la propension du nouveau-né à associer des informations acquises à l'expression des préférences et aversions envers celles-ci.

Ainsi, l'être humain aurait, dès la période périnatale, des capacités précoces pour l'acquisition, la discrimination et la mémorisation des informations (chimio)-sensorielles issues de l'environnement (anténatal comme néonatal) de manière associative, qui seraient impliquées dans le développement des processus émotionnels. Il serait capable d'en exprimer le « ressenti » au travers de l'expression comportementalo-faciale, bien que la segmentation pourrait originellement se faire entre affect positif/négatif et se différencier entre différentes émotions plus tardivement.

1.1.2.3. Actions faciales en situation sociale d'interactions - acquisition émotionnelle

Nombre de travaux sur le développement des expressions émotionnelles chez le très jeune enfant ont par ailleurs été conduits via des observations d'interactions sociales entre un adulte (parent, souvent la mère) et l'enfant (e.g. [Lavelli & Fogel, 2013](#) ; [Izard et al., 1995](#)). [Izard et collaborateurs \(1995\)](#) ont révélé, via une étude développementale, des changements dans le comportement expressif des très jeunes enfants, apportant des données compatibles avec la notion de mouvements faciaux innés liés à des états sentimentaux spécifiques (quoique discuté, voir [Ginsburg & Harrington, 1996](#)). Tandis que ces derniers proposent une association probabiliste des actions faciales et des sentiments de l'enfant, [Fridlund \(1991, 1997\)](#) soutient que les configurations d'émotions discrètes prototypiques fonctionnent pour communiquer à un partenaire social mais ne reflètent pas nécessairement des états émotionnels. [Messinger et collaborateurs \(1997\)](#) font l'hypothèse que les actions faciales des très jeunes enfants sont des constituants potentiels des processus émotionnels ; leurs actions tendent à avoir une action sociale mais n'y sont pas réductibles. L'expérience du jeune enfant, de ses actions faciales et de son expérience sensorielle du partenaire social seraient des constituants importants de son sentiment/ ressenti émotionnel ([Fogel & Thelen, 1987](#) ; [Fogel, 1993](#)). Elargissant cette conception de l'expérience émotionnelle comme un avantage théorique pour le développement de l'affect positif, [Vygotsky \(1978\)](#) propose que la communication se développe grâce aux gestes et actions faciales de l'enfant qui sont traités comme s'ils étaient intentionnels par le partenaire d'interaction sociale. Le développement du sourire suivrait par exemple ce processus ; les mères, considérant la contraction du muscle zygomatique de l'enfant comme un signe positif, y réagissent en lui souriant en retour, en interagissant avec et en l'encourageant à sourire. Certains des sentiments positifs associés à cette action faciale pourraient alors venir en partie de ces expériences précoces, sans être initialement à l'origine de la contraction musculaire. Ceci renforce l'hypothèse d'une influence mutuelle entre les actions faciales de l'enfant, ses sentiments et les réponses du partenaire d'interaction sociale-émotionnelle. (A cela s'ajoute le phénomène d'imitation automatique des expressions faciales, qui ne sera pas détaillé ici ; pour revue, voir [Wood et al., 2016](#) ; [Prochazkova & Kret, 2017](#) ; [Kraaijenvanger et al., 2017](#).)

Les actions faciales des très jeunes enfants seraient ainsi à la fois des contractions musculaires, des signaux sociaux et des constituants des processus de ressenti. Leur signification dépendrait du contexte d'interaction, des actions faciales impliquées et de la façon dont elles influencent l'interaction. La manière dont se développe la perception de l'entourage social et de leurs expressions va avoir une importance capitale dans le développement de l'expérience émotionnelle du jeune enfant et de sa propension à produire des expressions faciales adaptées pour communiquer. C'est sur cette perception et son développement que nous axons notre travail.

1.1.3. Etat de l'art des études sur la perception des expressions faciales émotionnelles chez l'adulte et chez le très jeune enfant : aspects cérébraux et développementaux

1.1.3.1. Les structures cérébrales et les circuits neuronaux de la perception des expressions faciales émotionnelles

Beaucoup de structures dynamiquement liées entre elles sont impliquées dans le traitement des expressions faciales émotionnelles : les cortex visuels, des structures du « cerveau émotionnel » telles que l'amygdale et le cortex orbitofrontal (OFC) (e.g. Adolphs, 2002a, 2002b). Les influx visuels arrivent par les axones des cellules ganglionnaires de la rétine, empruntent le nerf optique et se rendent directement sous l'encéphale, au chiasma optique. Au-delà, les axones des cellules ganglionnaires, formant le tractus optique, peuvent atteindre le diencephale et se connecter au thalamus, puis, par projections, au cortex visuel primaire (aire visuelle striée). Ce parcours constitue la voie visuelle primaire (voir *Figure 1.2*), responsable de la majeure partie de la perception visuelle consciente ; les projections se poursuivent vers le reste des aires visuelles (extrastriées) et d'autres régions temporales postérieures qui traitent l'information à un niveau plus élevé.

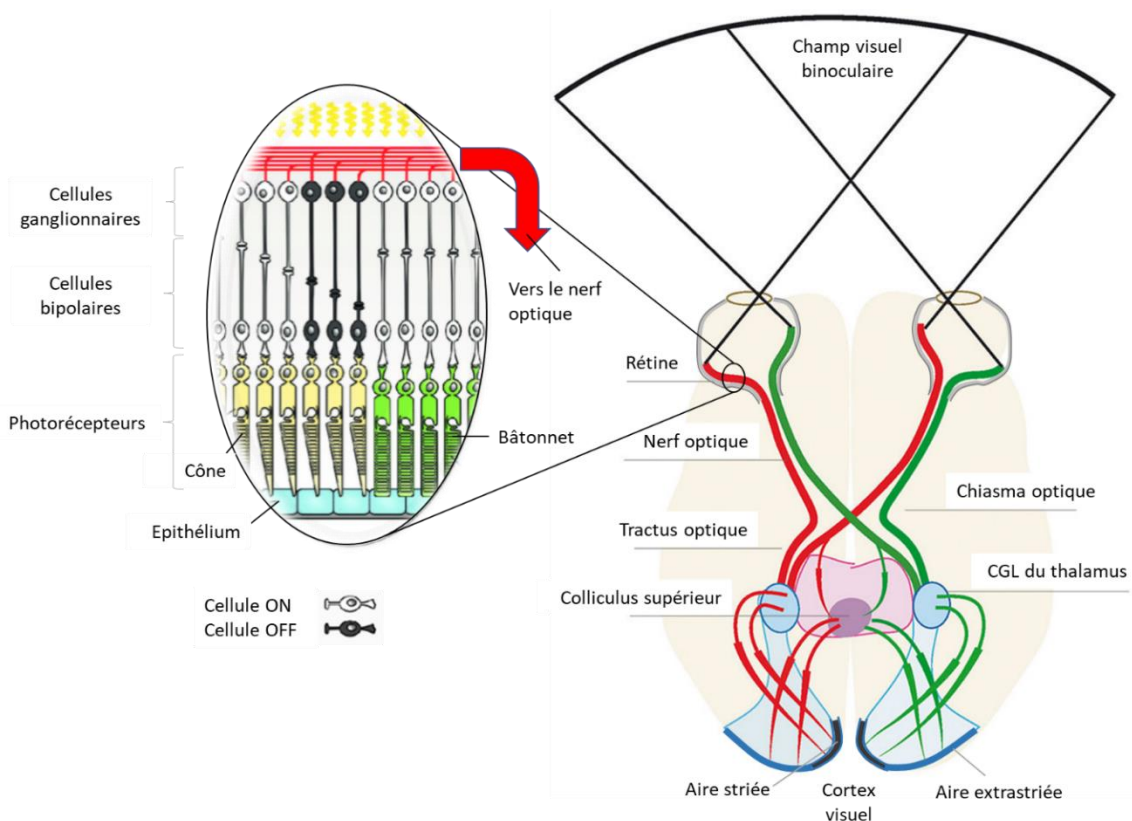


Figure 1.2. Schéma simplifié du parcours des informations visuelles, de la rétine (deux principaux types de circuits : ON et OFF) au cortex visuel. Les informations visuelles arrivant à la rétine sont acheminées par les cellules ganglionnaires qui envoient leurs axones au corps géniculé latéral (CGL) du thalamus et au colliculus supérieur, *via* le nerf optique, le chiasma optique et le tractus optique. Le CGL reçoit ainsi l'information directement de la rétine et envoie des projections dans le cortex visuel primaire (aire striée) tandis que le colliculus va permettre des projections aux aires visuelles secondaires (extrastriées). Figures adaptées de Vandecasteele et al., 2015 et Herrera & Mason, 2007

Les régions corticales visuelles occipitales et temporales postérieures jouent un rôle critique dans le traitement perceptuel des stimuli visuels socialement et émotionnellement pertinents. Le gyrus occipital inférieur, notamment l'aire occipitale du visage (OFA, *occipital face area*), le gyrus fusiforme, notamment l'aire fusiforme du visage (FFA, *fusiform face area*), et les gyrus et sillons temporaux supérieurs postérieurs (pSTG/pSTS) sont très importants dans le traitement des visages (e.g. Allison et al., 2000 ; Haxby et al., 2000, 2002 ; Harris et al., 2012, 2014a ; Said et al., 2010 ; Whalen et al., 2013). La FFA doit son nom au fait qu'elle est plus activée par les visages que par tout autre objet (Kanwisher, 2000 ; Kanwisher et al., 1997). Le pSTS est particulièrement impliqué dans le traitement des caractéristiques changeantes, dynamiques des visages (Puce et al., 2003 ; Srinivasan et al., 2016) et sera par exemple plus mis à contribution dans l'encodage d'une expression faciale (e.g. Haxby et al., 2000, 2002). Le gyrus fusiforme, plus impliqué dans le traitement des caractéristiques statiques des visages comme l'identité, répond également aux expressions faciales (e.g. Kawasaki et al., 2012). Des activités de discrimination précoce d'expressions faciales émotionnelles ont été observées au niveau du cortex occipital médian (dès 80ms après le changement d'expression : Pizzagali et al., 1999 ; à 110ms : Halgren et al., 2000). Certaines activités plus tardives ont également été observées, sous-tendant des traitements plus fins pouvant découler de rétroactions par des structures cérébrales telles que l'amygdale et le cortex cingulaire postérieur (PCC, *posterior cingulate cortex*) /précuneus (e.g. Kawasaki et al., 2012 ; Haxby et al., 2000 ; voir revue d'études en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) de Fusar-Poli et al., 2009) ou le OFC (observé chez le singe à partir de 170ms : Sugase et al., 1999).

L'action de l'amygdale dans les processus de reconnaissance émotionnelle se ferait quelques dizaines de millisecondes après les premières réponses observées au niveau du cortex occipital (120ms : Halgren et al., 1994 ; 150ms : Liu, Ioannides, & Streit, 1999). Son action se ferait à la fois sur un axe sous-cortical, via le colliculus supérieur ou antérieur (qui reçoit les influx visuels et est responsable des saccades oculaires) et le thalamus (notamment le pulvinar, noyau primordial de sa région postérieure, qui possède des connexions réciproques avec les aires corticales et sous-corticales visuelles), ainsi que selon une voie corticale via le (néo)cortex visuel primaire (lobe occipital) (voir Figure 1.3 ci-après). L'amygdale aurait une action essentielle dans le traitement et la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles, notamment négatives (e.g. Adolphs et al., 1999 ; Adolphs et al., 2001) et en particulier lorsqu'elles sont associées à une dimension de danger comme pour l'expression de peur (e.g. Adolphs et al., 1995 ; Whalen et al., 2001). L'activité amygdalienne s'observe également lors de traitement implicite de l'émotion (e.g. Critchley et al., 2000).

Le cortex orbitofrontal (OFC) est aussi largement impliqué dans la reconnaissance, majoritairement explicite, des expressions faciales émotionnelles (e.g. Hornak et al., 1996 ; Nakamura et al., 1999 ; Vuilleumier et al., 2001). Comme l'amygdale, il pourrait présenter des activations de

traitement des expressions faciales émotionnelles quelques millisecondes après l'activité observée au niveau du lobe occipital, dans une temporalité proche de celle de l'amygdale, suggérant une influence rapide dans le traitement perceptif (e.g. [Kawasaki et al., 2001](#)).

L'amygdale et le OFC sont ainsi des systèmes réciproquement connectés, liés au traitement émotionnel, qui reçoivent des informations visuelles des régions corticales impliquées dans l'analyse visuelle des aspects invariants et changeants des visages (les régions sensibles aux visages présentes dans le gyrus fusiforme, la FFA, et le sulcus temporal supérieur postérieur : pSTS). Ils envoient des projections rétroactives aux aires visuelles de manière large, incluant le gyrus fusiforme et le pSTS. Ainsi, ils pourraient moduler la perception des expressions faciales émotionnelles par des activités de type rétrocontrôle (e.g. [Anderson & Phelps, 2001](#)) visant à traiter plus finement l'expression et sa catégorie émotionnelle, mais également par des projections aux autres régions du néocortex et à l'hippocampe pouvant être impliquées dans la connaissance mémorisée sur l'émotion. De plus, des connexions avec l'hypothalamus et les noyaux sensori-moteurs du tronc cérébral permettent également l'activité d'autres structures impliquées dans le traitement de l'expression faciale émotionnelle, comme les cortex somatosensoriels et insulaire de l'hémisphère droit (e.g. [Adolphs et al., 2000](#)) (voir *Figure 1.3* ci-après). Ceux-ci sont par ailleurs particulièrement sensibles à l'expression faciale de dégoût, e.g. [Phillips et al., 1997](#) ; [Calder et al., 2000](#)). Leur action se ferait possiblement du fait que l'émotion observée déclenche elle-même une émotion chez l'individu l'observant, ce qui aurait pour effet d'activer la représentation physique de cette émotion au niveau des cortex sensoriels et structures proches, créant de l'information sur l'émotion perçue (e.g. [Wild et al., 2001](#)). Les ganglions de la base seraient également des acteurs de la perception des émotions faciales, particulièrement sensibles à l'expression de dégoût (e.g. [Adolphs et al., 2000](#) ; [Calder et al., 2001](#)).

Ce système de traitement des émotions faciales pourrait être en partie fonctionnel au cours de la première année de vie ([Leppänen & Nelson, 2009](#)). En appui à ces considérations, des études conduites chez le jeune enfant en électroencéphalographie (EEG), associée à de la localisation de sources corticales, suggèrent qu'il y aurait de l'activité au niveau des aires occipitales (incluant la OFA), du gyrus fusiforme, du cortex temporal postérieur (notamment le pSTS), du PCC/precuneus ou du cortex frontal médian (incluant le cortex préfrontal médian : mPFC) en réponse à un traitement de visage émotionnel ([Guy et al., 2016](#) ; [Xie et al., 2019](#)).

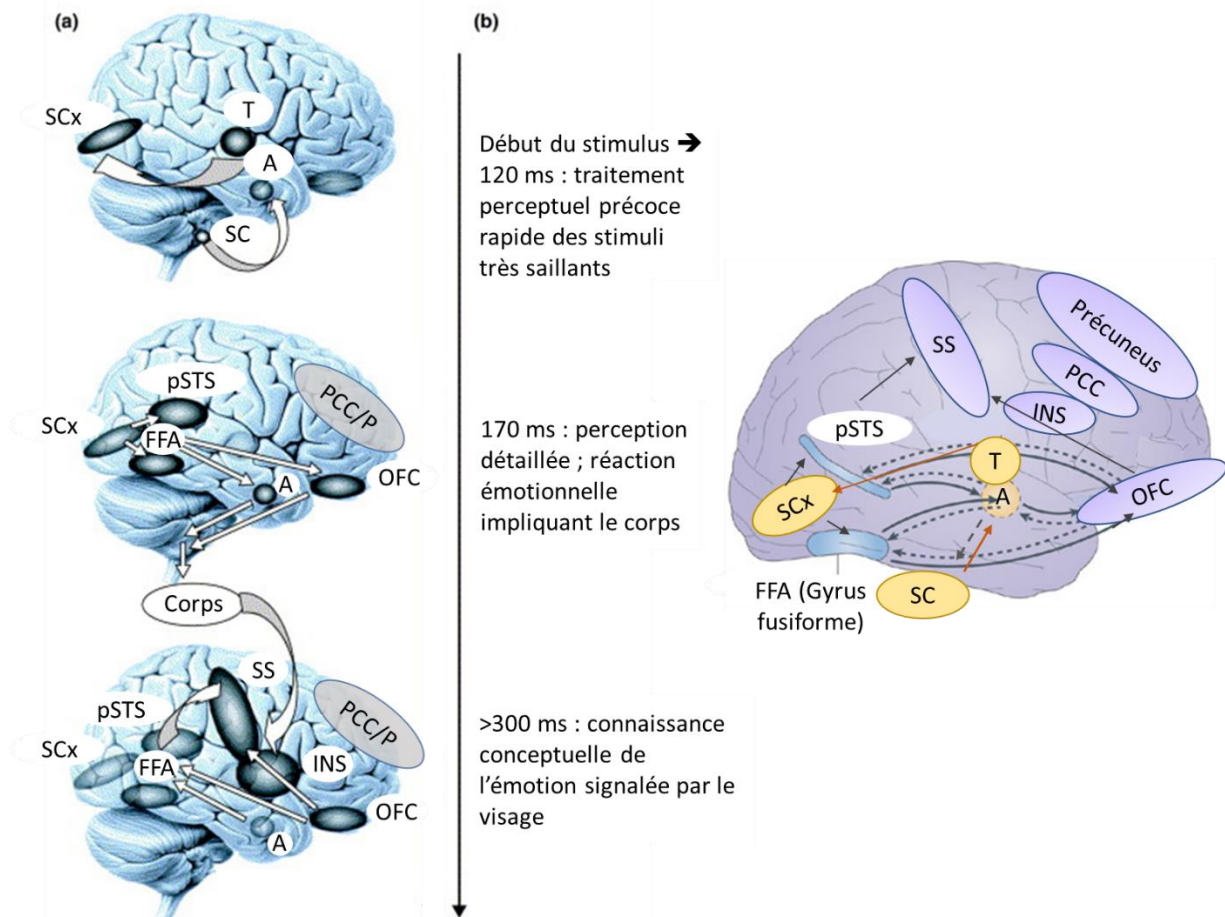


Figure 1.3. Le traitement des expressions faciales émotionnelles au niveau cérébral. **Partie gauche : traitement en fonction du temps** (adapté de Adolph, 2002a). (a) Structures impliquées dans la reconnaissance d'une émotion en différents points temporels. A : amygdale ; OFC : cortex orbitofrontal ; SC : colliculus supérieur ; SCx : cortex strié ; FFA : fusiform face area (du gyrus fusiforme) ; INS : insula ; PCC/P : cortex cingulaire postérieur/Précuneus (dynamique non-détaillée) ; SS : cortex somatosensoriel ; pSTS : sulcus/gyrus temporal supérieur postérieur ; T : thalamus. (b) Décours temporel de la reconnaissance d'une émotion du début du stimulus, en haut, en passant par la perception jusqu'à la reconnaissance finale de l'émotion en bas. **Partie droite : schéma simplifié des réseaux et systèmes neuronaux impliqués dans le traitement des signaux émotionnels des visages** (adapté de Leppänen & Nelson, 2009). Les systèmes liés au traitement émotionnel (amygdale, insula, PCC/Précuneus, OFC) reçoivent des informations visuelles des régions corticales (dont FFA dans le gyrus fusiforme et pSTS). Amygdale et OFC sont réciproquement connectés et envoient des projections rétroactives aux aires visuelles, incluant le gyrus fusiforme et le pSTS. Des interactions avec le PCC/Précuneus existent également mais ne sont pas détaillées ici.

1.1.3.2. La perception des expressions faciales chez l'adulte - systèmes cérébraux spécifiques

Principalement inspirées des théories de Darwin (1872), les études menées chez l'adulte sur la perception des expressions faciales émotionnelles ont majoritairement été conduites avec les émotions considérées comme basiques/universelles, associées à des patterns d'actions faciales spécifiques. En particulier, le modèle de catégories émotionnelles discrètes proposé par Ekman (1992) a été le plus employé (voir Barrett & Wager, 2006 ; Russell, 1980 ; Woodworth & Schlosberg, 1954 et les méta-analyses de Elfenbein & Ambady, 2002 et Sauter & Eisner, 2013). Comme illustré dans la partie précédente, parmi les études conduites au niveau cérébral, beaucoup ont montré que le

traitement des expressions faciales émotionnelles entraîne une activité dans le gyrus occipital inférieur, le gyrus fusiforme et le pSTS (e.g. [Calder & Young, 2005](#) ; [Haxby et al., 2000](#)), impliquant des projections et connexions avec des structures telles que le OFC, l'amygdale, l'insula, et le système limbique. Par ailleurs, le traitement des expressions faciales émotionnelles de base pourrait différenciellement impliquer certaines régions ; le dégoût pourrait notamment davantage impliquer l'insula et les ganglions de la base (voir méta-analyse de [Vytal & Hamann, 2010](#), pour discussion, voir [Barrett & Wager, 2006](#) ; [Barrett et al., 2007a](#)). Outre la possible implication de certaines régions spécifiques selon l'expression, il apparaît que des différences de réponse entre émotions peuvent aussi être observées sur les régions étant globalement impliquées dans le traitement de toutes les expressions faciales, telles que le pSTS et l'amygdale. Ceci est par exemple observé en réponse à la peur (et dans certaines études la colère ou la tristesse) qui déclencherait une activité particulière de l'amygdale (e.g. [Harris et al., 2012, 2014b](#) ; [Said et al., 2010](#) ; [Whalen et al., 2013](#)). Une méta-analyse conduite sur les études réalisées en IRMf ([Fusar-Poli et al., 2009](#)) a par ailleurs confirmé que le traitement des visages émotionnels implique des régions cérébrales très variées (visuelles, limbiques, temporo-pariétales et préfrontales, ainsi que le putamen et le cervelet), que toutes les émotions perçues déclenchent des réponses cérébrales au niveau du cortex visuel et du cervelet, et que quelques structures répondraient plus spécifiquement à une ou plusieurs émotions et non à d'autres. Il ressort de cette méta-analyse que la région de l'amygdale apparaît fortement activée par le traitement des émotions de peur, et également en réponse à la joie et la tristesse de manière plus faible, tandis qu'aucune activité ne semble liée au traitement des émotions de colère ou de dégoût dans cette région. À l'inverse, l'insula serait uniquement activée lors du traitement des émotions de dégoût et, dans une moindre mesure, de colère. Au regard des résultats de ces études en imagerie, il apparaît qu'en dépit des observations de quelques régions cérébrales répondant plus particulièrement à certaines émotions qu'à d'autres, la preuve de patterns d'activation spécifiques pour chaque expression faciale reste floue.

En soutien aux études de neuroimagerie, des recherches utilisant l'EEG, présentant une haute résolution temporelle, ont investigué les réponses cérébrales spécifiques aux expressions notamment avec la technique des ERPs (*event-related potentials*, ou potentiels évoqués). Une réponse différentielle entre visage neutre et émotionnel surviendrait précocement (150-300 ms post-stimulus : e.g. [Calvo et al., 2013](#) ; [Leleu et al., 2015b](#) ; [Williams et al., 2006](#)), tandis que la réponse de discrimination entre les différentes expressions émotionnelles surviendrait un peu plus tardivement (à partir de 300 ms post-stimulus : e.g. [Luo et al., 2010](#) ; [Leppänen et al., 2007a](#) ; [Calvo & Beltrán, 2013](#) ; [Ashley et al., 2004](#)). Par ailleurs, certaines spécificités topographiques sont rapportées. Alors que la réponse de différenciation cérébrale entre neutre et émotionnel serait enregistrée au niveau occipito-temporal et occipito-pariétal (e.g. [Calvo et al., 2013](#) ; [Leleu et al., 2015b](#) ; [Williams et al., 2006](#)), la

distinction entre les expressions faciales émotionnelles donnerait lieu à des réponses avec des topographies différentes, sur plusieurs composantes, mais qui varient entre les études (e.g. Luo et al., 2010, en pariéto-occipital, temporal, pariétal et frontal ; Leppänen et al., 2007a, en occipito-temporal ; Calvo & Beltrán, 2013, en occipito-temporal, pariétal et fronto-central ; Ashley et al., 2004, en occipital, pariétal et fronto-central). L'investigation de la perception des expressions faciales au niveau cérébral apparaît difficile en EEG avec les ERPs ; elle ne donne pas lieu à des conclusions arrêtées sur les patterns de réponses cérébrales spécifiquement associés à chaque expression faciale émotionnelle (voir revue de Calvo & Nummenmaa, 2016 ; Vuilleumier & Pourtois, 2007 ; pour discussion, voir Dzhelyova et al., 2017).

Une des raisons pouvant expliquer la difficulté à obtenir des patterns clairs résiderait dans certaines limites propres à la méthode des ERPs. En effet, les réponses cérébrales sont obtenues en réponse à l'apparition soudaine d'un visage expressif et reflètent ainsi un traitement visuel de toute la stimulation visuelle et pas uniquement de l'expression faciale émotionnelle. De plus, la réponse « différentielle » entre deux expressions va classiquement être obtenue par comparaison de deux réponses obtenues séparément, ou être enregistrée par le changement entre une expression initialement posée et une nouvelle, reflétant indirectement le processus de discrimination entre expressions faciales ou limitant la comparaison à deux expressions. Cependant, l'EEG peut être utilisé avec d'autres approches que les ERPs, comme via une présentation visuelle périodique rapide (*Fast Periodic Visual Stimulation* : FPVS) en utilisant un procédé d'étiquetage fréquentiel (*frequency tagging*). En effet, cette technique se basant sur les propriétés du cerveau à se synchroniser avec la périodicité des stimulations rencontrées (Adrian & Matthews, 1934), les réponses cérébrales se font à la fréquence de stimulation prédéterminée et sont ainsi objectives (Regan, 1989 ; pour revue, voir Norcia et al., 2015). Le principe est de présenter des images à une vitesse rapide et d'inclure un changement parmi ces images à une fréquence plus basse ; il y a ainsi deux types de réponses cérébrales, une pour chaque fréquence de stimulation (Braddick et al., 1986 ; Liu-Shuang et al., 2014). C'est l'enregistrement de la réponse cérébrale à ce changement, à cette fréquence plus faible qui est visé, illustrant une discrimination directe entre le flux d'images défilant rapidement et un autre type d'image intervenant au milieu de celles-ci. Cette approche est ainsi particulièrement adaptée pour l'investigation de la discrimination des expressions faciales émotionnelles et a été utilisée pour étudier la catégorisation des visages et de leur identité (e.g. Rossion et al., 2015 ; Liu-Shuang et al., 2014, 2016 ; Dzhelyova & Rossion, 2014a, 2014b) ainsi que la discrimination des expressions faciales (Dzhelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018). Les études de Dzhelyova et al (2017) et Leleu et al (2018) ont contrasté des visages neutres et des expressions émotionnelles (joie, peur et dégoût, et colère et tristesse respectivement), révélant une réponse cérébrale robuste au bref changement d'expression neutre-émotionnel au niveau occipito-temporal et occipito-pariétal droit. Ils ont observé une réponse plus

ample pour le dégoût par rapport aux autres expressions, plus restreintes pour la peur et la tristesse (la plus faible), plus dorsale pour la joie, et plus bilatérale pour la peur. Cependant, ces réponses contrastant neutre-émotionnel peuvent être déclenchées à la fois par des activités spécifiques et communes à toutes les expressions (e.g. [Vytal & Hamann, 2010](#) ; [Said et al., 2010](#)). L'investigation de réponses différentielles entre expressions, en imposant une comparaison directe entre une expression et toutes les autres expressions, semble ainsi nécessaire pour dissocier les réponses spécifiques de chaque expression de la réponse commune à toute activité de traitement émotionnel. Cette procédure sera utilisée dans cette thèse afin d'évaluer si le cerveau répond spécifiquement et différemment à chaque expression parmi les autres.

1.1.3.3. Le développement précoce de la perception des expressions faciales

Les nombreuses études menées sur le développement des capacités de reconnaissance ou de discrimination des expressions faciales dans la prime enfance indiquent qu'elles sont rudimentaires et peu efficaces chez les nouveau-nés mais s'améliorent drastiquement dès les premiers mois (voir revues de [Nelson, 1987](#) ; [Leppänen & Nelson, 2009](#)). En effet, bien que certaines aient suggéré des capacités très précoces de discrimination des expressions faciales (e.g. [Field et al., 1982](#) ; [Farroni et al., 2007](#)), leurs résultats sont largement débattus (e.g. [Kaitz et al., 1988](#) ; [Oostenbroek et al., 2016](#) ; [Soussignan et al., 2018](#)). Il est davantage envisageable que le nouveau-né, qui présente déjà une préférence pour les visages (e.g. [Farroni et al., 2005](#) ; [Simion & Di Giorgio, 2015](#)), développe ses capacités de discrimination et de reconnaissance avec l'âge. En effet, bien que le nouveau-né posséderait une organisation primaire des structures cérébrales, des connexions et des réseaux neuronaux impliqués dans le traitement et la reconnaissance des émotions ([Leppänen & Nelson, 2009](#)), les capacités à reconnaître les expressions faciales, à en extraire les informations émotionnelles, clé des débuts de la communication émotionnelle, se développeraient de manière progressive avec l'avancée en âge ([Machado & Bachevalier, 2003](#)). Ceci se ferait grâce à une maturation des mécanismes de traitement des expressions faciales émotionnelles ([Nelson, 1987, 1994](#)) et par l'expérience de l'individu (e.g. [Kuchuk et al., 1986](#)). En particulier, des circuits neuronaux basés sur la dyade expérience-attente émergeraient pour être fonctionnels entre l'âge de 5 et 7 mois, âge autour duquel les très jeunes enfants discriminent certaines des expressions faciales émotionnelles « basiques ». L'organisation cérébrale permettant le traitement des expressions faciales émotionnelles serait rapidement améliorée par l'exposition prénatale aux expressions faciales durant le développement du jeune enfant, avec la mise en place et le renforcement de connexions synaptiques. La connectivité fonctionnelle entre les réseaux et structures de traitement des émotions (tels que l'amygdale) et les autres systèmes préfrontaux régulateurs (comme le OFC) continuerait à se développer jusqu'à l'adolescence ; les réseaux resteraient modifiables en fonction des expériences de l'individu.

La première année de vie, notamment, serait critique dans le développement de la perception des expressions faciales émotionnelles (Campos et al., 1983). En particulier, elle serait segmentée en deux périodes, avec une phase clé intervenant autour du milieu de cette première année. En effet, les capacités de traitement des visages expressifs observées chez des très jeunes enfants dans le début de leur première année seraient davantage des capacités de différenciation des expressions faciales en fonction de leurs caractéristiques physiques, à un niveau perceptuel « basique » de discrimination visuelle. L'expression de joie est par exemple bien discriminée visuellement d'autres expressions faciales dès l'âge de 3 mois (e.g. Barrera & Maurer, 1981 ; Haviland & Lelwica, 1987 ; Young-Browne et al., 1977). Ce ne serait qu'à partir de la seconde moitié de cette première année (aux alentours de l'âge de 6-7 mois) qu'ils développeraient, grâce à l'expérience des expressions faciales au sein de leur environnement social, la capacité à reconnaître efficacement des expressions faciales émotionnelles basiques, à les catégoriser (Walker-Andrews, 1997, 2005 ; Leppänen & Nelson, 2009). Ce phénomène se traduit par exemple par leur capacité à généraliser l'émotion, en ayant la même réaction envers cette expression spécifiquement, quel que soit le modèle (l'individu) qui la présente (e.g. Caron et al., 1982 ; Nelson & Dolgin, 1985 ; Kotsoni et al., 2001). De plus, leurs réactions différentielles aux expressions faciales émotionnelles basiques, adaptées à celles-ci (e.g. Kaiser et al., 2017 ; Soussignan et al., 2018), suggèrent qu'ils parviendraient à en percevoir et en comprendre la signification émotionnelle. Dès la seconde moitié de la première année de vie, le jeune enfant porte de plus en plus d'attention aux expressions faciales (notamment très observé pour l'expression de peur en comparaison aux expressions de neutralité et de joie, e.g. Peltola et al., 2009 ; Kotsoni et al., 2001). Il se réfère plus à celles exprimées par les adultes de son environnement (Rochat & Striano, 1999) et améliore ainsi ses capacités de traitement des expressions et d'adaptation comportementale en fonction des signaux du visage de l'adulte (e.g. avec des signaux négatifs : Campos et al., 2003 ; Feinman & Lewis, 1983 ; Klinnert et al., 1986).

Pour autant, il est difficile d'affirmer que l'enfant est capable de « reconnaître » les expressions faciales émotionnelles en fin de première année, en considérant que cette capacité continue à se développer au cours de l'enfance et reste longtemps fragile sur certaines émotions, telles que le dégoût (e.g. Durand et al., 2007 ; Widen, 2010, 2013). A contrario, l'enfant pourrait présenter la capacité à réagir envers l'expression de joie de manière différenciée et adaptée dès l'âge de 3-4 mois, avant de développer cette capacité envers les expressions négatives (e.g. Soussignan et al., 2018 ; voir aussi pour revue Campos & Stenberg, 1981 ; Oster, 1981). Ceci est en effet suggéré par des études mettant en évidence que les sourires sont plus importants en réponse à un adulte souriant qu'à un adulte inexpressif (Legerstee, 1997 ; Millar, 1976). D'autres études en ce sens révèlent que l'enfant présente des réactions de détresse lorsque sa mère arrête une interaction sociale positive en adoptant un visage neutre (paradigme du « still face », e.g. Lavelli & Fogel, 2013 ; Trevarthen, 1977).

Cette conception des différents stades du décours développemental du traitement des expressions faciales chez le très jeune enfant, ainsi proposée par les études comportementales (Quinn et al., 2011 ; Walker-Andrews, 1997) est soutenue par les travaux conduits sur les réponses cérébrales associées au traitement des expressions faciales. En particulier, une organisation neuronale « similaire à celle de l'adulte » a été mise en évidence aux alentours de 7 mois pour le traitement de certaines expressions faciales émotionnelles telles que la joie et la tristesse (Rotem-Kohavi et al., 2017) ainsi que pour la peur (Leppänen & Nelson, 2009). Les réponses cérébrales observées par exemple pour l'expression de peur, provoquant dès l'âge de 7 mois une modulation d'activité dans les réseaux corticaux perceptuels et attentionnels en comparaison à d'autres expressions (Leppänen & Nelson, 2009), sont en accord avec le comportement de préférence attentionnelle observé (e.g. Kotsoni et al., 2001 ; Peltola et al., 2009). De plus, des modulations ont été observées au niveau cortical dès l'âge de 5 et 7 mois en réponse aux différentes expressions (e.g. Xie et al., 2019). Celles-ci ont été faites pour la peur au niveau des sites médial occipital et occipito-temporal (liés au traitement des visages) (e.g. de Haan & Nelson, 1999 ; Halit et al., 2004 ; Xie et al., 2019 ; Leppänen et al., 2007a), supposés refléter un effet de la signification affective sur le traitement cortical. D'autres effets ont été révélés en EEG en réponse aux expressions faciales au niveau de régions pouvant, entre autres, être associées à l'orientation des ressources attentionnelles. Des modulations ont en effet été rapportées au niveau des régions fronto-centrales en réponse à la peur, la joie et la colère (Leppänen et al., 2007a ; Nelson & de Haan, 1996 ; Xie et al., 2019 ; de Haan, 2007 ; Nelson, 1994 ; van den Boomen et al., 2019). Ces observations seraient associées avec l'orientation de l'attention des très jeunes enfants envers les stimuli saillants (de Haan, 2007 ; Nelson, 1994), observée comme étant croissante envers les visages expressifs des pairs durant la seconde moitié de la première année de vie.

Des études ayant utilisé de la localisation de sources associée aux mesures en EEG suggèrent que ces activités se situent au niveau des cortex préfrontaux et cingulaire antérieur (Reynolds & Richards, 2005) ou dans les cortex cingulaires, le précuneus et les aires temporales (Guy et al., 2016 ; Xie et al., 2019). De plus, les émotions testées (joie, peur, colère) et les réponses différentielles enregistrées, notamment à partir de 7 mois, nous amènent à suggérer que ces réponses pourraient également souligner une dissociation entre émotions positives et négatives.

Il apparaît ainsi que les réponses aux expressions faciales, observables au niveau comportemental comme cérébral, évoluent drastiquement à partir de la seconde moitié de la première année de vie. Cette évolution serait possiblement associée à une augmentation de l'implication affective, attentionnelle et socio-cognitive dans le traitement des expressions.

Pour autant, plus encore que chez l'adulte, la conduction d'études en EEG chez le très jeune enfant est complexe et les résultats peuvent sensiblement varier entre études, du fait de ces difficultés et parce qu'elles sont majoritairement conduites en ERPs (raisons détaillées chez l'adulte dans la partie précédente). Ainsi, il pourrait être adapté d'investiguer les réponses cérébrales aux expressions faciales chez le jeune enfant en utilisant, comme déjà initié chez l'adulte, l'approche associant une présentation visuelle périodique rapide (FPVS) et des enregistrements EEG. En effet, cette approche ayant été appliquée dans des études sur la perception des visages chez le très jeune enfant a permis d'isoler des réponses de catégorisation des visages et des capacités d'individualisation (Barry-Anwar et al., 2018 ; de Heering & Rossion, 2015 ; Leleu et al., 2019a). Elle sera ainsi appliquée à la recherche sur le développement de la perception des expressions faciales du jeune enfant dans cette thèse, permettant d'enregistrer directement la réponse cérébrale de discrimination des expressions.

Par ailleurs, il est important de constater que les capacités précoces envers les expressions faciales semblent fortement influencées par des indices multisensoriels. En effet, des travaux ont révélé des preuves de discrimination des émotions faciales dans les six premiers mois en réponse à des présentations audiovisuelles et olfacto-visuelles, tandis qu'elles n'étaient observées que dans la seconde moitié de la première année de vie lorsque les expressions étaient présentées uniquement avec la modalité visuelle (Flom & Bahrick, 2007 ; Godard et al., 2016). L'hypothèse est que les informations d'une situation transmises de manière congruente par plusieurs systèmes sensoriels vont aider à la perception correcte de cette situation. La vision étant un sens qui se développe tardivement (Braddick & Atkinson, 2011), des informations transmises par des sens plus matures à ce niveau précoce de développement (l'audition et l'olfaction, voir partie suivante) pourraient en particulier aider le traitement visuel.

1.2. ETAT DE L'ART DE L'INFLUENCE D'AUTRES INFORMATIONS SUR LA PERCEPTION DES VISAGES ET EXPRESSIONS

1.2.1. Influence du corps, du contexte, du langage, et notion d'intégration multisensorielle

1.2.1.1. Chez l'adulte

La manière dont une expression faciale va être émotionnellement perçue dépendra de l'observateur qui va automatiquement pouvoir adopter des comportements de mimétisme facial l'aidant à la percevoir (Niedenthal et al., 2001 ; Oberman et al., 2007). Elle va également être influencée par son état affectif-émotionnel (Niedenthal et al., 2000, 2001), notamment son niveau d'anxiété (Adolph et al., 2013), et par les considérations sociales (e.g. Bijlstra et al., 2014) associées à l'environnement culturel (e.g. Efenbein & Ambady, 2003). Indépendamment de la variabilité de l'état interne de l'observant, la perception des expressions faciales émotionnelles intègre également d'autres types d'informations.

En effet, le contexte de la situation d'expérience peut influencer la manière dont sera encodée, traitée l'expression faciale (e.g. Barrett & Kensinger, 2010 ; de Gelder et al., 2006 ; voir revues de Barrett et al., 2011 ; Hassin et al., 2013 ; Wieser & Brosch, 2012). Un exemple manifeste est celui de l'effet Kuleshov, montré par l'expérience d'un film monté entre des plans d'un visage neutre et des plans de situations diverses, révélant que les observateurs attribuent des états émotionnels au visage neutre en fonction de la situation qu'il est supposé regarder (pour discussion voir Barratt et al., 2016). Plusieurs types d'informations contextuelles liées au corps de l'émetteur peuvent entrer en action dans la modulation de l'émotion perçue, telles que la direction du regard (e.g. Adams et al., 2003 ; Sander et al., 2007) et la posture du corps (e.g. Aviezer et al., 2008 ; Meeren et al., 2005). D'autres indices apportés par la scène environnante peuvent également l'influencer (Righart & de Gelder, 2006, 2008a, 2008b), comme les autres visages présents dans la scène (suivant les cultures : Masuda et al., 2008). Par ailleurs, les informations verbales associées à la scène ont également une influence critique sur l'interprétation de l'expression faciale émotionnelle (e.g. Barrett et al., 2007b), par les « labels verbaux » (e.g. Gendron et al., 2012) et les descriptions du contexte de la situation associée au/vécue par le visage expressif (Diéguez-Risco et al., 2013 ; Kim et al., 2004 ; Scwhartz et al., 2013).

Des études en ERPs ont indiqué que l'intégration contextuelle pourrait survenir à différentes étapes du traitement, comme au niveau de la composante cérébrale N170, illustrant le traitement du visage (e.g. Righart & de Gelder, 2006) ou encore de la LPP, *late positive potential*, (e.g. Diéguez-Risco et al., 2013) une composante cérébrale reflétant l'attention facilitée envers les stimuli émotionnels. L'influence observée sur cette composante est caractérisée par une augmentation de son amplitude en réponse à des stimuli agréables ou désagréables en comparaison à des stimuli neutres, et est enregistrable au niveau centro-pariétal du scalp, e.g. Cuthbert et al., 2000).

Par ailleurs, l'intégration des informations visuelles disponibles peut également être influencée par la présence d'autres informations sensorielles, dans un processus d'intégration multisensorielle d'une situation. En effet, bien que le sens visuel soit « dominant » dans la perception de l'être humain adulte, l'influence modulatrice des indices apportés par d'autres modalités sensorielles est manifeste. Elle s'observe par exemple par l'effet des indices auditifs, tels que les voix, notamment selon la prosodie, le ton de la voix (tonalité/hauteur, puissance sonore, timbre) transmettant l'émotion, qui a largement été observé sur la perception des expressions faciales (e.g. [de Gelder & Vroomen, 2000](#) ; [Dolan et al., 2001](#) ; [de Gelder & Bertelson, 2003](#) ; [Pye & Bestelmeier, 2015](#)). L'intégration visage-voix suit une logique situationnelle, puisque dans la plupart des circonstances, nous percevons dans le même temps le visage et sa voix. Cet effet a en particulier pu être observé au niveau cérébral, avec par exemple une amélioration de l'activité amygdalienne (e.g. [Pourtois et al., 2005](#) ; [Dolan et al., 2001](#)) ainsi que de l'activité du gyrus fusiforme lors du traitement d'une expression faciale de peur associée à un son de voix cohérent avec l'émotion, par rapport à l'activité en réponse à la simple stimulation visuelle (e.g. [Dolan et al., 2001](#)). D'autres études ont également révélé une plus forte activité cérébrale en réponse à la stimulation bimodale visage-voix qu'en réponse à l'une des deux modalités seule, dans deux régions impliquées dans l'intégration multisensorielle. Cet effet a été observé au niveau du pSTS, révélé pour la peur en magnétoencéphalographie (MEG) dans une étude de [Hagan et al. \(2009\)](#), ainsi qu'au niveau du gyrus temporal médian, révélé pour la peur et la joie en Tomographie à Emission de Positrons (TEP) dans l'étude de [Pourtois et al. \(2005\)](#). Dans cette dernière étude, des activités spécifiques différenciellement localisées ont également été mises en évidence entre les réponses à la stimulation bimodale à la joie et à la peur, soulignant des substrats neuroanatomiques différents pour l'intégration multisensorielle de la perception des émotions positives et négatives. Ces observations amènent ainsi à suggérer que la perception multisensorielle d'une émotion implique des informations émotionnelles venant à la fois du visage et de la voix, convergeant pour être intégrées dans des régions cérébrales hétéromodales ([Pourtois et al., 2005](#)).

1.2.1.2. Chez le jeune enfant

Les capacités de compréhension et de production du langage se développant progressivement et plus tardivement que les capacités perceptives, il est probable que l'effet des informations verbales, de description du contexte, n'aient pas un effet prégnant à un stade de développement très précoce. En effet, bien que le nouveau-né présente une préférence pour la voix de sa mère et semble capable de discriminer sa langue maternelle d'une autre langue, grâce aux propriétés de rythme et de prosodie de la langue (e.g. [DeCasper & Fifer, 1980](#) et [Moon et al., 1993](#), respectivement), il n'acquiert que très progressivement les capacités de compréhension et de production langagière. Dès l'âge de 1 mois, le très jeune enfant présente la capacité de discriminer des phonèmes proches ([Eimas et al., 1971](#)) et

différentes voyelles (Bertoncini et al., 1987). Pourtant, ce n'est en moyenne qu'aux alentours de 9 mois qu'il est capable de comprendre un certain nombre de mots, puis une liste de plusieurs dizaines dès 13 mois (e.g. Benedict, 1979). Les prémices de la production langagière se font quant à eux avec l'étape du babillage qui débute entre 4-5 mois. Durant celle-ci, les jeunes enfants produisent et répètent des syllabes seules, mais possiblement pas initialement avec une visée communicative (le font seuls comme avec leur entourage) qui n'apparaît qu'aux alentours de 8-9 mois, avec des sons de leur langue natale (de Boysson-Bardies, 1996). Les premiers mots ne sont en moyenne produits que vers 12 mois, d'abord avec l'occurrence d'un seul mot pour communiquer différents éléments, pour atteindre un panel de plusieurs dizaines de mots autour de 18 mois (e.g. Benedict, 1979).

En revanche, comme observé chez l'adulte, le phénomène d'influence d'autres informations sensorielles sur la perception visuelle a été révélé à un stade de développement précoce auquel l'influence multisensorielle pourrait avoir une importance tout à fait particulière. En effet, comme détaillé dans la partie allouée (point 1.1.3.3), la première année de vie est une période critique dans le développement des capacités de perception des expressions faciales émotionnelles, et la plupart des études conduites sur ce thème se sont basées uniquement sur la modalité visuelle. Les résultats obtenus pour la seule modalité visuelle indiquent qu'une discrimination des émotions basiques ne se ferait pas avant la deuxième moitié de la première année. Pourtant, certains travaux ayant été conduits en présentation bimodale (audio-visuelle et olfacto-visuelle) ont révélé des preuves de discrimination des émotions faciales dès les six premiers mois (Flom & Bahrick, 2007 ; Godard et al., 2016, respectivement), suggérant que, comme chez l'adulte, diverses sources d'informations congruentes transmises sur une situation émotionnelle peuvent être intégrées ensemble. Par ailleurs, le très jeune enfant ayant un système de perception des expressions faciales encore en développement, l'intégration d'informations provenant de plusieurs sources de manière congruente pourrait aider à la perception correcte d'une émotion faciale, en accord avec l'hypothèse de redondance inter-sensorielle (Bahrick et al., 2004). De plus, la vision étant un sens qui est tardivement mature (Braddick & Atkinson, 2011), des informations transmises par des sens fonctionnels précocement pourraient aider le traitement visuel.

Les traitements multisensoriels sont en effet fondamentaux dans le développement des capacités cognitives et sociales, notamment celles impliquées dans la perception des visages et de leurs expressions émotionnelles (e.g. Bahrick & Lickliter, 2000, 2002, 2012 ; Lewkowicz & Lickliter, 1994 ; Bremner et al., 2013). L'importance de l'intégration multisensorielle dans la reconnaissance des visages a initialement été révélée avec l'observation des interactions audition-vision, et plus spécifiquement voix-visage. En particulier, l'étude de Sai (2005) a montré que la préférence que le nouveau-né présentait envers le visage maternel n'était stable que lorsqu'il avait préalablement été exposé au visage de la mère, associé avec sa voix. Cet effet a également été observé avec des femmes

non-familiales à l'enfant (Coulon et al., 2011 ; Guellaï & Streri, 2011). Certaines études ont rapporté que, dès l'âge de 3,5 mois, des enfants mis en présence des indices visuels et auditifs de leur propre mère exprimant de la joie, de la tristesse ou de la colère, regardaient plus le visage émotionnel lorsqu'il était accompagné du son de voix concordant, mais pas si le visage n'était pas celui de leur mère (Kahana-Kalman & Walker-Andrews, 2001 ; Montague & Walker-Andrews, 2002). Ces résultats soulignent l'influence de l'intégration multisensorielle sur la perception visuelle des visages expressifs par le très jeune enfant. Cette observation a par ailleurs été faite chez des jeunes enfants de 5 à 7 mois qui regardaient plus longtemps un visage dynamique émotionnel (observé pour la colère ainsi que la joie) lorsqu'il était accompagné d'un son de voix dont le ton était émotionnellement congruent avec l'émotion du visage, sur des visages non-maternels et non-familiers (Soken & Pick, 1992 ; Walker, 1982 ; Walker-Andrews, 1986). Ces études révèlent que non-seulement les très jeunes enfants utilisent l'intégration multisensorielle, en prenant partie des différents indices sensoriels (ici auditifs et visuels) d'une situation émotionnelle pour la traiter et modifier leur comportement, mais que cet effet est observable très précocement, dès l'âge de 3,5 mois. Il est d'abord valable uniquement dans la condition qui leur est la plus familière et la plus socialement importante dans leur environnement, avant de se généraliser plus tard dans leur développement (5-7 mois). Ainsi, il apparaît que, très tôt dans le développement, le nourrisson est sensible à son environnement et au contexte de l'expérience sociale ou émotionnelle. De plus, l'étude de Flom & Bahrick (2007) a mis en évidence que la discrimination de l'affect émergeait dès l'âge de 4 mois, lorsque le jeune enfant était mis en présence d'un son de voix congruent avec l'émotion du visage présenté de manière concomitante, tandis qu'elle ne se fait qu'à l'âge de 5 et 7 mois si l'enfant n'a l'information émotionnelle que d'une manière unimodale (auditive et visuelle respectivement). Cette étude souligne l'importance de l'intégration multisensorielle dans la perception de l'affect dans une situation émotionnelle, notamment à un stade de développement précoce qui ne permet pas une perception optimale avec une seule modalité sensorielle. En particulier, elle rappelle que les informations visuelles mettent plus de temps que les informations auditives à être suffisantes pour intégrer correctement l'affect présenté.

D'autres informations sensorielles peuvent aider le nourrisson à organiser sa perception des indices émotionnels visuels, comme l'olfaction, qui sera détaillée dans les parties suivantes. Par ailleurs, les informations sensorielles traitées par le très jeune enfant peuvent également influencer son état émotionnel interne, sur ses réactions comportementales, et en particulier au niveau de son activité faciale. Ceci est observé avec des indices sonores (Bradley & Lang, 2000), des informations gustatives (Steiner, 1979 ; Rosenstein & Oster, 1988 ; Steiner et al., 2001) et olfactives (Steiner, 1979 ; Schaal, 1988 ; Soussignan et al., 1997 ; Soussignan & Schaal, 1996 ; Weiland et al., 2010, dont l'importance particulière sera détaillée par la suite). En effet, cette influence est particulièrement prégnante puisque, comme chez l'adulte, la perception du jeune enfant est influencée par son état

interne. La perception des états internes associée avec le comportement d'expression faciale, manifesté en situation de traitement d'une expression faciale émotionnelle, pourraient soutenir et participer au développement de la perception et de la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles rencontrées. L'effet de ces informations sensorielles autres que visuelles (auditives, gustatives, olfactives) est particulièrement important chez le très jeune enfant, notamment du fait que les systèmes sensoriels associés sont, contrairement au système visuel, précocement développés et fonctionnels (e.g. Hepper & Shahidullah, 1994 ; Witt & Reutter, 1996 ; Chuah & Zheng, 1987 et Schaal et al., 1998, respectivement). De plus, le système olfactif présente des particularités dans son organisation qui vont soutenir l'intérêt de l'étudier.

1.2.2. Cas de l'olfaction : précocité fonctionnelle - statut cérébral particulier

1.2.2.1. Organisation et fonctionnement du système olfactif

Une des particularités du système olfactif réside dans la manière dont se fait la perception des odeurs. A l'inverse de la vision, pour laquelle la perception est limitée par ce que permet le spectre de lumière, il existe une infinité d'odeurs potentielles pour le système olfactif. En effet, bien que seules les molécules d'une taille de 200 à 400 mW puissent être traitées, le système olfactif génère de très nombreux gènes récepteurs olfactifs (environ 300 actifs chez l'humain : Glusman et al., 2001) permettant une perception quasi-infinie. Par ailleurs, l'être humain posséderait à maturité environ une dizaine de millions de neurorécepteurs olfactifs (Saladin, 2012). Quoique la plupart des études sur le sujet ont été conduites chez l'animal (notamment rat, souris), il apparait que des phénomènes de neurogénèses surviendraient également dans l'épithélium olfactif humain, y compris à un âge avancé (Hahn et al., 2005), permettant un renouvellement des neurones olfactifs au cours de la vie.

Chez l'humain, le système olfactif comprend un organe sensoriel (l'épithélium olfactif) et des régions cérébrales spécifiques. Le système chimio-récepteur nasal est composé de quatre sous-systèmes : le système olfactif principal, le système trigéminal, le système voméronasal et le système terminal. Le système olfactif principal est composé de l'épithélium olfactif principal situé à la partie apicale de chaque cavité nasale, relié par le nerf olfactif au centre olfactif primaire, au bulbe olfactif principal, puis aux centres cérébraux supérieurs. Prenant origine au nerf trigéminal, le système trigéminal comprend un réseau de terminaisons nerveuses libres distribuées de manière diffuse dans la muqueuse olfactive et respiratoire revêtant les cavités nasales. Le système voméronasal est quant à lui formé d'invaginations symétriques sur chaque côté du septum nasal inférieur (cloison séparant les deux fosses nasales), bordé avec des cellules sensorielles bipolaires envoyant leurs axones vers le bulbe olfactif accessoire. Le système terminal comprend des terminaisons nerveuses libres dans la partie antérieure du septum nasal et dans l'épithélium olfactif principal. Dans les cavités nasales, la muqueuse olfactive, spécialisée dans la détection des odorants, comprend l'épithélium olfactif et la

lamina propria (tissu situé juste en dessous de l'épithélium). La muqueuse est située dans la partie supérieure et postérieure du nez, proche de l'os ethmoïde (lame criblée de trous). Les nerfs olfactifs se rassemblent en faisceaux dans la *lamina propria*, formant les nerfs olfactifs qui traversent l'os ethmoïde pour entrer dans le bulbe olfactif, première région olfactive du système nerveux central, où ils se « défasciculent » et font synapse avec les cellules mitrales du bulbe olfactif (voir *Figure 1.4* ci-après).

Ainsi, le parcours que suit l'information olfactive pour parvenir aux centres cérébraux qui vont l'intégrer et permettre sa perception se fait comme suit. Les molécules odorantes présentes dans l'environnement sont acheminées par la voie ortho-nasale, via un processus d'inspiration automatique (respiration normale) ou forcée (action de renifler), vers les fosses nasales, ou, par la voie rétro-nasale en partant de la voie buccale et passant par l'arrière du palais. Les molécules sont ensuite captées par le mucus tapissant le neuroépithélium olfactif et se retrouvent au contact des cils olfactifs des neurorécepteurs puis se fixent sur des récepteurs membranaires adaptés à leur structure en fonction de leur spécialisation pour ces molécules (déterminée génétiquement). Ces neurorécepteurs sont répartis de manière dispersée au sein de l'épithélium, quelle que soit leur spécialisation. Une fois la fixation faite entre des molécules et leur récepteur, un potentiel d'action est déclenché au niveau du neurone épithélial et se propage le long des axones en faisceaux provenant de ces neurones. Il traverse la lame criblée de l'os éthmoïde pour atteindre les bulbes olfactifs, situés au-dessus des fosses nasales, au niveau desquels plusieurs types de cellules (mitrales, granulaires, péri-glomérulaires, à panache) communiquent entre elles les informations reçues. Les glomérules bulbaires sont atteints en des mêmes points par les axones transmettant la même information (même molécule), formant ainsi une carte épitopique de zones qui vont être sélectivement activées selon chaque type de molécule. Les informations olfactives vont ensuite être transmises via des faisceaux de fibres nerveuses partant des bulbes olfactifs et projetant vers les structures cérébrales du cortex olfactif primaire : le cortex piriforme (système se situant dans le prolongement du bulbe olfactif permettant de réguler son activité grâce à des neurones inhibiteurs projetant vers celui-ci), le cortex entorhinal et les noyaux amygdaliens. Des projections de fibres nerveuses partant des zones de ce cortex olfactif primaire vont ensuite transmettre les informations olfactives vers le cortex olfactif secondaire, constitué du thalamus, de l'hypothalamus, de l'hippocampe, de l'insula antérieure, du gyrus cingulaire et du OFC. La perception olfactive va ainsi être étroitement associée à ces structures impliquées dans les dimensions de vigilance et de faim (hypothalamus), de mémoire/souvenirs (hippocampe), et dans les processus émotionnels (insula et gyrus cingulaire) et décisionnels (OFC).

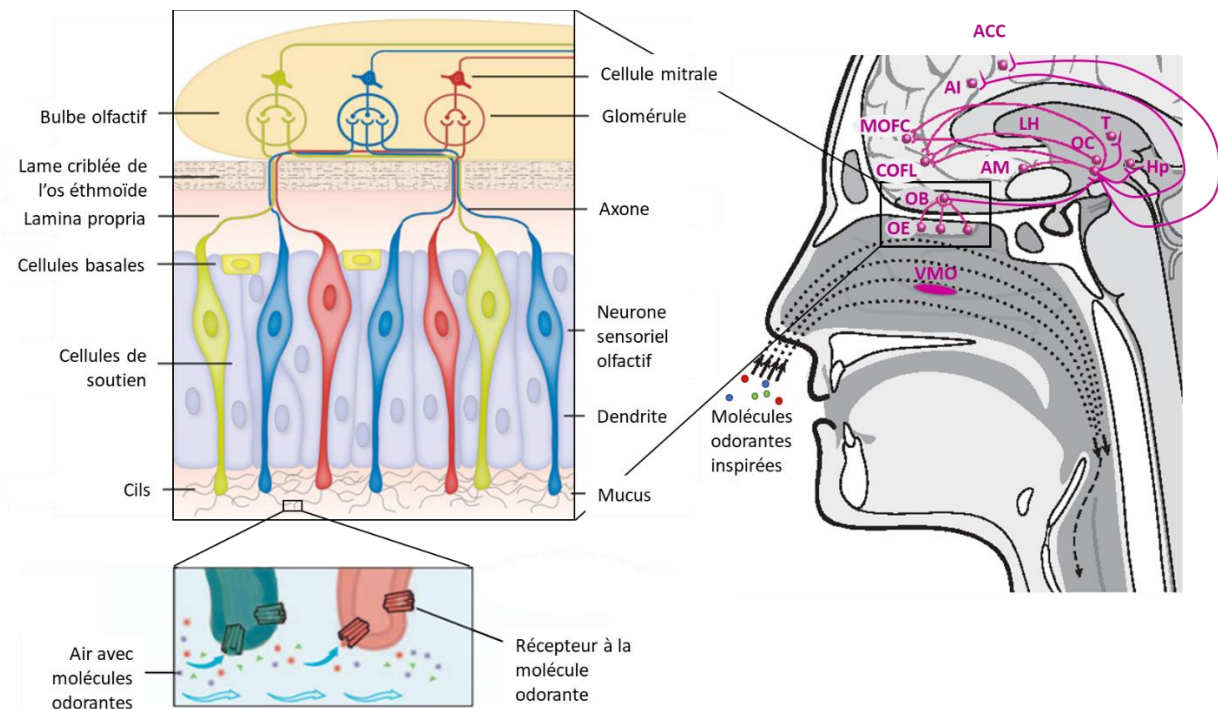


Figure 1.4. Circuit simplifié de la perception (orthonasale) des odeurs au niveau cérébral chez l'humain. Les récepteurs aux odorants sont localisés sur les cils des neurones sensoriels olfactifs (chaque cellule n'en exprime qu'un type), baignant dans le mucus au niveau de l'épithélium olfactif (OE). Une fois la liaison faite entre odorant et récepteur, un signal est transmis au glomérule associé dans le bulbe olfactif (OB). Les terminaisons nerveuses dans le glomérule excitent les cellules mitrales qui transmettent le signal aux régions supérieures du cortex olfactif primaire (OC) avant d'être acheminés vers les régions secondaires telles que l'amygdale (AM), l'hypothalamus (latéral, LH), le thalamus (T), l'hippocampe (Hp), le cortex orbitofrontal (latéral, LOFC et médial, MOFC), le gyrus/cortex cingulaire antérieur (ACC) et l'insula antérieure (AI). Le système comprend également un organe voméronasal (VMO) et un système trigéminal non détaillés ici. Figures reprises et adaptées de : [Trimmer & Mainland \(2017\)](#), [Rinaldi \(2007\)](#) et [Shepherd \(2006\)](#).

1.2.2.2. Statut particulier dans le cerveau émotionnel chez l'adulte

Malgré des considérations précoces de l'odorat chez l'homme depuis la Grèce Antique, ce n'est qu'à partir des années 1970 qu'apparaissent des études sur le rôle de l'odorat dans la vie sociale et les émotions, notamment portées par les travaux des éthologistes Von Frisch, Lorenz et Tinbergen (prix Nobel de médecine, 1973) qui ont révélé son importance dans la communication et les comportements sociaux au sein d'une espèce (observé sur des insectes tels que les abeilles, des oiseaux comme les mouettes et les oies, et des poissons comme l'épinoche).

En effet, le système olfactif présente des particularités anatomiques au niveau cérébral, alimentant la considération de son implication dans les comportements sociaux et émotionnels. Au centre du système cérébral humain, se trouve une structure relais des voies sensorielles et motrices, également impliquée dans les circuits neuronaux des processus attentionnels et émotionnels, le thalamus. Destinataire de voies nerveuses provenant des organes sensoriels, il

reçoit directement les stimuli sensoriels avant de transmettre l'information aux centres cérébraux qui la traiteront (les cortex sensoriels et associatifs) afin de permettre sa perception. Par ailleurs, l'information sensorielle peut transiter par d'autres voies nerveuses vers le système limbique, dont les différentes structures internes, l'hippocampe, le cortex cingulaire, l'amygdale (ou noyaux amygdaliens), le OFC, etc., vont pouvoir traiter et intégrer l'information. C'est ainsi de l'intégration au niveau cortical et limbique que résulte la perception d'informations sensorielles et les réactions associées. La particularité du système olfactif réside dans la transmission des informations sensorielles aux centres cérébraux. En effet, la première intégration cérébrale des informations olfactives ne se fait pas nécessairement par le thalamus, centre relais commun aux autres sens, mais peut directement se faire au niveau de zones du système limbique (amygdale notamment), impliquées dans la perception des émotions. De plus, d'autres zones cérébrales secondaires dans les phases de traitement des informations olfactives, telles que l'insula antérieure et le gyrus cingulaire, sont fortement impliquées dans le traitement de la dimension affective associée à la perception de l'odeur ainsi qu'aux réactions qui s'en suivent. Ainsi, la dimension hédonique (valence) est très prégnante dans la perception d'une odeur. En plus des noyaux amygdaliens, l'hippocampe, une autre région cérébrale secondaire dans le traitement de l'information olfactive, est fortement impliqué dans les processus de mémoire et les connexions qu'il présente avec le système de traitement des informations olfactives, permettant une mémoire olfactive forte et durable, souvent associée à des épisodes particuliers (mémoire épisodique). La dernière zone cérébrale secondaire impliquée dans le traitement des informations olfactives, le OFC, joue un rôle essentiel dans les prises de décisions, notamment en réponse aux émotions ressenties. Ainsi, les ressentis émotionnels pouvant être déclenchés par la perception d'une odeur pourraient également influencer les prises de décisions de la personne qui y est exposée dans une situation donnée. Par ailleurs, il est intéressant de constater qu'une odeur peut être perçue par une partie du système cérébral (activation du système neurovégétatif), sans que la personne qui y est sujette en soit consciente (e.g. [Van Toller et al., 1983](#)).

Parallèlement au système olfactif à proprement parler, le système trigéminal peut également être impliqué dans la perception des informations chimio-sensorielles de l'environnement et a la particularité d'être pourvu de nerfs à la fois sensitifs et moteurs. L'information sensorielle va alors à la fois être transmise à des zones corticales telles que des parties du cortex insulaire (impliqué dans le traitement des informations chimiques, gustatives et olfactives), du cortex somesthésique (impliqué dans l'aspect tactile de la stimulation), mais également du cortex cingulaire qui va être responsable de l'activation de sensations déplaisantes à douloureuses ([Lombion et al., 2009](#)). L'aspect trigéminal d'une odeur (l'aspect piquant, frais, irritant, etc.), dissocié de son aspect odorant, peut être détecté par des personnes anosmiques ([Doty et al., 1978](#)).

Ainsi, par l'organisation anatomo-fonctionnelle du système olfactif, les odeurs de l'environnement peuvent influencer l'être humain dans son état attentionnel, ses réactions émotionnelles, son affect, ses choix, et ce, même de manière inconsciente. Cette influence des odeurs a par exemple été montrée sur l'auto-estimation de l'humeur, avec des études révélant une corrélation positive entre la valence de l'odeur présentée et l'humeur auto-estimée (Ehrlichman & Bastone, 1992a, 1992b). Il a également été démontré un impact émotionnel automatique des odeurs, des études ayant par exemple observé l'effet d'odeurs sur le réflexe palpébral (clignement des paupières), avec une corrélation négative entre la valence de l'odeur et l'amplitude du réflexe musculaire (Ehrlichman et al., 1997).

D'autres travaux ont mis en évidence que les odeurs hédoniques peuvent également avoir des effets au niveau cognitif. En effet, une ambiance olfactive désagréable affecterait de manière négative les performances à des tests psychologiques comme à des tâches professionnelles (Wargocki et al., 1999 ; Rotton, 1983). D'autres travaux ont observé des effets de la valence d'une odeur sur les performances à une tâche cognitive, mais certains sont en contradiction (e.g. Millot et al., 2002 ; Ludvingson & Rottmann, 1989). Indépendamment des variabilités pouvant être expliquées par des différences méthodologique, des travaux ont mis en évidence l'importance de la variable sujet et de son vécu expérientiel des odeurs. Ces travaux ont confirmé l'ancrage à long terme d'une association mnésique entre une odeur et une situation, via l'enregistrement de réponses neurovégétatives reflétant les réactions émotionnelles en réponse à cette odeur ; ces réponses étaient corrélées positivement avec ladite expérience alors que l'odeur était présentée en dehors du contexte d'acquisition (e.g. Robin et al., 1999).

Certaines études menées en situation « réelle » de vie, afin d'évaluer l'effet d'odeurs hédoniques dans l'environnement sur le comportement humain, ont révélé que les odeurs ambiantes agréables vont davantage déclencher les comportements prosociaux que les odeurs neutres (e.g. Baron, 1997 ; Guéguen, 2001 ; à l'exception de Baron, 1980), et que la valence d'une odeur utilisée dans une pièce va influencer le temps passé dans celle-ci (Knasko, 1989 ; Spangenberg et al., 1996 ; Rotton et al., 1978). Outre l'influence des odeurs de l'environnement sur la propension à se montrer prosocial ou à rester plus volontiers ou non dans un endroit, il apparait qu'une exposition chronique à des odeurs hédoniques peut avoir une influence sur l'humeur (e.g. Schiffman et al., 1995 ont mis en évidence une amélioration de l'humeur de femmes par l'action de se parfumer chroniquement avec des odeurs agréables).

Quoique ces observations soient faites largement chez l'adulte, l'influence des odeurs sur l'état cognitif, émotionnel/affectif et les comportements sociaux est également considérée chez le très jeune enfant. L'olfaction est en effet influente très tôt dans le développement, notamment grâce à sa maturité anatomique et fonctionnelle précoce.

1.2.3. Précocité mise en place et fonctionnalité de l'olfaction dans le développement - influence émotionnelle chez le très jeune enfant

1.2.3.1. Développement de l'olfaction

Les systèmes sensoriels humains se développent en suivant un ordre similaire à tous les vertébrés (e.g. [Gottlieb, 1971](#)). Les premiers systèmes à se mettre en place lors de la morphogenèse du fœtus sont les systèmes somesthésique et vestibulaire, suivis par les systèmes chimio-sensoriels au niveau oral et nasal permettant la gustation et l'olfaction (pour revue, voir par exemple [Schaal, 1988](#)), le système auditif et enfin le système visuel. La différenciation structurelle du système olfactif survient dans les 3 premiers mois de la gestation. Le fœtus humain présente un épithélium olfactif cilié bien développé dès 7 à 9 semaines de développement et des cellules neuro-réceptrices olfactives ciliées complètement différenciées à 11 semaines ([Pyatkina, 1982](#)) pour innover le cerveau antérieur avant que le bulbe olfactif ne soit différencié. La structure mature du bulbe olfactif, équivalente à celle retrouvée chez l'adulte, et les couches glomérulaires clairement définies sont présentes à 18.5 semaines ([Humphrey, 1940](#)). Le nerf trigéminal est également bien formé *in utero*, autour de 7.5 semaines ([Gasser & Hendrickx, 1969](#) ; [Hogg, 1941](#)). Les terminaisons trigéminales croissent proches de la surface de la muqueuse entre les semaines 5 et 14 ([Humphrey, 1966](#)) et répondent aux stimulations tactiles intranasales autour de 22 semaines ([Golubeva et al., 1959](#)). L'innervation de la muqueuse nasale est présente à 1 mois et fonctionnelle autour de 10,5 semaines ([Brown, 1974](#) ; [Humphrey, 1966](#) ; [Streeter, 1908](#)). Le tissu nasal soutenant et enserrant les chimiorécepteurs prend forme autour de 6 à 8 semaines de gestation et est observable (à l'échographie) dès 11 à 15 semaines ([Christ & Meiniger, 1983](#) ; [Schaal et al., 1995](#)). Grâce au développement de ces canaux respiratoires précoces, le fluide amniotique peut commencer à circuler. Le fœtus possède également un organe voméronasal développé dès 5 semaines, qui contient des cellules sensorielles similaires aux cellules olfactives (e.g. [Bossy, 1980](#) ; [Humphrey, 1940](#) ; [Pyatkina, 1982](#)), mais qui ne serait pas fonctionnel après la naissance ([Humphrey, 1940](#)), laissant incertain le rôle que cet organe pourrait jouer dans les acquisitions du fœtus ([Doty, 1992](#)).

Ainsi, au second trimestre de gestation, la muqueuse olfactive est bien développée ([Nakashima et al., 1985](#)), le sous-système olfactif principal présente des récepteurs olfactifs ciliés d'apparence « assez matures pour être capables de performance sensorielle » (traduit de [Pyatkina, 1982](#), p.371) et présente un pattern compatible avec la capacité fonctionnelle d'intégration aux centres primaires et supérieurs durant le dernier trimestre de grossesse. La protéine marqueur olfactif, considérée comme étant corrélée à la fonctionnalité neuro-réceptrice ([Gesteland et al., 1982](#)) et à la connectivité avec les cellules mitrales dans le bulbe olfactif principal ([Brunjes & Frazier, 1986](#)), est exprimée au niveau épithélial dès 28 semaine de gestation et au niveau du bulbe olfactif principal autour de 32 à 35 semaines ([Chuah & Zheng, 1987](#)). Par ailleurs, les fœtus inhalant plus de deux fois le volume de liquide

amniotique qu'ils avalent (Duentholter & Pritchard, 1976), les sensations chimiques nasales sont possiblement plus exposées aux stimuli du liquide amniotique que les sensations chimiques orales, suggérant un fort effet de l'expérience chimiosensorielle olfactive *in utero*. Ainsi, le fœtus baigne dans le liquide amniotique et est doté de neurorécepteurs olfactifs fonctionnels avec lesquels le liquide va être en contact dès 7 mois de gestation. Il peut « sentir » les odeurs de cet environnement liquide, qui vont varier notamment en fonction de l'alimentation de la mère, et va ainsi être exposé pendant plusieurs semaines avant sa naissance à un milieu riche en odeurs diverses, unique et propre à chaque fœtus. Par ailleurs, la fonctionnalité du système olfactif et les compétences du nouveau-né ont pu être confirmées par une étude d'imagerie cérébrale (spectroscopie), révélant l'adaptabilité des réponses cérébrales, notamment de l'activité du OFC, très forte en réponse au colostrum dans les premières heures de vie (vital pour les premiers apports nutritifs, entre autres), et diminuant graduellement avec le temps (Bartocci et al., 2000).

1.2.3.2. Influence de l'olfaction dans le développement du très jeune enfant

Plusieurs recherches indiquent des réactions différentes et des préférences spontanées ou « innées » du nouveau-né humain pour des odorants dès la naissance, pouvant suggérer une influence des expériences olfactives (mémorisées) *in utero* (Steiner, 1974, 1977, 1979). En effet de nombreuses études ont par exemple mis en évidence que les nouveau-nés humains sont capables de détecter des composants olfactifs de liquide amniotique (Marlier et al., 1998a, 1998b ; Schaal et al., 1995, répliqué en 1998 ; Varendi et al., 1996, 1998). Les expériences conduites par Schaal et collaborateurs (1998) ont révélé que les nouveau-nés de 3 jours sont attirés par les composants volatils odorants du liquide amniotique, qu'il s'agisse du liquide amniotique maternel (familier) ou non, et ce, que le bébé ait été allaité ou nourri au biberon. Ceci indique d'une part une attirance préférentielle pour cette odeur, et d'autre part que l'enfant est capable de reconnaître les composés communs du liquide amniotique. De plus, relativement à une odeur de liquide amniotique non-familier, les nouveau-nés préfèrent le liquide amniotique familial, indiquant selon toute vraisemblance que cette orientation préférentielle se développe en période prénatale. Les nouveau-nés sont donc capables de reconnaître l'unique information chimio-sensorielle qui leur a été disponible dans l'environnement prénatal de manière sélective. Cette observation soutient l'hypothèse que les chimio-récepteurs fœtaux de nouveau-nés humains (à termes) sont capables de détecter des informations olfactives de l'environnement amniotique, et que le cerveau est capable de les acquérir *in utero*, de les stocker et de les intégrer pour guider des réponses motrices positives du futur nouveau-né (Schaal et al., 1998). Il apparaît ainsi que certaines formes d'apprentissage perceptuel olfactif peuvent intervenir chez les fœtus humains dans leur environnement amniotique. Cette sélectivité dans les réponses néonatales soutient la notion d'une continuité dans le processus sensoriel des stimuli olfactifs avant et après la naissance, indiquant

que les récepteurs périphériques du système olfactif sont à la fois opérationnels dans des conditions amniotiques (aqueuses) et post-amniotiques (aériennes). Par ailleurs, outre l'odeur du liquide amniotique, nombre de recherches indiquent que l'odeur humaine maternelle est discriminée par les nouveau-nés et préférée à l'odeur d'une autre mère (e.g. Macfarlane, 1975 ; Russell, 1976 ; Doucet et al., 2009 ; Cernoch & Porter, 1985). Plusieurs études ont été conduites sur les odeurs de lait maternel et ont révélé que les nourrissons les préfèrent à d'autres odeurs humaines (sueur). Ceci a été observé pour ceux nourris au sein (Porter et al., 1992) mais également chez ceux n'ayant jamais été nourris au lait maternel qui ne pouvaient ainsi pas avoir intégré cette odeur, suggérant l'existence d'une certaine innéité des réponses et des préférences à certaines odeurs « humaines » /alimentaires, soulignant une dimension « vitale » potentielle (Makin & Porter, 1989).

D'autres études se sont intéressées aux préférences olfactives des nouveau-nés pour les odeurs non-humaines, à leur acquisition (pré/post-natale) et à leur potentielle dimension innée. Les études menées sur le sujet s'accordent sur le fait que les préférences olfactives des nouveau-nés peuvent être acquises et orientées en très peu de temps. Ceci a été mis en évidence après la naissance, notamment en contexte de renforcement et d'interaction voire de conditionnement positif (Sullivan et al., 1991), et même avant la naissance, avec l'observation à la naissance qu'une odeur est plus attractive si l'enfant y a été exposé *in utero* (e.g. Schaal et al., 2000). De plus, comme chez l'adulte, il a été observé que l'enfant est influencé au niveau cognitif par la présence d'une odeur associée à une expérience passée (Epple & Herz, 1999, ont montré chez des enfants âgés de 5 ans des moins bonnes performances à une tâche cognitive s'ils sont dans une pièce odorisée avec un parfum qu'ils ont associé à une précédente situation d'échec).

Par ailleurs, certaines études ont porté sur les capacités du nouveau-né à traiter des odeurs non-familiales, en vue de caractériser les potentielles préférences spontanées. Des études s'intéressant aux odeurs considérées comme hédoniques, ont par exemple révélé des modifications du comportement de succion en réponse à certaines odeurs évaluées comme agréables par des adultes (lavande, anis) (Self et al., 1972). Ainsi, s'il est certain que le nouveau-né acquiert des préférences au cours d'expositions anténatales, les préférences spontanées observées pourraient aussi suggérer une certaine prédisposition génétique des chimiorécepteurs pour détecter certains odorants, certaines propriétés olfactives.

Certains travaux se sont penchés de manière privilégiée sur l'étude des réponses préférentielles aux odeurs, du point de vue de la réaction « émotionnelle » et de sa congruence avec la valeur hédonique des odeurs. Des études de Steiner (1977, 1979) ont par exemple révélé que des nouveau-nés présentaient, avant toute expérience alimentaire, des réactions faciales congruentes avec l'hédonicité des odorants présentés (évaluée au préalable par des adultes). Ils présentaient des expressions faciales neutres ou positives en réponse à des odeurs plaisantes (e.g. fruitées ou lactées)

et des expressions négatives ou de rejet en réponse à des odeurs déplaisantes (e.g. de poisson ou de pourri), suggérant l'existence de réponses sélectives « innées » aux odeurs ou catégories d'odeurs (Steiner, 1977, 1979). Ces observations d'expressivité faciale à caractère émotionnel congruent en réponse à la valence d'une odeur ont également été rapportées tout au long de l'enfance, avec des variations selon le contexte social immédiat, suggérant que ces réactions sont des expressions émotionnelles qui pourraient avoir des implications sociales (Soussignan & Schaal, 1996, observé entre 2 et 15 ans). Ainsi, les odeurs, grâce aux informations affectives qu'elles peuvent apporter, sont fortement impliquées dans les réactions émotionnelles et les interactions sociales (pour revue, voir Schaal & Porter, 1991 ; Semin & de Groot, 2013).

1.2.4. L'influence olfactive sur le traitement des visages et leurs expressions émotionnelles : chez l'adulte et chez le très jeune enfant en développement

1.2.4.1. Chez l'adulte

Les odeurs peuvent moduler le traitement d'un visage, son encodage et sa reconnaissance (Steinberg et al., 2012 ; Walla, 2008 ; Walla et al., 2003, 2005), son niveau d'attractivité (Demattè et al., 2007 ; mais non observé dans Lundstrom & Olsson, 2005), s'il est agréable à regarder (Li et al., 2007) mais également le niveau de confiance que l'on peut lui attribuer (Dalton et al., 2013). Un contexte olfactif émotionnellement prégnant peut en particulier influencer la perception du contenu émotionnel des visages en modulant le traitement des informations transmises par la voie visuelle (e.g. Robinson et al., 2013 ; Seigneuric et al., 2010 ; Leppänen & Hietanen, 2003 ; Mujica-Parodi et al., 2009 ; Pause et al., 2004 ; Seubert et al., 2010a, 2010b ; Zernecke et al., 2011 ; Zhou & Chen, 2009).

1.2.4.1.1. Influence des odeurs corporelles de stress sur la perception des expressions faciales

La plupart des études ayant travaillé sur l'influence des odeurs corporelles sur la perception des expressions faciales révèlent que les odeurs de peur, liées au stress ou à l'anxiété, influencent la perception en faveur d'expressions faciales congruentes (e.g. Mujica-Parodi et al., 2009 ; Pause et al., 2004 ; Rubin et al., 2012 ; Zernecke et al., 2011 ; Zhou & Chen, 2009 ; Wudarczyk et al., 2016 ; Kamiloglu et al., 2018). Elles s'accordent en particulier sur leur effet sur la perception de l'expression de peur (non-retrouvé par Rocha et al., 2018 ou Kamiloglu et al., 2018, mais qui relèvent des influences sur les réponses physiologiques). Les études conduites en imagerie vont également en ce sens. Wudarczyk et collaborateurs (2016) ont montré en IRMf une activité différente dans certaines structures cérébrales (cervelet, gyri occipital médian et fusiforme, insula) en réponse à une expression de peur d'intensité croissante en condition d'odeur d'anxiété. Un effet a aussi été observé au niveau de l'hippocampe, associé à l'évaluation de l'intensité de l'expression par les participants. Leurs résultats suggèrent que ces odeurs facilitent le traitement visuel des stimuli sociaux de peur et la mémoire associée.

D'autres travaux ont utilisé l'électroencéphalographie, notamment les ERPs (Rubin et al., 2012 ; Adolph et al., 2013). Adolph et collaborateurs (2013) ont révélé qu'une odeur corporelle, indépendamment de son origine (peur/sport) améliore les amplitudes de la P100/N100 (réponse précoce reflétant l'excitabilité du cortex visuel) et de la N170 en réponse à des visages de peur, et diminue la LPP tardive, les amenant à suggérer que l'odeur corporelle améliorerait l'attention visuelle envers les visages. Rubin et collaborateurs (2012) ont quant à eux rapporté un effet de l'odeur de stress non-spécifique de l'expression sur la LPP précoce (250-400ms après début de stimulus), et un effet plus spécifique sur la LPP tardive (400-600ms) qui était augmentée en réponse aux expressions faciales neutres ou ambiguës. Les résultats de ces études suggèrent ainsi qu'il y aurait au moins deux phases dans la modulation olfactive du traitement visuel des expressions faciales ; un effet global de l'odeur sur toute expression faciale serait suivi d'un effet plus spécifique en fonction du contenu émotionnel de l'expression faciale.

1.2.4.1.2. Influence des odeurs hédoniques sur la perception des expressions faciales

Si les résultats de la littérature concernant l'effet des odeurs corporelles émotionnellement négatives sont relativement unanimes, ceux des études ayant travaillé sur l'influence des odeurs hédoniques sur la perception des expressions faciales émotionnelles divergent davantage. Tout d'abord, toutes ces études n'ont pas considéré les mêmes paramètres : l'attention spatiale (Forscher & Li, 2012), l'agréabilité (Cook et al., 2015, 2017, 2018), le niveau d'éveil (Syrjänen et al., 2017, 2018), la reconnaissance/l'identification (Leppänen & Hietanen, 2003 ; Leleu et al., 2015a, 2015b ; Seubert et al., 2010a ; Syrjänen et al., 2017, 2018). Forscher & Li (2012) ont rapporté que les odeurs aversives (acide hexanoïque, acide valérique) réduisaient le biais attentionnel envers l'émotion de peur exprimée à une faible intensité contrastée avec un visage neutre, soulignant l'effet d'odeurs négatives non-humaines sur le traitement de cette expression. Cook et collaborateurs ont quant à eux montré un effet de l'odeur sur les niveaux d'agréabilité des visages neutres (Cook et al., 2015, 2018) et émotionnels de manière générale (joie et dégoût) (Cook et al., 2017), et une interaction congruente entre odeurs et évaluation des visages. Les visages neutres et joyeux étaient évalués plus plaisants avec une odeur agréable qu'en condition contrôle ou avec une odeur déplaisante, et évalués comme moins plaisants dans la condition olfactive déplaisante qu'en condition contrôle ou plaisante (ce dernier effet a également été observé pour le dégoût). Pourtant, certains auteurs ne trouvent pas d'effet stable des odeurs hédoniques sur l'évaluation des visages expressifs. Par exemple, dans une première étude, Syrjänen et collaborateurs (2017) n'ont trouvé aucun effet de l'odeur, quelle que soit sa valence, sur l'évaluation d'une expression faciale (joie, neutralité et dégoût). En revanche, ils ont observé dans une seconde étude que les visages étaient globalement évalués plus négativement dans la condition d'odeur déplaisante qu'avec une odeur plaisante ou sans odeur et comme plus

excitants/stimulants dans la condition plaisante que sans odeur (retrouvé pour la joie uniquement) (Syrjänen et al., 2018). Ces résultats suggèrent ainsi que la perception des visages, émotionnels comme neutres, peut être influencée par des odeurs hédoniques, d'une manière partiellement congruente. Néanmoins, ceux-ci informant peu sur l'influence des odeurs hédoniques sur la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles, des études ont spécifiquement testé cette influence.

Parmi celles-ci, Leppänen & Hietanen (2003) ont par exemple observé des réponses plus rapides et une meilleure reconnaissance des visages joyeux en présence d'un contexte olfactif agréable (citron, fraise, ou vanille) que dans un contexte olfactif désagréable (pyridine) et également comparativement à un contexte contrôle. Leleu et collaborateurs (2015a) ont également observé une facilitation d'identification des émotions avec l'exposition à des odeurs de valence congruente avec l'émotion du visage. En combinant des visages émotionnels et neutres pour travailler sur un continuum augmentant en expressivité émotionnelle, ils ont en effet mis en évidence que les émotions étaient reconnues avec un pourcentage d'expressivité plus faible lorsqu'elles étaient présentées avec une odeur congruente : la joie avec l'exposition à une odeur plaisante, la colère et le dégoût avec l'exposition à une odeur déplaisante. Tandis que ces résultats sont en accord avec l'hypothèse d'un effet d'amélioration ou de facilitation de la reconnaissance de l'expression émotionnelle présentée avec une odeur de valence congruente, d'autres études ne retrouvent pas cet effet. Alors que Syrjänen et al. (2017) ont observé que l'odeur en général n'affectait pas la vitesse de reconnaissance d'une émotion, Seubert et collaborateurs (2010b) rapportent un effet global de l'odeur dépendant de l'expression et non de la valence de l'odeur. Ils observent une reconnaissance moins bonne et plus lente de la joie après une présentation d'odeur agréable (vanille) comme désagréable (sulfure d'hydrogène), et l'effet opposé pour l'expression de dégoût. Ainsi, si la majorité de ces résultats semble indiquer que les odeurs hédoniques peuvent influencer la perception des expressions faciales, avec un possible effet de congruence de valence des stimuli, les effets ne sont pas clairs.

1.2.4.1.3. Influence des odeurs hédoniques sur la réponse cérébrale aux expressions faciales

En vue d'évaluer l'influence des odeurs hédoniques sur le traitement des expressions faciales et d'observer les corrélats cérébraux pour éclairer les observations comportementales, plusieurs études ont été conduites en imagerie (Seubert et al., 2010a ; IRMf) ou en EEG (Forscher & Li, 2012 ; Leleu et al., 2015b ; Cook et al., 2015, 2017, 2018 ; Syrjänen et al., 2018). Avec une étude en IRMf, Seubert et collaborateurs (2010a) ont montré que les odeurs influencent la manière dont les expressions faciales sont traitées au niveau cérébral, avec des effets globaux sur les activations du cortex olfactif primaire, de l'insula antérieure et du gyrus temporal supérieur. Ils ont par ailleurs observé des variations d'activités cérébrales selon l'expression faciale et la valence de l'odeur. En particulier, ils ont montré pour les visages de dégoût, une hypo-activation dans les gyri fusiforme, frontal médian,

et cingulaire médian, ainsi que sur l'insula antérieure mais seulement dans le contexte d'odeur aversive. L'IRMf ne permettant pas de considérer les interactions dynamiques entre olfaction et vision dans la modulation des réponses cérébrales aux expressions faciales, plusieurs études en EEG ont été conduites.

Forscher & Li (2012) ont rapporté que la réduction du biais d'attention spatiale aux expressions faciales de peur de basse intensité en contexte d'odeurs aversives qu'ils observaient (détail ci-avant) était accompagnée par une amplitude réduite de la P100 pour les visages de peur (et de la N170 indépendamment de l'expression). Cette observation appuie l'hypothèse d'une influence des odeurs sur le traitement visuel précoce des visages émotionnels (Forscher & Li, 2012). Cook et collaborateurs (2015), qui ont montré un effet congruent de l'odeur sur l'évaluation de l'agréabilité des visages neutres (détaillé précédemment), ont observé plusieurs effets tardifs de l'odeur sur la réponse cérébrale aux visages neutres, en différents sites sur le scalp. Ils ont observé une amplitude plus forte au niveau pariétal droit (>600ms, négative) après la présentation d'une odeur plaisante en comparaison aux conditions contrôles sans odeur et aux odeurs déplaisantes, et au niveau fronto-temporal gauche (>900ms, positive) dans la condition olfactive agréable comparativement à la désagréable, et inversement à droite. Ils n'ont néanmoins pas observé de corrélations entre l'amplitude des réponses et l'évaluation des visages (Cook et al., 2015, effet à nouveau observé dans Cook et al., 2018). En 2017, ils ont montré que, en plus d'un effet global congruent de la valence du contexte olfactif sur l'évaluation des visages émotionnels (détaillé dans le paragraphe précédent), un effet précoce de l'odeur sur les réponses cérébrales aux visages, indépendamment de l'émotion, est observé. Celui-ci se manifeste au niveau frontal sur la période de temps de la N170, avec un effet de diminution de la négativité de cette composante en présence d'une odeur, passant positive en présence d'une odeur désagréable. De plus, ils ont révélé des interactions plus tardives entre valence de l'odeur et valence du visage. Une première dans le temps révélait que la plus forte réponse négative observée au niveau frontal droit pour les visages joyeux, en comparaison avec les visages de dégoût en condition contrôle, s'inversait dans la condition odeur déplaisante (>250 ms). Une seconde révélait que le plus fort potentiel positif observé au niveau fronto-pariétal gauche pour les visages de dégoût, par rapport aux visages de joie dans la condition contrôle, s'inversait dans la condition odeur désagréable (352 ms) (Cook et al., 2017). Syrjänen et collaborateurs (2018), qui ont observé un effet de l'odeur partiellement congruent sur les visages émotionnels et sur ceux de joie en particulier (voir détail précédemment), ont observé un effet d'interaction seulement sur la N170, uniquement pour les visages de dégoût, avec une amplitude plus négative dans la condition d'odeur agréable que dans la désagréable. Leleu et collaborateurs (2015b) ont aussi montré que les contextes olfactifs influençaient les réponses cérébrales aux expressions faciales, en deux phases (comme suggéré par les études conduites sur les odeurs de stress : Rubin et al., 2012 ; Adolph et al., 2013). Une augmentation précoce

de la réponse globale aux visages émotionnels (160ms, fenêtre de la N170), due à la présence de toute odeur, était observée au niveau des électrodes centrales, centro-pariétales et latérales gauches (variant selon la valence du contexte olfactif). Celle-ci était suivie par une phase plus tardive d'amplification de la réponse différentielle aux expressions (200ms), notamment entre la neutralité et les expressions de joie et dégoût, observée au niveau occipital et uniquement en contexte aversif (Leleu et al., 2015b).

1.2.4.1.4. Vers une poursuite de l'investigation des effets d'odeurs hédoniques sur les réponses cérébrales aux expressions

Ainsi, ces études indiquent que les effets d'odeurs hédoniques sur la réponse cérébrale aux visages peuvent être pluriels. Un effet d'amorçage précoce des odeurs sur la réponse aux visages expressifs est majoritairement observé. Celui-ci serait global, mais pourrait légèrement varier selon la valence de l'odeur (Seubert et al., 2010a ; Forscher & Li, 2012 ; Cook et al., 2017, 2018 ; Syrjänen et al., 2018 ; Leleu et al., 2015b) ainsi qu'en fonction du contenu émotionnel du visage (Cook et al., 2017 ; Forscher & Li, 2012, non retrouvé dans Leleu et al., 2015b ; Syrjänen et al., 2018). D'autres effets, plus tardifs, seraient spécifiques de l'émotion et de la valence de l'odeur et ont été observés en des localisations très variées du scalp : au niveau central, centro-pariétal et latéral gauche (Leleu et al., 2015b), frontal (Cook et al., 2017), occipital (Forscher & Li, 2012) et temporal droit (Syrjänen et al., 2018). Ces observations ont été faites sur des fenêtres temporelles d'interactions allant de 200-250ms (Leleu et al., 2015b ; Cook et al., 2017), à 900ms (Cook et al., 2015) (pour les plus pertinentes rapportées). La revue de cette littérature révèle que les effets des odeurs sur la perception et le traitement des expressions faciales émotionnelles pleinement exprimées, non-ambiguës, ne sont pas retrouvés dans toutes les études, ni toujours cohérents entre les observations comportementales et cérébrales (notamment pour la joie). Néanmoins, la perception et le traitement des expressions de faible intensité (Forscher & Li 2012 ; Leleu et al., 2015a, avec des odeurs hédoniques), ambiguës (Rubin et al., 2012, avec une odeur humaine négative de stress), ou neutres (avec des odeurs hédonique : Syrjänen et al., 2018 et Leleu et al., 2015b, et Rubin et al., 2012, avec une odeur humaine négative de stress), semblent particulièrement sensibles aux effets des odeurs, d'une manière congruente selon leur valence. Les odeurs porteuses d'une valence/émotion affecteraient possiblement de manière plus prégnante le traitement de ces visages de contenu émotionnel ambigu que celui des émotions faciales pleinement exprimées et bien catégorisées. Les odeurs pourraient influencer de manière différente le traitement et la réponse aux expressions faciales selon l'intensité/la clarté du contenu émotionnel et le mode de présentation.

Les fortes variations inter-études pourraient par ailleurs être dues aux différences méthodologiques : visages et odeurs utilisés (type et nombre), conscience ou non de la présence d'une

odeur, présentation avant/pendant la présentation d'images, tâche du sujet impliquant ou non des processus de décision, complexité de la tâche, etc., qui peuvent jouer un large rôle dans les données obtenues. De plus, en ERPs, la réponse enregistrée à ces présentations inclue à la fois les mécanismes de traitement du contenu émotionnel du visage mais aussi tous ceux impliqués dans le traitement du visage et, plus généralement, de n'importe quel stimulus visuel. En outre, la différence de réponse entre deux conditions étant calculée *a posteriori*, elle ne reflète pas directement le processus de discrimination d'une expression par rapport aux autres. Afin d'isoler une réponse de discrimination directe et rapide d'une émotion, il est possible de s'appuyer sur la méthode d'étiquetage fréquentiel en présentation visuelle périodique rapide (FPVS) associée à des enregistrements EEG (comme présenté précédemment dans la partie 1.1.3.2) qui a déjà permis d'isoler ces réponses aux expressions seules (e.g. [Dzhelyova et al., 2017](#) ; [Leleu et al., 2018](#)). En vue d'isoler spécifiquement l'effet d'un contexte olfactif sur la réponse à l'expression émotionnelle, l'influence des odeurs sur la réponse cérébrale aux expressions sera évaluée dans ce travail de thèse en utilisant cette méthode. De plus, plusieurs odorants seront utilisés par valence, afin de limiter l'effet potentiel dû à un odorant plutôt qu'à sa valence.

1.2.4.2. Chez le très jeune enfant

La perception des expressions faciales chez le très jeune enfant, comme chez l'adulte, est sensible à l'environnement multisensoriel, avec une intégration « cross-modale » notamment révélée avec l'influence des informations auditives sur la perception visuelle. Tandis qu'à 5-7 mois, le très jeune enfant présente une discrimination de la plupart des expressions faciales émotionnelles et est capable de les généraliser entre plusieurs exemplaires (e.g. [Kotsoni et al., 2001](#) ; [Nelson & Dolgin, 1985](#) ; [Nelson et al., 1979](#)), il développerait plus précocement la capacité d'intégrer les informations émotionnelles audio-visuelles couplées (observé entre 3 et 7 mois : [Kahana-Kalman & Walker-Andrews, 2001](#) ; [Montague & Walker-Andrews, 2002](#) ; [Soken & Pick, 1992](#) ; [Walker, 1982](#) ; [Walker-Andrews, 1986](#)). En particulier, le très jeune enfant ayant été montré sensible à la congruence de la prosodie de la voix associée à un visage émotionnel (montré à 7 mois : [Soken & Pick, 1992](#)), il est suggéré qu'il intègre l'association cohérente entre les informations venant de deux modalités sensorielles différentes.

Le système olfactif présente l'avantage, au même titre que le système auditif, d'être précocement développé *in utero*. Il apporte des informations sur son environnement durant les trois derniers mois de gestation ([Schaal et al., 1995](#)), bien avant que l'enfant ne rencontre un visage et qu'il ait à employer son système visuel pour traiter ce stimulus. Ce dernier système sensoriel se développant plus tardivement (pour revue voir [Braddick & Atkinson, 2011](#)), le traitement visuel pourra être orienté par les informations apportées par les systèmes sensoriels plus matures tels que l'olfaction, influençant ainsi la construction des connaissances visuelles. De plus, les stimuli olfactifs sont des

déclencheurs d'expressions émotionnelles et devraient donc fortement interagir avec le traitement visuel d'une expression faciale émotionnelle à un stade précoce du développement (e.g. [Fernandez & Bahrick, 1994](#) ; [Doucet et al., 2007](#) ; [Suss et al., 2012](#) ; [Durand et al., 2013](#) ; pour revue, voir [Schaal & Durand, 2012](#)).

L'effet du contexte olfactif sur le traitement des visages serait en effet déjà pleinement actif chez l'enfant, comme observé dans l'étude de [Durand et collaborateurs \(2013\)](#) ayant montré une augmentation du temps de regard alloué à un visage en présence de l'odeur de la mère ([Durand et al., 2013](#)). Par ailleurs, une récente étude a isolé une réponse cérébrale à la catégorie visuelle des visages chez le jeune enfant de 4 mois ([de Herring & Rossion, 2015](#)). S'appuyant sur ces deux études, [Leleu et al. \(2019a\)](#) ont conduit une étude en EEG en adoptant une approche d'intégration multisensorielle de l'environnement social du jeune enfant. Pour ce faire, les auteurs ont évalué l'influence d'un contexte olfactif maternel sur la réponse cérébrale à la catégorie visuelle des visages, faisant l'hypothèse d'un traitement différentiel des visages au niveau cérébral, en fonction du contexte olfactif. Ils ont ainsi démontré une augmentation de la réponse cérébrale aux visages chez des jeunes enfants de 4 mois lorsqu'ils étaient mis en présence de l'odeur de leur mère comparativement à une condition sans cette odeur maternelle. Ces résultats confirment une influence multimodale sur les traitements sensoriels précoces et un effet particulier (mélioratif) des informations olfactives sur les capacités du très jeune enfant à traiter les visages en tant que catégorie (possiblement ici du fait de la dimension sociale de l'odeur maternelle, associée au visage).

Une étude de [Coffield et collaborateurs \(2014\)](#), impliquant la dimension émotionnelle des visages, a été menée sur l'influence d'odeurs non-humaines (pin ou talc pour bébé) sur le comportement de jeunes enfants de 6 mois envers une femme exprimant successivement, sur une vidéo, de la joie ou de la tristesse. Ils ont observé que la présence d'une odeur augmentait de manière globale le temps de regard de l'enfant envers le visage expressif, indépendamment du contexte émotionnel, indiquant une augmentation de l'attention, et qu'elle était également associée à une diminution des comportements de détresse observés. Leurs travaux suggèrent ainsi une implication du traitement de l'information olfactive, à la fois dans la régulation attentionnelle et la régulation de l'humeur/l'état affectif, ce qui pourrait avoir des implications dans le développement émotionnel et cognitif ([Coffield et al., 2014](#)).

Ces études soulignent ainsi un effet des odeurs (humaines comme non-humaines) sur le traitement des visages, avec une influence au niveau attentionnel et affectif. Néanmoins, l'étude de [Coffield et collaborateurs](#) ne montre pas d'effet différencié selon le contenu émotionnel du visage. Par ailleurs, les odeurs non-humaines testées n'ayant pas été choisies pour leur valence particulière, la question de l'influence d'un contexte olfactif hédonique sur le traitement de l'expression faciale émotionnelle est posée.

En effet, comme détaillé précédemment dans la partie 1.2.2.2, le système olfactif possède un statut particulier, étant le seul système sensoriel fortement et directement lié aux structures cérébrales impliquées dans le traitement du contenu émotionnel (e.g. l'amygdale : Price et al., 1990). Il semble ainsi probable que, comme chez l'adulte, des odeurs hédoniques puissent avoir une influence sur le traitement du contenu émotionnel d'un visage par le très jeune enfant (voire plus encore que chez l'adulte, le système visuel comme les réseaux de traitement des expressions faciales émotionnelles étant encore à un stade de développement précoce).

Dans cette optique, une étude menée par Godard et collaborateurs (2016) a mis en évidence que, chez les très jeunes enfants de 3 mois, des contextes olfactifs hédoniques modulaient la préférence visuelle envers une expression faciale émotionnelle en accord avec sa valence. En effet, un visage exprimant du dégoût, contrasté avec un visage joyeux présenté à côté de manière concomitante, était plus regardé en contexte olfactif déplaisant (odeur de fromage : acide butyrique) qu'en présence d'une odeur agréable (fraise). De plus, cette diminution de temps de regard alloué au visage de dégoût l'était en faveur du visage joyeux (Godard et al., 2016). Bien que cette étude ait été conduite chez des jeunes enfants de 3, 5 et 7 mois, seuls ceux de 3 mois présentaient ces différences dans leur comportement visuel. Cette absence de différence chez les 5 et 7 mois a été discutée en termes de « shift » dans le traitement des informations entre ces âges. En effet, ces différences étant observées chez les 3 mois, il est raisonnable de penser qu'aux âges plus avancés, les jeunes enfants sont toujours capables de discriminer visuellement ces deux visages expressifs et les deux odorants. L'hypothèse est que cette absence d'effet de l'odeur serait due au fait que ces informations bimodales n'interagissent plus de la même manière à l'âge de 5 et 7 mois qu'à 3 mois. Une possibilité est qu'ils perçoivent et réagissent à la congruence comme à la non-congruence des deux informations et explorent ainsi le même temps les deux visages expressifs, l'un parce qu'il est congruent avec l'information émotionnelle/hédonique transmise par l'odorant, l'autre parce qu'il ne l'est pas. Cependant, ces considérations ne sont que des suppositions et amènent la nécessité de poursuivre les investigations sur l'influence de contextes olfactifs hédoniques sur le traitement des expressions faciales après l'âge de 5 mois.

Des travaux additionnels ont été conduits pour évaluer le comportement exploratoire du regard sur les visages expressifs chez des jeunes enfants de 7 mois, afin d'obtenir des informations sur la manière dont le visage est traité, indépendamment du temps global passé à regarder le visage. Ils ont révélé que l'odeur désagréable d'acide butyrique et l'odeur agréable de fraise influençaient chacune, mais différemment, l'exploration d'un visage neutre comparativement avec un contexte olfactif contrôle. Les résultats de ces travaux tendent à suggérer un effet/pouvoir global d'un contexte olfactif sur le comportement de regard sur les caractéristiques faciales, avec un effet différentiel selon l'odeur ou la valence de l'odeur présentée (Baudouin et al., données non-publiées).

Les résultats apportés par la littérature permettent de confirmer que les très jeunes enfants sont sensibles aux informations olfactives. Celles-ci auraient un effet à la fois sur l'attention globale et sur le comportement émotionnel ; cet effet pourrait prendre part à un processus d'intégration multisensorielle impliqué dans le traitement des informations faciales et des expressions émotionnelles. Les odeurs pourraient ainsi non-seulement avoir un effet global sur les visages, aidant à détecter et traiter cet objet social, mais pourraient plus encore influencer le traitement du contenu émotionnel des visages selon la valence du contexte olfactif.

1.3. PRESENTATION DES HYPOTHESES DE RECHERCHE ET DES ETUDES CONDUITES

En considérant la littérature adulte comme celle du jeune enfant, nous observons que les connaissances sur les réponses cérébrales spécifiques aux expressions faciales sont encore floues chez l'adulte, et que leur étude est complexe chez le très jeune enfant. Les études sur le développement de la perception des expressions faciales émotionnelles chez ce dernier soulignent néanmoins des changements drastiques au cours de la première année, les débuts de catégorisation des expressions faciales basiques se faisant aux alentours de la deuxième moitié de la première année de vie.

Par ailleurs, la littérature traitant de l'influence des odeurs sur la perception des expressions faciales nous amène à faire l'hypothèse que les odeurs hédoniques permettraient au système visuel d'affiner le traitement des expressions faciales émotionnelles, selon la congruence entre ces deux types de stimuli et la difficulté de catégorisation de l'émotion. Autrement dit, leur influence chez l'adulte serait plus forte sur les émotions faciales ambiguës, de faible intensité (Forscher & Li 2012 ; Leleu et al., 2015a), ainsi que sur l'expression neutre (Leleu et al., 2015b ; Syrjänen et al., 2018). En revanche, un contexte olfactif hédonique congruent avec l'expression faciale aiderait le cerveau à traiter les émotions clairement exprimées quand les réseaux impliqués sont encore à un stade de développement précoce, comme chez le très jeune enfant, ou en cas de développement socio-cognitif atypique. L'étude de Godard et al. (2016), suggérant un « shift » dans la manière dont l'enfant intègre les informations en multisensoriel à 5-7 mois, âge auquel le traitement des expressions faciales émotionnelles évolue, nous conduit à considérer l'intérêt d'étudier l'influence des odeurs hédoniques sur la réponse cérébrale aux expressions faciales émotionnelles à cette période de développement.

Ainsi, ces hypothèses nous ont amenés à construire un travail de recherche en plusieurs étapes, avec pour objectif premier d'isoler des réponses cérébrales de discrimination des expressions faciales chez l'adulte et chez le très jeune enfant à différents stades de développement (première moitié de la première année de vie, et début de la seconde moitié). Soutenus par les résultats de la littérature sur l'effet prégnant des informations olfactives au niveau émotionnel, et encouragés par les résultats divergents rapportés de leur influence sur la perception d'expressions faciales, notre second objectif a été de caractériser l'influence des odeurs hédoniques sur ces réponses aux expressions chez l'adulte et au cours du développement précoce.

Les études conduites jusqu'ici en EEG ont majoritairement utilisé les ERPs. Compte tenu des limites de cette technique et de la variabilité des résultats, en particulier chez le très jeune enfant, les études de cette thèse ont été conduites avec la procédure d'étiquetage fréquentiel en présentation visuelle périodique rapide (FPVS) associée à de l'enregistrement EEG. D'autres part, afin de limiter les variations pouvant influencer la perception des expressions faciales, comme la direction du regard (e.g. Conty et al., 2012, observé en ERPs), les études ont été menées avec des visages dont le regard est dirigé vers l'individu regardant l'image. De plus, le genre pouvant également influencer la perception

des émotions faciales (e.g. Bayet et al., 2015a, 2015b), les études menées chez l'adulte ont été conduites avec la présentation de visages des deux genres, afin d'obtenir des résultats représentatifs de la population, tout genre confondu. En revanche, pour les très jeunes enfants, dont les capacités de perception des expressions faciales sont en développement et se construisent majoritairement au contact de visages féminins lors des premiers mois de vie, nous avons adapté les tests afin de ne leur présenter que des visages féminins.

Pour conduire cette recherche, nous avons réalisé une suite de trois études qui sont exposées en chapitres rédigés sous forme d'articles en anglais. La première étude, présentée dans le **Chapitre 2**, avait pour objectif de mettre en évidence si des réponses cérébrales spécifiques de chaque catégorie d'expression faciale émotionnelle pouvaient être isolées chez l'adulte. La seconde étude, présentée dans le **Chapitre 3**, visait à évaluer si la présence d'un contexte olfactif hédonique pouvait influencer cette réponse cérébrale, isolée dans la première étude pour les expressions faciales émotionnelles clairement valencées de joie et de dégoût, et/ou pour l'expression émotionnellement ambiguë de neutralité. Dans le **Chapitre 4**, nous interrogeons avec une troisième étude les capacités de nourrissons de 3,5 et 7 mois à discriminer des expressions faciales afin d'isoler au niveau cérébral et son évolution entre l'âge de 3,5 mois et l'âge clé de 7 mois. Dans le **Chapitre 5**, nous discutons nos résultats et leurs limites et ouvrons notamment sur une quatrième étude en cours qui évalue l'effet d'une odeur agréable sur la réponse cérébrale à la joie chez le nourrisson de 7 mois. Enfin, portés pas nos résultats, nous proposons quelques perspectives de recherches sur le développement atypique de la perception des expressions faciales.

Chapitre 2. RAPID AND AUTOMATIC DISCRIMINATION BETWEEN FACIAL EXPRESSIONS IN THE HUMAN BRAIN

2.1. INTRODUCTION A L'ARTICLE

En dépit des observations de quelques régions cérébrales répondant plus particulièrement à certaines émotions qu'à d'autres, la preuve de patterns d'activation spécifiques pour chaque expression faciale reste floue (e.g. Fusar-Poli et al., 2009 ; Calvo & Nummenmaa, 2016 ; Vuilleumier & Pourtois, 2007). La forte variabilité de résultats inter-études conduites en ERPs pourrait résider dans le fait qu'avec cette approche, les réponses cérébrales reflètent un traitement de toutes les informations visuelles plutôt que les processus spécifiquement dédiés à l'expression faciale émotionnelle. De plus, la réponse « différentielle » entre expressions est limitée à une comparaison *a posteriori* des réponses obtenues séparément, ne reflétant pas directement la discrimination d'une expression par rapport aux autres. Pour y pallier, l'EEG peut être associé avec une présentation visuelle périodique rapide (FPVS) en utilisant un procédé d'étiquetage fréquentiel se basant sur les propriétés du cerveau à se synchroniser avec la périodicité des stimulations rencontrées (Adrian & Matthews, 1934), donnant lieu à des réponses cérébrales de même fréquence (Regan, 1989 ; pour revue, voir Norcia et al., 2015). Le principe est de présenter des images à une vitesse rapide, et d'inclure un changement parmi ces images à une fréquence plus basse ; il y a ainsi deux types de réponses cérébrales, une pour chaque fréquence de stimulation (Braddick et al., 1986 ; Liu-Shuang et al., 2014). La réponse cérébrale à ce changement illustre une discrimination directe. Cette approche a notamment été utilisée pour étudier la catégorisation des visages (e.g. Rossion et al., 2015), de l'identité (Dzhelyova & Rossion, 2014a, 2014b) et des expressions faciales (Dzhelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018). Les études de Dzhelyova et al (2017) et Leleu et al (2018) ont contrasté des visages neutres et des expressions émotionnelles (joie, peur et dégoût, et colère et tristesse respectivement), révélant une réponse cérébrale robuste au bref changement d'expression neutre-émotionnel aux niveaux occipito-temporal et occipito-pariétal droits, avec des spécificités par expression. Cependant, ces réponses contrastant neutre-émotionnel peuvent être déclenchées à la fois par des activités spécifiques et communes à toutes les expressions (e.g. Vytal & Hamann, 2010 ; Said et al., 2010).

L'investigation de réponses différentielles entre toutes les expressions, en imposant une comparaison directe entre elles, semble ainsi nécessaire pour dissocier les réponses spécifiques de chaque expression de la réponse commune à toutes les expressions. Dans le présent article, nous explorons les réponses cérébrales de discrimination des expressions faciales émotionnelles basiques avec cette approche d'étiquetage fréquentiel en FPVS et EEG, en contrastant une expression cible présentée à une fréquence spécifique comparée à toutes les autres expressions présentées de manière aléatoire à la fréquence de base.

BOX 2 : Résumé de l'article : « Rapid and automatic discrimination between facial expressions in the human brain »

- Des réponses automatiques à de brefs changements d'expression, de neutre à une expression émotionnelle, ont été isolées dans le cerveau humain en utilisant une stimulation visuelle périodique rapide (FPVS, *fast periodic visual stimulation*) couplée avec de l'électroencéphalographie (EEG).
- En se basant sur ces observations, nous avons ici isolé des signatures neurales spécifiques pour la catégorisation rapide de chacune des 5 expressions basiques, i.e., lorsqu'elles sont directement discriminées de toutes les autres expressions faciales.
- L'EEG a été enregistré chez 15 participants à qui l'on présentait des images alternant à une fréquence rapide de 6 Hz (i.e., une fixation/visage).
- Dans différentes séquences de stimulation, un visage expressif (de colère, dégoût, joie, peur, ou tristesse) ou neutre intervenait toutes les 5 images (i.e., à $6/5 = 1,2$ Hz), parmi les autres émotions présentées aléatoirement.
- Une analyse dans le domaine fréquentiel a indiqué une réponse cérébrale expression-spécifique robuste (i.e., enregistrée chez chaque participant) et objective (i.e., à la fréquence prédéfinie de 1,2 Hz et ses harmoniques) sur les sites occipito-temporaux, pour chaque émotion et la neutralité. Dans ce contexte d'expressions variables, tandis que les réponses neurales aux différentes expressions (colère, dégoût, joie, tristesse, peur) étaient qualitativement dissimilaires, une signature spécifique plus large pour les visages neutres comparativement aux expressions faciales a été trouvée.
- De manière intéressante, la peur déclenchait aussi une forte réponse contrastée avec les autres expressions faciales, associée avec des signatures neurales spécifiques au niveau des sites occipito-temporaux ventraux.
- Collectivement, ces résultats révèlent que les signatures EEG spécifiques pour différentes expressions faciales peuvent être isolées dans le cerveau humain, pointant vers des substrats neurales partiellement différents. De plus, ils indiquent une réponse neurale forte et hautement sélective à la peur, en accord avec l'importance de cette expression émotionnelle pour la survie biologique.

2.2. ABSTRACT

Automatic responses to brief expression changes from a neutral face have been recently isolated in the human brain using fast periodic visual stimulation (FPVS) coupled with scalp electroencephalography (EEG). Based on these observations, here we isolate specific neural signatures for the rapid categorization of each of 5 basic expressions, i.e., when they are directly discriminated from all other facial expressions. Scalp EEG was recorded in 15 participants presented with pictures alternating at a rapid 6 Hz rate (i.e., one fixation/face, backward- and forward-masked). In different stimulation sequences, an expressive (angry, disgusted, happy, fearful, or sad) or a neutral face arose every 5 pictures (i.e., at $6/5=1.2$ Hz), among pictures of the same individual expressing the other emotions randomly. Frequency-domain analysis indicated a robust (i.e., recorded in every individual participant) and objective (i.e., at the predefined 1.2 Hz frequency and its harmonics) expression-specific brain response over occipito-temporal sites for each emotion and neutrality. In this context of variable expressions, while neural responses to the different expressions (Anger, Disgust, Happiness, Sadness) were dissimilar qualitatively, a much larger specific signature for neutral faces as compared to facial expressions was found. Interestingly, Fear also elicited a strong contrasted response with other facial expressions, associated with a specific neural signature over ventral occipito-temporal sites. Collectively, these findings reveal that specific EEG signatures for different facial expressions can be isolated in the human brain, pointing to partially different neural substrates. In addition, they provide support for a strong and highly selective neural response to fear at the system-level, in line with the importance of this emotional expression for biological survival.

2.3. INTRODUCTION

Quickly recognizing expressive facial cues about internal emotional states of others is a crucial ability in the human species, especially for adapted social interactions. Despite the wide variety of expressions, some of them have been described as universal basic emotions, being recognized by allocating distinct patterns of facial actions to discrete emotion categories (Darwin, 1872; Ekman, 1993; for meta-analyses, see Elfenbein and Ambady, 2002; Sauter and Eisner, 2013). More specifically, according to Ekman's proposal (Ekman, 1992, 1994; Ekman and Friesen, 1971; Ekman et al., 1972), facial expressions are perceived as belonging to qualitatively discrete emotional categories with sharp, clear-cut boundaries between each category (although see Barrett and Wager, 2006; Russell, 1980; Woodworth and Schlosberg, 1954).

At the neural level, isolating a specific signature for each facial expression has been rather challenging. A number of studies have shown that the processing of every facial expression elicits activity in face-selective regions of the inferior occipital gyrus (IOG), lateral fusiform gyrus (LatFG) and posterior superior temporal sulcus (pSTS) (Calder and Young, 2005; Haxby et al., 2000). The latter

region is known to play an important role in processing dynamic changes in expression (Puce et al., 2003; Srinivasan et al., 2016), although significant responses to facial expressions have also been recorded in the LatFG and the ventral face processing system in general (e.g., Kawasaki et al., 2012). Outputs from the pSTS are thought to project to an extended face-processing network, including the amygdala, the insula, and the limbic system, for further analysis of facial expression. At this level, distinct and discrete brain regions are considered to be involved in the processing of the different basic facial emotion categories; namely happiness, anger, disgust, fear, and sadness (e.g., Vytal and Hamann, 2010 for a meta-analysis). However, the specificity of these regions for processing various expressions has been questioned (Barrett and Wager, 2006; Barrett et al., 2007a). In addition, recent studies reported that emotional facial expressions also elicit separable patterns of brain activity in regions responding to all facial expressions, such as the anterior and posterior STS and the amygdala (Harris et al., 2012, 2014; Said et al., 2010; Whalen et al., 2013). In sum, neuroimaging studies have struggled to identify consistent specific patterns of neural activation for each major facial expression category.

With scalp electroencephalography (EEG), a technique that is not only advantageous for its high temporal resolution but also for being able to measure direct brain activity in various populations (e.g., neurotypical adults, children and infants, as well as neurological or psychiatric patients), specific neural signatures for some facial expressions have also been very difficult to isolate when using standard event-related potentials (ERPs) approaches (for reviews, see Calvo and Nummenmaa, 2016; Vuilleumier and Pourtois, 2007). The differential processing of emotional vs. neutral faces is thought to primarily occur around 150–300 ms post-stimulus onset over occipito-temporal and occipito-parietal sites (e.g., Calvo et al., 2013; Leleu et al., 2015; Williams et al., 2006). The categorization of facial expressions in discrete categories is further considered from about 300 ms after stimulus onset, at the level of several late components with distinct topographies across studies (P3b: Luo et al., 2010; late positive potential/LPP: Leppänen et al., 2007b; slow positive waves/SPWs: Calvo and Beltrán, 2013; posterior negativity: Ashley et al., 2004). Conclusions about brain facial expressions categorization remain fragile however, and no solid and systematic pattern has been reliably found for each emotion category (for discussions, see Calvo and Nummenmaa, 2016; Dzhelyova et al., 2017). This is not surprising since ERPs are generally obtained by contrasting the sudden onset of a facial expression stimulus to a uniform visual field (i.e., background). The recorded brain response thus largely reflects the general visual processing of the stimulus (including specific responses to faces or to all expressive faces), making it difficult to isolate subtle differential neurophysiological activities across expressions.

To tackle this issue, recent studies have used Fast Periodic Visual Stimulation (FPVS) associated with EEG recordings to show robust neural responses to brief expression changes directly contrasted with neutral faces (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018). The FPVS-EEG approach relies on the

brain's property to synchronize its activity with stimuli displayed periodically (Adrian and Matthews, 1934), eliciting EEG responses at the same frequency (Regan, 1989; Norcia et al., 2015 for review). FPVS-EEG has high objectivity because responses are measured at a predetermined frequency of stimulation. This response can have a high signal-to-noise ratio (SNR), even within a few minutes of recording. By using a rapid base rate of visual stimulation and introducing a systematic stimulus change at a lower periodic rate, FPVS EEG designs allow dissociating two distinct brain responses elicited at two different frequencies within a single stimulation sequence (Braddick et al., 1986; Liu-Shuang et al., 2014). The first response, tagged at the base frequency, reflects the neural processing of all visual events occurring at each stimulus-onset, a mixture of both low- and higher-level processes. Interestingly, the second response, tagged at the lower frequency, is a direct (i.e., without post-hoc subtraction) marker of the differential neural processes specifically elicited by the specific stimulus change in contrast to the base stimuli. In recent years, this approach has been successfully used to investigate the categorization of face stimuli as faces (against various nonface objects; e.g., Rossion et al., 2015), face individuation (Liu-Shuang et al., 2014, 2016; Dzhelyova and Rossion, 2014a, 2014b), and facial expression processing (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018).

In the studies by Dzhelyova et al. (2017) and Leleu et al. (2018), specific expressions (either, happy, fear, or disgust, with anger and sadness in Leleu et al., 2018) were displayed regularly (at 1.2 or 1.33 Hz) in different sequences with the neutral face of the same individual at the base frequency (6 or 12 Hz), mimicking brief expression changes from neutrality. The face stimuli were displayed either upright or upside-down (Dzhelyova et al., 2017) or with linearly increasing intensities (Leleu et al., 2018). Discrimination of the expressions from the neutral face was indexed by the predefined frequency-tagged brain response to the target expression with: (1) a response to brief changes of facial expression over the right ventral and dorsal occipito-temporal sites, larger for upright than for upside-down faces, and increasing nonlinearly with expression intensity; (2) variable amplitudes and topographies for the different expressions, with larger response for disgust than the other expressions, a more dorsal response for happiness, more restricted responses for fear and sadness, a more bilaterally distributed response to fear, and the lowest response for sadness. In both studies, significant responses were evidenced in every individual participant.

Here, we investigate further whether a brain response specifically indexing the categorization of facial expressions, i.e., their assignment into discrete categories from the differential recruitment of brain structures for each facial emotion, can be isolated using FPVS-EEG. Indeed, when contrasting a given facial expression with neutrality, the evoked response may elicit neural activities that are both specific for that expression and common to several if not all expressions. Some brain areas may respond similarly to all expressions, whereas some may respond to a subset or only to a single expression (e.g., Vytal and Hamann, 2010). Some regions may also respond to all expressions but with

separable brain activity (Said et al., 2010). To dissociate the contributions of specific and common neural activities across expressions, we used a design in which variable facial expressions were randomly displayed at a 6 Hz base stimulation frequency (i.e., 6 stimuli per second, stimulus duration≈167 ms, single fixation limiting eye movements) and directly contrasted to another target expression periodically inserted every 5th stimulus, at a 1.2 Hz specific frequency (Figure 2.1). Hence, the brain response tagged at 6 Hz here reflects both low-level visual processes (e.g., contrast-change) elicited by the rapid stream of stimulation, and higher-level perceptual responses to the rapid change of facial expression. If common neural processes are involved for every facial expression (e.g., neural activities elicited by any facial movement), they are captured by this general visual response to the fast train of facial expressions. In contrast, the brain response tagged at 1.2 Hz is a direct signature of expression categorization, that is, the differential neural activities elicited for one specific expression against all other possible ones. To determine whether the neutral expression is discriminated from all of the other expressions, it was also included at the 1.2 Hz expression-specific frequency. We show that the brain response to each facial expression can be quantified at the specific 1.2 Hz frequency and its harmonics (i.e., integer multiples). The expression-specific response is significant in every individual brain, characterized by different scalp topographies according to the emotion expressed, and is larger for the categorization of neutrality and fear, thus reflecting the particular status of these two facial expressions.

2.4. MATERIALS AND METHODS

2.4.1. Participants

Fifteen participants (10 females, mean age=25.5 ± 4 (SD) years, range 20–33 years) were included in the experiment and received financial compensation. All of them reported normal or corrected-to-normal vision and none reported history of psychiatric or neurological disorders. Participants provided written informed consent prior to the experiment and testing was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki. It is worth noting that we conducted an exploratory study for which effect size was not pre-experimentally defined and adequate sample size difficult to estimate. We further discuss this point in the Limitations section and provide power analysis conducted on the observed effect size.

2.4.2. Stimuli

Images from 6 individual faces (01 F, 02 F, 05 F, 07 F, 09 F, 10 F) were taken from the NimStim database (Tottenham et al., 2009). We selected for each face a neutral expression as well as an expression of anger, disgust, fear, happiness and sadness (Figure 2.1). Surprise was not used due to its ambiguity in terms of emotional valence (Kim et al., 2004), and the lack of evidence for categorical

boundaries between surprise and other expressions (Etcoff and Magee, 1992). Stimuli were cropped in a medallion-shape window to remove information from the background and hairstyle and presented on a mid-level gray color background (128/255 in grayscale). Images were set to a size of 6×4.8 cm (6×4.8° of visual angle at a viewing distance of 57 cm) and equated for mean luminance.

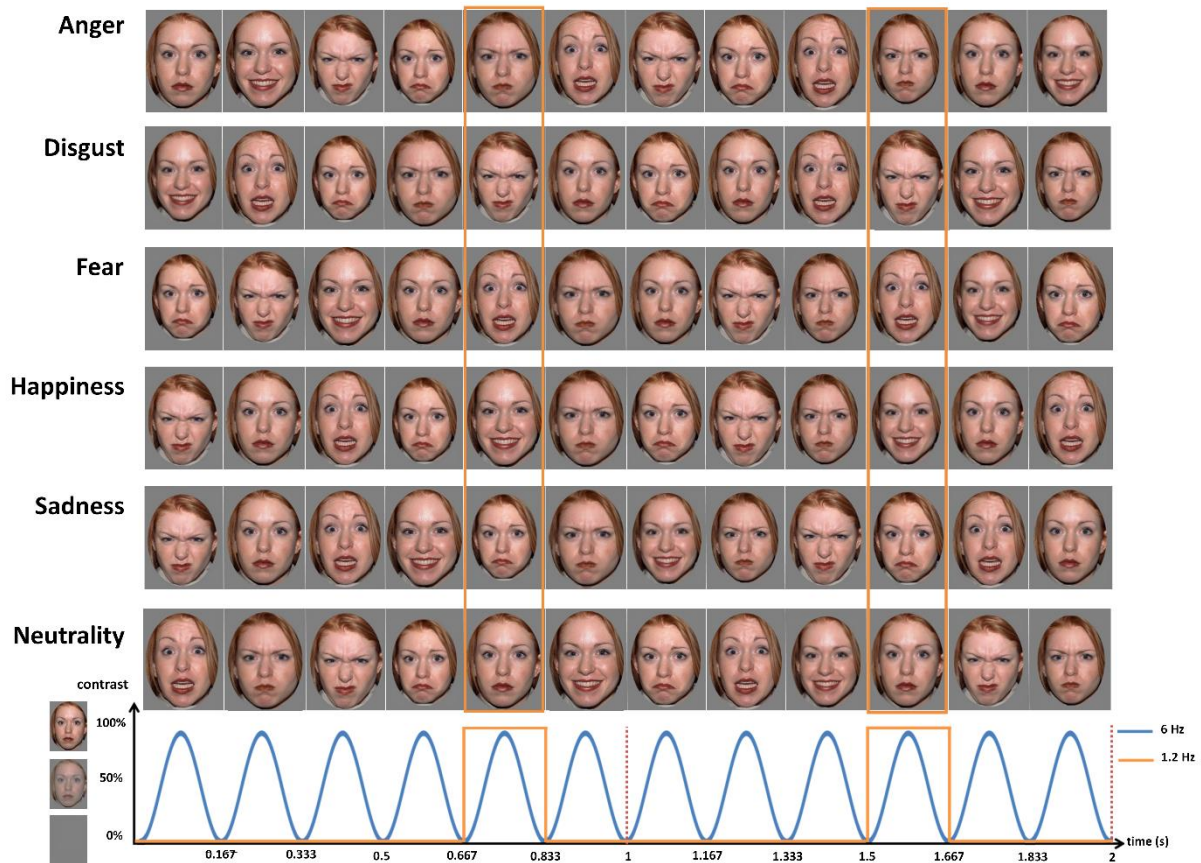


Figure 2.1. Stimuli and experimental design. Example of one individual female face with a neutral expression or expressing 5 basic emotions (anger, disgust, fear, happiness and sadness). Faces were presented through sinusoidal contrast variation and 10 % randomized size variation with all emotions randomly displayed at a 6 Hz base rate (1 cycle \approx 167ms) except for one which was periodically inserted at a lower rate of 1.2 Hz (every 5th cycle \approx 833ms between each expression). This design thus isolates the specific response to a given emotion at the 1.2 Hz frequency regardless of expression-changes occurring at the 6 Hz frequency.

2.4.3. Procedure

The procedure was similar to the experiments of Dzhelyova et al. (2017) and Leleu et al. (2018). Fast periodic visual stimulation (FPVS) was used with a base rate stimulation of 6 Hz (i.e. 6 images/s), and an expression-specific rate of 1.2 Hz (same emotion every 5 pictures, see below). Using a 24-inch LED monitor with a 60 Hz refresh rate and a resolution of 1920×1080 pixels, stimuli were displayed on a mid-level gray background (128/255 in grayscale) through sinusoidal contrast modulation (0–100%) at the base frequency (6 Hz) with custom Java software (SinStim). At this rapid rate, each stimulus is presented for about 167 ms and reaches full contrast approximately 83 ms after onset (half a cycle).

This rapid mode of stimulation implies that perception occurs at a glance. To avoid low-level repetition effects, the size of the images was randomly varied between 95% and 105% (i.e., $5.7 \times 4.56^\circ$ and $6.3 \times 5.04^\circ$ of visual angle respectively) at every stimulation cycle. Sequences presenting one individual face and testing the perception of one specific emotional expression were organized so that one of the emotional expressions is periodically inserted at the expression-specific rate (i.e., $6/5=1.2$ Hz, ≈ 833 ms between two target expressive faces) among the other expressions randomly displayed at the base frequency (*Figure 2.1*). As a result, two brain responses reflecting two distinct processes elicited within a single stimulation sequence are projected to different frequencies in the EEG spectrum. EEG amplitude recorded at the 6 Hz base frequency and its harmonics (i.e., integer multiples of 6 Hz: 12 Hz, 18 Hz, etc.) reflects a general visual response to the rapid stream of face stimuli changing in contrast, size and expression. In contrast, the neural activity elicited at 1.2 Hz and harmonics is a direct marker of the automatic categorization of a specific facial expression with no contamination from other processes elicited by any change of facial expression. To determine whether the neutral expression is automatically categorized when directly contrasted against all the other expressions, it was also included at the expression-specific frequency. Hence, the design evaluated the specific response to the five emotional expressions (anger, disgust, fear, happiness and sadness) plus neutrality, for a total of 6 conditions. One advantage of this design is that it directly contrasts every expression category within a single stimulation sequence and thus isolates specific neural responses to one emotional expression against the others.

After EEG-cap placement, participants were seated in a light- and sound-isolated cabin and their head was held on a chinrest at 57 cm from the screen. Each participant was stimulated with 36 sequences: 6 conditions \times 6 individual faces. For each sequence, the stimulation lasted 35 s on average with a random pre-stimulation interval of 0.5–1 s presenting a blank screen, followed by a gradual fade-in of increasing contrast modulation depth (2.5s), and then by the stimulation (30s). A gradual fade-out lasted 1s afterward followed by a random blank poststimulation interval (0.5–1s). The 36 sequences were divided in 6 blocks of 6 sequences, each block presenting one sequence per condition and alternating individual faces. The presentation orders of blocks and sequences within blocks were randomized across participants. The presentation order of the 5 irrelevant expressions at the base frequency followed cycles of the 5 expressions (e.g., anger, disgust, fear, sadness and neutrality when happiness was presented at the expression-specific frequency; *Figure 2.1*) whose order was randomized at each cycle. During each sequence, participants were instructed to look at a circle that was always present on the screen and located just below the eyes when the face stimuli were displayed. They had to press the space bar with both index fingers as fast as possible each time the circle changed to a square. These shape-changes briefly (200 ms) intervened 5 random times with a minimum 2 s interval between each change. This orthogonal task was used to ensure that participants

were attentive. When asked at the end of the experiment, all participants reported having noticed expressive faces during the stimulation, but none detected their periodicity.

2.4.4. EEG acquisition

Electroencephalographic (EEG) activity was continuously recorded from a BioSemi Active-Two amplifier system (BioSemi, The Netherlands) with 64 Ag/AgCl electrodes located according to the 10-10 classification system. During recording, the Common Mode Sense (CMS) active electrode was used as reference and the Driven Right Leg (DRL) passive electrode was used as ground. Electrode offset was reduced between $\pm 15 \mu\text{V}$ for each channel and EEG was digitalized at a 1024 Hz sampling rate.

2.4.5. EEG preprocessing

EEG processing was conducted using Letswave 5 (<http://nocions.webnode.com/letswave>), running on Matlab 2012 (Mathworks, USA), and largely followed analyses steps described in previous studies (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018). The continuously recorded data were first bandpass filtered at 0.1–100 Hz (butterworth filter, 4th order) and then downsampled to 256 Hz to reduce file size and processing time. They were cropped into 35s-segments for each sequence (1s before the fade-in and 0.5s after the fade-out). An Independent Component Analysis (ICA) was computed (e.g., Makeig et al., 1996) and components corresponding to eye blinks (recorded over Fp electrodes) and artifacts recorded over frontal and temporal electrodes were removed. Remaining noisy or artifact-ridden electrodes (i.e., with amplitude exceeding $\pm 100 \mu\text{V}$) were rebuilt using linear interpolation from the four nearest channels (mean number across participants: 0.4 channels, range: 0–2). All EEG epochs were finally re-referenced to a common average reference.

2.4.6. EEG frequency-domain analysis

Preprocessed data segments were cropped down into 30-sec epochs beginning just after the fade-in and corresponding exactly to thirty-six 1.2 Hz cycles (for a total of 7680 time bins). The 6 segments corresponding to the 6 sequences for a specific emotion (i.e., 6 individual faces) were then averaged in the time domain for all participants to reduce EEG activity non-phase-locked to the stimuli. The resulting 6 averaged segments (i.e., all conditions) were finally transformed with fast Fourier transform (FFT) and amplitude spectra were extracted for all channels with a high frequency resolution of $1/30=0.033$ Hz. Individual FFT data were grand-averaged across participants for group analysis.

To determine the significant harmonics for both general visual (i.e., elicited by the rapid 6 Hz base stimulation frequency) and expression-specific (i.e., elicited by the 1.2 Hz periodic presentation of a given facial expression) responses, FFT grand-averaged data were pooled across electrodes and conditions and Z-scores were calculated at each frequency bin by subtracting the mean surrounding

noise amplitude (i.e., estimated from the 20 surrounding frequency bins excluding the 2 immediately neighboring and the 2 most extreme values, e.g. [Dzhelyova et al., 2017](#); [Leleu et al., 2018](#)) and dividing by its standard deviation. Harmonics were considered significant until Z-scores were no longer above 1.64 ($p < .05$, one-tailed, signal > noise) for two consecutive harmonics. For the general visual response, significant harmonics were found until the 8th harmonic (i.e., 48 Hz, harmonics were not considered after the 50 Hz response elicited by AC power). For the expression-specific response, significant harmonics were found until the 7th harmonic (i.e., 8.4 Hz).

Z-scores were then used as a data-driven whole-scalp approach to determine different regions-of-interest (ROIs) to include in statistical analyses, separately for each brain response. FFT data were first grand-averaged across conditions and significant harmonics for each response were summed for each electrode (for the expression-specific response, the 5th harmonic corresponding to the base frequency (i.e., 6 Hz) was excluded). Summed harmonics were used to quantify the overall responses in single values ([Retter and Rossion, 2016](#)). Topographical differences were then normalized according to the scalp-wide global power of each brain response ([McCarthy and Wood, 1985](#)). Normalization allows identifying the electrodes over which the response is largest irrespective of its global magnitude across the scalp ([Leleu et al., 2018](#)). Z-scores were calculated and the significant electrodes were finally pooled together in three distinct regions of interest (ROIs) considered for further statistical analyses (i.e., different ROIs and analyses for each brain response). For the expression-specific response, ROIs comprised medial occipital (mO: channels Oz, Iz, O1, O2), and lateral (right and left) occipito-temporal (rOT: channels P4, P8, P10, PO4, PO8, IOT: channels P3, P7, P9, PO3, PO7) sites. Note that the left hemispheric channels P3 and PO3 were not significant but included in the IOT ROI to match the significant channels identified in the right hemisphere (i.e., P4 and PO4). For the general visual response, the mO region included 5 channels (Oz, Iz, O1, O2, POz), and each lateral ROI included 3 channels (rOT: PO4, PO8, P8; IOT: PO3, PO7, P7).

Statistical analyses were separately carried on both responses (i.e., expression-specific and general visual). To quantify the overall magnitude of each response in a single value expressed in amplitude (μV), individual FFT amplitude spectra were first baseline corrected by subtracting the mean surrounding noise (see above) and harmonics were summed until the 8th harmonic for the general visual response, and until the 7th harmonic for the expression-specific response excluding the one corresponding to the base frequency (i.e., 6 Hz). Repeated measures ANOVAs (i.e., one for each brain response) were conducted on these summed baseline-corrected amplitudes (BCA) with Expression (anger, disgust, fear, happiness, sadness and neutrality) and ROI (mO, IOT, rOT) as within-subject factors. Mauchly's test for sphericity violation was performed and Greenhouse-Geisser correction for degrees of freedom was applied whenever sphericity was violated. For significant effects, post-hoc comparisons were conducted using Tukey's HSD test. For visualization of both brain responses, signal-

to-noise ratios (SNR) were calculated as summed uncorrected amplitudes divided by mean surrounding noise.

2.4.7. Scalp topography analysis

To assess whether the different facial expressions were associated with specific topographical patterns, we determined which electrodes across the whole scalp presented a significant expression-specific response on the grand-averaged uncorrected amplitudes summed across significant harmonics. Topographical differences were first normalized (McCarthy and Wood, 1985) to equalize the scalp-wide global magnitude of the response across emotions, and Z-scores were then calculated for each electrode. A repeated-measures ANOVA was also conducted on normalized summed BCA with Expression (anger, disgust, fear, happiness, sadness and neutrality) and Electrode (64 channels) as within-subject factors to determine whether the different emotions elicit distinguishable topographical patterns when amplitude is equalized across them (Dzhelyova et al., 2017). We focused on the interaction between Expression and Electrode that would indicate different topographical distributions between facial expressions.

2.4.8. Individual data analysis

To assess the significance of the expression-specific response at an individual level, we also calculated Z-scores (see section 2.4.6) in every participant for summed uncorrected amplitudes over the electrodes belonging to the defined ROIs, and then for all the other electrodes.

2.5. RESULTS

2.5.1. Expression-specific response

Since only one specific facial expression periodically appeared at 1.2 Hz (i.e., every 5th stimulus) among all the other expressions randomly displayed at the 6 Hz base rate of stimulation, the brain response recorded at 1.2 Hz and its harmonics directly reflects single-glance categorization of a specific expression against the others regardless of expression-changes (captured in the general visual response elicited at the 6 Hz base rate). Visual inspection revealed that an expression-specific response was mainly recorded over lateral occipito-temporal and occipito-parietal regions, with larger amplitudes for fear and neutrality (*Figure 2.2*). These two expressions elicited specific responses of high signal-to-noise ratio (SNR around 1.8, i.e. 80% of signal increase) suggesting that they are clearly discriminated when directly contrasted with all the other expressions. While the other facial expressions elicited weaker responses, they were nonetheless all visible on the EEG spectra (SNR around 1.4, i.e. 40% of signal increase) except for happiness (but with a significant nevertheless, see Z-scores below).

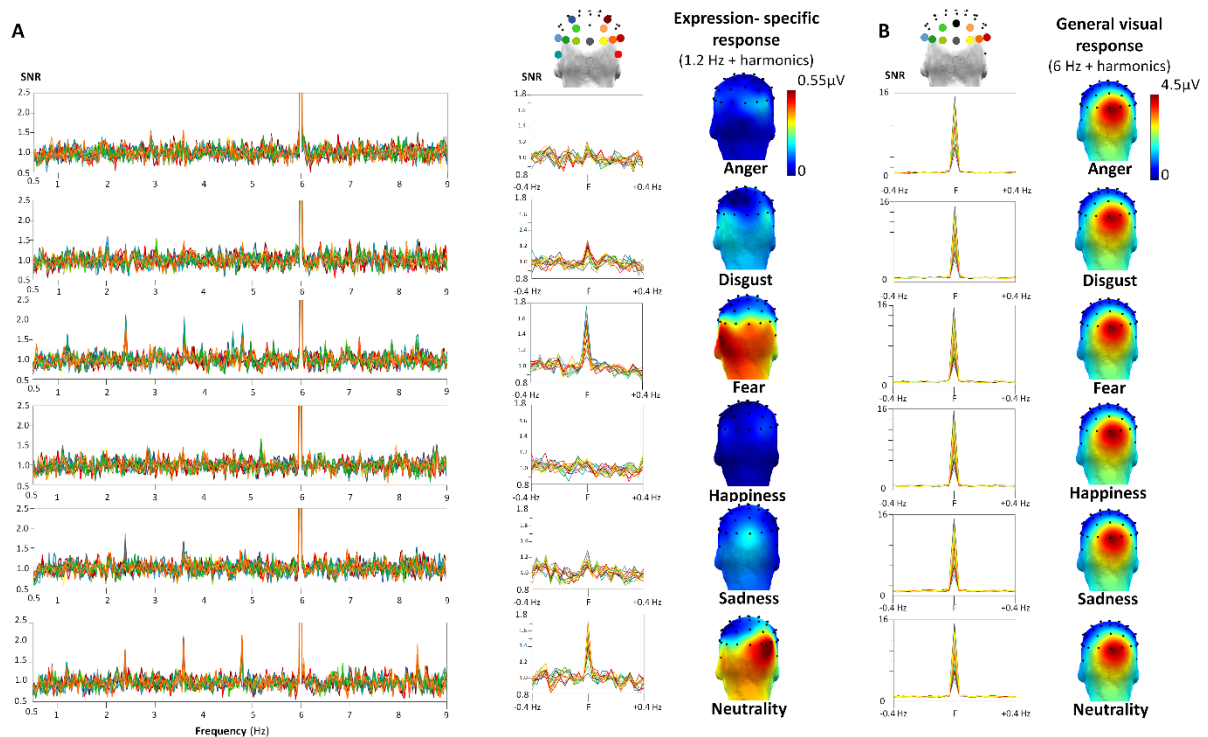


Figure 2.2. Expression-specific and general visual response for each facial expression. **A.** Expression-specific response for each facial expression. Left part: FFT signal-to-noise ratio (SNR) spectra for channels included in the regions-of-interest (ROIs) and for the 6 facial expressions. SNR for the expression-specific response are visible at the 1.2 Hz frequency and its harmonics (i.e., integer multiples, e.g., 2.4 Hz, 3.6 Hz). Middle part: FFT signal-to-noise ratio (SNR) spectra calculated on the sum of significant harmonics of the 1.2 Hz expression-specific rate (F: until the 7th harmonic, i.e. 8.4 Hz, excluding the 6 Hz base frequency) for channels included in the ROIs and for the 6 facial expressions. Note the high SNR for each facial expression except happiness, with large responses for fear and neutrality (SNR ≈ 1.8 , 80 % of signal increase) and weaker but still identifiable responses for the other expressions (SNR ≈ 1.4 , 40 % of signal increase). Right part: 3D-topographical maps (posterior view) of summed baseline-corrected amplitudes (BCA) for the expression-specific response. **B.** General visual response elicited at the base rate. Left part: FFT signal-to-noise ratio (SNR) spectra calculated on the sum of significant harmonics of the 6 Hz base rate (F: until the 8th harmonic, i.e. 48 Hz) for channels included in the regions-of-interest (ROIs) and for the 6 facial expressions. Note that SNR is high and does not differ between the 6 facial expressions (SNR ≈ 7 , 700 % of single increase). Right part: 3D-topographical maps (posterior view) of summed baseline-corrected amplitudes (BCA) for the general visual response.

These observations from visual inspection were confirmed by the statistical analyses with a significant main effect of Expression ($F(2.6, 36.6)=12.35$, $\epsilon=0.52$, $\eta^2p=.477$, $p < .001$), due to a larger expression-specific response for fear (0.36 ± 0.05 (SEM) μV) and neutrality ($0.37 \pm 0.08 \mu\text{V}$) than for the other 4 expressions (anger: $0.09 \pm 0.03 \mu\text{V}$, disgust: $0.14 \pm 0.03 \mu\text{V}$, happiness: $0.06 \pm 0.03 \mu\text{V}$, sadness: $0.12 \pm 0.03 \mu\text{V}$, all $ps < .01$), and no other significant differences. This effect was qualified by an interaction between Expression and ROI ($F(10, 140)=2.48$, $\eta^2p=.15$, $p=.009$) with a larger response over mO ($0.45 \pm 0.11 \mu\text{V}$) than IOT ($0.25 \pm 0.06 \mu\text{V}$) only for neutrality ($p=.001$). However, further inspection of the spatial distribution of the response for each facial expression suggested variable topographies between expressions (*Figure 2.3*).

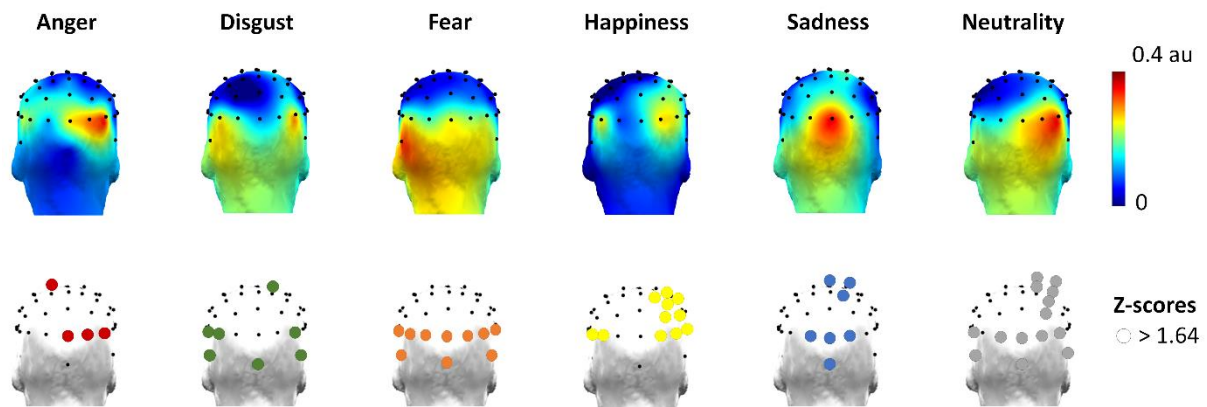


Figure 2.3. Scalp topography of the expression-specific response. Upper part: 3D-topographical maps (posterior view) of normalized summed baseline-corrected amplitudes (BCA) of the expression-specific response for each facial expression. The scaling of the response equalizes global amplitude across expressions and reveals specific topographical patterns for each expression category. Bottom part: posterior electrodes with a significant ($Z > 1.64$, $p < .05$, one-tailed, signal > noise) response. For each expression, at least 4 electrodes were significant, and no electrode significantly responded to all expression categories. Note that neutrality and fear presented numerous significant electrodes. The response to fear was restricted to occipito-temporal channels compared with all other expressions.

To better identify the topographical patterns observed for each facial expression, we eliminated the large amplitude differences between expressions by normalizing the response amplitude across the whole scalp (McCarthy and Wood, 1985; see Dzhelyova et al., 2017). As can be seen in the upper part of *Figure 2.3*, normalized summed baseline-corrected amplitudes (BCA) revealed a variable topography of the expression-specific response across the different expressions. Interestingly, while all facial expressions seem to elicit occipito-parietal activities, and present with a right hemisphere advantage, fear is the only expression showing a more ventral topographical distribution and a left hemisphere advantage. The repeated-measures ANOVA run on normalized summed BCA and including the 64 recording channels revealed a significant interaction between Expression and Electrode ($F(315,4410)=1.51$, $\eta^2p = .10$, $p < .001$), confirming the variable spatial distributions of the expression-specific response across facial expressions when amplitude differences are controlled.

We also calculated Z-scores on normalized uncorrected amplitudes to determine which electrodes presented a significant expression-specific response for each emotion (bottom part of *Figure 2.3*). All facial expressions elicited a significant expression-specific response over at least 4 posterior electrodes. Responses to anger and sadness were centered over medial occipital sites while responses to disgust and happiness were sparser over posterior regions. The categorization of fear and neutrality elicited significant responses encompassing many posterior electrodes but with a greater right hemispheric response only for neutrality. Significant electrodes also confirmed that an

expression-specific response was recorded over occipito-parietal channels for all facial expressions except for fear.

2.5.2. Individual data analysis

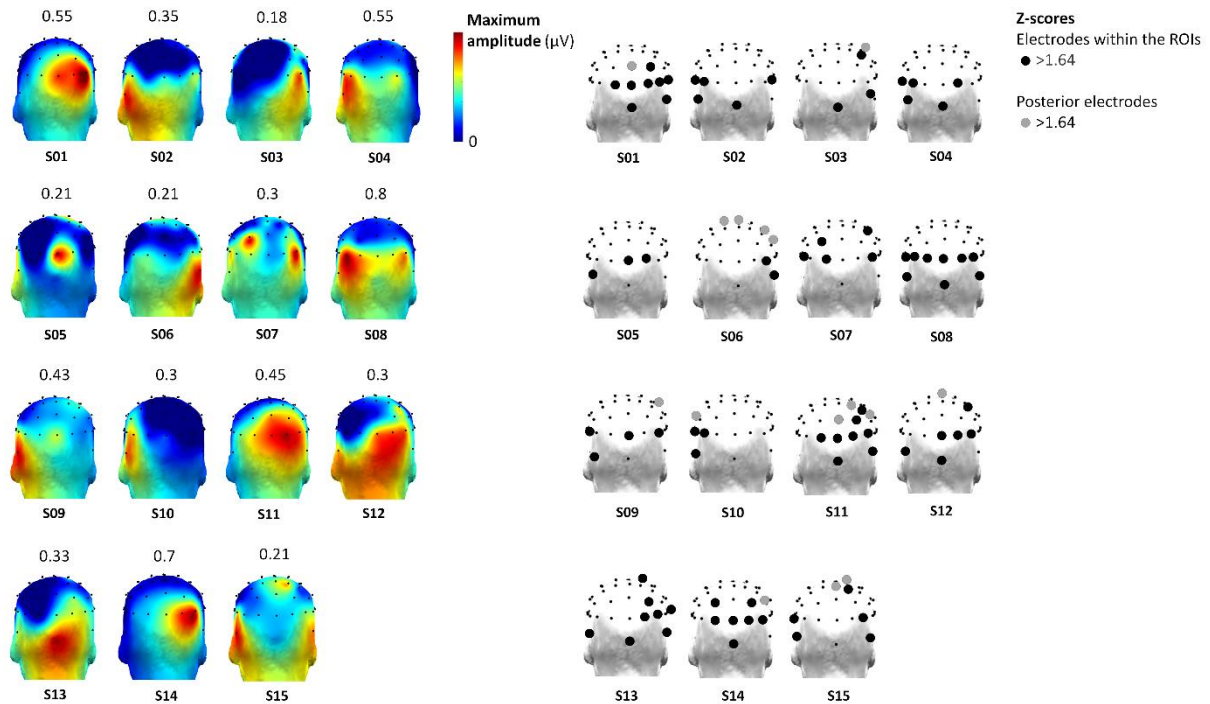


Figure 2.4. Individual data: expression-specific response recorded for each participant. Left part: 3D-topographical maps (posterior view) of the expression-specific response averaged across the 6 facial expressions (amplitude is scaled for each participant and individual maximum amplitudes are indicated above each map). Right part: 3D-topographical maps (posterior view) of the electrodes presenting a significant (i.e., $Z > 1.64$, $p < .05$, one-tailed, signal > noise) expression-specific response averaged across facial expressions for each individual participant. Electrodes in black are those included in the ROIs, those in gray are other posterior electrodes.

Individual data analyses revealed the strength of the expression-specific response and its reliability across participants. When combining all facial expressions, a significant expression-specific response was recorded for every participant over at least 2 out of the 14 electrodes included in the ROIs (*Figure 2.4*). When considering each facial expression separately, a significant expression-specific response was recorded over at least 2 electrodes over the scalp for every participant and for every facial expression. For fear in particular, the response was significant for every participant, with at least 2 out of the 14 electrodes included in the ROIs. The same was observed for neutrality, with at least 1 electrode included in the ROIs, except for one participant who nevertheless displayed a significant response over another posterior electrode (P5). For disgust and happiness, 13 out of the 15 participants displayed a significant response over at least 1 electrode included in the ROIs, the 2 other participants presenting a significant response elsewhere over the scalp. Finally, for anger and sadness,

a significant response was observed over at least 1 electrode included in the ROIs for 12 out of the 15 participants, the 3 other participants displaying a significant response elsewhere over the scalp.

2.5.3. General visual response and behavioral data

The brain response recorded at the base frequency and harmonics reflects the processes elicited by low- and high-level visual cues rapidly changing in the stream of stimulation (e.g., contrast, expression-change). In line with previous studies (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018), we found a clear medial occipital response of high amplitude (*Figure 2.2*). Accordingly, the main effect of ROI ($F(2,28)=21.14$, $\eta^2p=.60$, $p < .001$) confirmed the larger response over mO sites ($3.68 \pm 0.42 \mu\text{V}$) than over the other ROIs ($p < .01$, IOT: $1.56 \pm 0.17 \mu\text{V}$, rOT: $2.38 \pm 0.28 \mu\text{V}$), with 48.3% of the overall signal recorded over mO regions (respectively 20.5% and 31.2% for IOT and rOT), the response at the rOT sites is also larger than over the IOT sites ($p < .05$). Importantly, neither the main effect of Expression ($F < 1$) nor its interaction with ROI ($F(10,140)=1.17$, $\eta^2p=.07$, $p=.35$) were significant, confirming that the facial expression displayed at the expression-specific frequency had no influence on the general visual response, and that the global attentional level that typically modulates such periodic brain activities (e.g., Kim et al., 2007) cannot account for the differences observed for the expression-specific response. In addition, behavioral data for the orthogonal task showed that the mean accuracy for detecting circle-to-square changes was 94.56% ($SD=9.2$), with a mean correct response time of 457 ms ($SD=54$). There were no differences between facial expressions for both accuracy and response times (both $F_s < 1$).

2.6. DISCUSSION

Here, we extend recent FPVS-EEG studies measuring facial expression discrimination (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018) by showing that when directly contrasted against all the other expressions, each facial expression elicits a specific signature over posterior brain areas in the EEG spectrum, thus providing evidence for specific neural processes dedicated to each facial expression. We further showed that rapid discrimination (i.e. at a glance) between facial expressions and assignment of one expression into a specific emotion category are subtended by discriminable activities at the brain level, with variable topographies between expressions. More specifically, fear and neutrality elicit a larger response than anger, disgust, sadness, and happiness, revealing a particular status for these two expressions among all the others. For fear, the response also differs qualitatively, with a more ventral (i.e., occipito-temporal) and left-hemispheric response than for the other expressions.

The main purpose of the study was to determine whether dissociable brain responses can be observed for the assignment of facial expressions into discrete emotional categories. In other words,

our aim was to demonstrate that specific patterns of electrocortical activities can be recorded for each facial expression when neural activities elicited for every facial expression (e.g., a neural process that codes for facial movements in general) are eliminated. We controlled for those general neural responses using a frequency-tagging approach in which an expression-specific response was recorded at 1.2 Hz and harmonics by opposing a facial emotion to all the others, delineating the aspects of the response that are specifically elicited by that given facial expression. Indeed, since facial expressions were rapidly changing at the 6 Hz base rate of stimulation, neural activities reflecting the processing of any change of facial expression were captured by the general visual response recorded at 6 Hz and harmonics. To our knowledge, this is the first probing evidence of unique EEG signatures for each basic facial expression. Indeed, in previous studies, brain responses to variable facial expressions were generally confounded with other more general neural signals (e.g., face-related responses, expression-change responses) when measuring a large and global EEG response to the sudden onset of facial expression from a no-stimulus baseline as in typical ERP studies (Calvo and Nummenmaa, 2016 for review), or a brain response to a change of expression from a neutral face as in recent FPVS-EEG studies (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018). Importantly, the different facial expressions did not modulate the general visual response elicited at 6 Hz and harmonics, and the behavioral data obtained for the orthogonal shape-change detection task, showing that the expression-specific responses are not accounted by attentional variations during visual stimulation but truly reflect the differential processing of facial expressions.

With the present design, we were thus able to reveal specific neural markers of high SNR (i.e., ≈ 1.4 in average, 40% of signal increase compared with surrounding noise level) for each facial emotion in a few minutes of recording (i.e., only 3 min of stimulation were analyzed for each facial expression). These specific signatures were significant in every individual participant and presented with clear distinct topographies and amplitudes for the five basic expressions of happiness, anger, disgust, fear, and sadness, as well as for neutrality. While neutrality elicits a large response over right occipito-temporal sites, anger and sadness elicit more focal responses over medial occipital and parietal sites, predominantly over the right hemisphere for anger and more medial for sadness. Responses to disgust and happiness are more laterally distributed and encompass mostly central parietal regions, predominantly over the right hemisphere. In contrast, fear elicits a large response encompassing all occipito-temporal sites, predominantly over the left hemisphere. The EEG responses elicited with the present design may reflect the activity of brain regions involved in parting facial expressions into discrete categories, such as the STS (Said et al., 2010). The distinct topographies also suggest that neural activities originating from at least partially distinct brain regions are recorded, such as those from the extended network involved in facial emotion recognition (Calder and Young, 2005; Haxby et al., 2000; Vytal and Hamann, 2010). Indeed, many electrodes responded only to a subset of

expressions, and none responded to all expressions. Thus, we propose that the present paradigm taps the activity of neural substrates specifically involved in the coding of discrete facial emotions, as those isolated by brain imaging studies (e.g., [Vytal and Hamann, 2010](#)). These authors further underlined that the regions identified for each emotion category respond reliably to facial expressions, but also to other kinds of materials, visual or not. Thus, the expression-specific brain responses recorded here may also partly capture neural activities from areas that code for the emotional content of stimuli, irrespectively of their physical characteristics.

In this framework, both fear and neutrality appeared to elicit larger expression-specific responses. For neutrality, a face without emotional expressive features was opposed to all expressions of emotions. The observed large response for this non-emotional expression suggests that some brain regions respond to the general dissociation between non-emotional vs. emotional faces, that is, brain regions whose activity is related to the occurrence of (non-)expressive features, whatever their emotional content. In that respect, we observed a response pattern that was more typical of the right occipito-temporal activities usually reported for several face-related processes with the FPVS-EEG approach (e.g., [Rossion, 2014a, 2014b](#)). This suggests that the differential response to neutral faces originates from the core regions of the face processing network ([Calder and Young, 2005](#); [Haxby et al., 2000](#)). Considering the nature of the design – which contrasted expressive and non-expressive faces – the specific response to neutrality may be mainly driven by cortical regions involved in the processing of changeable aspects of faces, notably the STS (e.g., [Srinivasan et al., 2016](#)). It may also reflect activity from the lateral fusiform gyrus, involved in the processing of invariant aspect of faces ([Haxby et al., 2000](#)), and also modulated by the emotional content of faces ([Buchel and Dolan, 2000](#); [George et al., 2001](#); [Kawasaki et al., 2012](#); [Morris et al., 1998](#); [Vuilleumier et al., 2001](#)).

For fear, the response displayed the larger amplitude compared with the other emotions, with a more occipito-temporal topography and a left hemisphere advantage. This suggests that fear holds a special position as a facial expression, clearly discriminated from the other expressions, possibly in line with a selective “fear network” in the brain centered on the amygdala ([Öhman and Wiens, 2004](#)). Accordingly, both neuroimaging ([Vytal and Hamann, 2010](#)) and lesion studies ([Adolphs et al., 1994](#)) have reliably associated fear with amygdala activity. It is unlikely that the response recorded in our study was elicited directly in the amygdala, considering the deep location of this structure. Rather, it could reflect the modulatory influence of this structure on the visual cortex. Such modulations were frequently suggested in brain imaging studies ([Pessoa et al., 2002](#); [Vuilleumier et al., 2001](#)). Furthermore, such modulations were not observed in patients with amygdala damages ([Vuilleumier et al., 2004](#)). Thus, the stronger response we recorded for fear at posterior occipito-temporal sites, in comparison to all other emotional expressions, may reflect the reentrance modulation of the amygdala to the visual cortex ([Kawasaki et al., 2012](#); [Pourtois et al., 2010](#)), or more

generally the spreading of the response elicited by fear in the amygdala to occipito-temporal, STS, anterior temporal and orbitofrontal cortex (Krolak-Salmon et al., 2004). Finally, it may reflect top-down influences from an amygdala-prefrontal system that increased monitoring of the environment to solve predictive uncertainty initiated by fearful expressions (see Whalen et al., 2013). In any event, thanks to FPVS-EEG, we were able to isolate a specific signature for fear compared with other facial expressions. It holds high promise for future research conducted on populations whose differential processing of fear can be impaired (e.g. individuals with autism spectrum disorders (ASD); Malaia et al., 2019), in line with the successful recent application of FPVS-EEG in clinical research for testing e.g. face individuation in individuals with ASD (Vettori et al., 2019) or expression-change perception in participants with 22q11.2 deletion syndrome (Leleu et al., 2019b).

2.6.1. Limitations

One limitation of the present study is the relatively small sample size that was not pre-experimentally defined due to the exploratory nature of the study. However, thanks to the frequency-tagging approach which provides very high SNR, we were able to identify a significant expression-specific response in every participant. This suggests that this brain response to facial expression is reliable. Accordingly, power analysis conducted on BCA averaged across ROIs and facial expressions with a significance level $\alpha=0.05$ (one-tailed, signal > noise=BCA > 0) revealed that with a mean amplitude of 0.19 ± 0.11 (SD) μV , we obtained a large effect size of 1.73 (Cohen's d) leading to maximal power $1-\beta=1$. With this power, a similar effect could even be found with a smaller sample size $N=8$. Power would still be high ($1-\beta=0.83$) if we consider a smaller effect size of $d=0.67$, corresponding to the lower limit of the 99% confidence interval calculated with the observed effect size. Hence, despite a small sample size, the brain response identified here seems to reflect a robust neural marker of the visual discrimination of facial expressions.

2.7. CONCLUSIONS

Taken together, the present findings demonstrate that specific EEG signatures can be isolated and quantified for different facial expressions of basic emotions using FPVS-EEG and direct contrasts between a given facial expression and all the others. These specific neural markers are of high SNR, reliably elicited in every individual participant in a few minutes of recording, and present with variable topographies, suggesting that different neural substrates underlie the brain coding of each facial expression of emotion. In this context, fear and neutrality elicit quantitatively and qualitatively different brain responses, suggesting particular status for neutral (i.e., no emotion) and fearful (i.e., threatened) faces in the human brain. Finally, the robustness of the present approach offers a unique

opportunity to evaluate single-glance facial expression processing with precise issues on specific emotions and/or for various populations.

2.8. ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to Romain Patrux for help in data collection and to Renaud Brochard and the “Institut Universitaire de France” for assistance and financial support in performing EEG. This work received support from the “Conseil Régional Bourgogne Franche-Comté” (PARI grant to FP, JYB and AL, and FABER grant to AL), the FEDER (European Funding for Regional Economic Development) and the French “Investissements d’Avenir” program, project ISITE-BFC (contract ANR-15-IDEX-03). MD is supported by the Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS). The authors declare no competing interest.

Chapitre 3. HEDONIC ODOR CONTEXTS INFLUENCE THE CATEGORIZATION OF FACIAL EXPRESSIONS IN THE HUMAN BRAIN

3.1. INTRODUCTION A L'ARTICLE

Si les études conduites sur l'influence d'odeurs hédoniques sur la perception et la réponse cérébrale aux expressions faciales s'accordent sur le fait que leurs effets peuvent être pluriels, l'effet spécifique de la valence en fonction de l'expression faciale émotionnelle reste largement débattu (Leleu et al., 2015a, 2015b ; Seubert et al., 2010a ; Forscher & Li, 2012 ; Cook et al., 2015, 2017, 2018 ; Syrjänen et al., 2018). En effet, la revue de cette littérature révèle que les effets des odeurs sur la perception et le traitement des expressions faciales émotionnelles pleinement exprimées, non-ambiguës, ne sont pas retrouvés dans toutes les études, ni toujours cohérents entre les observations comportementales et cérébrales. Néanmoins, la perception et le traitement des expressions de faible intensité (Forscher & Li 2012 ; Leleu et al., 2015a, avec des odeurs hédoniques), ambiguës (Rubin et al., 2012, avec une odeur humaine négative de stress), ou neutres (avec des odeurs hédoniques : Syrjänen et al., 2018, et Leleu et al., 2015b, et Rubin et al., 2012, avec une odeur humaine négative de stress), semblent particulièrement sensibles aux effets des odeurs. L'effet des odeurs porteuses d'une émotion affecterait possiblement de manière plus prégnante le traitement de ces visages de contenu émotionnel ambigu que celui des émotions faciales pleinement exprimées et bien catégorisées. Les odeurs pourraient influencer de manière différente le traitement et la réponse aux expressions faciales selon l'intensité/la clarté du contenu émotionnel et le mode de présentation. Les fortes variations inter-études pourraient par ailleurs être dues aux différences méthodologiques et à la conscience ou non de la présence d'une odeur, ainsi qu'aux limites propres aux ERPs (voir détail en partie 1.3.3.2). Afin de limiter ces difficultés et d'isoler une réponse de discrimination directe et rapide d'une émotion, il est possible de s'appuyer sur la méthode d'étiquetage fréquentiel en présentation visuelle périodique rapide (FPVS) associée à des enregistrements EEG comme dans l'article précédent (Poncet et al., 2019).

En vue d'isoler spécifiquement l'effet d'un contexte olfactif sur la réponse aux expressions faciales, en évinçant tout effet potentiel sur le traitement global du visage, cet article s'attache à évaluer l'influence des odeurs sur la réponse cérébrale aux expressions en utilisant cette méthode. Les expressions testées dans cette étude sont celles de joie (valence positive), de dégoût (négative) et de neutralité, afin d'évaluer l'aspect de congruence entre valence d'un contexte olfactif et valence d'une expression faciale sur la réponse à celle-ci. De plus, plusieurs odorants sont utilisés par valence (3 odeurs désagréables, 3 odeurs agréables), afin de limiter l'effet potentiel dû à un odorant plutôt qu'à sa valence.

BOX 3 : Résumé de l'article : « Hedonic odor contexts influence the categorization of facial expressions in the human brain »

- Malgré un nombre croissant de recherches sur le sujet, l'influence des odeurs hédoniques sur la perception des expressions faciales reste à éclaircir.
- Dans cette étude, nous avons utilisé l'approche FPVS pour quantifier un marqueur neural de la catégorisation rapide des expressions faciales (Poncet et al., 2019) dans trois contextes olfactifs hédoniques (agréable, désagréable, contrôle). L'EEG a été enregistré chez 18 participants à qui l'on présentait des visages expressifs (expressions de colère, dégoût, peur, joie, tristesse ou expression neutre) alternant à une fréquence de 6 Hz (une fixation/visage).
- Une expression faciale (joie, dégoût ou neutralité, dans des séquences différentes) survenait de manière répétée toutes les 6 images afin d'isoler sa discrimination des autres expressions à la fréquence de 1 Hz et ses harmoniques (multiples entiers) dans le spectre fréquentiel de l'EEG.
- Nous avons obtenu une réponse spécifique à chaque expression au niveau des sites postérieurs. En particulier, la réponse à la neutralité s'est révélée plus forte dans le contexte olfactif agréable que dans le contexte contrôle, et les réponses cérébrales individuelles ont confirmé cet effet de l'odeur chez la majorité des participants.
- Par ailleurs, le nombre d'électrodes significatives pour la réponse à la neutralité a été diminué en contexte olfactif désagréable, de même pour la réponse au dégoût dans les deux contextes olfactifs. La réponse à la joie s'est révélée inchangée entre les conditions.
- Ces résultats suggèrent que les odeurs hédoniques orientent la perception des expressions faciales vers leur propre valence émotionnelle lorsque ces expressions sont claires, ou vers la valence de l'odeur pour l'expression neutre émotionnellement ambiguë, entravant ou facilitant ainsi leur discrimination des autres expressions, majoritairement négatives.

3.2. ABSTRACT

Despite a growing body of research, hedonic odors' influence on facial expression perception remains unclear. Here we used fast periodic visual stimulation to quantify a neural marker of rapid categorization of facial expressions (Poncet et al., 2019) in three hedonic odor contexts (pleasant, unpleasant, control). Scalp electroencephalogram (EEG) was recorded in 18 participants displayed with expressive faces (angry, disgusted, fearful, happy, sad or neutral) alternating at a rapid 6-Hz rate (i.e., one fixation/face) while performing an orthogonal task. One facial expression (happiness, disgust or neutrality in different sequences) repeatedly arose every 6 face pictures to isolate its automatic discrimination from other expressions at 1 Hz and harmonics (i.e., integer multiples) in the EEG frequency spectrum. We found a significant expression-specific response to every expression over posterior scalp locations. Importantly, the response to neutrality was larger in the pleasant vs. the control odor context, and individual brain responses confirmed this odor effect in a majority of participants. In addition, the number of responding electrodes showed a weaker expression-specific response to neutrality in the unpleasant odor context, and to disgust in both odor contexts. The response to happiness was unchanged between odor conditions. This suggests that hedonic odors orient the perception of facial expressions toward their emotional valence, or toward odor valence for the emotionally ambiguous neutral expression, therefore hampering or facilitating visual discrimination from other (mainly negative) expressions. Overall, the present study reveals the influence of hedonic odors on the automatic categorization of facial expression with high validity (i.e., direct discrimination response) and provides a unique approach to further explore multisensory integration implicitly from brain activity.

3.3. INTRODUCTION

Efficient social interaction relies on the rapid and accurate decoding of others' emotional signals, mainly communicated through facial expressions. In particular, some patterns of facial actions have been well identified, based on the assumption that facial expressions communicate universal basic emotions: anger, disgust, fear, happiness, sadness and surprise (Ekman & Friesen, 1978; Ekman, 1992 ; but see e.g., Jack et al., 2012; Sauter & Eisner, 2013 for discussions on the universality of facial expression recognition). Nevertheless, the perception of emotional expressions from the face is strongly mediated by contextual information (e.g., body posture, gaze direction, surrounding visual scenes; for reviews see Wieser & Broche, 2012; Barrett et al., 2011; Hassin et al., 2013; Aviezer et al., 2017), including cues from other sensory modalities (e.g., for auditory cues see de Gelder and Vroomen, 2000; Dolan et al, 2001; Pourtois et al., 2005; Hagan et al., 2009).

Mounting evidence indicates that the multisensory context provided by odor cues exerts a substantial influence on the processing of facial information. For instance, odors modulate face

encoding and recognition (Steinberg et al., 2012; Walla, 2008; Walla et al., 2003, 2005), as well as ratings of face attractiveness (Demattè et al., 2007; Parma et al., 2012; but see Lundstrom and Olsson, 2005), likeability/pleasantness (Li et al., 2007; Cook et al., 2015, 2017, 2018) or confidence, trustworthiness and competence levels (Dalton et al., 2013). Modulation of face perception by odor cues is already observed in young infants (Durand et al., 2013; Godard et al., 2016; Leleu et al., 2019a) and in children (Cavazzana et al., 2018). For the recognition of facial expressions in particular, several studies revealed the influence of body odors (Mujica-Parodi et al., 2009; Rocha et al., 2018; Zernecke et al., 2011; Zhou & Chen, 2009; Wudarczyk et al., 2016; Kamiloğlu et al., 2018). These studies showed that compared with odors collected from sweat after physical exercise, stress/anxiety sweat odors facilitate the recognition of congruent facial expressions, namely fearful (i.e., threatened) faces (Zhou & Chen, 2009; Wudarczyk et al., 2016; Kamiloğlu et al., 2018) or angry (i.e., threatening) faces (Mujica-Parodi et al., 2009). In contrast, smiling faces are judged as less happy in the context of anxiety than exercise sweat odors (Zernecke et al., 2011).

In recent years, there has been a growing interest in the influence of hedonic non-body odors on the evaluation of facial expressions, but with less consistent results across studies. Some studies have reported that hedonic odors influence the perception of expressive faces according to the emotional congruency between odors and expressions. When the odor context is congruent, happy and disgusted faces are respectively rated as more pleasant and unpleasant (Cook et al., 2017), and the amount of expressivity needed to match low-intensity happy and disgusted faces with their full-blown versions is lower (Leleu et al., 2015a). Another study observed an odor-expression congruency effect for happiness, but no effect for disgust (Leppänen & Hietanen, 2003). Seubert and collaborators (2010a) rather found greater recognition of disgusted faces when paired with both pleasant and unpleasant odor contexts vs. a no-odor context, and no difference for happy faces. A general effect of odor unpleasantness was also reported, with faster recognition (Syrjänen et al., 2017) and more negative valence ratings (Syrjänen et al., 2018) of any facial expression (i.e., happiness, disgust and neutrality) compared with control and pleasant odors. More specifically for neutral faces, Cook and collaborators (2015, 2018) observed less positive ratings in an unpleasant odor context, but also more positive ratings in a pleasant odor context.

It is worth noting that the discrepancy between studies may come from the use of various tasks and measurements. In addition, in the majority of the reviewed studies, participants were informed of the presence of odorants (even if undetectable). This knowledge of a key experimental manipulation may have biased their explicit behavior toward faces. More generally, behavioral performance can be impacted by many factors beyond perceptual abilities, such as instruction understanding, motivation, decisional and attentional processes. This makes it difficult to determine whether hedonic odors

directly modulate the perception of facial expressions, that is, the automatic ability (i.e., without explicit intention) to visually categorize a pattern of facial actions as a specific expression.

To dissociate processing stages and gain more direct access to perceptual operations, several studies used electroencephalographic (EEG) recordings and examined the influence of hedonic odors on the event-related potentials (ERPs) evoked by facial expressions (Forscher and Li, 2012; Leleu et al., 2015b; Cook et al., 2015, 2017, 2018; Syrjänen et al., 2018). However, as for behavioral responses, findings were largely inconsistent across studies. Some studies reported an early (i.e., around 160ms post face-onset) modulation of the ERPs recorded for every facial expression (i.e., anger, disgust, fear, happiness, sadness and neutrality depending on the study) by the mere presence of hedonic odors vs. a control odor (Forscher & Li, 2012; Leleu et al., 2015b; Cook et al., 2017). Yet, this general odor effect was observed over variable scalp locations (i.e., occipito-temporal: Forscher & Li, 2012; parietal and central: Leleu et al., 2015b; frontal: Cook et al., 2017) as a lower (Forscher & Li, 2012) or larger (Leleu et al., 2015b; Cook et al., 2017) ERP amplitude. Interactions between odors and the emotion expressed by the face were also described, mainly over occipito-temporal sites (Forscher & Li, 2012; Leleu et al., 2015b; Syrjänen et al., 2018; but see Cook et al., 2017 for interactions over parietal and frontal regions). However, strongly different modulation patterns between odors and expressions were observed, as well as variable latencies after face-onset (i.e., around 100ms: Forscher & Li, 2012; 160ms: Syrjänen et al., 2018; 210ms: Leleu et al., 2015b; 260 and 350ms: Cook et al., 2017).

This inconsistency across studies may be well accounted for by some limitations of the standard ERP approach that make it inappropriate to isolate the specific processes elicited by a given facial expression (see Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018; Poncet et al., 2019 for discussions). Since scalp ERPs reflect an absolute brain response to the sudden onset of a stimulus against a blank background, many low- and high-level visual processes shared by all (expressive) face stimuli contribute to the response. Hence, reliable differences between expressions are difficult to observe from the simple post-hoc comparison of their respective ERPs. Accordingly, despite two decades of research on the ERP signatures of facial expression processing, no robust and systematic differences between facial expressions has been evidenced, except for neutrality vs. emotional expressions (Calvo & Nummenmaa, 2016 for review). In addition, together with the difficulty to objectively define the topography and time-course of ERP components, the ERP approach suffers from a low signal-to-noise ratio (SNR) which strongly hampers the ability to analyze individual brain responses. Overall, these limitations are extremely challenging for who wants to precisely delineate the impact of hedonic odors on facial expression perception using EEG.

Here we circumvent these issues and report an EEG measurement of the influence of hedonic odors on facial expression perception using fast periodic visual stimulation (FPVS-EEG). FPVS-EEG is based on the old observation (Adrian & Matthews, 1934; Norcia et al., 2015 for review) that a stimulus

presented at a rapid periodic rate (e.g., 6 stimuli per second) elicits an EEG response at the exact same frequency (i.e., 6 Hz) and its harmonics (i.e., integer multiples). Frequency-domain analysis of such periodic brain activity allows to objectively quantify a signature of the automatic processes elicited by the stimulation with high SNR (i.e. the signal is captured in a few predefined bins of the EEG frequency spectrum). This approach has been recently adapted to investigate perceptual abilities for faces (e.g., Liu-Shuang et al., 2014; Rossion et al., 2015; Zimmermann et al., 2019), including facial expression perception in healthy (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018; Poncet et al., 2019) and clinical populations (Leleu et al., 2019b; Favre et al., 2019; Van der Donck et al., 2019). Following Poncet and collaborators (2019), we presented visual streams of variable facial expressions at a 6-Hz base stimulation frequency and inserted a given facial expression every 6 stimuli, i.e., at a 1-Hz expression-specific frequency (Figure 1). In doing this, the brain response recorded at the base frequency reflects the general visual processing of all (expressive) face stimuli (i.e., an absolute brain response to face-onset as for the standard ERP approach) while the expression-specific frequency isolates the differential processing of the periodically-inserted facial expression against all the other expressions. This latter response is thus a direct neural signature of the visual categorization of a specific facial expression excluding all processes shared with the other expressions. We quantified the expression-specific response to three facial expressions (happiness, disgust, neutrality) recorded in three hedonic odor contexts (pleasant, unpleasant, control). For both pleasant and unpleasant odor contexts, three odorants were used to exclude any confound of a specific compound in odor effects. We thus reveal that hedonic odors mainly influence the categorization of neutrality with a larger and lower expression-specific response in the pleasant and unpleasant odor contexts, respectively. The expression-specific response to disgusted faces is also generally weaker in both hedonic contexts while it is not impacted by odors for happy faces.

3.4. MATERIALS AND METHODS

3.4.1. Participants

Eighteen participants (12 females, mean age = 25.8 ± 7.2 (SD) years, range 19.8–39.5 years) were included in the experiment and received financial compensation. They reported normal or corrected-to-normal vision and none reported history of psychiatric, neurological or olfactory disorders. All of them provided written informed consent prior to the experiment and testing was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki and approved by the French ethics committee (CPP Sud-Est III - 2016-A02056-45).

3.4.2. Visual stimuli

Images from 6 individual faces (05F, 09F, 21F, 14H, 32H, 34H) depicting 5 emotional facial expressions (disgust, happiness, anger, fear, sadness) and neutrality were taken from the KDEF database (Lundqvist et al., 1998) according to a high recognition performance for each facial expression (between 75% and 100% as evaluated by another 40 participants). Surprise was not included due to its ambiguity in terms of emotional valence (Kim et al., 2004), and the lack of evidence for categorical boundaries between surprise and other expressions (Etcoff and Magee, 1992). Stimuli were equalized in terms of luminance and segmented in a medallion-shape window to discard information from the background and hairstyle (Figure 3.1). They were displayed on a mid-level grey background (i.e., 128/255 in greyscale). Stimuli were presented in the center of a screen at an approximate viewing distance of 57 cm. Images were set to a size of 6.8 × 5.2 cm (6.8 × 5.2 ° of visual angle at a viewing distance of 57 cm). During stimulation, face stimuli were presented with variable sizes (see Procedure) between 95 % (i.e., 6.5 × 4.9° of visual angle) and 105 % (i.e., 7.1 × 5.5° of visual angle).

3.4.3. Odor stimuli

To exclude any confound between a specific odorant and its hedonic valence, 3 odorants were used for each hedonic odor context. They were selected from a large set of 52 odorants evaluated for their hedonic valence by 38 participants (mean age: 24.8 ± 3.78 (SD), range: 20-35, 22 females) using a 10-point scale (from 0 = very unpleasant to 9 = very pleasant; Vieillard et al., *under review*). The three unpleasant odorants had close ratings, with a mean score of 2.1 (2.5 from the median score, i.e., 4.6), and the mean score for the three pleasant odorants was 7.1 (2.5 from the median score). The three pleasant odorants were: “peppermint essential oil” (*Mentha piperita*, Pranarôm, Ghislenghien, Belgium) scored 6.79 ± 1.68 (SD), “sweet orange essential oil” (*Orange douce*, Nature & Découverte, *Citrus sinensis*, Laboratoire Sirius, Cambounet-sur-le-sor, France) scored 6.97 ± 1.30, and “pear aroma” (*Arôme Poire*, Meilleur du Chef, Bassussary, France) scored 7.18 ± 1.37. The three unpleasant odorants were: “vomit smell” (isovaleric acid, Aldrich, Steinheim, Germany) scored 1.71 ± 1.74, “tomato-cabbage” (ethylmethylsulfide 96%, Aldrich, CAS: 624-89-5, Steinheim, Germany) scored 2.21 ± 2.07, and “rotten fish” (triethylamine, TEA, Aldrich, CAS: 121-44-8, Steinheim, Germany) scored 2.45 ± 1.59. For their initial evaluation, odorants were presented in glass containers with different dilutions in mineral oil (Vieillard et al., *under review*). Hence, 8 additional participants evaluated the selected odorants using the same experimental display as in the main experiment (see Procedure) to equate detectability and intensity across them, and to determine which quantity (put in an adsorbent material, see Procedure) was needed to keep their odoriferous effect throughout the experiment. The final concentrations were: “peppermint essential oil” 10⁻³ (1 drop), “sweet orange essential oil” 10⁻² (1

drop), “pear aroma” $10^{-1.4}$ (1 drop), “vomit smell” 10^{-4} (4 drops), “tomato-cabbage” 10^{-4} (2 drops), “rotten fish” 10^{-2} (5 drops). The control odor condition was the mineral oil in which the odorants were solved (2 drops).

3.4.4. Procedure

The procedure for the visual stimulation was similar to the experiment of Poncet et al. (2019). Fast periodic visual stimulation (FPVS) was designed with a base rate stimulation of 6 Hz (i.e. 6 images/s), and an expression-specific rate of 1 Hz (same emotional expression every 6 pictures, see below). Using a 24-inch LED monitor (refresh rate: 60 Hz, resolution: 1920 × 1080 pixels), stimuli were displayed on a mid-level gray background (128/255 in grayscale) at the base frequency (6 Hz) without inter-stimulus interval. At this rate, each stimulus is presented for about 167ms, implying that perception occurs at a glance. To avoid low-level repetition effects, the size of the images was randomly varied at every stimulus onset, between 95 % and 105 % (i.e., $6.5 \times 4.9^\circ$ and $7.1 \times 5.5^\circ$ of visual angle respectively). Each stimulation sequence presented one individual face and tested the perception of one specific facial expression periodically inserted at the expression-specific rate (i.e., $6/6 = 1$ Hz, 1s between two target expressive faces) among the other expressions randomly displayed at the base frequency (*Figure 3.1*). Two brain responses are thus elicited within a single stimulation sequence and tagged in the EEG frequency spectrum, reflecting two distinct processes. The brain response recorded at 6 Hz and its harmonics (i.e., integer multiples: 12 Hz, 18 Hz, etc.) reflects the general visual processing of the rapid stream of face stimuli changing in size and expression. By contrast, the brain response elicited at 1 Hz and harmonics is a direct marker of the automatic categorization of a given facial expression compared with all the other expressions; i.e., a differential neural activity to a specific expression. In other words, this paradigm directly contrasts every expression category within a single stimulation sequence and thus isolates specific neural responses to one facial expression against the others. The categorization of 3 facial expressions was tested in the experiment: happiness, disgust and neutrality. The two formers were chosen due to their respective congruency with the pleasantness and unpleasantness of the odor stimuli. Neutrality was included to determine whether a neutral face is differentially processed according to the hedonic valence of the odor context.

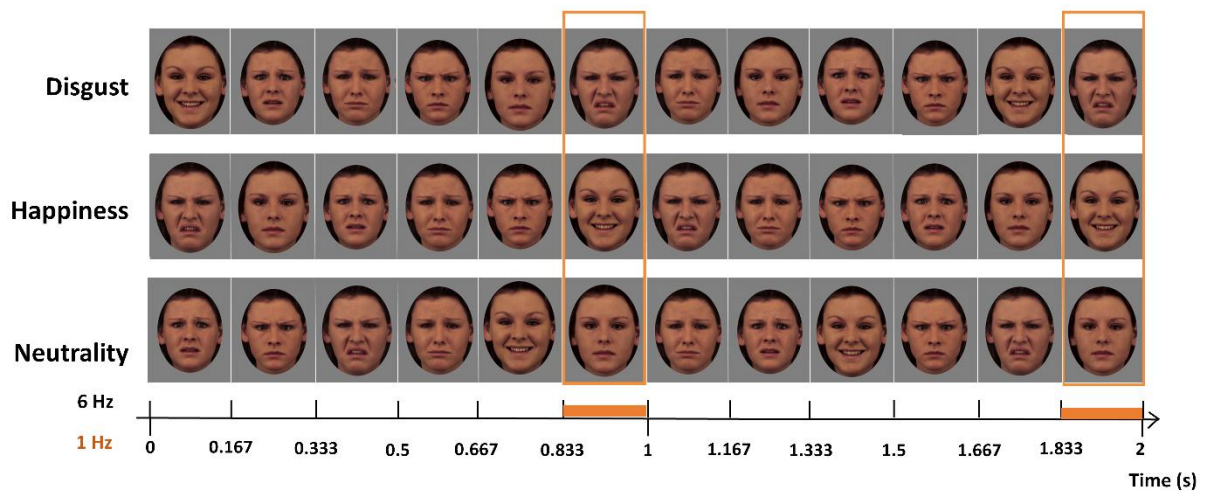


Figure 3.1. Visual stimuli and experimental design. Example of one individual female face with a neutral expression or expressing 5 basic emotions (anger, disgust, fear, happiness and sadness). Faces were presented without inter-stimulus interval and 10 % randomized size variation with all emotions randomly displayed at a 6 Hz base rate (1 cycle \approx 167ms) except for one (disgust, happiness or neutrality) which was periodically inserted at a lower rate of 1 Hz (every 6th cycle \approx 1s between each onset). This design isolates the specific response to the expression displayed at 1 Hz regardless of the rapid expression changes occurring at 6 Hz.

The procedure for the olfactory stimulation was similar to [Leleu et al. \(2015b\)](#). Odorants were dropped on pieces of a scentless adsorbent material (P100, Powersorb, 3M) and put in dedicated 250-ml polypropylene bottles. Bottles were connected to a constant air-delivering device (0.1 bars). The airflow was purified on charcoal filters and delivered at room temperature. The main airflow was directed to each bottle using hand-activated valves. Downstream to the bottles, independent tubes were connected to a chinrest, just under the nose of the participants during the experiment. At such low pressure, the airflow was undetectable during testing. We also ensured that the airflow was not detectable from auditory cues. Throughout the experiment, rotation between the different odorants was performed manually using the valves. Since each facial expression condition was repeated 6 times (see below), each odorant was used twice (i.e., for two sequences). For the control odor condition, the scentless mineral oil was always presented. Odorants were delivered to the participants during a whole visual stimulation sequence following the participant action to begin each sequence and the control odor condition was delivered at the end of each sequence. A minimum 30-s break was introduced between each sequence. In sum, we evaluated the brain response to 3 facial expressions (disgust, happiness, neutrality) in 3 odor contexts (pleasant, unpleasant, control) for a total of 9 experimental conditions with 6 sequences per condition.

After EEG-cap placement, participants seated in a light- and sound-isolated cabin and held their head on a chinrest placed at 57 cm from the screen. Each participant was stimulated with 54 sequences: 3 odor conditions \times 3 facial expressions \times 6 individual faces. For each sequence, the stimulation lasted 26.5 s with a pre-stimulation interval of 0.5 s of a blank screen, followed by a gradual

fade-in of increasing contrast modulation depth (1.833s), and then by the stimulation (23.167s). A gradual fade-out lasted 0.833s afterward followed by a blank post-stimulation interval (0.167s). The 54 sequences were pseudo-randomized (the same identity, odor context, or expression were not presented successively) to define 18 orders (one per participant) divided in 2 blocks of 27 sequences. The presentation order of the 5 irrelevant expressions at the base frequency followed cycles of the 5 expressions (e.g., anger, disgust, fear, sadness and neutrality when happiness was presented at the expression-specific frequency; *Figure 3.1*) whose order was randomized at each cycle. During each sequence, participants were instructed to look at a blue cross that was always present on the screen and located just below the eyes when the face stimuli were displayed. Participants performed an orthogonal task to guarantee they paid attention at the visual stimulation by pressing the space bar with both index fingers as fast as possible each time the blue cross changed to red. These color-changes briefly (200ms) intervened 5 random times during each sequence with a minimum 3 s interval between each change. When asked at the end of the experiment, all participants reported having noticed expressive faces during the stimulation, but none detected that a given expression periodically appeared at 1 Hz.

At the end of the experiment, the odorants were evaluated by each participant. Participants were first asked whether they noticed something special during the experiment. If they did not mention the odors, we directly asked them whether they noticed odors. 11 participants reported spontaneously that they noticed odors during testing, but none detected all the odorants. Five participants mentioned odors once they were specifically asked for, and 2 participants did not notice anything. Afterward, each participant was asked to go back in the cabin to evaluate each odorant. They were diffused one by one in a pseudo-randomized order across participants (for each individual, pleasant and unpleasant odors were alternated, each being randomly selected from their respective sets; a 30s interval of the control odor was introduced between odorants; half participants began with a pleasant odorant, the other half with an unpleasant odorant). For each odorant, participants were asked whether they smell something, and if so, they evaluated both the intensity (from 0 very few intense to 9 very intense) and valence (from 0 very unpleasant to 9 very pleasant) using 10-point scales. Every participant was able to detect some to all odorants, and none detected something for the control condition. Mean intensity ratings did not differ between the pleasant (4.40 ± 0.36 (SEM)) and unpleasant (3.68 ± 0.43) odorants ($p=.17$). In contrast, the difference was significant for the valence ratings ($p<.0001$), with a more positive evaluation for the pleasant (6.15 ± 0.38) than the unpleasant odorants (2.76 ± 0.25).

3.4.5. EEG acquisition

Electroencephalographic (EEG) activity was continuously recorded from a BioSemi Active-Two amplifier system (BioSemi, The Netherlands) with 64 Ag/AgCl electrodes placed according to the 10-10 classification system. During acquisition, the Common Mode Sense (CMS) active electrode was used as reference and the Driven Right Leg (DRL) passive electrode as ground. Electrode offset was reduced between $\pm 15 \mu\text{V}$ for each channel and EEG was digitalized at a 1024 Hz sampling rate.

3.4.6. EEG preprocessing

EEG processing was conducted using Letswave 5 (<http://nocions.webnode.com/letswave>), running on Matlab 2017 (Mathworks, USA), and largely followed analysis steps described in previous studies (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018; Poncet et al., 2019). EEG data were first high-pass filtered at 0.1Hz (butterworth filter, 4th order) and then downsampled to 200 Hz to reduce file size and processing time. They were cropped into 27s-segments for each sequence (at the beginning of the fade-in and 1.167s after the fade-out). An Independent Component Analysis (ICA) was computed (e.g., Makeig et al., 1996) and components corresponding to eye blinks (recorded over Fp electrodes) and artifacts recorded over frontal and temporal electrodes were removed. Remaining noisy or artifact-ridden electrodes (i.e., with amplitude exceeding $\pm 100 \mu\text{V}$) were rebuilt using linear interpolation from the four neighboring channels (mean number across participants: 2.5 channels, range: 0–5). EEG epochs were finally re-referenced to a common average reference.

3.4.7. EEG frequency-domain analysis

Preprocessed data were cropped down into 24-sec epochs beginning just after the fade-in and corresponding exactly to twenty-four 1 Hz cycles (for a total of 4800 time bins). The 6 epochs for each facial expression (i.e., 6 individual faces) were then averaged in the time domain for all participants to reduce EEG activity non-phase-locked to the stimuli. The resulting 9 averaged segments (i.e., 3 odor contexts \times 3 expressions) were finally transformed using a fast Fourier transform (FFT) and amplitude spectra were extracted for all channels with a high frequency resolution of $1/24 \approx 0.0417$ Hz. Individual FFT data were grand-averaged across participants for group analysis.

To determine the significant harmonics (i.e., integer multiples) for both general visual (i.e., elicited by the rapid 6-Hz stimulation frequency) and expression-specific (i.e., elicited by the 1-Hz presentation of a given facial expression) responses, FFT grand-averaged data were pooled across conditions and electrodes and Z-scores were calculated at each frequency bin by subtracting the amplitude of the mean surrounding noise (i.e., estimated from the 20 surrounding frequency bins, 10 on each side, excluding the 2 immediately adjacent and the 2 most extreme bins, e.g. Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018; Poncet et al., 2019) and dividing by the standard deviation of the noise.

Harmonics were considered significant until Z-scores were no longer above 1.64 ($p < .05$, one-tailed, signal > noise). For the general visual response, harmonics were significant until the 8th harmonic (i.e., 48 Hz, harmonics were not considered after the 50 Hz response elicited by AC power). For the expression-specific response, harmonics were significant until the 13th harmonic (i.e., 13 Hz).

To quantify the overall magnitude of each brain response in a single value (Retter & Rossion, 2016) expressed in amplitude (μV), individual FFT data for each condition were first baseline corrected by subtracting the mean noise amplitude (see above) and harmonics were summed until the 8th harmonic for the general visual response, and until the 13th harmonic for the expression-specific response, excluding the 6th and 12th harmonics corresponding to the base frequency (i.e., 6 and 12 Hz). These summed baseline-corrected amplitudes (BCA) were then used as a data-driven whole-scalp approach to identify the electrodes over which the responses were the largest. According to previous studies with a similar design (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018; Poncet et al., 2019), the topography of the general visual response is not different between facial expressions while the topography of the expression-specific response depends on the emotion expressed. Hence, relevant electrodes were identified from all conditions combined for the general visual response while electrodes were identified separately for each facial expression (averaged across odor contexts) for the expression-specific response. For the latter response, the three electrodes with the largest BCA (found in the right hemisphere (RH) for each expression) and their homologous channels in the left hemisphere (LH) were selected to determine two regions-of-interest (ROIs). ROIs comprised lateral occipito-temporal and occipito-parietal sites for each facial expression (disgust: O1/2, PO7/8, P7/8; happiness: O1/2, PO3/4, PO7/8; neutrality: O1/2, PO7/8, P9/10). For the general visual response, only one medial occipital ROI was established including the 4 channels with the largest BCA: O1, Oz, O2, and PO8.

Statistical analyses were separately carried on both brain responses. Repeated-measures ANOVAs (i.e., one for each response) were conducted on the summed BCA with *Expression* (disgust, happiness and neutrality) and *Odor* (pleasant, unpleasant and control) as within-subject factors. The within-subject factor *Hemisphere* (LH, RH) corresponding to the two lateral ROIs was also considered for the expression-specific response. Mauchly's test for sphericity violation was performed and Greenhouse-Geisser correction for degrees of freedom was applied whenever sphericity was violated. Post-hoc comparisons were conducted using Tukey's HSD test. For visualization of the brain responses, signal-to-noise ratios (SNR) were calculated as summed uncorrected amplitudes divided by the mean noise amplitude.

To determine whether the different odor contexts may also impact which electrodes present a significant expression-specific response for each facial expression, an additional analysis was conducted on grand-averaged data by computing Z-scores as previously. We explored the 29 posterior

electrodes (i.e., behind the midline: CP1, CP2, CP3, CP4, CP5, CP6, CPz, P1, P2, P3, P4, P5, P6, P7, P8, P9, P10, Pz, PO3, PO4, PO7, PO8, POz, O1, O2, Iz, Oz, TP7, TP8) and considered a Bonferroni-corrected p-value to test for the significance of the response compared with mean surrounding noise ($Z > 2.92$, $p < .0017$, one-tailed, signal > noise).

To assess the difference between the odor contexts at an individual level, we calculated Z-scores in every participant and for each posterior electrode (see above). Summed uncorrected amplitudes for two odor conditions were first subtracted and Z-scores were computed as previously using a two-tailed significance threshold for pairwise comparisons between the odor contexts ($Z > 1.96$ or < -1.96 , $p < .05$).

3.5. RESULTS

3.5.1. Expression-specific response and influence of the odor context

In line with previous studies (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018; Poncet et al., 2019), in particular with the study of Poncet and collaborators (2019), the periodic presentation of a specific facial expression at 1 Hz (i.e., every 6th stimulus) among all the other expressions randomly displayed at 6 Hz triggers a brain response at the same frequency and its harmonics (Figure 3.2). This response directly reflects single-glance categorization of the expression against the others. Visual inspection reveals a clear expression-specific response for the three expressions tested (i.e., disgust, happiness and neutrality). These responses are mainly recorded over lateral occipito-temporal and occipito-parietal regions, with a right-hemispheric dominance. Slightly different spatial distributions are also visible between the three expressions, especially a more dorsal topography for happiness than disgust and neutrality. The expression-specific response is of high signal-to-noise ratio (SNR) for all expressions, albeit larger for happiness (SNR ≈ 1.45 , 45 % of signal increase) than disgust (SNR ≈ 1.3 , 30 % of signal increase) and neutrality (SNR ≈ 1.2 , 20 % of signal increase).

The repeated-measures ANOVA confirmed visual inspection with a significant main effect of *Expression* ($F(2,34) = 6.13$, $\eta^2_p = 0.27$, $p = .005$), indicating a larger expression-specific response for happiness (0.52 ± 0.07 (SEM) μV) than disgust (0.37 ± 0.05 μV , $p = .02$) and neutrality (0.36 ± 0.04 μV , $p = .01$). The main effect of *Hemisphere* was also significant ($F(1,17) = 10.41$, $\eta^2_p = 0.13$, $p = .005$), indicating a larger response over the RH (0.48 ± 0.06 (SEM) μV) than the LH (0.36 ± 0.04 μV) for the three expressions combined.

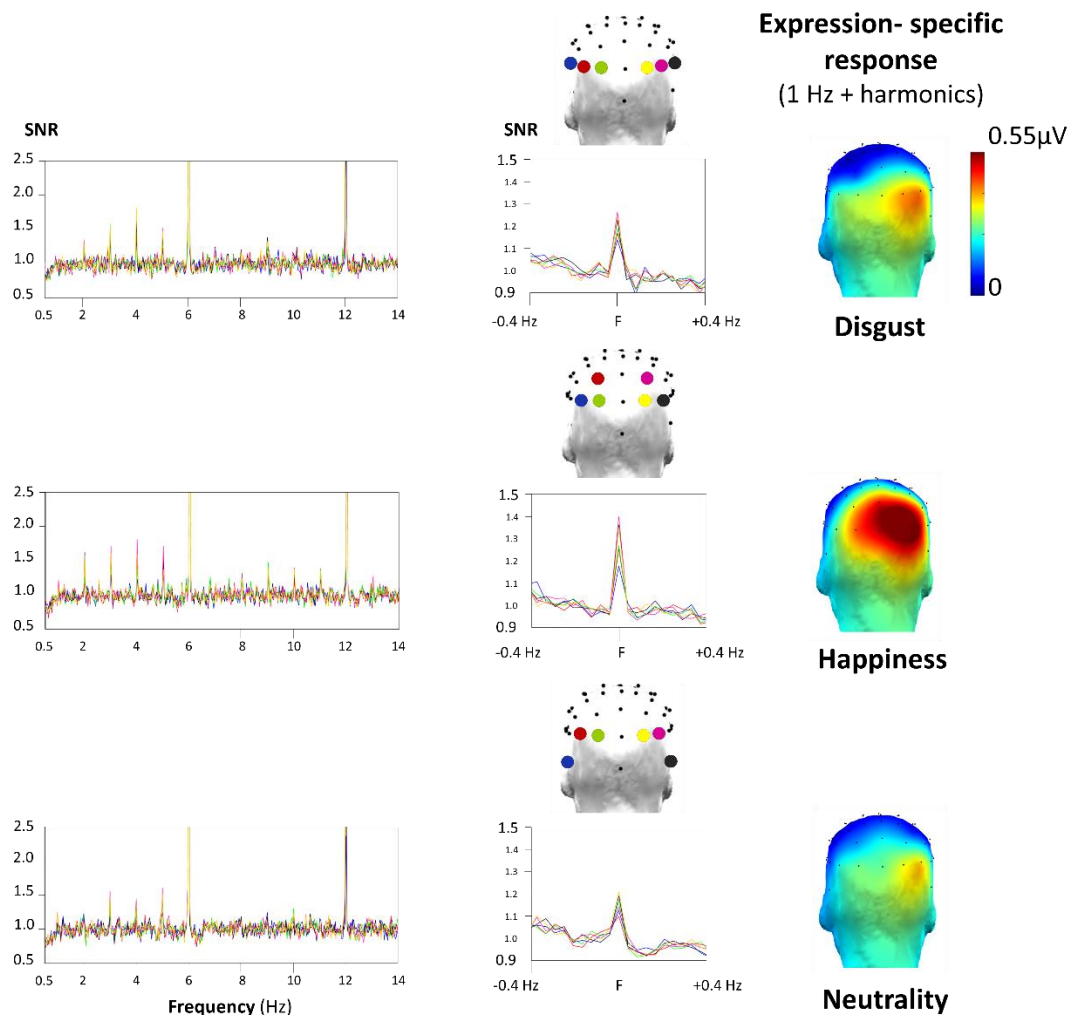


Figure 3.2. Expression-specific response for each facial expression. Left part: FFT signal-to-noise ratio (SNR) spectra averaged across the channels included in the regions-of-interest (ROIs) for each of the 3 facial expressions. SNR for the expression-specific response are visible at 1 Hz and harmonics (i.e., integer multiples, e.g., 2 Hz, 3 Hz) while SNR for the general visual response are visible at 6 Hz and harmonics (only 12 Hz is displayed). Middle part: SNR calculated on the sum of significant harmonics of the 1 Hz expression-specific rate (F: until the 13th harmonic, i.e. 13 Hz, excluding the 6 Hz base frequency and its harmonic 12Hz) and surrounding frequency bins (± 0.4 Hz) for each channel included in the ROIs and for each facial expression. Right part: 3D-topographical maps (posterior view) of summed baseline-corrected amplitudes (BCA) for the expression-specific response and each facial expression.

Most importantly for our purpose, visual inspection of the expression-specific responses depending on the odor context (*Figure 3.3*) suggests an influence of the hedonic valence of odors on the rapid discrimination of facial expressions. This modulation by the odor context is more clearly visible for neutrality, with a respectively larger and lower response in the pleasant and unpleasant odor contexts than in the control context. In the unpleasant context, the expression-specific response to neutrality also appears larger over medial parietal sites, suggesting a topography change rather than a mere modulation of amplitude. For disgust, the expression-specific response is visually reduced in both hedonically contrasted odor contexts compared with the control context, this reduction being more

clearly visible in the unpleasant context. Finally, the expression-specific response to happiness does not seem to be strongly modulated by the odor context.

Supporting the observations from visual inspection for the expression-specific response to neutrality, we found a marginally significant interaction between *Expression* and *Odor* ($F(4,68) = 2.48$, $\eta^2_p = 0.13$, $p = .052$) explained by a significant *Odor* effect for neutrality ($F(2,34) = 3.41$, $p = .045$), but not for disgust ($F(2,34) = 2.06$, $p = .14$) and happiness ($F(2,34) = 0.04$, $p = .96$). Post-hoc comparisons revealed a significantly larger amplitude in the pleasant (0.47 ± 0.06 (SEM) μV) than the control odor context (0.29 ± 0.04 μV , $p = .006$), and a trend for a significant difference with the unpleasant odor context (0.33 ± 0.05 μV , $p = .067$). No difference appeared between the unpleasant and control odor contexts ($p = .46$).

To further determine whether the expression-specific response varies as a function of the odor context, we explored the significance of the response over the 29 posterior channels (*Figure 3.3* and supplementary table 1, Annexe 5) using Bonferroni-corrected Z-scores ($Z > 2.92$, $p < .0017$, one-tailed, signal > noise). This analysis revealed that every condition led to a significant expression-specific response, except for the response to neutrality in the unpleasant odor context. However, note that a high Z-score of 2.88 ($p < .002$) was found over POz in this context compared with the pleasant ($Z = 1.77$, $p = .038$) and control ($Z = 0.78$, $p = .22$) odor contexts, and several medial parietal channels (P1, P2, P3, P5, CP3) crossed the standard threshold of $Z > 1.64$ ($p < .05$) only for the unpleasant context (pleasant context: $Z_s < 1.42$, control context: $Z_s < 0.57$). This suggests a topography change toward medial parietal regions associated with a reduced response over occipito-temporal sites in the unpleasant context, as noted during visual inspection. In addition, Z-scores confirmed the main analysis with 6 vs. only 2 significant electrodes in the pleasant vs. the control odor context. These electrodes were mainly located over the occipito-temporal (OT) region for both contexts.

For the expression-specific response to disgust, Z-scores also supported visual inspection, with 8 significant electrodes in the control odor context vs. only 3 and 2 in the pleasant and unpleasant contexts, respectively. In both hedonically contrasted contexts, the response is centered over occipito-temporal sites while more diffuse over right parietal and medial occipital regions in the control context. Hence, the significance of the expression-specific response revealed a variable strength depending on the odor context. Finally, as previously observed for happiness, the expression-specific response was not substantially different depending on the odor context since 8 (control context) or 9 (pleasant and unpleasant contexts) electrodes were significant over occipito-temporal and occipito-parietal scalp regions in every odor context.

Expression-specific response

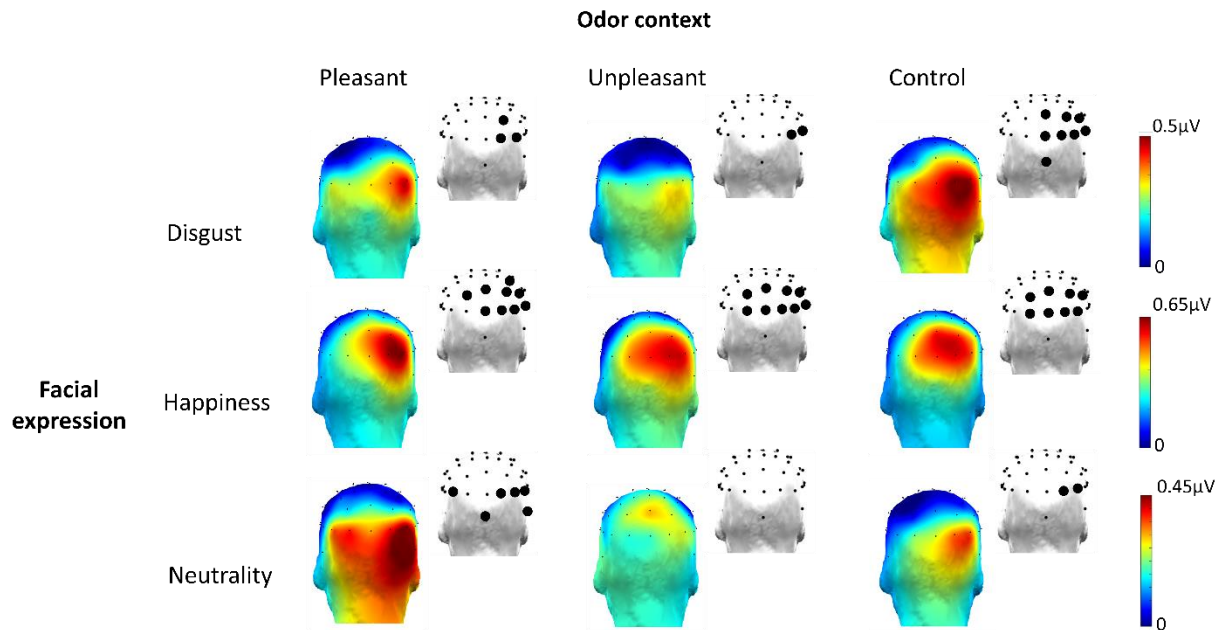


Figure 3.3. Expression-specific response according to the odor context. 3D-topographical maps (posterior view) of summed baseline-corrected amplitudes (BCA) for the expression-specific response to a disgusted, happy or neutral face in the pleasant, unpleasant and control odor contexts. The smaller topographical maps illustrate which electrodes present a significant response compared with mean surrounding noise ($Z > 2.92$, $p < .0017$, one-tailed, signal > noise).

3.5.2. Individual odor effects

To explore whether the sensitivity of the expression-specific response to the odor context is reliable across participants, we considered the response to neutrality for which the main analysis revealed a significant odor effect (i.e., larger amplitude in the pleasant than the control odor context). For every individual participant (*Figure 3.4*), we subtracted the uncorrected response obtained in the control context from the one obtained in the pleasant context, and we determined the significance of individual odor effects using Z-scores calculated for each posterior electrode ($Z > 1.96$ or < -1.96 , $p < .05$, two-tailed, pleasant \neq control).

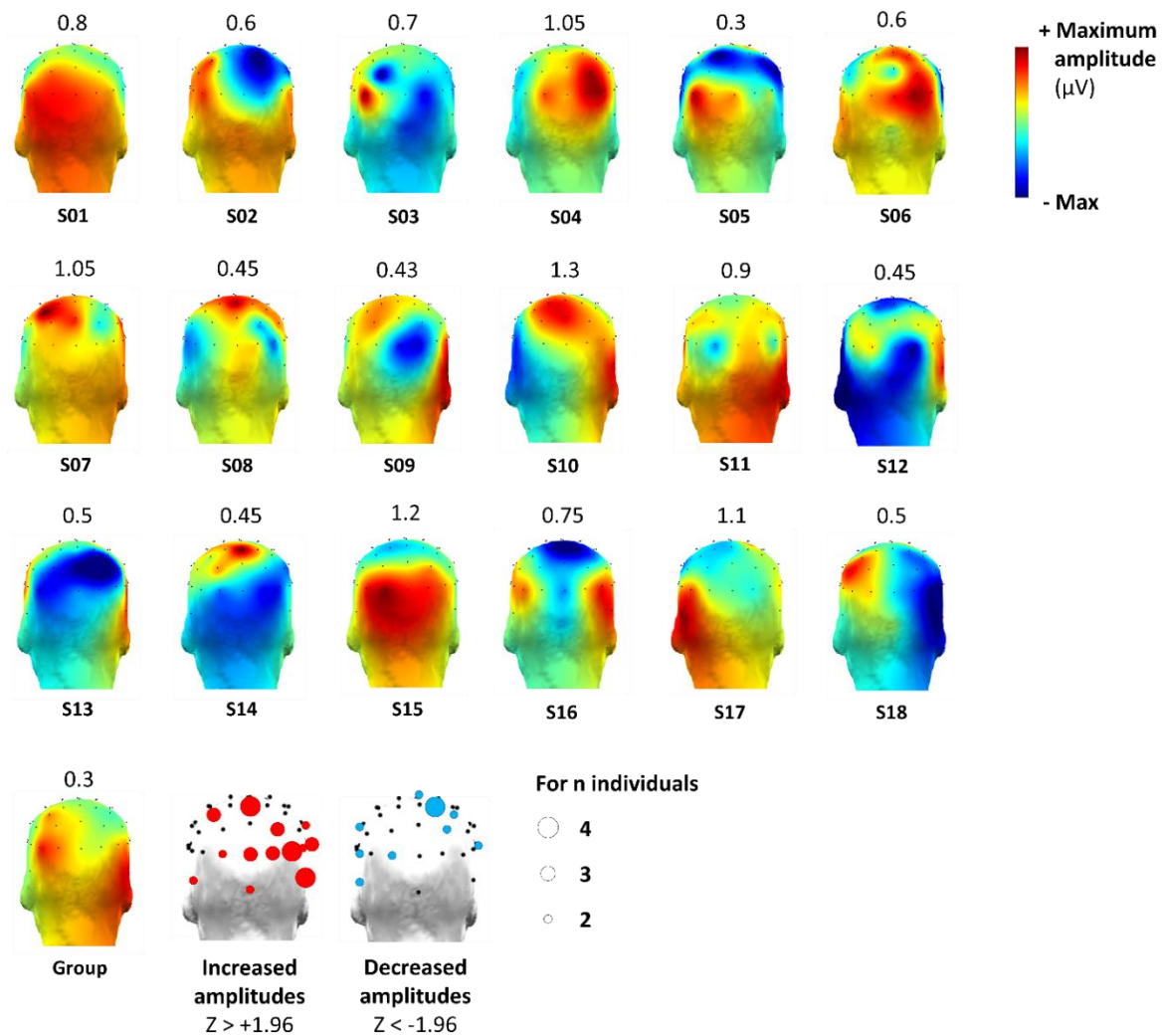


Figure 3.4. Group and individual amplitude differences between the pleasant and control odor contexts for the expression-specific response to neutrality. 3D-topographical maps (posterior view) of summed baseline-corrected amplitudes (BCA) for the difference between the pleasant and control odor contexts on the neutrality-specific response (color-coded maps) obtained for the group and each individual participant. The value above each map indicates the maximum amplitude of individual color scales (both positive and negative amplitudes). White topographical maps (bottom right) illustrate individual significant differences over the posterior electrodes with color circles (blue: decreased amplitude; red: increased amplitude) when at least 2 individuals presented a difference (circle size at each electrode represents the number of participants with a significant difference here).

Among the 18 participants, 16 presented at least one significant differential response between the pleasant and the control contexts over the posterior electrodes, with 15 participants presenting at least one electrode with a larger response in the pleasant context, as observed for the group. Interestingly, 11 participants presented a significant difference between the two odor contexts over at least one electrode belonging to the ROIs defined for the expression-specific response to neutrality (i.e., O1/2, PO7/8, P9/10). Seven out of those 11 participants presented a significantly larger response in the pleasant odor context. The distribution of individual odor effects over the posterior scalp region

(Figure 3.4) shows a majority of positive effects (i.e., larger amplitude in the pleasant context) with a right occipito-temporal dominance that mirrors the effect observed for grand-averaged data.

3.5.2. General visual response and behavioral data

The brain response recorded at the base frequency and its harmonics reflects the processes elicited by low- and high-level visual cues rapidly changing in the stream of stimulation (e.g., contrast, expression-change). In line with previous studies (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018; Poncet et al., 2019), we found a clear medial occipital response of high amplitude (Figure 3.5). This brain response was insensitive to the facial expression displayed at 1 Hz (main effect of *Expression*: $F < 1$) and to the odor context in which the visual stimulation occurred (main effect of *Odor*: $F < 1$). The *Odor* \times *Expression* interaction ($F(2.51,42.64)=1.44$, $\epsilon= 0.63$, $\eta^2_p = 0.08$, $p=.25$) was not significant as well. Hence, differences in low-level visual processing or attentional level that generally modulate such periodic brain activities (e.g., Kim et al., 2007) cannot account for the effects observed on the expression-specific response.

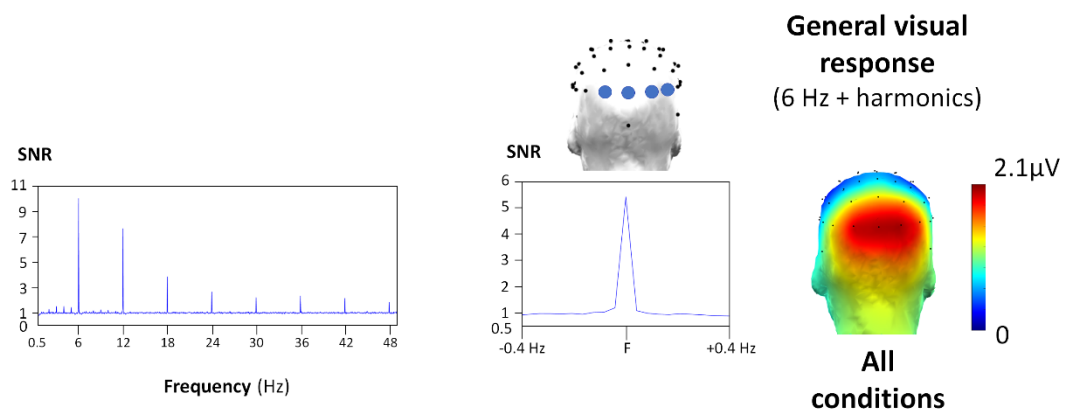


Figure 3.5. General visual response. Left: FFT signal-to-noise ratio (SNR) spectra averaged across the channels included in the region-of-interest (ROI: O1, Oz, O2, PO8) and across facial expressions and odor contexts. High SNR are visible at the 6 Hz base frequency and its harmonics (i.e., integer multiples, e.g., 12 Hz, 18 Hz). Middle: same data depicted for the sum of significant harmonics (F: until the 8th harmonic, i.e. 48 Hz) showing that the overall brain response elicited at the base rate is of high SNR (SNR ≈ 5 , 500 % of signal increase). Right: 3D-topographical maps (posterior view) of summed baseline-corrected amplitudes (BCA) for the general visual response averaged across facial expressions and odor contexts.

Finally, behavioral data for the color-change detection task performed by participants during the visual stimulation showed that the mean accuracy for detecting blue-to-red cross changes was near ceiling (99.34 ± 0.18 (SEM) %) with a mean correct response time of 371 ± 5.9 ms. No differences appeared between facial expressions, odor contexts or the *Odor* \times *Expression* interaction for both accuracy and response times ($F_s < 2.1$, $p_s > .14$), confirming that participants paid similar attention to the stimulation across conditions.

3.6. DISCUSSION

By using FPVS-EEG, a highly effective approach for isolating a direct brain marker of rapid (i.e., at a glance) and automatic (i.e., without explicit intention) visual perception (Norcia et al., 2015 for review), the present study reveals that contextual hedonic odors influence the categorization of a neutral face, and to a lesser extent of a disgusted face, as indexed by an occipito-temporal expression-specific brain response. In particular, the brain response to neutrality is respectively larger and lower in pleasant and unpleasant odor contexts compared with the control odor context. A trend for a more parietal topography was also observed in the unpleasant context. Albeit not significantly different when considering the mean amplitude of the response over the ROIs, the expression-specific response to disgust is weaker for both hedonic odors compared with the control odor, as shown by fewer significant electrodes over posterior scalp regions. In contrast, the categorization response to happiness is not modulated by odor presence. Finally, thanks to the high SNR of the approach, individual expression-specific responses were analyzed and revealed a significant odor effect on the brain response to a neutral face in a majority of participants.

The expression-specific response is a direct differential brain response to a given expression reflecting visual processes specifically involved in its categorization (Poncet et al., 2019). In other words, larger and lower responses respectively index more or less efficient discrimination from the other expressions displayed in the stimulation sequence. Here, we used 6 facial expressions: 4 negative expressions (anger, disgust, fear and sadness), 1 positive expression (happiness) and neutrality. Hence, our observations reveal that neutrality is more readily discriminated from anger, disgust, fear, sadness and happiness in the pleasant odor context while more difficult to discriminate from the same expressions in the unpleasant context. In contrast, a disgusted face tends to be less discriminated from anger, fear, sadness, happiness and neutrality in both hedonic odor contexts. For happiness, discrimination from anger, disgust, fear, sadness and neutrality is similar across odor conditions. We can notice that for all expressions, the amplitude of the expression-specific response is predominantly driven by discrimination from negative expressions. Accordingly, we propose that the presence of hedonic odors biases the perception of facial expressions toward their valence (i.e., positive vs. negative) when valence is clear-cut, and toward odor valence when face valence is ambiguous (i.e., for neutrality here). Both pleasant and unpleasant odor contexts may promote the perception of a disgusted face as a negative face, decreasing its discrimination from other negative expressions. In contrast, neutrality may be categorized as positive in the pleasant odor context and as negative in the unpleasant context, respectively leading to facilitated and hampered discrimination from other (mainly negative) expressions. The trend for a sparser topographical distribution of the response to neutrality in the unpleasant context further suggests less reliable perception. As the only positive expression we used, happiness may be efficiently categorized in every odor context since it is readily differentiated

from the other expressions displayed in the sequence (i.e., large expression-specific response overall). This interpretation of an odor-driven bias of perception toward valence would be easily investigated in future studies by manipulating, for instance, the number of negative expressions.

The present observations are difficult to reconcile with previous studies that observed largely inconsistent hedonic odor effects on facial expression perception. Behavioral studies reported odor-expression congruency effects (Cook et al., 2017; Leleu et al., 2015a; Leppänen & Hietanen, 2003), better recognition of disgust in both pleasant and unpleasant odor contexts (Seubert et al., 2010a), or a general effect of unpleasant odors on happiness, disgust and neutrality (Syrjänen et al., 2018). ERP studies also observed various interaction patterns between hedonic odors and facial expressions (Cook et al., 2017; Forscher & Li, 2012; Leleu et al., 2015b; Syrjänen et al., 2018), but none relates to our findings. This could be well explained by the nature of ERPs, which are absolute brain responses that do not directly reflect facial expression categorization, contrary to the expression-specific response we isolated. One interesting observation from explicit behavioral tasks is that neutral faces are judged as more negative in an unpleasant odor context, and as more positive in a pleasant context (Cook et al., 2015; Li et al., 2007), in line with our interpretation of the expression-specific response to neutrality. The fact that neutrality is sensitive to hedonic odor contexts, certainly because there is no straightforward interpretation of the emotion it expressed, suggests that odors more strongly mediate facial expression perception for ambiguous stimuli. This view is in accordance with many previous studies showing the largest effects of stress-related and hedonic odors when facial expressions are ambiguous (Forscher & Li, 2002; Leleu et al., 2015a; Mujica-Parrodi et al., 2009; Novak et al., 2015; Rubin et al., 2012; Zernecke et al., 2011; Zhou & Chen, 2009; but see Wudarczyk et al., 2016 for a larger odor effect with full-blown expressions).

Since no previous EEG studies observed a valence-related odor effect, one may suggest that the effect only works when facial expressions must be rapidly categorized within fast trains of stimuli, without generalizability to other situations. Future studies should obviously explore this possibility. However, in any case, the odor effect and its possible specificity to an experimental context would strengthen the view that facial expression perception largely depends on contextual information (for reviews see Wieser & Broche, 2012; Barrett et al., 2011; Hassin et al., 2013; Aviezer et al., 2016). More generally, the strong dependency on contextual cues could account for the discrepancy across reviewed studies. As an illustration, we showed in a previous work that the effect of hedonic odors on the visual matching of facial expressions is influenced by the presence of verbal labels (Leleu et al., 2015a). Low-intensity angry and disgusted faces are better matched with their full-blown versions in an unpleasant odor context when no verbal information is displayed, while the effect becomes restricted to disgust when emotional labels are associated with the faces. Such context-driven perception favors the view that facial expressions are not always categorized as discrete entities

signaling basic emotions (Jack et al., 2012; Sauter & Eisner, 2013). It also favors the recent claim that one facial expression is not always associated with the same emotion, and one emotion is not always expressed by the same facial movements (Barrett et al., 2019). Following this claim, hedonic odors likely modify which emotion (or emotional property) is attributed to a given facial expression. From our results, we can postulate that the expression-specific response reflects a mixture of categorization processes (e.g., as a basic expression, as a positive/negative expression), each with different weights depending on the odor context.

What could be the underlying neural substrates of the odor effect? Facial expressions are processed in the ventral occipito-temporal cortex (VOTC; e.g., Haxby et al., 2000; Kawasaki et al., 2012), and in the posterior part of the superior temporal sulcus (pSTS; e.g., Puce et al., 2003; Srinivasan et al., 2016). They also recruit a large network of regions dedicated to emotional processing such as the amygdala (e.g., Harris et al., 2014, Whalen et al., 2013), the insula (e.g., Chen et al., 2009; Wicker et al., 2003), and the orbitofrontal cortex (OFC; e.g., Adolphs 2002a; Whalen et al., 2013). Similarly, olfactory neural pathways involve the amygdala, the insula, and the OFC (Anderson et al., 2003; Rolls & Baylis, 1994; Royet et al., 2000; Wicker et al., 2003; Zald et al., 1997, 2003; Zatorre et al., 2000). Therefore, the odor context may induce modulations in these “emotional” brain regions during the perception of facial expressions. Though precise neural sources cannot be easily estimated from EEG, the scalp location of the expression-specific response over posterior cortical regions suggests a main generator in the visual system. Odor-driven modulation of the “emotional” structures may thus directly influence the visual processing of facial expressions through reentrant connections with visual areas. Accordingly, a functional neuroimaging study observed that associations between odor inputs and facial expressions elicit increased activity in the insula and the VOTC (Seubert et al., 2010a). Another study found strengthened connectivity between the amygdala, the OFC and the pSTS (Novak et al., 2015), the latter being a hub for multisensory integration of socio-emotional signals (e.g., Hagan et al., 2009; Watson et al., 2014). Considering that odor valence is mainly coded in the OFC (Andersson et al., 2003), and that the OFC and the VOTC actively communicate during visual perception (Bar et al., 2006), an interaction between those two brain regions may particularly subtend the valence-related odor effect we observed in the present study. However, strong conclusions about neural underpinnings cannot be drawn from EEG and further studies are needed.

Finally, contrary to the expression-specific response, the general visual response elicited by the rapid stream of expressive faces is not affected by hedonic odor contexts. Similarly, explicit participants' behavior for the orthogonal task (i.e., color-change detection of the fixation cross) is not different between odor conditions. These results suggest the absence of a mere (attentional) effect of hedonic odors on both a simple behavioral task and the absolute neural activity elicited by the visual stream of expressive faces. By using the standard ERP approach in EEG, previous studies rather found

that hedonic odors have a general effect on the absolute brain response to facial expressions as early as 160 ms after face-onset (Forscher & Li, 2012; Leleu et al., 2015b; Cook et al., 2017). However, the present study presents methodological specificities such as the use of a rapid stimulation rate (i.e., 6 images per second; stimulus duration \approx 167 ms) and facial expression changes at each stimulus-onset with forward- and backward-masking from surrounding stimuli. This experimental design puts the visual system under tight constraints that may have reduced/abolished any general influence of hedonic odors. Since no previous study used FPVS-EEG to investigate whether hedonic odors modulate visual perception, future studies should disentangle this issue.

3.7. CONCLUSION

In conclusion, the present study brings novel evidence about the influence of hedonic odors on facial expression perception using EEG. It goes beyond previous behavioral and EEG studies by isolating and quantifying a neural marker of rapid (i.e. at a glance) and automatic (i.e., without explicit intention) categorization of facial expression in every participant with high validity (i.e., by measuring a direct differential response to a given expression contrasted with other expressions), high SNR (i.e., the response is confined in a tiny portion of the EEG spectrum), and objectivity (i.e., frequencies are pre-experimentally defined). Admittedly, future studies should reinforce our observations in larger samples and investigate the numerous (contextual) factors that could mediate how hedonic odors influence facial expression categorization. FPVS-EEG provides a unique opportunity to further address this issue, and more generally to explore how information is integrated across senses during (a)typical perception.

3.8. ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Renaud Brochard and Alessia Bacarani for help in odorant selection and to Renaud Brochard and the “Institut Universitaire de France” for assistance and financial support in performing EEG. This work received support from the “Conseil Régional Bourgogne Franche-Comté” (PARI grant), the FEDER (European Funding for Regional Economic Development) and the French “Investissements d’Avenir” program, project ISITE-BFC (contract ANR-15-IDEX-03).

Chapitre 4. A NEURAL MARKER OF RAPID DISCRIMINATION OF FACIAL EXPRESSION IN 3.5- AND 7-MONTH-OLD INFANTS

4.1. INTRODUCTION A L'ARTICLE

La revue de littérature sur le développement de la perception des expressions faciales amène à considérer que les réponses aux expressions, observables au niveau comportemental comme cérébral, évoluent drastiquement à partir de la seconde moitié de la première année de vie du très jeune enfant (Walker-Andrews, 1997, 2005 ; Leppänen & Nelson, 2009). Cette évolution serait possiblement liée à une maturation des systèmes de traitement des émotions avec l'avancée en âge (Machado & Bachevalier, 2003 ; Nelson, 1987, 1994), associée avec les expériences de l'enfant (e.g. Kuchuk et al., 1986). En particulier, il y aurait une augmentation des capacités à extraire les informations émotionnelles, avec la possible implication croissante de ressources attentionnelles, affectives et socio-cognitives dans le traitement des expressions (e.g. Machado & Bachevalier, 2003 ; de Haan & Nelson, 1999 ; Halit et al., 2004 ; Xie et al., 2019 ; Leppänen et al., 2007a). Dans ce corps de recherche, les études conduites en EEG sont peu nombreuses et les résultats d'une grande variabilité entre les études (e.g. de Haan & Nelson, 1999 ; Halit et al., 2004 ; Xie et al., 2019 ; Leppänen et al., 2007a ; Nelson & de Haan, 1996 ; de Haan, 2007 ; Nelson, 1994). Pour cause, la conduction en EEG chez le très jeune enfant est complexe et les études sont majoritairement conduites en ERPs (avec les limites détaillées chez l'adulte). Ainsi, l'approche associant une présentation visuelle périodique rapide (FPVS) et des enregistrements EEG, comme déjà effectué chez l'adulte dans les deux études précédentes, pourrait être particulièrement adaptée pour investiguer les réponses cérébrales aux expressions faciales chez le jeune enfant. En effet, cette approche ayant été appliquée dans des études sur la perception des visages chez le très jeune enfant a permis d'isoler des réponses de catégorisation des visages et des capacités d'individualisation chez cette population (Barry-Anwar et al., 2018 ; de Heering & Rossion, 2015 ; Leleu, et al., 2019a).

Cet article présente une étude conduite sur la discrimination des expressions faciales émotionnelles chez de très jeunes enfants de 3,5 et 7 mois en appliquant cette approche d'étiquetage fréquentiel en présentation visuelle périodique rapide associée à des enregistrements EEG. En particulier, les expressions étudiées sont la joie (valence positive), le dégoût (négative) et la neutralité, en comparaison de toutes les autres expressions faciales émotionnelles de base (colère, dégoût, joie, peur, tristesse) et de la neutralité. Contrairement aux études conduites chez l'adulte détaillées dans les deux précédents chapitres, au sein d'une séquence de stimulation visuelle, l'expression cible est ici présentée en fréquence de base et toutes les expressions sont introduites aléatoirement à une fréquence plus rapide. En procédant ainsi, cela laisse plus de temps à l'enfant pour traiter l'expression présentée et nous permet tout de même d'enregistrer directement la réponse cérébrale de discrimination de l'expression cible par rapport aux autres expressions.

BOX 4 : Résumé de l'article : « A neural marker of rapid discrimination of facial expression in 3.5- and 7-month-old infants »

- On connaît peu de choses sur les capacités du très jeune enfant à rapidement discriminer une expression faciale parmi d'autres.
- Ici, nous avons investigué le développement de la discrimination des expressions faciales dans la prime enfance avec de la stimulation visuelle périodique rapide couplée avec de l'électroencéphalographie (EEG).
- L'EEG a été enregistré chez 18 nourrissons âgés de 3,5 mois et 18 nourrissons âgés de 7 mois à qui l'on présentait un visage féminin expressif (exprimant du dégoût ou de la joie) ou neutre à une fréquence de stimulation de base de 6 Hz.
- Des images du même individu exprimant d'autres expressions (soit la colère, le dégoût, la joie, la tristesse, la peur ou la neutralité, aléatoirement) ont été introduites tous les 6 stimuli (i.e., à $6/6 = 1$ Hz) pour isoler directement une réponse de discrimination entre l'expression de base et toutes les autres.
- L'analyse dans le domaine fréquentiel a révélé une réponse cérébrale au changement d'expression (i.e., à la fréquence prédéfinie de 1 Hz) à la fois chez les 3,5 et les 7 mois, indiquant une discrimination visuelle du dégoût, de la joie et de la neutralité dès ces jeunes âges.
- A 3,5 mois, les réponses au dégoût et à la joie étaient majoritairement médiales et occipitales, suggérant une discrimination simple basée sur les traits faciaux. Une topographie plus latérale a été trouvée pour la réponse à la neutralité et suggère que la discrimination de cette catégorie s'appuie sur des indices visuels distincts, reflétant potentiellement la discrimination des visages expressifs vs. inexpressifs, basée sur la configuration du visage dans son ensemble.
- Enfin, un effet de l'âge a été trouvé pour la joie, se traduisant par une activité moindre au niveau des sites postérieurs et une réponse additionnelle au niveau des régions fronto-centrales à 7 mois. Ceci pourrait refléter des changements développementaux critiques dans le traitement du contenu émotionnel de la joie, avec l'attribution de signification, sous-tendus par des structures cérébrales impliquées dans l'évaluation cognitive, affective, ou sociale.

4.2. ABSTRACT

Here is investigated the development of facial expression discrimination in infancy with fast periodic visual stimulation coupled with scalp electroencephalography (EEG) in 3.5- and 7-month-old infants. Pictures of an expressive (disgusted, happy) or neutral female face were presented at a 6-Hz stimulation frequency. Other expressions were introduced every 6 stimuli (at 1 Hz) to isolate a discrimination response between the base expression and the others. Frequency-domain analysis revealed an expression-change response at both ages over posterior regions. At 3.5 months, the response to neutrality was more lateral than to disgust and happiness, possibly reflecting a high-level discrimination of expressive vs. unexpressive faces. At 7 months, the response to happiness appeared over fronto-central regions, reflecting critical developmental changes for this emotion.

4.3. INTRODUCTION

A large body of research suggests that the first year of life is critical in the development of facial emotion perception (e.g., Campos et al., 1983; for reviews see Leppänen & Nelson, 2009; Nelson, 1987; Maria et al., 2018). Several studies report early abilities for discriminating facial expressions (e.g., Field et al., 1982; Farroni et al., 2007), while other studies challenge them (Kaitz et al., 1988; Oostenbroek et al., 2016; see also Soussignan et al., 2018). Indeed, infants' abilities to discriminate, recognize, and adapt their own behavior to others' facial expressions develop gradually over infancy and childhood, and, for most facial expressions, emotion recognition has not been clearly evidenced before the second half of the first year (Walker-Andrews, 1997; Leppänen & Nelson, 2009).

Some authors have suggested a two-stage development of facial expression recognition during the first year (Campos & Stenberg, 1981; Leppänen & Nelson, 2009; Leppänen, 2011; Oster, 1981; Quinn et al., 2011; Walker-Andrews, 1997, 2005), the ability to assign some meaning to facial expressions emerging after experience-expectant developmental processes (Leppänen & Nelson, 2009; Leppänen, 2011). In that framework, infants would start differentiating facial expressions by progressively decoding their visual features (i.e., shape and configuration of features), before being able to attribute emotional meaning to specific patterns of facial actions contingent with repeated social interactions. Accordingly, from 3 months of age, infants visually discriminate some facial expressions, such as happiness (Barrera & Maurer, 1981; Haviland & Lelwica, 1987; Young-Browne et al., 1977). However, they do not reliably "categorize" facial expressions (i.e., generalize an emotion category across different models) before 5 to 7 months (Serrano et al., 1992; Bornstein & Arterberry, 2003; Bornstein et al., 2011; Caron et al., 1982; Kotsoni et al., 2001). Other studies investigating infants' emotional reaction to adult facial expressions (e.g., Soussignan et al., 2018) revealed that infants react to positive emotions (smiling more to happy faces than neutral and negative faces) from about 3 months of age and progressively extend this reaction to negative emotions during the second

part of the first year (for reviews, see [Campos & Stenberg, 1981](#); [Oster, 1981](#)). Similarly, by 3-4 months of age, infants increase their smiling responses to an adult face changing from neutral to smiling ([Legerstee, 1997](#); [Millar, 1976](#)), and from 7 months of age, infants exhibit increased frontalis activation in response to fear ([Kaiser et al., 2017](#)). With the development of referential looking behaviors from 7 to 12 months ([Rochat & Striano, 1999](#)), infants more reliably refer to adults' negative facial expressions and adjust their behavior accordingly ([Campos et al., 2003](#); [Feinman & Lewis, 1983](#); [Klennert et al., 1986](#)). Overall, these observations reflect the increasing influence of the socio-cultural context on the cognitive processes (attention, language, categories and concepts) involved in developing the perception of facial expression ([Hadley et al., 2014](#)).

In line with behavioral literature ([Quinn et al., 2011](#); [Walker-Andrews, 1997](#)), brain activity also indicates different stages in the early development of facial expression processing. For example, at the behavioral level, fearful faces elicit an adult-like attentional orienting over neutral or happy faces from 7 months of age (e.g., [Kotsoni et al., 2001](#); [Nelson & Dolgin, 1985](#); [Nelson et al., 1979](#); [Peltola et al., 2008](#); [Peltola et al., 2013](#); [Peltola et al., 2009](#)). At the same age, an "adult-like neural circuitry" is engaged to process some emotional faces (sad and happy faces: [Rotem-Kohavi et al., 2017](#); fearful faces: [Leppänen & Nelson, 2009](#)). For fear, modulations were observed over medial occipital and occipito-temporal sites (i.e., related to the visual processing of faces) in studies measuring event-related potentials (ERPs) (e.g., [de Haan & Nelson, 1999](#); [Halit et al., 2004](#); [Xie et al., 2019](#); [Leppänen et al., 2007a](#)). Other modulations were reported over fronto-central regions in response to fear, happiness or anger in ERP studies ([Leppänen et al., 2007a](#); [Nelson & de Haan, 1996](#); [Xie et al., 2019](#)) or studies recording functional near-infrared spectroscopy (fNIRS; [Fox et al., 2013](#); [Minagawa-Kawai et al., 2008](#)). ERP studies relate attentional orienting toward salient stimuli ([de Haan, 2007](#); [Nelson, 1994](#)) with cortical sources in the prefrontal and anterior cingulate cortices ([Reynolds & Richards, 2005](#)) or in the posterior cingulate cortex/precuneus and temporal areas ([Guy et al., 2016](#); [Xie et al., 2019](#)). In fNIRS studies, greater activity occurs in the medial prefrontal cortex (mPFC) for smiling over neutral faces (in 9-13 month-olds: [Minagawa-Kawai et al., 2008](#); in 7-month-olds: [Fox et al., 2013](#)), the mPFC being credited to play an important role in the early acquisition of socio-cognitive skills ([Grossmann, 2013](#)).

The studies reviewed above suggest that brain responses to facial expressions shift over the second half of the first year, reflecting the development of affective and socio-cognitive processes. However, one main limitation of standard ERP and fNIRS studies is the reduced ability to isolate clear brain responses to the discrimination of different facial expressions, even in adults (for reviews on the ERP approach, see [Calvo & Nummenmaa, 2016](#); [Vuilleumier & Pourtois, 2007](#)). Indeed, in these studies, the brain response to a specific facial expression is recorded from the sudden onset of an expressive face against a uniform background. Consequently, the recorded neural response reflects the general

visual processing of the stimulus, including low-level processes involved in the responses to the apparition of the face and the processing of the emotional expression. Such absolute responses in contrast to a no-stimulus baseline would not directly isolate the infant brain ability to differentiate a specific facial expression from the other expressions.

To overcome this limitation, recent studies in adults have used fast periodic visual stimulation (FPVS) coupled with scalp EEG. Robust and specific neural responses to brief expression changes were isolated, each emotional expression being directly contrasted with a neutral face (e.g., [Dzhelyova et al., 2017](#); [Leleu et al., 2018](#)) or with all other expressions ([Poncet et al., 2019](#)). This FPVS-EEG approach relies on the property of the brain to synchronize with stimuli displayed periodically ([Adrian & Matthews, 1934](#)), eliciting EEG responses at the same frequency ([Regan, 1989](#); [Norcia et al., 2015](#), for a review). This allows isolating an objective response (i.e., measured at a predefined frequency of stimulation) to a specific visual content in a few minutes of recording. By presenting stimuli at a rapid pace (i.e., the base frequency) and introducing a specific type of target stimuli periodically at a slower pace, this method isolates a brain response that directly reflects the difference between the target stimuli and the base stimuli (i.e., without post-hoc subtraction). While this approach has been successfully extended to isolate face categorization and individuation abilities in the infant brain ([Barry-Anwar et al., 2018](#); [de Heering & Rossion, 2015](#); [Leleu et al., 2019a](#); [Peykarjou et al., 2017](#)), it was never used to measure the discrimination of facial expressions of emotion in this population.

Here, we used FPVS-EEG to isolate neural responses to the discrimination of specific facial expressions in 3.5- and 7-month-old infants. In the study of [Poncet et al. \(2019\)](#), every expression was displayed at a base frequency of 6 Hz (i.e., 6 stimuli per second) and a target expression was interspersed every 6th stimulus (i.e., at a specific frequency of $6/6 = 1$ Hz) to dissociate the specific brain response to the target expression from all the other categories at the 1-Hz frequency. In the present study, we adapted this experimental design to young infants: the target expression was repeatedly displayed at a base frequency of 6Hz and other emotion categories were interspersed every 6th stimulus (at 1 Hz) to give more time to process the target expression (displayed for 833ms in every 1-Hz cycle). In doing this, the expression-change brain response recorded at 1 Hz reflects the discrimination of all inserted expressions from the target expression. Three facial expressions - neutrality, happiness and disgust - were considered, each with specific predictions. The neutral expression was contrasted with expressive faces (happiness, disgust, anger, fear, and sadness); we expected there a neural response reflecting the dissociation between this “unexpressive” face configuration and expressive faces at both ages, irrespectively of the emotion category. For happiness and disgust contrasted with all other facial expressions (including neutrality), we expected neural responses indexing the perceptual processing of their specific visual characteristics (e.g., smiling mouth in happy faces, wrinkled nose in disgusted faces) at both ages. In addition, according to the progressive

integration of affective and socio-cognitive processes in the perception of facial expressions from the second half of the first year (e.g., Quinn et al., 2011; Walker-Andrews, 1997), we expected a shift in the responses recorded at 3.5 and 7 months. In particular, a developmental change of the neural response is expected for the expression that rapidly acquired significance for infants, i.e., happiness (e.g., Soussignan et al., 2018) in our design. Finally, the age at which infants start to understand the meaning of disgust – or whether this ability appears in infancy – remains unclear (Widen & Russell, 2010, 2013). Thus, we did not expect that the discrimination response to disgust would differ between 3.5 and 7 months.

4.4. METHODS

4.4.1. Participants

Twenty-one 3.5-month-old and twenty-two 7-month-old infants participated in the study. They were recruited by mail through the local birth registry. Before testing, all parents gave written informed consent. Testing was conducted according to the Declaration of Helsinki and approved by a French ethics committee (Comité de Protection des Personnes Sud-Est III - 2016-A02056-45). Data from three 3.5- and four 7-month-old infants were excluded from the analyses due to less than two valid trials for one condition ($N = 2$ and 2 , respectively) or unusable EEG data because of too noisy signals ($N = 1$ and 2 , respectively). The final sample thus consisted of eighteen 3.5-month-olds (4 females, mean age \pm SD = 107.8 ± 4.7 days, range: 101–116 days), and eighteen 7-month-olds (7 females, mean age \pm SD = 216.8 ± 6.7 days, range: 204–229 days).

4.4.2. Visual stimuli

Pictures of 4 individual female faces depicting basic emotional facial expressions (disgust, happiness, anger, fear, sadness) and neutrality were taken from the KDEF database (the models coded 07F, 09F, 14F and 20F were thus selected) (Lundqvist et al., 1998). They were equalized in terms of luminance and put into a medallion-shape window to discard information from the background and hairstyle (Figure 4.1). They were displayed on a mid-level grey background (i.e., 128/255 in greyscale) with face-size adjusted to 22.6×17 cm. Stimuli were presented at the center of a screen at an approximate viewing distance of 57 cm, subtending a large part of the infants' visual field (i.e., $21.6 \times 16.6^\circ$ of visual angle). Hence, the size of the face images was close to the size of faces encountered by infants during typical social interactions (de Heering & Rossion, 2015; Leleu et al., 2019a).

4.4.3. Procedure

The procedure was adapted from experiments that successfully isolated and quantified brain signatures of facial expression perception in adults (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018; Poncet et al., 2019) using fast periodic visual stimulation (FPVS). Stimuli were presented with Java without inter-stimulus interval on a 24-inch LED screen (60 Hz refresh rate, resolution: 1920 × 1080 pixels) on a mid-level grey background (i.e., 128/255 in greyscale) at a base rate of 6 Hz (i.e., 6 images per second). At this rate, each stimulus lasts about 167 ms (i.e., 1 sec/6). To minimize low-level repetition effects, face size randomly varied between 85 % and 115 % at every stimulus-onset (minimum step for size changing: 5 %). Each stimulation sequence presented the face of only one individual (*Figure 4.1*). One target expression (i.e., disgust, happiness, or neutrality attributed to separate sequences) was presented at the base rate and a change of expression with the remaining 5 basic emotional expressions (except surprise) was introduced every 6th stimulus (i.e., at a lower rate of 6/6 = 1 Hz). For example, when neutrality is the target expression presented at the base rate, faces displayed at 1 Hz displayed either happiness, disgust, anger, fear, or sadness, randomly alternating. Hence, the approach dissociates two brain responses within a single stimulation sequence: the 6-Hz base frequency tags a general visual response to the rapid train of one individual face varying in size, while the 1-Hz expression-change rate tags a discrimination response selectively reflecting the perception of a change of expression between the target expression and all other expressions. All contrasted expressions were equally presented throughout each stimulation sequence, without successive duplication. In sum, due to the periodic nature of the tagged EEG response that captures brain activities common to all expression-changes within a sequence, the 1-Hz expression-change frequency indexes whether the infant brain discriminates five facial expressions from the target expression.

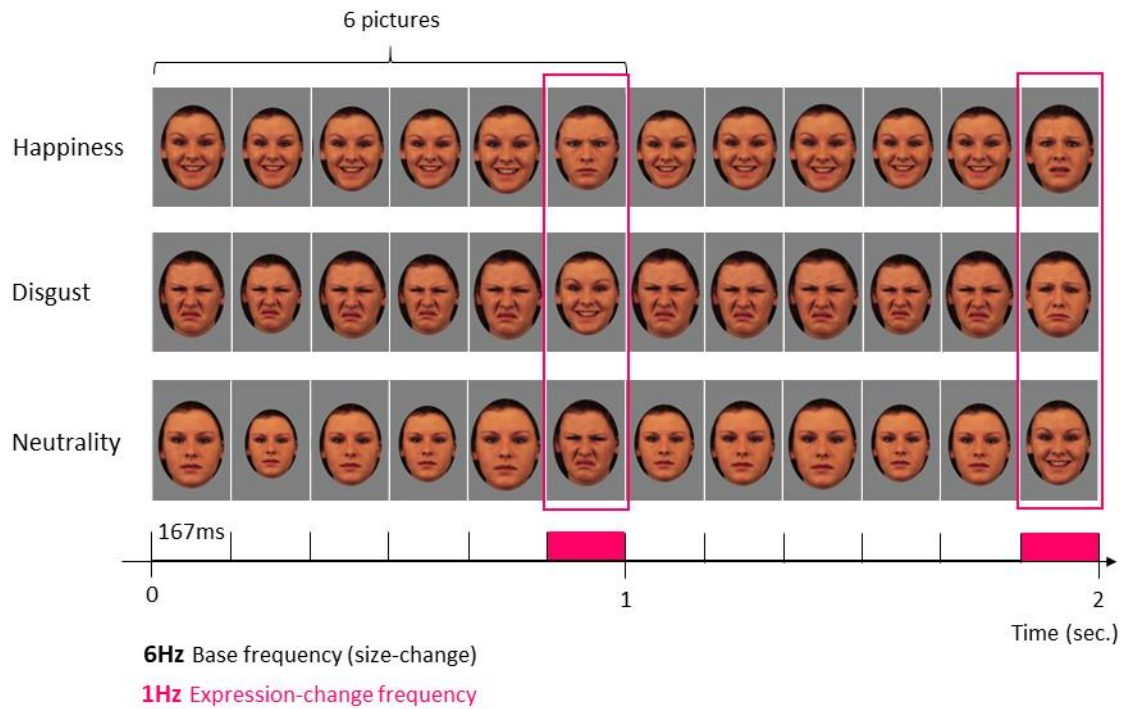


Figure 4.1. Fast periodic visual stimulation in electroencephalography (FPVS-EEG) to isolate a neural marker of rapid discrimination of facial expression. Among the 5 basic emotional facial expressions used (disgust, happiness, anger, fear, sadness) and neutrality, the discrimination of three target expressions was tested (disgust, happiness and neutrality). Here are depicted 2 seconds of fast periodic stimulation with images from one individual face. From top to bottom: happy, disgust, and neutral facial expressions are periodically displayed at the 6-Hz base rate (i.e., 6 pictures per second; 1 cycle \approx 167 ms) without inter-stimulus interval, and the 5 other expressions are randomly displayed at the 1-Hz expression-change frequency (every 6th cycle = 1 sec between each expression-change). Images were presented through 15% randomized size variation at each cycle. This design thus isolates two dissociated responses at two different frequencies: a general visual response (6 Hz) to the rapid train of one individual face varying in size and an expression-change response (1 Hz) reflecting rapid (i.e., single-glance) discrimination of all inserted expressions from the target expression presented at the base rate.

After EEG-cap placement, the infants were placed in a baby car seat in front of the screen in a dedicated light- and sound-attenuated room. A camera placed on top of the screen continuously monitored them to check their well-being and attention to the screen. Each 34.5-sec sequence started with a pre-stimulation interval of 0.5 sec of blank screen, followed by a fade-in of increasing contrast for 1.833 secs. Full-contrast stimulation then lasted 31.167 secs before a 0.833-sec fade-out of decreasing contrast, and a post-stimulation interval of 0.167 sec of blank screen. For each stimulation sequence, the target expression was displayed as the base rate and one of the five other expressions was randomly inserted every 6th image, at the 1-Hz rate of expression-change. Auditory tones were transiently used to reorient infants' attention toward the screen, without contaminating the precise frequency-tagged response. Each infant was presented with the three target expressions (disgust, happiness, neutrality) in distinct sequences, their presentation order being counterbalanced across infants. Infants included in the final sample performed between 6 and 13 sequences, for a total test duration ranging from 3.5 to 7 min.

4.4.4. EEG recording and preprocessing

EEG was continuously recorded from 32 Ag/AgCl channels inserted in a cap (Waveguard, ANT Neuro, The Netherlands) according to the 10-10 classification system. The fronto-central channel AFz was used as reference during acquisition. Electrode impedance was kept below 40 k Ω and EEG was digitalized using ASALab 4.7 (ANT Neuro, The Netherlands) at a sampling rate of 1024 Hz. EEG analyses were carried out using Letswave 6 (<http://nocions.github.io/letswave6>) running on Matlab 2017 (MathWorks, USA). Left and right mastoid (M1 and M2) and prefrontal (Fp1, Fpz, Fp2) channels were removed before processing since they were noisy or artifact-ridden for most infants.

First, EEG data were bandpass filtered at 0.1 – 100 Hz using a 4th order Butterworth filter and resampled to 200 Hz. Data were then cropped for each sequence in segments lasting 36 sec starting from the fade-in. To reduce high-amplitude artifacts, each segment was processed using the Artifact Blocking algorithm (Fujioka et al., 2011; Mourad et al., 2007) with a threshold of $\pm 500 \mu\text{V}$ windowed on the overall segment. For four 3.5-month-old infants a remaining noisy channel was rebuilt using linear interpolation from the nearest electrodes. On average, 0.22 ± 0.43 (SD) channels were interpolated per infant for the 3.5-month-olds (range: 0-1), and none for the 7-month-olds. Data were then re-referenced according to a common average reference and EEG data were further segmented in 32-sec (i.e., thirty-two 1-Hz cycles) epochs from the start of the full-contrast sequence.

Two data-driven criteria were used for each infant to remove sequences when no general response was found to the fast train of the individual face changing in size, or when the 1 Hz expression-change rate across the whole scalp presented with atypical noise-corrected amplitude compared to the other sequences. A fast Fourier transform (FFT) was first applied to every segment and amplitude spectra were extracted for all electrodes with a frequency resolution of $1/32 = 0.03125$ Hz. The first criterion was based on Z-scores calculated for each channel and each frequency bin as the difference between the signal and the mean noise (estimation from the 20 surrounding bins, 10 on each side, excluding the two immediately adjacent and the two most extreme) divided by the standard deviation of the noise. According to previous FPVS-EEG studies showing a general response of the infant visual system to a 6-Hz stimulation sequence over medial occipital sites (de Heering & Rossion, 2015; Peykarjou et al., 2017; Barry-Anwar et al., 2018; Leleu et al., 2019a), sequences were kept when at least two Z-scores were larger than 1.64 ($p < .05$, one-tailed, signal > noise) or at least one Z-score was greater than 2.32 ($p < .01$, one-tailed) over medial occipital electrodes (Oz, POz, O1, O2) for the 6 Hz base frequency or its first harmonic (i.e., 12 Hz). For the second criterion, amplitude at each frequency bin was first corrected by subtracting the mean noise amplitude estimated from the 6 surrounding bins. Here, noise was estimated from fewer frequency bins since EEG amplitude is high in the low-frequency range with a non-linear decrease as frequency increases. Hence, to consider too many bins would overestimate noise level (and therefore underestimate the expression-change

response) because FFT amplitude spectrum is steeper for lower than for higher frequencies around the 1-Hz frequency. The global magnitude of the brain response over the scalp (i.e., square root of the sum of squared amplitudes of all channels) was then calculated at the 1-Hz expression-change frequency. A sequence was considered atypical when its global noise-corrected amplitude was above or below 2 SDs of the mean of all sequences retained after application of the first criterion. Once these two criteria were individually applied, between 6 and 14 sequences were kept per infant (i.e., 6-12 for the 3.5-month-olds, 6-14 for the 7-month-olds), with an average of 10.11 +/- 1.78 (SD) for the 3.5-month-olds and 10.56 +/- 2.06 (SD) for the 7-month-olds and an overall rejection of 17 out of 199 trials (8.54%) for the 3.5-month-olds and 24 out of 214 (11.2%) for the 7-month-olds. The resulting number of sequences was equivalent across conditions and ages.

4.4.5. Frequency-domain analysis

For each infant, the 32-sec sequences were separated according to each target expression condition and then averaged in the time-domain into a single epoch per condition. FFT was then applied to extract amplitude spectra for each electrode. To determine significant responses for both base and expression-change frequencies and their harmonics (i.e., integer multiples), amplitude at each channel was first normalized by dividing by the square root of the sum of squared amplitudes of all channels (McCarty & Wood, 1985). Normalization was used to identify the main electrodes presenting a significant response by scaling differences between electrodes on the global power of the response across the scalp. Then, data were grand-averaged across infants for each age group and Z-scores were calculated for each electrode. We explored all electrodes by applying a conservative threshold of $Z > 2.57$ ($p < .005$, one-tailed, signal > noise). Harmonics were considered for further analysis until Z-scores for two consecutive harmonics over one channel were no longer significant. For each response, individual normalized amplitudes were summed across significant harmonics and corresponding Z-scores were calculated for these summed amplitudes for each infant and for grand-averaged data in each age group to estimate the significance of the overall responses at both group and individual levels. For illustration purpose, signal-to-noise ratios (SNR) of each response were computed on grand-averaged data as the amplitude (before normalization) divided by the mean amplitude of the noise (same estimation as for noise-corrected amplitudes, see above).

To analyze the differences between the three facial expression discrimination conditions and between age groups, each response was also quantified as a single value expressed in microvolts by summing noise-corrected amplitudes (before normalization) for significant harmonics. Individual summed noise-corrected amplitudes were extracted for each electrode with a significant response in at least one expression condition for at least one age group (see Results). For lateral electrodes, the homologous channel in the other hemisphere was also considered in the statistical analysis. At first, a

repeated-measures ANOVA was performed on the noise-corrected amplitudes using Age (3.5 and 7 month-old) as a between-subject factor and Expression (disgust, happiness, neutrality) and Electrode (POz, OZ, O1, O2 for the base response and O1/2, P7/8, T7/8, CP1/2, FC1/2 for the expression-change response) as within-subject factors. The factor Hemisphere (right, left) was also used as a within-subject factor for the expression-change response only. This analysis did not reveal any significant effect for the expression-change response, indicating that the response is not quantitatively different between facial Expressions ($F(2,68)=0.449$, $\eta^2_p = 0.013$, $p=.64$), Age groups ($F(1,34)=0.014$, $\eta^2_p = 0.0004$, $p=.91$), nor for their interaction ($F(2,68)=0.147$, $\eta^2_p = 0.004$, $p=.86$) (See supplementary *figure 1*, Annexe 6). To further determine whether each expression discrimination leads to different topographies, and whether such topographical differences vary according to the age, an additional repeated-measures ANOVA using the same factors and focusing on the effects involving the Electrode and Hemisphere factors was conducted on normalized summed noise-corrected amplitudes (i.e., when amplitude differences between conditions were removed). For each analysis, Mauchly's test for sphericity violation was performed and Greenhouse-Geisser correction applied whenever sphericity was violated. Comparisons for significant effects were conducted using T-tests.

4.5. RESULTS

4.5.1. Expression-change response

For both age groups, rapid changes of expression (from either a disgusted, happy or neutral face) gave rise to identifiable brain responses with a high signal-to-noise ratio (between 1.3 and 1.5; i.e., from 30 to 50% of signal increase compared with surrounding noise level) and with different topographies (*Figure 4.2*). To identify electrodes with a reliable response, we conducted a scalp-wide exploration of significant expression-change responses for each group and each expression condition using a conservative threshold of $Z > 2.57$ ($p < .005$, one-tailed, signal > noise). For 3.5-month-old infants, the expression-change response from the target expression of disgust was significant for the 1st harmonic (i.e., 1 Hz) over medial occipital channels O1 ($Z = 2.97$) and O2 ($Z = 4.34$). For neutrality, the response was significant over right occipito-temporal channel P8 until the 2nd harmonic (i.e., 2 Hz), with a significant response over T8 ($Z = 2.93$) and P8 ($Z = 4.09$) when amplitude is summed across the two first harmonics. For happiness, no electrode showed a significant response at the conservative threshold. However, two channels presented a significant response when considering a standard threshold of $Z > 1.64$ ($p < .05$, one-tailed, signal > noise): Pz ($Z = 1.67$) and Oz ($Z = 2.05$). For 7-month-olds, every expression condition led to a significant expression-change response for the 1st harmonic. It was recorded over O2 ($Z = 2.86$, $p < .005$, one-tailed, signal > noise) for disgust, over FC2 ($Z = 2.79$) for happiness and over CP2 ($Z = 2.60$) for neutrality (*Figure 4.2B*).

Altogether, these observations reveal that, at 3.5 months, the brain responses to a change of expression from disgust and happiness were concentrated over posterior regions, markedly over medial occipital sites. The response was more lateral for neutrality, with a right-hemispheric occipito-temporal distribution. By contrast, at 7 months of age, the expression-change response is still observed over the medial occipital region for disgust while recorded over central parietal sites for neutrality and centro-parietal and frontal sites for happiness.

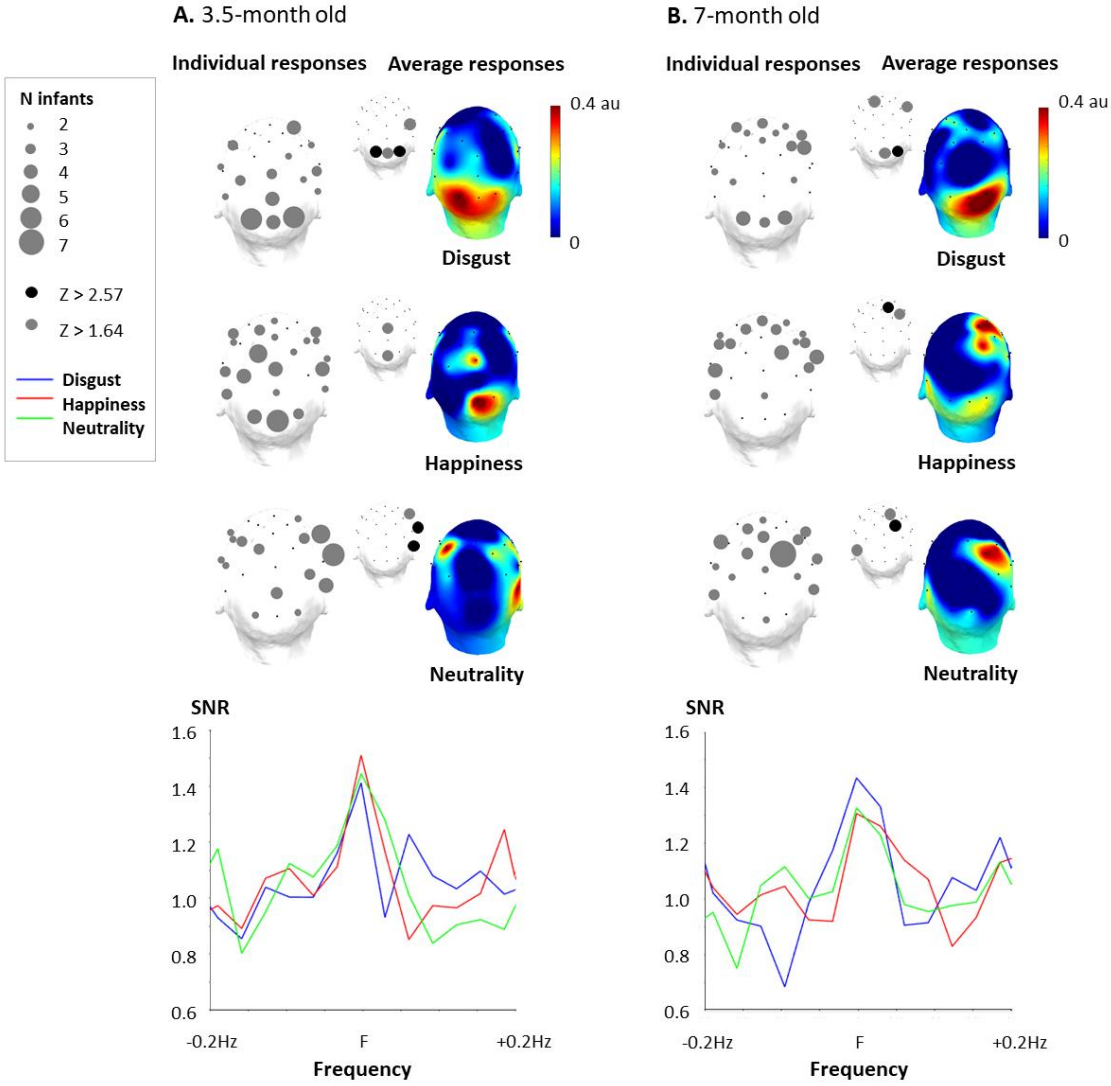


Figure 4.2. Expression-change response for the three facial expressions at 3.5 months (A) and 7 months (B). **Left part.** Topographical representation (superior view) of significant individual responses. For each electrode, the number of infants with a significant response (grey: $Z > 1.64$, $p < .05$, one-tailed, signal > noise) is represented by circle size when at least two individual responses were significant. The smaller topographical map also indicates significant electrodes at group level (grey: $Z > 1.64$, $p < .05$; black: $Z > 2.57$, $p < .005$). **Right part.** 3D topographical color maps (superior view) of the expression-change response (noise-corrected amplitude) for each expression condition. **Bottom part.** Signal-to-noise ratio (SNR) of the expression-change response and surrounding frequencies (± 0.2 Hz, i.e., ± 6 bins) averaged across significant electrodes for each expression condition.

4.5.2. Differences between expressions for each age group

To investigate the specific response associated with the target expressions at each age, we determined whether the distribution of the expression-change response over the scalp differentiates the different emotion categories. To do that, we analyzed normalized noise-corrected amplitudes according to expressions over the different sites identified above and the corresponding site on the other hemisphere; namely, O1/2, P7/8, T7/8, CP1/2, and FC1/2. Medial electrodes were not included to investigate potential hemispheric differences. We performed an ANOVA with the factors Expression (disgust vs. happiness vs. neutrality; within-subjects), Electrode (O1/2 vs. P7/8 vs. T7/8 vs. CP1/2 vs. FC1/2; within-subjects), and Hemisphere (right vs. left; within-subjects) in 3.5 and 7 month-olds, separately.

In 3.5-month-olds, the analysis revealed a significant main effect of Electrode ($F(4,68)=4.281$, $\eta^2_p = 0.201$, $p=.0038$), with a larger response over O1/2 than over FC1/2, the other sites lying in between. More importantly for our purpose, the Expression*Electrode interaction was also significant ($F(8,136)=2.886$, $\eta^2_p = 0.145$, $p=.0053$). Complementary analyses using linear contrasts indicated that this interaction resulted from a different topography of the response to emotional expressions (i.e., disgust and happiness) in comparison to neutrality (interaction Expression*Electrode when disgust and happiness are pooled together: $F(4,68)=6.244$, $p=.0002$). No significant difference emerged between disgust and happiness (interaction Expression*Electrode when neutrality is removed: $F<1$). The difference between neutrality and the two emotional expressions resulted from a significantly lower contribution of O1/2 channels for the discrimination of neutrality (0.14 ± 0.02 (SEM) in arbitrary unit) than happiness (0.21 ± 0.02 , $p = .039$) and disgust (0.22 ± 0.02 , $p = .004$), together with a higher contribution of P7/8 electrodes for neutrality (0.20 ± 0.02) than disgust (0.13 ± 0.02 , $p = .029$). No other main effect or interaction was significant for this age group.

In 7-month-olds, the only significant effect was the Expression*Electrode interaction ($F(8,136)=2.210$, $\eta^2_p = 0.115$, $p=.0303$), and a trend for a larger response in the right hemisphere was observed (main effect of Hemisphere: $F(1,17)=3.792$, $p=.0682$). Complementary analyses using linear contrasts indicated that, at this age and contrary to 3.5-month-old infants, the interaction was not explained by differences between emotional expressions and neutrality (interaction Expression*Electrode when disgust and happiness are pooled together: $F<1$). Rather, the topography of the expression-change response discriminated between disgust and happiness (interaction Expression*Electrode when neutrality is removed: $F(4,68)=3.42$, $p=.0122$). At this age, the interaction was mainly driven by a lower contribution of O1/2 to the response to happiness (0.11 ± 0.02) compared with both disgust (0.21 ± 0.03 , $p = .011$) and neutrality (0.18 ± 0.02 , $p = .028$). As for the 3.5-month-olds, P7/8 channels contributed more to the discrimination of neutrality (0.21 ± 0.02) than disgust (0.15 ± 0.02 , $p = .019$).

4.5.3. Individual expression-change responses

To further verify the robustness of the expression-change response, we explored significant responses for each individual infant (see supplementary table 1, Annexe 6). For the response to a change from the target expression of disgust, 13 out of the eighteen 3.5-month-old infants (72%) presented with at least one significant electrode over the scalp ($Z > 2.57$, $p < .005$). The number of significant individual expression-change responses was 11 (61%) and 10 (55%) out of 18 for happiness and neutrality, respectively. Note that when considering a less conservative significance threshold of $Z > 1.64$ ($p < .05$), all infants had at least one significant electrode over the scalp for each expression condition. Similarly, in 7-month-olds, the expression-change response was significant ($Z > 2.57$) over at least one electrode for 11 out of 18 infants (61%) for the three expressions (all infants with the threshold of $Z > 1.64$). Overall, individual responses reinforce group-level observations with the discrimination of facial expression from disgust mainly eliciting medial occipital expression-change responses at both ages despite a broad distribution over the scalp (*Figure 4.2*). By contrast, while expression changes from happiness and neutrality lead to posterior brain responses for the 3.5-month-olds, over the medial occipital and right lateral channels respectively, they give rise to more anterior activity for happiness in 7-month-old infants.

4.5.4. General visual response

As expected, the 6-Hz stimulation elicited a clear brain response at the same frequency and its harmonics (i.e., integer multiples, e.g., 12 Hz, 18 Hz...) over the medial occipital cortex, reflecting the general visual processing of the rapidly presented individual faces changing in size (*Figure 4.3*). Exploration of the significant electrodes for each facial expression condition and each age group revealed a significant response ($Z > 2.57$, $p < .005$, one-tailed) at 6 Hz over four occipital channels (Oz, POz, O1, O2) for every expression condition and both age groups. Following harmonics were significant over at least one of these electrodes until the sixth harmonic (i.e., 36 Hz) for every expression and age group. When summed across harmonics, the general visual response was still significant over the 4 medial occipital channels. SNR was very high at 3.5 months ($\text{SNR} \approx 6$, signal 6 times larger than noise) and lower but still high at 7 months ($\text{SNR} \approx 3$, signal 3 times larger than noise) (*Figure 4.3*).

A repeated-measures ANOVA revealed a marginally significant main effect of *Age* ($F(1,34)=3.69$, $\eta^2_p=0.098$, $p=0.063$), with a larger response in the 3.5-month-olds ($5.22 \pm 0.95 \mu\text{V}$ (SEM)) than in the 7-month-olds ($3.21 \pm 0.44 \mu\text{V}$ (SEM)). In addition, we found a significant effect of *Electrode* ($F(1.93,65.64)=15.83$, $\epsilon=0.64$, $p < .0001$) qualified by a significant *Electrode *Age* interaction ($F(1.93,65.64)=5.39$, $\epsilon=0.64$, $p=.007$). This latter interaction was characterized by a significant difference between age groups (3.5 vs. 7-month-olds) for electrodes O2 ($6.32 \pm 1.19 \mu\text{V}$ vs. $3.42 \pm 0.43 \mu\text{V}$, $p=.03$), Oz ($6.91 \pm 1.31 \mu\text{V}$, vs. $3.83 \pm 0.65 \mu\text{V}$, $p=.04$), with a trend for O1 ($4.84 \pm 0.94 \mu\text{V}$, vs. 2.90

$\pm 0.46 \mu\text{V}$, $p=.07$) and no difference for POz ($2.84 \pm 0.54 \mu\text{V}$, vs. $2.69 \pm 0.53 \mu\text{V}$, $p=.85$). Importantly for our purpose, no effect involving the factor *Expression* was significant.

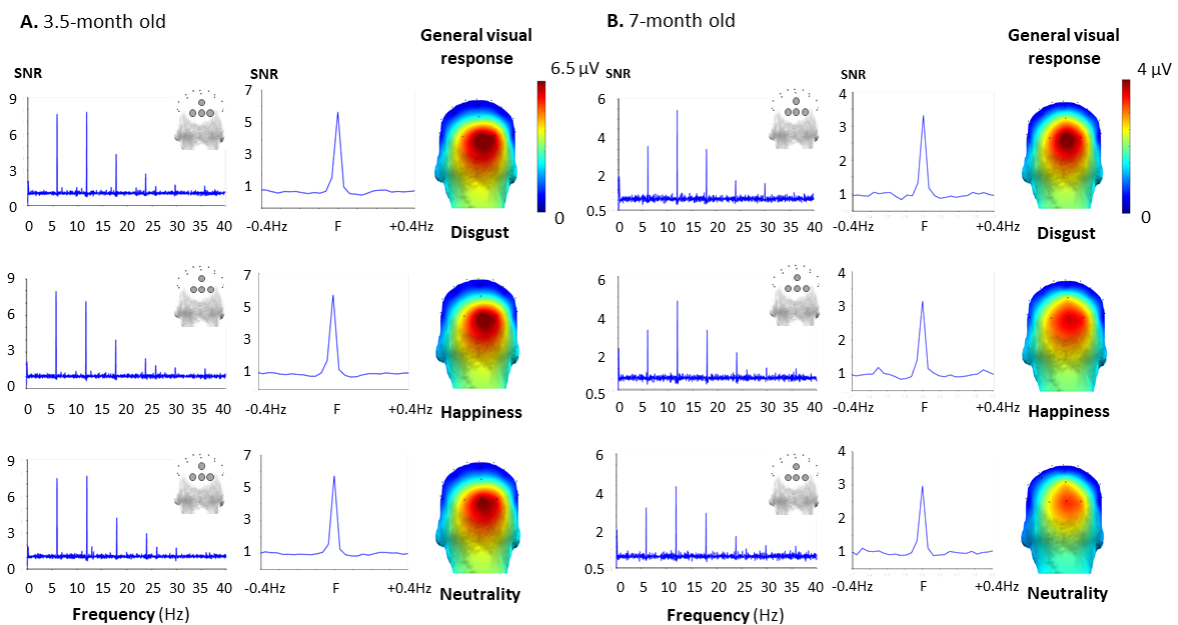


Figure 4.3. General visual response for the three facial expressions at 3.5 months (A) and 7 months (B). **Left part.** SNR was calculated on the averaged values of the 4 occipital electrodes and is shown for each harmonic until the 6th, for each expression condition. **Middle part.** SNR was calculated on the summed harmonics values averaged between the 4 occipital electrodes, considering z scores of at least one of the 4 occipital electrodes was significant (> 2.57), showing a high signal to noise ratio for each expression: around 6 for every expression-condition in the 3.5-month-olds, and around 3 in the 7-month-olds. **Right part.** Topographical 3D map view shows a clear medial occipital cortex response of the noise-corrected amplitude values summed until the 6th harmonic of the 6 Hz response for the 3 conditions.

4.6. DISCUSSION

By investigating the specific neural responses to brief changes of facial expression within rapid streams of neutral, disgusted or happy faces using FPVS-EEG, the present study isolates direct brain markers of facial expression discrimination in 3.5- and 7-month-old infants. A significant response was observed over posterior scalp regions for the discrimination of both disgust and happiness in 3.5-month-old infants, with a similar topography for disgust in 7-month-olds. For neutrality, the response was recorded over more anterior, occipito-temporal and parietal regions, at both ages. Finally, the response to happiness migrated from posterior sites to fronto-central scalp regions between 3.5 and 7 months. These results indicate that distinct brain mechanisms are involved in facial expression discrimination according to the age of the infants and the expression.

For neutrality, by opposing a neutral/unexpressive face (i.e., without facial actions) to all potential emotional facial expressions (all emotional facial actions being displayed randomly), we isolated a brain response reflecting the occurrence of an expression within the perceived faces at both

ages. We note that this response was recorded over scalp regions analogous to those observed in adults (i.e., over right occipito-temporal sites), when neutrality is contrasted to all emotional expressions in a quite similar design (Poncet et al., 2019). Thus, this response could be a marker of the detection of expressive facial configurations within the face, both in infancy and adulthood. The face and facial emotion processing systems in adults encompass various structures including the lateral inferior occipital gyrus (OFA: occipital face area), the midfusiform gyrus (notably the FFA: fusiform face area), the posterior superior temporal sulcus (pSTS), the orbitofrontal cortex (OFC), the posterior cingulate cortex (PCC)/precuneus and the amygdala (e.g., Kawasaki et al., 2012; Haxby et al., 2000; Duchaine & Yovel, 2015; for an fMRI review, see Fusar-Poli et al., 2009). This network might be already partly functional during the first year of life (Leppänen & Nelson, 2009; Leppänen, 2011), as suggested by ERP studies revealing several cortical sources within occipital brain areas (notably the OFA), the fusiform gyrus, the posterior temporal cortex (including the pSTS), the PCC/precuneus or the middle frontal cortex (including the medial prefrontal cortex: mPFC) (Guy et al., 2016; Xie et al., 2019). Among these regions, the pSTS specifically responds to facial expressions in adults (Harris et al., 2012, 2014; Said et al., 2010; Whalen et al., 2013), with an important role in processing changeable aspects of the face (Puce et al., 2003; Srinivasan et al., 2016). Responses to facial expressions have also been recorded in adults in other regions of the face perception network, such as the fusiform gyrus and other face-selective patches within the ventral visual pathway (e.g., Kawasaki et al., 2012). Thus, this network could already be at work at 3.5 months of age to subtend the discrimination of neutral vs. expressive faces. However, its functionality could be limited to segregate any expressive face from a neutral face whatever the emotional content, considering the lack of evidence for more finely tuned processes that distinguish the different expression categories at this age (Campos & Stenberg, 1981; Leppänen & Nelson, 2009; Oster, 1981; Quinn et al., 2011; Walker-Andrews, 1997). This interpretation should however remain tentative as we cannot ascertain that this response is specific to *emotional* configurations. Further research is needed to dismiss the possibility that this response also emerges by opposing neutral faces to facial expressions without emotional content, such as tongue protrusion or speech-related facial movements (e.g., say “O”).

Compared to neutrality, the discrimination of disgust and happiness elicited distinct topographies, especially in 3.5-month-olds. For the two latter facial emotions, the expression-change response was isolated over medial occipital scalp regions, whereas it was recorded over more anterior temporo-parietal sites for neutrality. A similar trend was also observed at 7 months when comparing between disgust and neutrality. These observations strongly suggest that, while the infant brain discriminates every target expression from other expression categories at both ages, these discrimination abilities rely on different visual cues, and hypothetically distinct brain structures and mechanisms. Indeed, the expression-change response can emerge only if the brain detects visual cues

that both (1) occur reliably in the target expression, and (2) do not occur in the expressions with which the target expression is contrasted. These cues can be either local properties of a single feature (e.g., a smiling mouth or a wrinkled nose), or more complex and integrated patterns (i.e., the configuration of expressive features over the whole face). In particular here, for the brain response to neutrality, the brief 1-Hz changes always occurred after infants' perception of the whole face with all facial features turning from unexpressive (i.e., neutral face) to expressive (i.e., anger, disgust, happiness, fear or sadness). By contrast, for the infants' brain responses to disgust and happiness, the EEG changes were not equally salient for all facial features at each periodic alteration of expression since different expressions can share facial actions (e.g., eyebrow lowering for anger, disgust, fear and sadness). One may thus suggest that the discrimination of neutrality relies on brain structures that integrate the configuration of facial features over the whole face, whereas the discrimination of both disgust and happiness is subtended by lower-level regions that process more local information.

Supporting this interpretation, the lateral occipito-temporal and parietal distribution of the expression-change response to neutrality is close to the topography reported in studies that isolated a high-level face categorization response irrespective of low-level visual cues in 4-month-olds (de Heering & Rossion, 2015; Leleu et al., 2019a). On the other hand, the medial occipital responses to disgust and happiness mirror (at least for 3.5 month-old infants) the topography of the general visual response recorded here at the base rate, and more generally in all (infant) studies using the FPVS-EEG approach (e.g., de Heering & Rossion, 2015; Leleu et al., 2019a; Peykarjou et al., 2017). This base response indexes lower-level processes elicited at each stimulus onset (e.g., in response to variations in size, luminance, or local features). A medial occipital topography was already reported in other infant studies investigating the categorization of human vs. macaque faces (Peykarjou et al., 2017) or the individuation of monkey faces (Barry-Anwar et al., 2018), suggesting that the developing brain relies more on low-level visual cues to process fine-grained facial information during the first months of life. In sum, we propose that the medial occipital response recorded for disgust and happiness in 3.5-month-old infants indexes the discrimination of local facial actions that distinguished the target expression from the other expressions (e.g., the smiling mouth in happy faces, the wrinkled nose in disgusted faces). By contrast, the response to neutrality indexes a higher-level processing of the configuration of expressive features over the whole face, whatever the (emotional) nature of this configuration.

Contrary to disgust and neutrality, the response to happiness clearly differed between the two age groups, showing a significant developmental change between 3.5 and 7 months. While in 3.5-month-olds the response mainly appeared over occipital/posterior sites (suggesting the activation of regions involved in the discrimination of local features; see above), the response mostly emerged over fronto-central electrodes in the 7-month-olds. This topographic evolution might reflect a specialization

of the response, with the cognitive integration of a specific affective and/or social meaning, as demonstrated by recent studies (e.g., [Palama et al., 2018](#)). The topography observed here is in accordance with those reported in ERP studies in situations supposed to involve different levels of interest for infants (e.g., new vs. familiar objects, [Reynolds and Richards, 2005](#); faces vs. toys, [Guy et al., 2016](#)), or for different expressions (e.g., [Xie et al., 2019](#)). These findings were thought of as reflecting stimulus salience ([Nelson & de Haan, 1996](#)) or attentional processes (e.g., [Richards, 2003](#); [Reynolds and Richards, 2005](#); [Guy et al., 2016](#); [Xie & Richards, 2016](#); [Xie et al., 2019](#)). For example, [Xie et al. \(2019\)](#) proposed that a fronto-central response emerges for expressions that trigger attention allocation and deeper processing. Similar fronto-central activities were reported in response to happiness using fNIRS ([Fox et al., 2013](#); [Minagawa-Kawai et al., 2008](#)). These findings were explained by the involvement of the mPFC, which supports the acquisition of social cognitive abilities ([Grossmann, 2013](#)).

An alternative (although non-exclusive) hypothesis is that the expression-change response to happiness indexes the discrimination of positive vs. negative emotions at 7 months. In our design, all emotions but happiness were negative (4 out of 5) or unexpressive (1 out of 5). Thus, the brain response isolated by this contrast may also capture the processing of emotional valence, and not solely the processing of visually distinct expressions. However, whatever the nature of this response, it indicates that infants begin to give a special status or meaning to happiness at this early age of 7 months, allocating more attention or recruiting specific brain mechanisms implicated in affective, cognitive and/or social processing. Future studies could examine the hypothesis of a relationship between fronto-central activities and meaning attribution, for instance by testing the influence of contextual information, such as the emotional environment provided by the mother ([de Haan et al., 2004](#)) or the multisensory context provided by auditory ([Flom & Bahrick, 2007](#)) or olfactory cues ([Godard et al., 2016](#)).

The infant brain response to disgust was mainly centered over occipital/posterior sites and did not evolve with age. As proposed above, it could index activations within brain regions mainly involved in feature discrimination, leading to a neural pattern which is topographically close to the general visual response elicited at the base rate. It indicates that the brain has detected some visual cues that reliably occur in a disgust face and are absent in the other expressions (i.e., anger, happiness, fear, sadness, and neutrality). Considering the facial actions identified for these different expressions, the main candidates for disgust-specificity are nose wrinkling and lips parting together with upper lip rising, two actions more associated with disgust than with any other facial emotions ([Ekman et al., 1978](#)). The stability between 3.5 and 7 months suggests that this expression did not acquire meaning, contrary to happiness. This suggestion is in line with behavioral studies, which indicate that the emotional dimension of disgust is not integrated before 12 months ([Hertenstein & Campos, 2004](#); [Moses et al.,](#)

2001) or even later (Widen & Russell, 2010, 2013), its understanding implying a higher cognitive development (Rozin & Fallon, 1987; Widen & Russell, 2013). It may also be possible, however, that the contrast performed here did not allow segregating the specific response to this emotion. As mentioned earlier, the contrasted expressions included expressions with the same (negative) valence, as opposed to the target expression of happiness. Thus, we cannot exclude that the perception of facially-expressed disgust already acquired the status of a negative signal at 7 months, but it may not be dissociated from other negative facial signals (e.g., anger, fear, sadness), except from visual characteristics. This assumption should be further investigated by testing other negative emotions, such as fear or anger, already known to trigger infants' attentional processes in relation to meaning attribution (Leppänen & Nelson, 2009; Xie et al., 2019).

4.7. CONCLUSIONS

This study shows that at 3.5 and 7 months, brain responses indicating that infants visually discriminate the facial expressions of disgust, happiness and neutrality from the other basic expressions can be isolated, with relative consistency across infants. The responses observed in the disgust and happiness conditions at 3.5 months, likely reflecting visual discrimination based on facial features, were mainly medial occipital. No evidence for higher-level processing, such as “meaning” attribution and/or attention engagement, was observed here. The distinct topography noted at both ages for the response to neutrality further suggests that the discrimination of this expression relies on configural cues (i.e., integration of features over the whole face), reinforcing the hypothesis of a more local discrimination of disgust and happiness. Finally, for happiness, the response was topographically different at 7 months, with less activity over posterior areas but a significant brain response over fronto-central scalp regions. This potentially reflects a critical developmental change in the brain processing of the emotional content of faces, with an attribution of meaning to this expression and the involvement of brain structures dedicated to its cognitive, affective, and/or social appraisal.

Chapitre 5. DISCUSSION GENERALE

BOX 5 : Résumé de la discussion générale

- Les travaux menés au cours de cette thèse en utilisant l'approche FPVS-EEG nous ont permis d'isoler un marqueur cérébral de la discrimination des expressions faciales émotionnelles chez l'adulte et le très jeune enfant, ainsi que de caractériser l'influence de contextes olfactifs hédoniques sur ce marqueur.
- Chez l'adulte, une réponse cérébrale spécifique à chaque expression a été isolée dans notre première étude, reflétant des mécanismes de catégorisation partiellement distincts entre expressions de base (joie, colère, dégoût, peur, tristesse), et entre expressions de manière générale et neutralité.
- Les résultats de notre seconde étude suggèrent que les odeurs hédoniques orienteraient davantage la perception des expressions faciales vers leur propre valence émotionnelle, lorsque celle-ci est clairement établie, ou vers la valence de l'odeur pour une expression émotionnellement ambiguë (expression neutre dans l'étude), entravant ou facilitant ainsi leur discrimination des autres expressions.
- L'étude conduite chez des nourrissons de 3,5 et 7 mois révèle qu'une réponse cérébrale au changement d'expression est enregistrée aux deux âges pour les expressions de dégoût, de joie et de neutralité, avec des réponses au dégoût et à la neutralité qui n'évoluent pas significativement entre les deux âges. En revanche, la réponse à la joie présente une évolution, avec une activité principalement postérieure à 3,5 mois et fronto-centrale à 7 mois, suggérant des changements dans l'attribution de signification. Ceci est mis en lien avec les changements développementaux critiques intervenant dans le traitement du contenu émotionnel des visages à la seconde moitié de la 1^{ère} année de vie, notamment le statut particulier de la joie.
- Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que l'expression faciale émotionnelle est catégorisée selon diverses dimensions à l'âge adulte (expression vs. neutre, valence, émotion de base), ces dimensions ayant été acquises progressivement au cours du développement. L'intégration d'un contexte multisensoriel olfactif modifierait le poids de ces dimensions dans le processus de catégorisation (poids de la valence notamment) et pourrait avoir une influence critique pour l'acquisition de la signification émotionnelle de l'expression au cours du développement.
- Nos travaux présentent certaines limites. En particulier, la variabilité des réponses aux expressions obtenues entre les études chez l'adulte, la forte variabilité interindividuelle dans la perception des odeurs, ou encore l'adaptation du paradigme chez le très jeune enfant sont discutées.
- D'intéressantes perspectives émergent. D'une part, une étude en cours semble indiquer que la réponse cérébrale à l'expression de joie est amplifiée en présence d'une odeur agréable chez des nourrissons de 7 mois, suggérant un rôle clé du contexte multisensoriel sur le traitement des émotions faciales au cours du développement précoce. Par ailleurs, nos résultats permettent d'envisager d'utiliser cette approche pour l'étude de la perception des expressions faciales émotionnelles dans le cas d'un développement sociocognitif et affectif atypique (ex : personnes porteuses de la microdélétion génétique 22q11.2).

5.1. RESULTATS PRINCIPAUX ET IMPLICATIONS

Cette thèse avait pour objectif d'enrichir les connaissances sur les mécanismes impliqués dans la perception des expressions faciales émotionnelles et leur développement chez le très jeune enfant. Elle a aussi évalué la manière dont d'autres informations sensorielles, notamment la présence d'un contexte olfactif hédonique, peut influencer la perception des expressions. Ce travail de recherche a été mené autour de trois questions principales : (a) Est-il possible d'isoler un marqueur cérébral de la catégorisation des expressions faciales émotionnelles en EEG chez l'adulte ? (b) Les odeurs influencent-elles les réponses cérébrales de catégorisation des expressions de joie, de dégoût et de neutralité chez l'adulte ? (c) Un marqueur cérébral de discrimination des expressions faciales émotionnelles est-il aussi observable chez les très jeunes enfants de 3,5 et 7 mois et avec quelle évolution au cours du développement ? Cette partie rassemble et discute les résultats principaux obtenus grâce aux études conduites, en réponse à ces questions.

5.1.1. Est-il possible d'isoler un marqueur cérébral de la catégorisation des expressions faciales émotionnelles en EEG chez l'adulte ?

Jusqu'alors, les études conduites en EEG avec la méthode des ERPs avaient mis en évidence une différence temporelle entre les réponses de discrimination entre visage neutre versus émotionnel (précoce : e.g. Calvo et al., 2013 ; Leleu et al., 2015 ; Williams et al., 2006) et entre expressions émotionnelles (plus tardives, e.g. Luo et al., 2010 ; Leppänen et al., 2007a ; Calvo & Beltrán, 2013 ; Ashley et al., 2004). Des spécificités topographiques avaient également été observées, différenciant les réponses à l'expression neutre (sur les sites occipito-temporaux et occipito-pariétaux e.g. Calvo et al., 2013 ; Leleu et al., 2015 ; Williams et al., 2006), de celles obtenues entre les expressions faciales émotionnelles, (e.g. Luo et al., 2010, en pariéto-occipital, temporal, pariétal et frontal ; Leppänen et al., 2007a, en occipito-temporal ; Calvo & Beltrán, 2013, en occipito-temporal, pariétal et fronto-central ; Ashley et al., 2004, en occipital, pariétal et fronto-central). Néanmoins, ces réponses varient entre les études (pour discussion, voir Calvo & Nummenmaa, 2016 ; Dzhelyova et al., 2017), laissant une certaine incertitude sur les spécificités des réponses cérébrales aux différentes expressions faciales émotionnelles. Dans le chapitre 2, notre première étude, nous avons utilisé une approche d'étiquetage fréquentiel en présentation visuelle périodique rapide associée à de l'enregistrement EEG (FPVS-EEG) afin d'isoler des réponses cérébrales de catégorisation des expressions faciales émotionnelles. Notre travail s'est basé sur des études ayant utilisé cette approche pour isoler des réponses aux expressions faciales émotionnelles discriminées de l'expression neutre (Dzhelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018), permettant d'enregistrer des réponses exemptes de toutes autres informations apportées par le visage (ce qui n'est pas permis par les procédures classiques en ERPs, pour revue, voir Calvo & Nummenmaa, 2016). Afin de mettre plus particulièrement en évidence les

capacités du cerveau humain adulte à discriminer automatiquement les expressions faciales émotionnelles entre elles, nous avons adapté le paradigme afin d'isoler la réponse à une expression redondante parmi toutes les autres défilant de manière aléatoire. De cette manière, nous avons montré que des activations cérébrales significatives étaient présentes au niveau du scalp postérieur en réponse aux cinq expressions faciales émotionnelles utilisées (joie, colère, dégoût, peur et tristesse) ainsi qu'à la neutralité, isolant les processus spécifiques de catégorisation des expressions. Plus particulièrement, il est apparu que ces réponses différaient entre elles au niveau de leur topographie (neutralité : sur les sites occipito-temporaux droits, colère : occipitaux et pariétaux droits, tristesse : médial-occipitaux, dégoût : pariéto-occipitaux droits et gauches, joie : pariétaux et centro-pariétaux à dominante droite, peur : sites occipito-temporaux à dominante gauche). Cette observation assoit l'hypothèse théorique d'activités neuronales partiellement distinctes et spécifiques de chaque catégorie émotionnelle (Calder & Young, 2005 ; Haxby et al., 2000 ; Vytal & Hamann, 2010) permettant de les discriminer automatiquement et en une seule fixation. Ce paradigme isole ainsi directement (sans comparaison *a posteriori*) l'activité de substrats neuronaux spécifiquement impliqués dans le codage des différentes expressions faciales émotionnelles.

Outre les spécificités topographiques des réponses allouées à chaque expression, cette étude a révélé que les expressions de peur et de neutralité déclenchaient des réponses plus amples que les autres expressions. La réponse à l'expression de peur pourrait refléter l'influence modulatrice de l'amygdale, fortement impliquée dans le réseau de traitement de la peur (Öhman & Wiens, 2004), en accord avec l'hypothèse d'une réponse adaptative liée à la détection d'un danger agissant par rétroaction sur l'activité du système visuel (comme suggéré par Pessoa et al., 2002 ; Vuilleumier et al., 2001 ; Kawasaki et al., 2012 ; Pourtois et al., 2010). Une communication entre le STS, les cortex occipito-temporaux, temporal antérieur, et orbitofrontal pourrait également être impliquée (Krolak-Salmon et al., 2004 ; Whalen et al., 2013). Pour la réponse à l'expression de neutralité, non-émotionnelle, certaines régions cérébrales pourraient répondre à la dissociation globale entre visages non-expressifs versus expressifs. Cette réponse pourrait être majoritairement générée par des régions corticales impliquées dans le traitement des aspects changeants des visages, comme le STS en particulier (e.g. Srinivasan et al., 2016), ainsi que le gyrus fusiforme latéral impliqué dans le traitement des aspects invariants des visages (Haxby et al., 2000) et les régions impliquées dans le traitement émotionnel (des expressions en base) (Calder & Young, 2005 ; Haxby et al., 2000 ; Vytal & Hamann, 2010). Ainsi, il apparaît que cette approche permet d'isoler des réponses cérébrales de discrimination des expressions faciales émotionnelles entre elles, mais également de la discrimination de l'expression de neutralité, l'absence d'émotion, de toutes les autres expressions émotionnelles, avec l'implication probable de régions traitant spécifiquement cette différence entre neutre et expressif-émotionnel.

5.1.2. Les odeurs influencent-elles les réponses cérébrales de catégorisation des expressions de joie, de dégoût et de neutralité chez l'adulte ?

Au vu des résultats apportés par la littérature sur la perception des expressions faciales émotionnelles en contexte (voir revues de Barrett et al., 2011 ; Hassin et al., 2013 ; Wieser & Brosch, 2012 ; Aviezer et al., 2016), il apparaît que le canal visuel n'est pas le seul impliqué dans le traitement d'un visage émotionnel. En particulier, plusieurs études ont révélé une influence certaine de la présence d'un contexte olfactif sur la perception des visages et de leurs expressions faciales. Néanmoins, en dehors de l'influence claire d'odeurs humaines de stress sur la perception de la peur et sur la réponse cérébrale à celle-ci, les études conduites sur les odeurs hédoniques présentent des résultats très variables, notamment pour celles conduites en EEG. En effet, tandis que la plupart des études comportementales mettent en évidence une influence d'odeurs hédoniques congruentes sur la perception de la joie et du dégoût, les études en EEG n'observent pas d'effet d'odeurs agréables sur la réponse cérébrale à la joie (e.g. Cook et al., 2017 ; Syrjänen et al., 2018 ; Leleu et al., 2015b) et les observations sur le dégoût ne sont pas stables. Par ailleurs, la perception des expressions émotionnelles ambiguës ou neutres et la réponse cérébrale associée semblent être les plus influencées par la présence d'odeurs hédoniques, avec un effet d'orientation opposée entre valence agréable et désagréable (e.g. Leleu et al., 2015a, 2015b ; Cook et al., 2015, 2018). Notre seconde étude a donc testé l'influence d'odeurs hédoniques sur les expressions faciales émotionnelles de joie et de dégoût ainsi que sur la neutralité. Afin d'observer l'influence d'odeurs hédoniques sur la réponse cérébrale spécifique à une expression émotionnelle (discriminée des 5 autres expressions possibles), nous avons utilisé le même paradigme de présentation visuelle que dans la première étude. Cette étude nous a permis de montrer que la présence d'un contexte olfactif hédonique, agréable comme désagréable, n'avait pas d'effet sur la réponse cérébrale à l'expression de joie, comme rapporté par les études précédemment citées. La réponse à l'expression de dégoût est apparue modérément influencée par le contexte olfactif, avec une réponse moindre (moins d'électrodes présentant une réponse significative) en présence d'une odeur quelle que soit sa valence, et plus particulièrement avec des odeurs désagréables. Cette observation est probablement due au fait que des odeurs désagréables potentialisent la perception de la valence de l'expression plutôt que sa catégorie au sein des émotions de base. Parmi les expressions émotionnelles défilant, le dégoût était majoritairement contrasté à d'autres expressions négatives (la peur, la tristesse, la colère). La présence d'odeurs hédoniques perturberait ainsi la discrimination entre ces expressions négatives.

Un autre résultat de cette étude est l'influence des odeurs sur la réponse à la neutralité. En effet, il apparaît que la réponse spécifique à l'expression neutre est fortement influencée par la présence d'un contexte olfactif. La présence d'odeurs désagréables semble perturber son traitement (absence de réponse significative). Cette expression sous influence d'un contexte désagréable pouvant

être perçue comme relativement négative, son traitement cérébral ne permettrait pas une réponse franche de discrimination parmi les autres expressions faciales émotionnelles présentes dans la séquence, majoritairement négatives : la peur, la tristesse, la colère et le dégoût, et la joie. A l'inverse, nous avons observé que la présence d'un contexte olfactif agréable augmente l'amplitude de sa réponse. L'hypothèse est que cet effet serait dû au fait que les odeurs agréables vont orienter la perception du visage neutre comme une émotion positive, étant ainsi mieux discriminé des autres expressions émotionnelles présentes dans la séquence, qui sont majoritairement négatives (toutes sauf la joie). Les résultats de cette étude indiquent une influence importante des odeurs hédoniques sur le traitement cérébral des expressions faciales émotionnelles ambiguës ou neutres, orientant leur perception selon la valence émotionnelle des odeurs. Les expressions faciales émotionnelles franches étant bien catégorisées par le cerveau adulte, leur traitement serait moins influencé par d'autres informations sensorielles telles que les odeurs. En revanche, les expressions émotionnellement ambiguës, ou dont le réseau de traitement est encore en développement, seraient plus sensibles à toute autre information sensorielle, notamment olfactive en raison du statut particulier du système olfactif au niveau du cerveau émotionnel. La présence d'une information olfactive orienterait le traitement de l'expression faciale vers sa valence plutôt que sa catégorie émotionnelle, et pourrait orienter sa perception vers la valence de l'odeur lorsque l'expression est ambiguë.

5.1.3. Un marqueur cérébral de discrimination des expressions faciales émotionnelles est-il aussi observable chez les très jeunes enfants de 3,5 et 7 mois et avec quelle évolution au cours du développement ?

La littérature sur le développement de la perception des expressions faciales émotionnelles s'accorde sur le fait que le nouveau-né présente une sensibilité précoce aux visages et qu'il posséderait une organisation primaire des structures cérébrales, des connexions et des réseaux neuronaux impliqués dans le traitement et la reconnaissance des émotions à la naissance (Leppänen & Nelson, 2009). Néanmoins, ses capacités à reconnaître les expressions faciales, à en extraire les informations émotionnelles, se développeraient progressivement grâce à une maturation des mécanismes cérébraux impliqués dans leur traitement (Nelson, 1987, 1994) et par l'expérience de l'individu, avec une évolution drastique au cours de la première année. L'hypothèse avancée est que les observations de très jeunes enfants discriminant précocement les expressions faciales émotionnelles (e.g. Barrera & Maurer, 1981) seraient davantage liées à des capacités de différenciation visuelle « simple » des expressions faciales en fonction de leurs caractéristiques physiques ou de leurs traits isolés. Les capacités de reconnaissance et de catégorisation des expressions faciales émotionnelles basiques, associées aux aptitudes à réagir de manière différenciée et adaptée, se développeraient grâce à l'expérience des expressions faciales au sein de l'environnement social et ne seraient pas observées

avant l'âge de 6-7 mois (Walker-Andrews, 1997, 2005 ; Leppänen & Nelson, 2009). Une exception cependant est relevée pour l'expression faciale émotionnelle de joie, pour laquelle des observations plus précoces ont été rapportées (dès l'âge de 3-4 mois), avant que cette capacité ne se développe envers les expressions négatives (e.g. Soussignan et al., 2018 ; voir aussi pour revue Campos & Stenberg, 1981). En accord avec cette perspective développementale, la littérature argumente par ailleurs, que, comme observé au travers de l'expression faciale de l'enfant, précocement dans le développement, les expressions faciales négatives ne sont pas associées avec des catégories émotionnelles différentes (Bridges, 1932 ; Camras, 1992 ; Matias & Cohn, 1993 ; Young & Décarie, 1977). La segmentation pourrait originellement se faire entre affect positif et négatif et se différencier entre les différentes émotions plus tardivement. Or, la joie étant la seule expression faciale émotionnelle primaire positive et contrastée avec des visages neutres ou exprimant une émotion négative dans les tests, la preuve de sa discrimination des autres émotions est observée plus précocement que celle des émotions négatives entre elles. Cette conception de segmentation initiale entre valence positive/négative suit également les théories et modèles dimensionnels, qui considèrent la dimension de valence parmi les plus représentatives et universelles pour représenter une émotion (Russell, 1997 ; Osgood, 1966, étayée par exemple par Schlosberg, 1954 ; Russell, 1997, 1980, et appuyée par des travaux de neurophysiologie, e.g. Borod, 2000 ; Heller, 1993). Cette segmentation positive/négative, qui se ferait en amont de la dissociation par expression faciale émotionnelle de base, est également argumentée par les recherches de Shaver et al., (1987).

Cette conception du développement de la perception des expressions faciales en stades (visuel basique, rapidement négatif/positif, puis discrimination entre les émotions de base), a initialement été établie par des études comportementales (Quinn et al., 2011 ; Walker-Andrews, 1997). Elle est également soutenue par des études conduites au niveau cérébral avec l'observation de modulations en réponse aux différentes expressions au niveau cortical dès l'âge de 5 et 7 mois (Leppänen & Nelson, 2009 ; Xie et al., 2019 ; de Haan & Nelson, 1999 ; Leppänen et al., 2007a). Ces observations ont été faites sur des sites occipitaux et occipito-temporaux médiaux, pouvant être liées à un traitement cortical de signification affective, ainsi que sur d'autres régions (centro-pariétales, fronto-centrales) pouvant entre autres être possiblement associées à l'orientation des ressources attentionnelles. Pourtant, il existe une forte variabilité entre les études. Cette variabilité pouvant être expliquée par la procédure utilisée (les ERPs) et la difficulté de son emploi chez le très jeune enfant, nous avons utilisé l'approche d'étiquetage fréquentiel en FPVS-EEG dans notre troisième étude, afin d'isoler de manière objective et stable les réponses de discrimination directe des expressions faciales de joie (positive), de dégoût (négative) et de neutralité. Cette étude nous a dans un premier temps permis d'observer que dès l'âge de 3,5 mois, des réponses de discrimination visuelle étaient révélées pour chacune des expressions testées (parmi cinq autres expressions), majoritairement au niveau medial-occipital pour

les expressions de joie et de dégoût. Ces observations sont en accord avec la littérature qui suggère que précocement dans le développement, les expressions faciales émotionnelles sont discriminées selon leurs propriétés visuelles uniquement, sans qu'il y ait nécessairement implication des réseaux affectifs, attentionnels et de « compréhension » de l'émotion. Notre étude a également mis en évidence que dès cet âge de 3,5 mois, l'expression de neutralité déclenche une réponse différenciée spécifique par rapport à toutes les autres émotions, latéralisée, suggérant l'implication de structures et réseaux de traitement spécifiques de cette dissociation dès ce stade de développement précoce. Ce résultat est en accord avec les hypothèses de mise en place précoce de structures traitant les visages, les caractéristiques changeantes, et distinguant émotionnel versus non-émotionnel (le STS est notamment une structure candidate à l'activité impliquée).

Par ailleurs, en comparant les résultats des deux groupes d'âge de 3,5 et 7 mois, notre étude n'a pas révélé de différence significative pour la réponse à la discrimination de l'expression neutre. Elle a également permis de confirmer le peu d'évolution de la réponse cérébrale à l'expression de dégoût entre l'âge de 3,5 et 7 mois, résultat en accord avec la littérature comportementale (l'expression de dégoût serait mal catégorisée jusqu'à un âge avancé, Durand et al., 2007). L'observation la plus intéressante d'un point de vue développemental est l'évolution de la réponse à l'expression faciale émotionnelle de joie. En effet, avec une réponse majoritairement concentrée sur les sites postérieurs chez les très jeunes enfants de 3,5 mois testés dans l'étude, cette réponse s'est révélée drastiquement diminuée sur les sites occipitaux dans le groupe des enfants de 7 mois, au profit d'une activité majoritairement fronto-centrale. Cette dernière observation est interprétée en termes d'évolution du traitement de cette expression, avec l'implication potentielle plus forte de structures associées à des processus attentionnels, émotionnels et affectifs. En particulier, elle illustrerait la forte dissociation relativement précoce entre émotions positives versus négatives, et l'évolution des réseaux de traitement impliqués entre la première et la deuxième partie de la première année de vie. De plus, elle peut être rapprochée de la croissante implication des processus attentionnels envers les émotions faciales dès la seconde moitié de la première année de vie, particulièrement retrouvée par les études travaillant sur l'expression de peur jusqu'ici (révélé au niveau cérébral par exemple par Leppänen & Nelson, 2009, en accord avec le comportement de préférence attentionnelle observé par Kotsoni et al., 2001 ; Peltola et al., 2009).

Pour autant, il est certain que le traitement et la réponse cérébrale aux expressions faciales émotionnelles, y compris à celle de la joie, n'atteignent pas un niveau de développement équivalent à celui de l'adulte dès la seconde moitié de la première année. En particulier, il est observé que cette capacité continue à se développer au cours de l'enfance et reste longtemps fragile sur certaines émotions (comme le dégoût e.g. Durand et al., 2007 ; Widen, 2010, 2013). De plus, la connectivité fonctionnelle entre les structures et réseaux de traitement des émotions (tels que l'amygdale) et les

autres systèmes préfrontaux régulateurs (comme le OFC) continuerait à se développer jusqu'à l'adolescence, les réseaux restant modifiables en fonction des expériences de l'individu. Ainsi, malgré une évolution du traitement cérébral de l'expression faciale émotionnelle de joie entre l'âge de 3,5 et 7 mois, il est avancé que cette réponse est encore en développement et restera forcément influençable jusqu'à un âge bien plus avancé. En particulier, comme suggéré par les résultats de notre seconde étude, les réponses aux expressions faciales émotionnelles et leur développement pourraient être influencés par un contexte olfactif hédonique, de manière plus manifeste que chez l'adulte.

5.1.4. Discussion et implications générales de nos travaux de recherches

Notre première étude indique que chez l'adulte, chaque expression de base (joie, colère, dégoût, peur et tristesse) ainsi que la neutralité sont rapidement discriminées des autres expressions, entraînant des réponses cérébrales spécifiques. Le système visuel de l'adulte est donc en mesure de facilement catégoriser les différentes expressions faciales, probablement sur la base des différents patterns de mouvements faciaux (Ekman, 1993). Toutefois, le processus de catégorisation pourrait être pluriel. En effet, la perception de l'expression ne correspond pas systématiquement à une émotion de base. Comme discuté en introduction (point 1.1.1.4), cette perception est également liée à l'intégration de plusieurs dimensions, telles que le niveau d'activation et la valence émotionnelle (Russell, 1997 ; Osgood, 1966, voir également la revue de Barrett et al., 2019) et elle est particulièrement sensible au contexte (Wieser & Broche, 2012 ; Barrett et al., 2011 ; Hassin et al., 2013 ; Aviezer et al., 2017). Ainsi, la perception d'une émotion faciale est complexe et dépend de l'attribution d'une signification émotionnelle par l'individu percevant.

A ce titre, les résultats de notre deuxième étude suggèrent que lorsque l'on place les participants dans un contexte olfactif hédonique, celui-ci facilite ou entrave la discrimination d'une expression faciale en renforçant le poids de la valence émotionnelle dans le processus de catégorisation. Cette influence des odeurs hédoniques peut être mise en relation avec les propriétés du système olfactif. Ce dernier a la particularité d'être intimement lié aux structures « émotionnelles » au niveau cérébral, la dimension hédonique plaisant/déplaisant (correspondant à la dimension de valence dans les modèles dimensionnels de l'émotion) étant généralement saillante dans toute perception olfactive (e.g. Ehrlichman & Bastone, 1992a, 1992b, voir point 1.2.2.2). Nous pouvons donc faire l'hypothèse que cette valeur hédonique associée aux odeurs oriente la catégorisation des expressions faciales par l'attribution d'une signification correspondant au ressenti émotionnel de l'individu, de nature valencée.

Enfin, les résultats de notre troisième étude (point 5.1.3), appuyés par la littérature chez le très jeune enfant (e.g. Nelson, 1987 ; Leppänen & Nelson, 2009 ; Campos et al., 1983), nous révèlent que bien que le nourrisson de 3,5 mois soit déjà en mesure de discriminer les expressions faciales à partir

de caractéristiques visuelles simples, une phase de dissociation entre la joie (positive) et les autres émotions (négatives) apparaît à 7 mois (e.g. Kaiser et al., 2017 ; Soussignan et al., 2018), suggérant une primauté de la valence dans le développement de la signification émotionnelle des expressions faciales. Ainsi, de manière identique à l'influence du contexte olfactif sur la catégorisation des expressions faciales observée chez l'adulte, le très jeune enfant attribuerait une signification émotionnelle aux expressions en s'appuyant avant tout sur la dimension de valence. Rappelons que l'olfaction est fonctionnelle précocement dans le développement (voir Schaal, 1988). Le fœtus est d'ores-et-déjà capable d'acquérir des informations à partir des stimulations odorantes de son environnement prénatal et les stimuli olfactifs participent ensuite au développement affectif et cognitif du nourrisson durant les premiers mois de vie postnatale (Schaal & Durand, 2012 pour revue, voir également le point 1.2.3). En revanche, le système visuel est plus immature à la naissance et présente un développement plus tardif et plus long. Le système olfactif pourrait donc être un « tuteur » du développement visuel du nourrisson (e.g. Durand et al., 2013 ; Godard et al., 2016 ; Leleu et al., 2019a), en accord avec l'idée plus générale que l'intégration multisensorielle est moteur du développement social et cognitif (e.g. Bahrick & Lickliter, 2000, 2002, 2012 ; Lewkowicz & Lickliter, 1994 ; Bremner et al., 2013). Plus spécifiquement pour la perception de l'expression faciale, le jeune enfant intégrerait précocement la valeur hédonique des odeurs et pourrait alors associer cette valeur aux expressions perçues chez ses congénères afin de les catégoriser progressivement selon leur valence émotionnelle. L'acquisition des catégories émotionnelles correspondant aux émotions de base se ferait plus tardivement. Le rôle des informations olfactives serait ici probablement moindre puisque 1/ les odeurs ne véhiculent pas précisément ces catégories (e.g. odeur de stress tout autant associée à un visage de peur (effrayé) que de colère (effrayant) ; Kamiloğlu et al., 2018 ; Mujica-Parodi et al., 2009) et 2/ le système visuel, plus développé, pourrait catégoriser facilement sans l'aide apportée par le système olfactif.

Ce dernier principe d'une influence relative du contexte olfactif en fonction du niveau de développement du système visuel est un aspect important de notre interprétation qui mérite d'être davantage investigué. Chez l'adulte, on constate que l'effet des odeurs hédoniques est principalement marqué quand l'expression est ambiguë (neutre dans notre étude). Autrement dit, pour un système visuel adulte, l'influence des odeurs hédoniques est notable lorsque l'expression faciale ne présente pas de signification émotionnelle univoque, en accord avec de précédentes études (e.g. Forscher & Li, 2002 ; Leleu et al., 2015a). En revanche, le système visuel en développement du nourrisson serait sensible aux informations olfactives qu'il s'agisse de catégoriser des émotions clairement exprimées ou ambiguës. Afin de tester cette hypothèse, nous avons mené une étude sur l'influence d'une odeur hédonique plaisante sur la réponse cérébrale à l'expression de joie (clairement exprimée) auprès de très jeunes enfants de 7 mois. Les analyses préliminaires suggèrent une facilitation de la discrimination

de la joie en présence du contexte olfactif, en accord avec notre hypothèse. Toutefois, ces données nécessitent d'être explorées davantage (voir point 5.2.2.1).

5.2. LIMITES GENERALES ET PERSPECTIVES

5.2.1. Limites générales

Les résultats de ce travail de thèse présentent certaines limites. En effet, l'utilisation de stimuli visuels présentant des visages expressifs prototypiques, avec des acteurs mimants une émotion non ressentie, peut-être discutée. Ensuite, la variabilité des réponses aux expressions obtenues entre les études chez l'adulte interroge sur les causes de ces variations et sur leur impact sur les résultats de nos études. La forte variabilité interindividuelle dans la perception des odeurs est également un facteur potentiel de variations dans les résultats obtenus et nécessite d'être discutée. Enfin, l'adaptation du paradigme pour notre étude menée chez le très jeune enfant soulève des questions sur nos résultats ainsi que sur leur reproductibilité. Ces limites sont discutées en détail ci-après.

5.2.1.1. Limites générales associées à l'utilisation d'expressions faciales émotionnelles basiques prototypiques

Les banques de stimuli visuels présentant des images de modèles à qui l'on a demandé de simuler les émotions sont fréquemment utilisées, en particulier pour conduire des études traitant de la perception des expressions faciales émotionnelles, mais cette approche est souvent critiquée. En effet, la production de l'expression faciale par l'individu « acteur/model » est faite sur demande et implique une action volontaire de produire ce qu'il pense être ce à quoi doit ressembler l'émotion lorsqu'elle est exprimée. Ceci a ainsi une validité considérée limitée ; il est d'ailleurs reconnu que les individus ne sont souvent pas capables d'activer volontairement certains muscles normalement activés lors d'une expression émotionnelle spontanée (e.g. [Cohn & Schmidt, 2004](#)). En effet, une récente méta-analyse de [Duran et collaborateurs \(2017\)](#) a permis de mettre en évidence que, bien que les configurations faciales exprimées de manière spontanée partagent de larges similitudes avec celles attendues par la vision prototypique, il apparaît clair que les mouvements faciaux posés et spontanés diffèrent, parfois substantiellement. Une récente revue de [Barrett et collaborateurs \(2019\)](#) propose une possible interprétation de ces résultats ; les configurations musculaires faciales spontanées et posées correspondraient à des systèmes de communication différents. Cette hypothèse est par ailleurs soutenue par le fait que les mouvements faciaux volontaires et involontaires seraient contrôlés par des circuits neuraux différents ([Rinn, 1984](#)). Ainsi, il serait important de tester la reproductibilité des résultats obtenus avec ces visages d'expression émotionnelle mimée, prototypique, avec des images de visages exprimant ces émotions de manière spontanée.

5.2.1.2. Variabilité des réponses aux expressions entre les études chez l'adulte

Une des limites de ces études pourrait être la taille relativement petite de l'échantillon de population ayant participé à l'étude (15 à 18 individus par étude), pouvant laisser craindre une instabilité des résultats en cas de reproduction des études. Néanmoins, grâce à l'approche d'étiquetage fréquentiel utilisée en FPVS-EEG, particulièrement chez l'adulte, le rapport signal sur bruit est élevé et permet d'obtenir des réponses significatives chez chaque individu (et une forte taille d'effet dans l'étude 1) allant dans le sens d'une réponse fiable aux expressions faciales, même avec un échantillon faible. La réponse cérébrale identifiée semble refléter un marqueur neuronal robuste de la discrimination visuelle des expressions faciales.

Toutefois, des différences ont été observées entre les résultats des deux études menées chez l'adulte notamment sur l'amplitude de la réponse. En effet, tandis que la première étude révèle une amplitude de la réponse à la neutralité plus forte que pour les expressions faciales émotionnelles, dont les expressions de dégoût et de joie, cette différence n'est pas observée dans la seconde étude. A l'inverse, c'est l'expression de joie qui déclenche une réponse plus ample que les expressions de neutralité et de dégoût. Pour autant, ces différences ne remettent pas nécessairement en cause la fiabilité des résultats obtenus par ce paradigme. En effet, bien que le paradigme utilisé pour chaque étude soit relativement équivalent, avec une même résolution de l'écran, taille des images et variations, le même type et nombre d'émotions utilisées, et la même fréquence de base (6 Hz), plusieurs éléments diffèrent. Tout d'abord, la fréquence spécifique, qui est de 1,2 Hz dans la première étude, est de 1 Hz dans la seconde ; la durée de stimulation est également différente entre ces deux études. Ensuite, tandis que la première étude utilise des changements d'images avec un contraste sinusoïdal, le changement se fait de manière abrupte, sans intervalle inter-stimuli et sans sinusoïde de contraste dans la seconde (pour des observations d'une différence de réponse suivant l'utilisation de ces deux manières de changer d'images, voir aussi : [Dzhelyova et al., 2017](#)). De plus, et c'est possiblement là le facteur ayant le plus influencé les différences d'amplitude des réponses, le set d'images utilisé n'est pas le même entre les deux études, la première ayant été conduite sur la base NimStim ([Tottenham et al., 2009](#)), et la seconde sur la KDEF ([Lundqvist, Flykt & Öhman, 1998](#)). Ainsi, sans remettre en cause la fiabilité des résultats obtenus par un échantillon par rapport à ceux qui seraient obtenus par une population, ces observations soulèvent l'importance du paradigme employé et de l'influence de la modification de différents paramètres.

En outre, bien que cette comparaison soit justifiable dans l'optique de vérifier la reproductibilité des résultats, il n'en demeure pas moins que les deux études diffèrent également sur le contexte de passation. En effet, tandis que la première visait à isoler les réponses cérébrales à toutes les expressions faciales émotionnelles basiques, ainsi qu'à la neutralité, en contexte « neutre », la seconde ne visait qu'à enregistrer les réponses aux expressions de joie, de dégoût et de neutralité (les

autres n'auront ainsi été perçues que dans la stimulation de base) et en différents contextes olfactifs hédoniques. Ainsi, ces deux études différant dans leur objectif, leur contexte, et sur plusieurs paramètres du paradigme, il n'est pas surprenant que les réponses enregistrées pour la joie, la neutralité et le dégoût dans la seconde étude ne soit pas exactement les mêmes que celles enregistrées dans la première étude. En outre, comme discuté dans le chapitre 3 (notre étude de l'influence des odeurs hédoniques sur la perception des expressions faciales), la perception de l'expression est particulièrement sensible au contexte, ce qui inclue les variations méthodologiques. Par ailleurs, outre cette différence d'amplitude notable, il est intéressant de constater que la topographie de la réponse associée à chaque expression est relativement équivalente entre les deux études. La joie déclenche une réponse sur les sites pariétaux voire centro-pariétaux, occipitaux et pariéto-occipitaux, à dominante hémisphérique droite ; le dégoût provoque une réponse majoritaire sur les sites pariéto-occipitaux, avec une dominance sur l'hémisphère droit retrouvée dans l'étude 2 seulement ; la réponse à la neutralité s'observe globalement sur les sites occipito-temporaux droits. Ainsi, en dépit de variations dans la conduction des études et des différences d'amplitudes relevées, il semble que la typicité des réponses associées spécifiquement à chaque expression faciale reste relativement stable entre les études, indiquant une certaine fiabilité de la mesure des expressions faciales émotionnelles par ce paradigme de présentation visuelle.

5.2.1.3. Perception des odeurs : forte variabilité interindividuelle

L'étude n°2, conduite sur l'influence des odeurs hédoniques sur la réponse cérébrale aux expressions faciales, a conduit à l'observation que les odeurs hédoniques influencent la réponse aux expressions, en particulier la réponse à la neutralité (amplifiée par une odeur agréable). Néanmoins, bien que la question de la variabilité interindividuelle puisse être « négligée » pour ce qui est de la réponse cérébrale à la stimulation visuelle (cf. partie précédente), cette question pourrait être tout à fait justifiée pour ce qui attrait à la perception des odeurs. En effet, il existe une forte variabilité interindividuelle de sensibilité et de perception olfactive. La perception en elle-même, notamment affective, associée à une odeur va varier en fonction de la connaissance de celle-ci (familiarité, identification), selon le genre et la culture de l'individu percevant (Ferdenzi et al., 2013).

En effet, chez l'être humain, chaque odeur serait d'abord évaluée sur son aspect hédonique (selon un modèle individuel de préférences) et serait caractérisée par un ensemble de descripteurs perceptuels et représentée dans un espace sensoriel multidimensionnel (Koulakov et al., 2011) considéré plus impliqué dans les états affectifs/émotionnels, de manière plus ou moins consciente (Stevenson., 2009), que dans les performances cognitives (Brand et al., 2012). Les catégories d'odeurs seraient basées sur des similarités sensorielles plus que des éléments sémantiques, seraient structurées et représentées avec une base commune et des variations interindividuelles (Schloss et al.,

2015) et culturelles (Chrea et al., 2005 ; 2004). La représentation d'une odeur serait d'abord déterminée par son agréabilité (la capacité de détermination hédonique serait une composante invariable clé de l'olfaction), se référant plus à une émotion, peu descriptible par les mots (Yeshurun & Sobel., 2010), modulable par la connaissance de son identité. La relation entre l'identification de l'odeur et les réponses affectives serait plus évidente pour les odeurs déplaisantes (Nováková et al., 2015). L'espace olfactif multidimensionnel permettrait de coupler les sensations, notamment affectives, et de produire une réponse adaptée (Castro et Seeley., 2014 ; André & Manahan-Vaughan., 2013).

La sensibilité et la perception olfactives peuvent également être modulées par des affections pathologiques. L'olfaction peut par exemple être altérée et/ou le volume du bulbe olfactif diminué chez les personnes sujettes à certaines pathologies nasales ou troubles olfactifs (e.g. Herzallah et al., 2013 ; Rombaux et al., 2008, 2009 ; Levy et al., 2013). Une diminution du bulbe olfactif s'observe également chez les fumeurs (Schriever et al., 2013), ainsi qu'en cas d'abus d'alcool, et est associée avec un seuil de détection olfactive altéré (revu dans Greenberg et al., 2013). Des altérations surviennent aussi chez les sujets souffrant d'épilepsie (Hummel et al., 2012), ayant eu un traumatisme crânien (Jiang et al., 2009) et apparaissent également comme signe précoce de maladie neurodégénérative (Doty & Kamath, 2014). En psychiatrie, ces altérations sont observées chez des personnes ayant subi des abus durant l'enfance (Croy et al., 2013), souffrant de schizophrénie (Nguyen et al., 2011), étant sujets à des troubles psychotiques (Lewandowski et al., 2009), et également chez des personnes souffrant d'épisode dépressif majeur (e.g. Negoias et al., 2010 ; Atanasova et al., 2010 ; Naudin et al., 2012).

Ainsi, bon nombre d'éléments peuvent amener de fortes variations dans la perception des odeurs. Toutefois, les participants de notre étude n'ont pas rapporté avoir de troubles psychiatriques en cours ou de consommation de médicaments pouvant affecter leur sensibilité ou perception olfactive. Nous n'avons cependant pas fait passer de test évaluant l'état affectif des participants pour permettre de vérifier s'ils n'avaient aucun trouble. Ils n'ont également pas rapporté avoir de troubles pouvant altérer leur sensibilité ou leur perception olfactive. Néanmoins, nous n'avons pas au préalable fait tester aux participants les odeurs qui allaient leur être présentées, ni fait passer de test spécifique pour vérifier/évaluer leur sensibilité aux odeurs afin d'éviter toute attente du sujet, tout biais sur les résultats de l'étude, la présentation des odeurs ayant été faite de manière implicite. Les études impliquant l'olfaction font fréquemment passer des tests olfactifs tels que le « Sniffin' Sticks » test (Burghardt[®], Wedel, Germany), un test psychophysique développé par Hummel et collaborateurs en 1997 (Hummel et al., 1997, 2007 avec des données normées) et validé dans plusieurs pays européens et à l'international. Celui-ci qui permet une évaluation « semi-objective » des performances des sujets participant au moyen de trois sous-tests : test de seuil de détection (avec du *n*-butanol de différentes

dilutions : Cain & Rabin, 1989), discrimination d'odeurs (16 paires d'odeurs, choix forcé parmi trois) et identification d'odeurs (16 odorants « communs », choix forcé multiple entre 4 items verbaux par odeur testée). Ce test permettant d'évaluer la « normalité » de la sensibilité de tous les participants, il aurait pu être justifié de faire passer toute ou partie de cette batterie de tests pour vérifier la sensibilité des participants. Le désavantage de ce test s'il est conduit en amont, pour vérifier la sensibilité, est qu'il informe les participants que l'étude impliquera des odorants. Il aurait ainsi fallu présenter ce test après l'étude et évincer les résultats des sujets testés pour lesquels le test aurait révélé une perception hors des normes. Pour pallier l'absence de test normé, les sujets ont été testés sur les odeurs présentées durant l'étude une fois celle-ci terminée. Tous les sujets ont été capables de percevoir et d'évaluer consciemment au moins deux-tiers des odeurs en évaluation post-test (10 personnes les ont toutes senties, 5 personnes ont perçues 5 odeurs sur 6, et seules 3 personnes n'en ont senties que 4 sur 6, soit au moins une odeur agréable/désagréable). Ainsi, chaque participant présentait la sensibilité minimale pour percevoir et évaluer de manière consciente au moins une des odeurs de chaque valence. Ceci laisse supposer que, en incluant des effets dus à la perception non-consciente qui se fait à un seuil d'intensité inférieur à celui permettant la perception consciente, (e.g. Arzi et al., 2014 ; Holland et al., 2005 ; Gaillet et al., 2013 ; Gaillet-Torrent et al., 2014), les seuils de nos odorants ont probablement été suffisants pour permettre des influences sur la perception visuelle.

Par ailleurs, il a été vérifié que les odorants de valence agréable et ceux de valence désagréable n'étaient pas perçus comme différents en intensité, indiquant que la sensibilité aux odeurs agréables présentées était la même que celle associée aux odeurs désagréables. De plus les odorants de valence agréable étaient perçus comme très significativement plus agréables que les odorants désagréables, donnant appui à l'hypothèse que les résultats obtenus seraient bien dus à la différence de valence entre les contextes olfactifs. La force de cette étude réside également dans le fait que l'effet observé est dû à la valence indépendamment de l'odorant puisque trois odorants par valence ont été utilisés pour chaque individu.

5.2.1.4. Paradigme unique nouveau pour l'étude chez les très jeunes enfants

Une des limites de l'étude conduite chez le très jeune enfant concerne le paradigme utilisé. Le principe général du paradigme, la présentation d'images à une fréquence rapide en FPVS avec un changement régulier intervenant à une fréquence plus faible afin d'étiqueter la réponse cérébrale à cet événement, est le même que dans d'autres études conduites aussi bien chez le très jeune enfant (de Herring & Rossion, 2015 ; Leleu et al., 2019a) que chez l'adulte (e.g. Dzhelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018 ; Poncet et al., 2019). Néanmoins, l'organisation et la réponse mesurée diffèrent de ces études. Dans ces dernières, un flux d'images défile à une fréquence rapide et les images varient à chaque changement d'image (en contenu : de Herring & Rossion, 2015 ; Leleu et al., 2019a, Poncet et

al., 2019 ; Poncet et al., *en préparation* et/ou en taille : Dzhelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018). Le changement intervenant à une fréquence plus faible est créé par la répétition d'une même image variant en taille (de Herring & Rossion, 2015 ; Leleu et al., 2019a ; Poncet et al., 2019 ; Poncet et al., *en préparation* ; Dzhelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018) ou d'images différentes mais contenant une catégorie d'objets commune (de Herring & Rossion, 2015 ; Leleu et al., 2019a). Ainsi, la réponse enregistrée illustre la détection cérébrale de la répétition de l'image ou du type d'image commun parmi les autres (ou une autre changeant de taille). Concernant les études conduites sur les expressions faciales spécifiquement, les études utilisent fréquemment un paradigme avec la présentation d'un visage neutre en base et une émotion cible en fréquence d'intérêt (e.g. Dzhelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018). Avec cette première méthode, la réponse est alors la discrimination de l'émotion par rapport au neutre ; il est soulevé que l'activité enregistrée correspond également à la réponse à la neutralité, discriminée de l'expression cible. Pour tester la discrimination d'une émotion en base contre une autre émotion, et de l'appliquer à chaque contraste possible, ceci impliquerait de tester un grand nombre de conditions pour évaluer si une émotion est discriminée de toutes les autres, une par une. Une seconde possibilité est la méthode utilisée dans nos deux études adultes (Poncet et al., 2019 ; Poncet et al., *en préparation*), dans lesquelles le changement d'expression se fait à chaque image en fréquence de base, avec une apparition des émotions dans un ordre aléatoire, et la seule expression insérée de manière régulière. Ce paradigme permet ainsi d'obtenir une réponse de catégorisation, de discrimination directe de l'émotion cible de toutes les autres présentes en base. Ce procédé présente le risque de ne pas laisser suffisamment de temps au système visuel pour détecter les informations émotionnelles contenues dans chaque visage pour de très jeunes enfants dont le système visuel est encore en développement (Braddick & Atkinson, 2011).

Dans notre étude sur la discrimination des expressions faciales chez le très jeune enfant, nous avons ainsi décidé de combiner ces deux paradigmes (neutre/émotion et toutes émotions/émotion cible) afin d'enregistrer une réponse illustrant le changement entre une expression présente « longtemps » en base, et les autres expressions aléatoirement présentées à une fréquence plus faible. La réponse enregistrée traduit alors la détection de la régularité du changement d'une expression ayant été vue en base, sous différentes tailles, vers une autre expression quelle qu'elle soit. Ainsi, le paradigme est supposé permettre à l'enfant d'avoir plus de temps pour traiter l'expression qui est présente en base, et la réponse enregistrée à la fréquence de changement reflète la réponse de discrimination de l'expression initiale comparée à toutes les autres expressions qui interviennent à la fréquence de changement. Ce paradigme nous semble ainsi cohérent pour enregistrer cette réponse chez le très jeune enfant, mais notre étude est à notre connaissance la première à utiliser cette approche et il serait nécessaire de l'employer dans d'autres expériences pour vérifier sa validité.

5.2.2. Perspectives

5.2.2.1. Discussion d'une étude en cours sur l'influence d'un contexte olfactif agréable sur la réponse cérébrale à l'expression de joie chez le jeune enfant de 7 mois

Au vu de l'influence des odeurs hédoniques sur la réponse cérébrale aux expressions faciales émotionnellement neutres ou ambiguës chez l'adulte, nous suggérons que cet effet pourrait être observé pour une émotion positive dont le système de traitement serait encore en développement. En effet, notre seconde étude en particulier a révélé une augmentation de la réponse à l'expression de neutralité en contexte olfactif agréable ; il est supposé que la présence d'une odeur agréable permettrait d'orienter la perception du neutre en tant qu'émotion positive et ainsi de mieux le discriminer des autres expressions, majoritairement négatives. De plus, l'influence très précoce des odeurs humaines, maternelles et hédoniques ayant été mise en évidence sur le développement émotionnel du très jeune enfant (observé par son comportement d'expressivité faciale émotionnelle ainsi que sur l'orientation visuelle et ses apprentissages associatifs précoces), l'hypothèse d'une influence méliorative d'un contexte olfactif agréable sur la réponse cérébrale à la joie chez l'enfant de 7 mois est avancée.

Ainsi, en vue de vérifier notre hypothèse, nous avons réalisé une étude sur l'effet d'un contexte olfactif agréable sur la réponse cérébrale à l'expression de joie avec 16 très jeunes enfants de 7 mois, en les mettant en condition de test selon le paradigme visuel déjà utilisé dans notre troisième étude. Afin d'adapter le test à ce qui devait être étudié, nous avons uniquement présenté des séquences visuelles de discrimination de la joie. Pour limiter le nombre de conditions et s'adapter au jeune public testé, la présentation d'une odeur de fraise pendant les séquences de contexte olfactif agréable a été la seule odeur plaisante utilisée, en contraste d'un contexte contrôle pour les séquences contrôles. Comme réalisé dans l'étude 2, chez l'adulte, les odeurs étaient diffusées grâce à un flux d'air continu, passant alternativement dans une bouteille contenant un adsorbant avec de l'arôme de fraise, et dans une autre contenant un adsorbant avec de l'eau en condition contrôle. Comme pour les études chez l'adulte, une pause olfactive de 30 s avec diffusion d'un flux d'air d'odeur contrôle a systématiquement été faite entre les séquences visuelles. Le reste de la procédure est identique à celle de l'étude 3.

En l'état, cette étude a donné lieu à d'intéressants résultats mais a soulevé plusieurs interrogations ainsi que la nécessité d'augmenter le nombre d'enfants passés et d'envisager une étude contrôle complémentaire. La réponse cérébrale à l'expression de joie toutes conditions confondues se révèle significative et majoritairement localisée sur les sites pariéto-temporaux gauches. Cette réponse a été observée pour chacune des deux conditions olfactives : contrôle et agréable ; dans la condition odeur agréable uniquement, d'autres réponses significatives ont additionnellement été enregistrées aux niveaux centro-pariétal, pariétal et temporal droits. Ces observations suggèrent une influence d'une odeur agréable sur la réponse à la joie chez le très jeune enfant de 7 mois, avec une

réponse « plus étendue ». Cette « augmentation » (marginale et significative) ne s'étant pas faite sur la localisation de la réponse initiale (qui reste inchangée) mais sur des sites qui ne répondaient initialement pas de manière significative, il nous apparaît nécessaire de poursuivre cette étude en augmentant notre effectif afin de vérifier/confirmer cet effet. De plus, dans cette nouvelle étude, contrairement à l'étude 2 menée chez l'adulte, l'enfant est mis en présence d'une seule condition visuelle (séquences de discrimination de la joie), d'une seule valence d'odeur (agréable, avec la seule odeur de fraise). Ainsi, pour pouvoir argumenter et conclure sur l'effet observé, il serait nécessaire de vérifier si l'effet d'une autre odeur agréable serait équivalent à celui observé pour la fraise, mais également si l'odeur agréable de fraise ne déclencherait pas le même effet lorsqu'elle est testée sur une autre expression (négative par exemple). De plus, il serait important de vérifier si une odeur désagréable déclencherait un effet similaire, différent ou pas d'effet. En effet, la joie étant discriminée des autres expressions, majoritairement négatives, une odeur désagréable pourrait également avoir un effet sur cette réponse au changement de la joie vers un visage plus négatif.

5.2.2.2. Perspectives pour le développement atypique/pathologique

Parmi les perspectives possibles sur cette thématique, une ouverture d'intérêt est la question du développement de la perception des expressions faciales émotionnelles au cours d'un développement atypique. L'étude des troubles envahissants du développement (TED) et en particulier des troubles sociocognitifs, affectifs et de l'interaction sociale associés à des difficultés de traitement des visages et émotions apparaît appropriée. A ce jour, les TED de types troubles du spectre autistique (TSA) et de la schizophrénie sont largement étudiés, révélant des difficultés de cognition sociale et de traitement des visages (Behrmann, et al., 2006 ; Chambon et al., 2006 : pour les personnes souffrant de schizophrénie) et des expressions faciales (méta-analyse de Uljarevic & Hamilton, 2013 : pour les personnes avec TSA, Brüne, 2005 ; Loughland et al., 2002 pour les personnes souffrant de schizophrénie). Les personnes avec schizophrénie présentent un pattern d'exploration visuelle atypique, restreint, avec moins de fixations (Loughland et al., 2002 ; Streit et al., 1997) et moins d'attention portée sur les caractéristiques faciales d'intérêt (yeux, bouche, nez, plus marqué pour les expressions neutres et positives : Loughland et al., 2002). Les personnes présentant un TSA manifestent une attention davantage portée sur la région de la bouche que sur la région des yeux (Joseph & Tanaka, 2003 ; Dalton et al., 2005, impactant notamment la reconnaissance de la peur). Une difficulté manifeste dans l'étude de ces pathologies réside dans la variabilité d'expression des difficultés, et sur le flou persistant autour des causes génétiques associées. Une possibilité pour limiter la variabilité des difficultés observées au sein d'une même pathologie est d'étudier des troubles spécifiquement associés à une cause génétique.

5.2.2.2.1. Le syndrome de microdélétion génétique 22q11.2

Le syndrome de microdélétion génétique 22q11.2 (22q11.2 DS), également appelé syndrome de Di George ou syndrome vélo-cardio-facial, associé à une anomalie génétique due à la micro-délétion du bras long du chromosome 22 et décrit par [Shprintzen et collaborateurs en 1978](#), est un bon candidat d'étude. Ce syndrome entraîne des anomalies physiques associées à divers problèmes de santé ([Demily et al., 2014](#)), ainsi que des difficultés dans le développement sociocognitif (e.g. [Jansen et al., 2007](#)) et perceptif (notamment au niveau visuo-spatial, e.g. [Sobin et al., 2005](#) ; [McCabe et al., 2011](#)). C'est un des syndromes génétiques les plus fréquents, avec une fréquence d'environ une naissance sur 4000 ([Botto et al., 2003](#)). Du point de vue de l'impact cognitif, le profil est variable au niveau inter-individuel et instable dans le temps au niveau intra-individuel ([Swillen & McDonald-McGinn, 2015](#)). Les individus porteurs de la délétion présentent néanmoins généralement des difficultés praxiques et visuo-spatiales ([Simon, 2008](#)) avec un déficit général dans le traitement visuel complexe ([McCabe, et al., 2011](#)), une déficience intellectuelle pour un tiers des cas, un trouble attentionnel pour près de la moitié ([Sobin et al., 2004](#)), ainsi qu'un déficit des fonctions exécutives ([Campbell et al., 2010](#)). Au niveau psychiatrique, dès l'enfance, des difficultés d'adaptation sociale sont observées ; un tiers des personnes porteuses de la délétion présentent des troubles du spectre autistique ([Niklasson, et al., 2001](#)), associés avec un retrait social et de l'anxiété ([Swillen et al., 1999](#)). Des symptômes psychotiques sont également observés, potentialisant le risque de développer un trouble de type schizophrénie à l'âge adulte (chez 30% des personnes présentant la délétion) ([Murphy et al., 1999](#)). De manière générale, quel que soit l'âge et qu'il y ait ou non psychose, des difficultés d'initiation et de maintien des liens sociaux sont observées, pouvant mener à un phénomène d'isolement social ([Tang et al., 2015](#)). Ainsi, de manière générale, c'est une forte cause génétique de développement de troubles du spectre autistique et du spectre de la schizophrénie pouvant être mis en lien avec les difficultés de cognition sociale retrouvées dans cette population ([Norkett et al., 2017](#)). A ce jour, il existe peu de travaux concernant l'étude de la cognition sociale chez les personnes atteintes de ce syndrome et la grande majorité a été conduite sur les enfants et adolescents. Celles-ci révèlent un déficit de cognition sociale, notamment dans les tâches de traitement des émotions ainsi que pour la théorie de l'esprit (capacité à comprendre et attribuer des états mentaux aux autres) ([Norkett et al., 2017](#)).

5.2.2.2.2. La perception des expressions faciales chez les personnes atteintes du 22q11.2 DS

Concernant le traitement des visages et des expressions faciales, les études réalisées jusqu'ici chez les enfants et adolescents s'accordent sur le fait que les jeunes porteurs de cette délétion présentent des difficultés à traiter les visages, en particulier à traiter et à identifier les expressions faciales émotionnelles ([Campbell et al., 2010](#) ; [McCabe et al., 2011, 2013](#) ; [Goldenberg et al., 2012](#) ; [Gur et al., 2014](#)). La plupart révèlent des difficultés spécifiques dans la reconnaissance des visages

exprimant des émotions négatives telles que les expressions de colère, de peur, de dégoût et de tristesse (voir [Norkett et al., 2017](#)). Seules certaines études ont également mis en évidence des difficultés de reconnaissance des expressions neutres ([Campbell et al., 2010](#)) et de joie ([Jalbrzikowski et al., 2012](#)). Il a aussi été observé que les sujets mettent plus de temps à identifier une émotion ([Franchini et al., 2016](#)) et présentent un déficit manifeste pour les expressions peu intenses et commettent plus d'erreurs d'intrusions (reconnaissent une autre expression que celle présentée) ([Leleu et al., 2016](#)). Ces observations suggèrent qu'ils ont besoin d'une plus forte intensité d'expressivité faciale en comparaison aux sujets à développement typique afin d'identifier les émotions (notamment de joie, colère, tristesse et peur) et que les frontières entre émotions sont plus floues. Par ailleurs, des études ont mis en évidence des anomalies anatomiques, avec une réduction des hippocampes ([Debanné, et al., 2006](#)) ainsi qu'un volume anormal du gyrus fusiforme ([Glaser et al., 2010](#)), pouvant être associées aux défauts de cognition sociale observés (e.g. [Adolphs, 2002a](#)). Au niveau fonctionnel, une étude a révélé, dans une tâche de catégorisation de visages, une réponse anormale du gyrus fusiforme et un défaut de modulation de l'amygdale en réponse à la peur chez les sujets 22q11.2DS ([Andersson et al., 2008](#)), comme chez les personnes présentant un TSA ([Dalton et al., 2005](#)). Néanmoins ces particularités neuroanatomiques et neuro-fonctionnelles ne permettent pas de comprendre pleinement les difficultés de reconnaissance des expressions faciales émotionnelles.

Des travaux étudiant l'exploration visuelle ont en particulier été menés en eye-tracking révélant des spécificités dans le pattern d'exploration des scènes visuelles complexes, avec, de manière générale, moins de fixations que les sujets à développement atypique ([McCabe et al., 2011](#)). Chez l'adulte à développement typique, lors de la reconnaissance des visages, les personnes opèrent tout d'abord un traitement configural des informations faciales avec une ou deux fixations au centre du visage (nez ou yeux) ; la première fixation permettrait d'extraire l'information globale du visage (traitement holistique) puis l'exploration visuelle permettrait un traitement plus poussé des informations relationnelles et componentielles afin d'affiner l'information holistique pour identifier correctement le visage ou l'expression faciale émotionnelle ([Baudouin, 2017](#)). Ainsi, les traitements configural (global) comme componentiel (détails) seraient nécessaires à la reconnaissance des expressions faciales ([McKelvie, 1995](#)). Les sujets à développement typique vont globalement passer plus de temps à regarder la région des yeux que la région de la bouche mais ce pattern va varier selon l'émotion (e.g. préférentiellement la région des yeux pour identifier les émotions de colère, peur et tristesse, la bouche pour la joie et le dégoût : [Schurgin et al., 2016](#)).

A ce jour, le peu de travaux réalisés sur l'exploration visuelle des visages chez les personnes présentant la délétion 22q11.2 met en évidence un pattern atypique d'exploration avec un déficit dans le traitement configural et componentiel des visages, associé au niveau de précision dans les réponses ([Glaser et al., 2010](#)). Certaines similitudes sont observées avec les résultats d'études menées chez les

populations TSA et schizophrènes (Loughland et al., 2002 ; Uljarevic & Hamilton, 2013). Lors de tâches spécifiques de reconnaissance d'expressions faciales, outre une stratégie appauvrie et inadaptée dans le traitement des visages (exploration trop faible sur les zones pertinentes) (McCabe et al., 2011), les jeunes sujets 22q11.2 DS font moins de fixations pour l'ensemble des émotions (Campbell et al., 2010 ; McCabe et al., 2013), les explorent sur une zone plus restreinte (Campbell et al., 2010). Ils passent également plus de temps à explorer les régions non informatives en périphérie du visage, portant moins d'attention sur les régions caractéristiques du visage en comparaison à des sujets typiques et TSA (McCabe et al., 2013). Par ailleurs, ils passent davantage de temps sur la région de la bouche (McCabe et al., 2013) et moins sur celle des yeux en comparaison à des sujets typiques (Campbell et al., 2010).

5.2.2.2.3. Etudes en cours chez une population adulte et jeune enfant avec 22q11.2 DS

Jusqu'à aujourd'hui, les études réalisées ayant été conduites sur une population d'enfants et adolescents (avec potentielles comorbidités psychiatriques sous-jacentes/associées), il manque des données sur l'observation éventuelle de ces difficultés chez le très jeune enfant ainsi que des travaux vérifiant si ces difficultés sont encore retrouvées chez l'adulte. Dans ce cadre, une étude a été débutée afin de vérifier s'il existe toujours un déficit de reconnaissance des expressions faciales émotionnelles chez des sujets 22q11.2 DS adultes, sans comorbidités psychiatriques associées. Celle-ci s'est basée sur une récente étude conduite en eye-tracking évaluant le lien entre pattern d'exploration et reconnaissance d'expressions faciales sur une population d'adultes à développement typique (Poncet et al., *soumis*). Les données de cette étude en cours, obtenues jusqu'ici sur 9 individus, semblent confirmer que les sujets adultes porteurs de la délétion présentent un déficit de reconnaissance des expressions faciales émotionnelles similaire à celui retrouvé chez les enfants, avec une moins bonne reconnaissance des expressions faciales négatives (l'émotion de joie est reconnue par tous les sujets, Jaffiol, 2018). Les difficultés retrouvées dans l'enfance persisteraient donc à l'âge adulte et pourraient être dues spécifiquement à la délétion et non aux comorbidités psychiatriques associées. Outre ces difficultés de reconnaissance, l'étude révèle une tendance des sujets présentant la délétion à effectuer davantage de fixations, à aller regarder davantage la périphérie du visage (les régions peu informatives) et à faire une plus longue exploration totale des visages que les sujets à développement typique. De plus, en dépit du fait qu'il n'a pas été retrouvé d'attention préférentielle vers la région de la bouche, des corrélations négatives ont été mises en évidence entre le taux de reconnaissance correcte et le temps passé sur les régions du nez et de la bouche, en cohérence avec ce qui a été montré chez les enfants porteurs de la délétion. Ceux regardant davantage la région de la bouche au dépend de la région des yeux auraient plus de difficultés de reconnaissance d'expressions faciales émotionnelles en comparaison aux sujets typiques. Ces observations amènent à suggérer que les

difficultés de reconnaissance des expressions faciales émotionnelles observées pourraient bien être en lien avec un pattern atypique d'exploration.

Par ailleurs, il a été mis en évidence que les réponses cérébrales aux expressions faciales émotionnelles chez cette population adulte sont également plus faibles que celles observées chez les individus appariés à développement typique (Leleu et al., 2019b). Cette étude ayant été conduite en utilisant un paradigme de présentation visuelle périodique rapide, ne laisse le temps au sujet d'effectuer qu'une seule fixation sur l'image. Il apparaît ainsi que, bien que le comportement d'exploration semble différer de celui des typiques d'une manière cohérente avec les défauts de reconnaissance observés, cette différence de traitement entre les deux populations s'observe dès la première fixation au niveau cérébral. Afin d'investiguer plus en profondeur ces spécificités de réponses aux expressions faciales émotionnelles au niveau cérébral, une étude cherchant à évaluer le pourcentage minimum d'expressivité nécessaire pour déclencher une réponse de catégorisation par le cerveau a été initiée chez l'adulte. Par ailleurs, s'appuyant sur notre hypothèse que l'intégration multisensorielle peut amplifier la réponse cérébrale aux expressions faciales émotionnelles ambiguës ou dont la catégorisation n'est pas optimale, une étude a débuté avec cette population adulte avec le paradigme utilisé dans notre étude 2 chez l'adulte, en vue d'évaluer l'influence des odeurs hédoniques sur les réponses aux expressions de joie et de dégoût. L'hypothèse est que l'influence du contexte olfactif pourrait être plus importante que celle observée chez l'adulte à développement typique, du fait d'une moins bonne catégorisation des expressions.

En plus de ces études débutées chez l'adulte, des recherches ont été initiées chez de très jeunes enfants porteurs de la délétion. En effet, les connaissances actuelles sur les difficultés de perception des expressions faciales associées à ce syndrome étant basées sur des travaux menés chez l'enfant verbal, l'adolescent et le jeune adulte, il manque des informations sur le développement précoce des capacités du très jeune enfant. En outre, il est nécessaire de comparer le développement précoce des très jeunes enfants porteurs ou non de la délétion, afin d'observer les différences précoces qui pourraient exister, et si elles sont présentes à un âge très précoce ou se développent plus tardivement. Ainsi, s'appuyant sur l'approche d'étiquetage fréquentielle utilisée en FPVS-EEG avec succès chez le très jeune enfant pour isoler une réponse aux visages (de Heering & Rossion, 2015 ; Leleu et al., 2019a) et aux expressions faciales émotionnelles (Poncet et al., *submitted*), il a été décidé d'utiliser ces deux paradigmes chez le très jeune enfant porteur de la délétion. Ceci permettrait d'évaluer si, dès un très jeune âge, la réponse aux visages est moins bonne, différente de celles de jeunes enfants à développement typique, et si des différences sont déjà observables au niveau des réponses cérébrales aux expressions faciales. Une des perspectives envisagées, une fois cette étude menée à bien, serait de tester l'influence d'un contexte olfactif. Ce travail permettrait en effet d'évaluer si la présence d'une odeur influence de la même manière la réponse cérébrale du jeune

enfant porteur de la délétion que celle du jeune enfant apparié. L'influence pourrait être plus forte (en supposant qu'il y aurait à la fois le déficit lié à l'âge et à la pathologie à combler) ou au contraire plus faible (rien ne permet de prédire qu'il ne pourrait pas également y avoir un déficit de traitement des informations olfactives ou d'intégration multisensorielle). Pouvoir évaluer les réponses cérébrales précoces aux visages et expressions faciales émotionnelles, ainsi que l'influence des odeurs et de l'intégration multisensorielle chez les très jeunes enfants porteurs de la délétion, permettrait d'améliorer les connaissances sur le développement précoce des difficultés liées à ce syndrome.

CONCLUSION

Au cours de cette thèse, nous avons mis en évidence la spécificité des réponses cérébrales aux expressions faciales émotionnelles et l'influence de contextes olfactifs hédoniques sur celles-ci, grâce à une approche d'étiquetage fréquentiel en électroencéphalographie associée à une présentation visuelle périodique rapide. Les études menées chez l'adulte ont révélé des réponses cérébrales spécifiques pour chacune des expressions faciales émotionnelles testées (joie, colère, dégoût, peur et tristesse) ainsi que pour la neutralité (Chapitre 2), et une influence manifeste d'un contexte olfactif hédonique agréable sur la réponse à la neutralité (Chapitre 3). L'étude conduite chez le très jeune enfant à deux stades de développement a permis d'observer qu'à 3,5 comme à 7 mois, des réponses cérébrales sont enregistrées pour la discrimination des expressions de joie, de dégoût et de neutralité (Chapitre 4). De manière intéressante, les topographies des réponses suggèrent que la discrimination de la neutralité déclenche précocement une réponse spécifique qui pourrait traduire l'activité de structures impliquées dans la dissociation expressif/inexpressif. La discrimination des expressions émotionnelles se ferait en revanche initialement sur des critères visuels simples, avant d'observer une implication manifeste de structures impliquées dans le traitement affectif, émotionnel, attentionnel. Cette évolution est observée pour la réponse à la joie entre 3,5 et 7 mois, soulignant un shift développemental avec la possible intégration croissante de l'émotion positive de joie versus négatives et de l'implication croissante des ressources attentionnelles. S'appuyant sur l'hypothèse que cette dissociation cérébrale émotion positive (joie)/négative encore en développement peut être influencée, orientée par un contexte olfactif hédonique, des travaux en cours tendraient à confirmer cette idée. Ces travaux apportent ainsi de nouveaux éléments pour comprendre les mécanismes qui sous-tendent la perception/catégorisation des expressions faciales émotionnelles, et leur développement précoce. Ils soulèvent en particulier la primauté de la valence dans le développement de la perception des émotions et de leur expression faciale, probablement en lien avec l'intégration des informations issues des autres sens, notamment l'olfaction. En particulier, les odeurs hédoniques, dont la perception est intrinsèquement liée à l'émotion, apparaissent orienter la valence perçue des expressions faciales émotionnelles, particulièrement lorsqu'elles sont ambiguës. Ces résultats suggèrent un lien étroit entre la perception des expressions faciales et la signification émotionnelle des odeurs, encourageant à poursuivre les investigations de l'influence des odeurs hédoniques sur le développement de la perception des expressions faciales émotionnelles chez le très jeune enfant pour qui les mécanismes de catégorisation visuelle sont encore en développement. Dans l'ensemble, cette thèse contribue à accroître les connaissances sur l'influence d'odeurs hédoniques sur la perception des expressions faciales émotionnelles et leur développement, propose une approche originale pour tester cette influence à tout âge et ouvre d'intéressantes possibilités de recherche sur le développement typique et atypique.

BIBLIOGRAPHIE

- Ackerman, B. P., Abe, J. A., & Izard, C. E. (1998). Differential emotion theory and emotional development: Mindful of modularity. In M. F. Mascolo, & S. Griffin (Eds.), *What develops in emotional development?* New York: Plenum Press.
- Adams, R. B., Gordon, H. L., Baird, A. A., Ambady, N., & Kleck, R. E. (2003). Effects of gaze on amygdala sensitivity to anger and fear faces. *Science*, *300*, 1536.
- Adolph, D., Meister, L., & Pause, B. M. (2013). Context counts! Social anxiety modulates the processing of fearful faces in the context of chemosensory anxiety signals. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*, 283. doi: 10.3389/fnhum.2013.00283
- Adolphs, R. (2002a). Neural systems for recognizing emotion. *Current Opinion in Neurobiology*, *12*(2), 169-177.
- Adolphs, R. (2002b). Recognizing emotion from facial expressions: psychological and neurological mechanisms. *Behavioral & Cognitive Neuroscience Reviews*, *1*(1), 21-62.
- Adolphs, R., Damasio, H., Tranel, D., Cooper, G., & Damasio, A. R. (2000). A role for somatosensory cortices in the visual recognition of emotion as revealed by three-dimensional lesion mapping. *Journal of Neuroscience*, *20*(7), 2683-2690.
- Adolphs, R., Tranel, D., & Damasio, H. (2001). Emotion recognition from faces and prosody following temporal lobectomy. *Neuropsychology*, *15*(3), 369-404.
- Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., & Damasio, A. R. (1994). Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature*, *372*(6507), 669-672.
- Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., & Damasio, A. R. (1995). Fear and the human amygdala. *Journal of Neuroscience*, *15*(9), 5879-5891.
- 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.
- Adrian, E. D., & Matthews, B. H. C. (1934). The Berger rhythm: potential changes from the occipital lobes in man. *Brain*, *57*(4), 355-385. <https://doi.org/10.1093/brain/57.4.355>
- Allison, T., Puce, A., & McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*, 267-278.
- Ambadar, Z., Schooler, J. W., & Cohn, J. F. (2005). Deciphering the enigmatic face: the importance of facial dynamics in interpreting subtle facial expressions. *Psychological Science*, *16*(5), 403-410. doi: 10.1111/j.0956-7976.2005.01548.x
- Anderson, A. K., & Phelps, E. A. (2001). Lesions of the human amygdala impair enhanced perception of emotionally salient events. *Nature*, *411*(6835), 305-309.
- Andersson, F., Glaser, B., Spiridon, M., Debbané, M., Vuilleumier, P., & Eliez, S. (2008). Impaired activation of face processing networks revealed by functional magnetic resonance imaging in 22q11.2 deletion syndrome. *Biological Psychiatry*, *63*(1), 49-57. doi: 10.1016/j.biopsych.2007.02.022
- André, M. A., & Manahan-Vaughan, D. (2013). Spatial olfactory learning facilitates long-term depression in the hippocampus. *Hippocampus*, *23*(10), 963-968. doi: 10.1002/hipo.22158.
- Arnold, M. B. (1960). *Emotion and personality*. New York: Columbia.
- Arzi, A., Rozenkrantz, L., Holtzman, Y., Secundo, L., & Sobel, N. (2014). Sniffing patterns uncover implicit memory for undetected odors. *Current Biology*, *24*(7), R263-R264. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.02.004>

- Ashley, V., Vuilleumier, P., & Swick, D. (2004). Time course and specificity of event-related potentials to emotional expressions. *Neuroreport*, *15*(1), 211-216.
- Atanasova, B., El-Hage, W., Chabanet, C., Gaillard, P., Belzung, C., & Camus, V. (2010). Olfactory anhedonia and negative olfactory alliesthesia in depressed patients. *Psychiatry Research*, *176*, 190-196.
- Atanasova, B., Hernandez, N., van Nieuwenhuijzen, P., Mondon, K., & Belzung, C. (2011) Psychophysical, neurophysiological and neurobiological investigation of olfactory process in humans. In L. E. Weiss, & J. M. Atwood (Eds.), *The Biology of Odors: Sources, Olfaction and Response* (pp.1-68).
- Averill, J. R. (1980). A constructivist view of emotion. In R. Plutchik, & H. Kellerman (Eds.). *Theories of emotion* (vol. 1, pp. 305-340). San Diego: Academic Press.
- Aviezer, H., Ensenberg, N., & Hassin, R. R. (2017). The inherently contextualized nature of facial emotion perception. *Current Opinion in Psychology*, *17*, 47-54. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2017.06.006>
- Aviezer, H., Hassin, R. R., Ryan, J., Grady, C., Susskind, J., Anderson, A., et al. (2008). Angry, disgusted, or afraid? Studies on the malleability of emotion perception. *Psychological Science*, *19*, 724-732.
- Bahrnick, L. E., & Lickliter, R. (2000). Intersensory redundancy guides attentional selectivity and perceptual learning in infancy. *Developmental Psychology*, *36*, 190-201.
- Bahrnick, L. E., & Lickliter, R. (2002). Intersensory redundancy guides early perceptual and cognitive development. In R. Kail (Ed.), *Advances in child development and behavior* (Vol. 30, pp. 153-187). New York: Academic Press.
- Bahrnick, L. E., & Lickliter, R. (2012). The role of intersensory redundancy in early perceptual, cognitive, and social development. In A. J. Bremner, D. J. Lewkowicz, & C. Spence (Eds.), *Multisensory development* (pp. 183-206). New York, NY, US: Oxford University Press. doi: 10.1093/acprof:oso/9780199586059.003.0008
- Bahrnick, L. E., Lickliter, R., & Flom, R. (2004). Intersensory redundancy guides the development of selective attention, perception, and cognition in infancy. *Current Directions in Psychological Science*, *13*, 99-102.
- Bar, M., Kassam, K. S., Ghuman, A. S., Boshyan, J., Schmid, A. M., Dale, A. M., Hämäläinen, M. S., Marinkovic, K., Schacter, D. L., Rosen, B. R., Halgren, E. (2006). Top-down facilitation of visual recognition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, *103*, 449-454.
- Barbalet, J. M. (1998). *Emotion, social theory, and social structure*. Cambridge: Cambridge University Press
- Baron, R. A. (1980). Olfaction and human social behavior: effects of pleasant scents on physical aggression. *Basic and Applied Social Psychology*, *1*, 163-172.
- Baron, R. A. (1997). The sweet smell of helping: effects of pleasant ambient fragrance on prosocial behavior in shopping malls. *Personality and Social Psychology Bulletin*, *23*, 498-503.
- Barratt, D., Rédei, A. C., Innes-Ker, A., & van de Weijer, J. (2016). "Does the Kuleshov effect really exist? Revisiting a classic film experiment on facial expressions and emotional contexts". *Perception*, *45*, 847-874. doi: 10.1177/0301006616638595
- Barrera, M. E., & Maurer, D. (1981). The perception of facial expressions by the three-month-old. *Child Development*, *52*(1), 203-206. doi: 10.2307/1129231
- Barrett, L. F., & Kensinger, E. A. (2010). Context is routinely encoded during emotion perception. *Psychological Science*, *21*, 595-599.
- Barrett, L. F., & Wager, T. (2006). The structure of emotion: Evidence from the neuroimaging studies. *Current Directions in Psychological Science*, *15*(2), 79-83.

- Barrett, L. F., Adolphs, R., Marsella, S., Martinez, A. M., & Pollak, S. D. (2019). Emotional expressions reconsidered: challenges to inferring emotion from human facial movements. *Psychological Science*, 20(1), 1-68. <https://doi.org/10.1177/1529100619832930>
- Barrett, L. F., Lindquist, K. A., & Gendron, M. (2007b). Language as a context for emotion perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 11, 327-332.
- Barrett, L. F., Lindquist, K. A., Bliss-Moreau, E., Duncan, S., Gendron, M., Mize, J., & Brennan, L. (2007a). Of mice and men: natural kinds of emotions in the mammalian brain? A response to Panksepp and Izard. *Perspectives on Psychological Science*, 2(3), 297-312.
- Barrett, L. F., Mesquita, B., & Gendron, M. (2011). Context in emotion perception. *Current Directions in Psychological Science*, 20(5), 286-290. <http://dx.doi.org/10.1177/0963721411422522>
- Barrett, L. F., Adolphs, R., Marsella, S., Martinez, A. M., & Pollak, S. D. (2019). Emotional expressions reconsidered: challenges to inferring emotion from human facial movements. *Psychol Sci Public Interest*, 20(1), 1-68. doi: 10.1177/1529100619832930.
- Barry-Anwar, R., Hadley, H., Conte, S., Keil, A., & Scott, L. S. (2018). The developmental time course and topographic distribution of individual-level monkey face discrimination in the infant brain. *Neuropsychologia*, 108, 25-31. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2017.11.019
- Bartocci, M., Winberg, J., Ruggiero, C., Bergqvist, L. L., Serra, G., & Lagercrantz, H. (2000). Activation of olfactory cortex in newborn infants after odor stimulation: a functional near-infrared spectroscopy study. *Pediatric Research*, 48(1), 18-23.
- Baudouin, J.-Y., Godard, O., Dollion, N., Soussignan, R., Leleu, A., Schaal, B., & Durand, K. (unpublished data). Olfactory-driven expectations of specific emotional facial reactions in 7-month-old infants.
- Baudouin, J.-Y. (2017). *Expert en visages, Sommes-nous programmés pour reconnaître les visages ?* Grenoble : Presses universitaires.
- Bayet, L., Pascalis, O., Quinn, P. C., Lee, K., Gentaz, É., & Tanaka, J. W. (2015a). Angry facial expressions bias gender categorization in children and adults: Behavioral and computational evidence. *Frontiers in Psychology*, 6, 346. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00346>
- Bayet, L., Quinn, P. C., Tanaka, J. W., Lee, K., Gentaz, É., & Pascalis, O. (2015b). Face gender influences the looking preference for smiling expressions in 3.5-monthold human infants. *PLoS One*, 10, e0129812. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129812>
- Behrmann, M., Avidan, G., Leonard, G. L., Kimchi, R., Luna, B., Humphreys, K., & Minshew, N. (2005). Configural processing in autism and its relationship to face processing. *Neuropsychologia*, 44(1), 110-129. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2005.04.002
- Bell, C. (1824). *Essays on the Anatomy and Philosophy of Expression*, 2nd edition. p.141. Murray: London.
- Benedict, H. (1979). Early lexical development: Comprehension and production. *Journal of Child Language*, 6(2), 183-200. <http://dx.doi.org/10.1017/S0305000900002245>
- Bertoncini, J., Bijeljac-Babic, R., Blumstein, S. E., & Mehler, J. (1987). Discrimination in neonates of very short CVs. *Journal of the Acoustical Society of America*, 82(1), 31-37. <http://dx.doi.org/10.1121/1.395570>
- Bijlstra, G., Holland, R. W., Dotsch, R., Hugenberg, K., & Wigboldus, D. H. J. (2014). Stereotype associations and emotion recognition. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 40, 567-577. <http://dx.doi.org/10.1177/0146167213520458>.
- Blass, E. M., Ganchrow, J. M., & Steiner, J. (1984). Classical conditioning in human newborns 2-48 hours of age. *Infant Behavior and Development*, 7, 483-489.

- Bornstein, M. H., & Arterberry, M. E. (2003). Recognition, discrimination and categorization of smiling by 5-month-old infants. *Developmental Science*, *6*, 585-599. doi: 10.1111/1467-7687.00314
- Bornstein, M. H., Arterberry, M. E., Mash, C., & Manian, N. (2011). Discrimination of facial expression by 5-month-old infants of nondepressed and clinically depressed mothers. *Infant Behavior and Development*, *34*, 100-106. doi: 10.1016/j.infbeh.2010.10.002.
- Borod, J. C. (2000). *The neuropsychology of emotion*. New York: Oxford University Press.
- Bossy, J. (1980). Development of olfactory and related structures in staged human embryos. *Anatomy and Embryology*, *161*(2), 225-36.
- Botto, L. D., May, K., Fernhoff, P. M., Correa, A., Coleman, K., Rasmussen, S. A., ... Campbell, R. M. (2003). A population-based study of the 22q11.2 deletion: phenotype, incidence, and contribution to major birth defects in the population. *Pediatrics*, *112*(1), 101-107. doi: 10.1542/peds.112.1.101
- Braddick, O. J., Wattam-Bell, J., & Atkinson, J. (1986). Orientation-specific cortical responses develop in early infancy. *Nature*, *320*, 617-619.
- Braddick, O., & Atkinson, J. (2011). Development of human visual function. *Vision Research*, *51*(13), 1588-609. doi: 10.1016/j.visres.2011.02.018.
- Bradley, M. M., & Lang, P. J. (2000). Affective reactions to acoustic stimuli. *Psychophysiology*, *37*, 204-215.
- Brand, G., Haaz, V., & Jacquot, L. (2012). Transitivity of odor preferences: constant and particularities in hedonic perception. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *98*(2), 191-197. doi: 10.1901/jeab.2012.98-191
- Brehm, S. S. (1984). Les relations intimes. In S. Moscovici (Ed.), *Psychologie sociale* (p. 169-191). Paris : Presses universitaires de France.
- Bremner, J. G., Slater, A. M., Mason, U. C., Spring, J., & Johnson, S. P. (2013). Trajectory perception and object continuity: Effects of shape and color change on 4-month-olds' perception of object identity. *Developmental Psychology*, *49*(6), 1021-1026. <http://dx.doi.org/10.1037/a0029398>
- Bridges, K. M. B. (1932). Emotional development in early infancy. *Child Development*, *3*, 324-341. <http://dx.doi.org/10.2307/1125359>
- Brown, J. W. (1974). Prenatal development of the human chief trigeminal nucleus. *Journal of Comparative Neurology*, *156*, 307-336.
- Brüne, M. (2005). Emotion recognition, "theory of mind," and social behavior in schizophrenia. *Psychiatry Research*, *133*(2-3), 135-147. doi: 10.1016/j.psychres.2004.10.007
- Brunjes, P. C., & Frazier, L. L. (1986). Maturation and plasticity in the olfactory system of vertebrates. *Brain Research Reviews*, *11*, 1-45.
- Buchel, C., & Dolan, R. J. (2000). Classical fear conditioning in functional neuroimaging. *Current Opinion in Neurobiology*, *10*(2), 219-223.
- Cain, W. S., & Rabin, M. D. (1989). Comparability of two tests of olfactory functioning. *Chemical Senses*, *14*(4), 479-485. <http://dx.doi.org/10.1093/chemse/14.4>
- Calder, A. J., & Young, A. W. (2005). Understanding the recognition of facial identity and facial expression. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*, 641-651.
- Calder, A. J., Keane, J., Manes, F., Antoun, N., & Young, A. W. (2000). Impaired recognition and experience of disgust following brain injury. *Nature Neuroscience*, *3*, 1077-1078.

- Calder, A. J., Lawrence, A. D., & Young, A. W. (2001). Neuropsychology of fear and loathing. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(5), 352-363.
- Calvo, M. G., & Beltrán, D. (2013). Recognition advantage of happy faces: tracing the neurocognitive processes. *Neuropsychologia*, 51(11), 2051-2060.
- Calvo, M. G., & Nummenmaa, L. (2016). Perceptual and affective mechanisms in facial expression recognition: an integrative review. *Cognition & Emotion*, 30(6), 1081-1106. doi: 10.1080/02699931.2015.1049124
- Calvo, M. G., Marrero, H., & Beltrán, D. (2013). When does the brain distinguish between genuine and ambiguous smiles? An ERP study. *Brain and Cognition*, 81(2), 237-246.
- Campbell, L., McCabe, K., Leadbeater, K., Schall, U., Loughland, C., & Rich, D. (2010). Visual scanning of faces in 22q11.2 deletion syndrome: Attention to the mouth or the eyes? *Psychiatry Research*, 177(1-2), 211-215. doi: 10.1016/j.psychres.2009.06.007
- Campos, J. J., & Stenberg, C. (1981). Perception, appraisal, and emotion: The onset of social referencing. In M. E. Lamb, & L. R. Sherrod (Eds.), *Infant social cognition: Empirical and theoretical considerations* (pp. 273-314). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Campos, J. J., Barrett, K. C., Lamb, M. E., Goldsmith, H. H., & Stenberg, C. (1983). Socioemotional development. In P. H. Mussen (Ed.), *Infancy and developmental psychobiology* (pp. 783-915). New York: Wiley.
- Campos, J. J., Campos, R. G., & Barrett, K. C. (1989). Emergent themes in the study of emotional development and emotion regulation. *Developmental Psychology*, 25(3), 394-402. doi: 10.1037/0012-1649.25.3.394
- Campos, J. J., Thein, S., & Owen, D. (2003). A Darwinian legacy to understanding human infancy: emotional expressions as behavior regulators. *Annals of the New-York Academy of Sciences*, 1000(1), 110-134. doi: 10.1196/annals.1280.040
- Camras, L. A. (1992). Expressive development and basic emotions. *Cognition and Emotion*, 6(3/4), 269-283.
- Camras, L. A., Oster, H., Campos, J. J., Miyake, K., & Bradshaw, D. (1992). Japanese and American infants' responses to arm restraint. *Developmental Psychology*, 28(4), 578-583.
- Cannon, W. B. (1927). The James-Lange theory of emotions: A critical examination and an alternative theory. *American Journal of Psychology*, 39, 106-124.
- Caron, R. F., Caron A. J., & Myers R. S. (1982). Abstraction of invariant face expressions in infancy. *Child Development*, 53(4), 1008-1015. doi: 10.2307/1129141
- Castro, J. B., & Seeley, W. P. (2014). Olfaction, valuation, and action: reorienting perception. *Frontiers in Psychology*, 5, 299. doi: 10.3389/fpsyg.2014.00299. 2014
- Cavazzana, A., Wesarg, C., Parish-Morris, J., Lundström, J. N., & Parma, V. (2018). When preschoolers follow their eyes and older children follow their noses: visuo-olfactory social affective matching in childhood. *Developmental Science*, 21(1), 1-12, e12507. <https://doi.org/10.1111/desc.12507> Epub 2016
- Cernoch, J. M., & Porter, R. H. (1985). Recognition of maternal axillary odors by infants. *Child Development*, 56, 1593-1598.
- Chambon, V., Baudouin, J.-Y., & Franck, N. (2006). The role of configural information in facial emotion recognition in schizophrenia. *Neuropsychologia*, 44(12), 2437-2444. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2006.04.008
- Chen, Y.-H., Dammers, J., Boers, F., Leiberg, S., Edgar, J. C., Roberts, T. P. L., Mathiak, K. (2009). The temporal dynamics of insula activity to disgust and happy facial expressions: a magnetoencephalography study. *NeuroImage*, 47, 1921-1928.

- Chrea C., Valentin, D., Sulmont-Rossé, C., Mai, H. L, Nguyen, D. H., & Abdi, H. (2004). Culture and odor categorization: agreement between cultures depends upon the odors. *Food Quality and Preference*, *15*, 669-679.
- Chrea, C., Valentin, D., Sulmont-Rossé, C., Nguyen D. H., & Abdi, H. (2005). Semantic, typicality and odor representation: A cross-cultural study. *Chemical Senses*, *30*, 37-49. doi:10.1093/chemse/bjh255
- Christ, J. E., & Meiniger, M. G. (1983). Ultrasound study of the nose and upper lip before birth. *Annals of Plastic Surgery*, *11*, 308-312.
- Chuah, M. I., & Zheng, D. R. (1987). Olfactory marker protein is present in olfactory receptor cells of human fetuses. *Neuroscience*, *23*, 363-370.
- Coffield, C. N., Mayhew, E. M., Haviland-Jones, J. M., & Walker-Andrews, A. S. (2014). Adding odor: Less distress and enhanced attention for 6-month-olds. *Infant Behavior & Development*, *37*(2), 155-161. doi: 10.1016/j.infbeh.2013.12.010.
- Cohn, J.F., & Schmidt, K.L. (2004). The timing of facial motion in posed and spontaneous smiles. *International Journal of Wavelets, Multiresolution and Information Processing*, *2*(2), 121-132.
- Cole, M., John-Steiner, V., Scribner, S., & Souberman, E. (Eds.). (1978). *Mind in society: The development of higher psychological processes*. L. S. Vygotsky. Oxford, England: Harvard U Press.
- Conty, L., Dezechache, G., Hugueville, L., & Grezes, J. (2012). Early binding of gaze, gesture, and emotion: Neural time course and correlates. *Journal of Neuroscience*, *32*, 4531-4539. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5636-11.2012>
- Cook, S., Fallon, N., Wright, H., Thomas, A., Giesbrecht, T., Field, M., & Stancak, A. (2015). Pleasant and unpleasant odors influence hedonic evaluations of human faces: an event-related potential study. *Frontiers in Human Neuroscience*, *9*, Article ID 661. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00661>
- Cook, S., Kokmotou, K., Soto, V., Wright, H., Fallon, N., Thomas, A., Giesbrecht, T., Field, M., & Stancak, A. (2018). Simultaneous odour-face presentation strengthens hedonic evaluations and event-related potential responses influenced by unpleasant odour. *Neuroscience Letters*, *672*, 22-27. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2018.02.032>
- Cook, S., Kokmotou, K., Soto, V., Fallon, N., Tyson-Carr, J., Thomas, A., Giesbrecht, T., Field, M., & Stancak, A. (2017). Pleasant and unpleasant odour-face combinations influence face and odour perception: An event-related potential study. *Behavioural Brain Research*, *333*, 304–313. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2017.07.010>
- Coulon, M., Guellai, B., & Streri, A. (2011). Recognition of unfamiliar talking faces at birth. *International Journal of Behavioral Development*, *35*, 282-287.
- Critchley H. D., Daly E. M., Bullmore E. T., Williams S. C. R., Van Amelsvoort T., & Robertson D. M. (2000). The functional neuroanatomy of social behaviour changes in cerebral blood flow when people with autistic disorder process facial expressions. *Brain*, *123*, 2203-2212.
- Croy, I., Negoias, S., Symmank, A., Schellong, J., Joraschky, P., & Hummel, T. (2013). Reduced olfactory bulb volume in adults with a history of childhood maltreatment. *Chemical Senses*, *38*, 679-684. doi: 10.1093/chemse/bjt037
- Cuthbert, B. N, Schupp, H. T., Bradley, M. M., Birbaumer, N., & Lang, P. J. (2000). Brain potentials in affective picture processing: covariation with autonomic arousal and affective report. *Biological Psychology*, *52*, 95-111.
- Dalton, K. M., Nacewicz, B. M., Johnstone, T., Schaefer, H. S., Gernsbacher, M. A., Goldsmith, H. H., ... Davidson, R. J. (2005). Gaze fixation and the neural circuitry of face processing in autism. *Nature Neuroscience*, *8*(4), 519-526. doi: 10.1038/nn1421

- Dalton, P., Mauté, C., Jaén, C., Wilson, T., 2013. Chemosignals of stress influence social judgments. *PLoS One*, 8(10), e77144. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077144>
- Darwin, C. (1872/1965). *The expression of emotions in man and animals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Darwin, C. 1872. *The expression of the emotions in man and animals*. London, UK: John Murray. Retrieved from (<http://darwin-online.org.uk>).
- de Boysson-Bardies, B. (1996). *Comment la parole vient aux enfants*. Paris: Odile Jacob.
- de Gelder, B., & Bertelson, P. (2003). Multisensory integration, perception and ecological validity. *Trends in Cognitive Science*, 7, 460-467. PMID: 14550494
- de Gelder, B., & Vroomen, J. (2000). The perception of emotion by ear and by eye. *Cognition and Emotion*, 14(3), 289-311. <http://dx.doi.org/10.1080/026999300378824>
- de Gelder, B., Meeren, H. K. M., Righart, R., Van den Stock, J., van de Riet, W. A. C., & Tamietto, M. (2006). Beyond the face: Exploring rapid influences of context on face processing. *Progress in Brain Research*, 155, 37-48.
- de Haan, M. (2007). Visual attention and recognition memory in infancy. In M. de Haan (Ed.), *Infant EEG and event-related potentials*. (pp. 101-143). Hove, UK: Psychology Press.
- de Haan, M., & Nelson, C. A. (1999). Brain activity differentiates face and object processing in 6-month-old infants. *Developmental Psychology*, 35(4), 1113-1121. doi: 10.1037/0012-1649.35.4.1113
- de Haan, M., Belsky, J., Reid, V., Volein, A., & Johnson, M. H. (2004). Maternal personality and infants' neural and visual responsivity to facial expressions of emotion. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 45(7), 1209-1218. doi: 10.1111/j.1469-7610.2004.00320.x
- de Heering, A., & Rossion, B. (2015). Rapid categorization of natural face images in the infant right hemisphere. *eLife*, 4, e06564. doi: 10.7554/eLife.06564.
- Debbané, M., Glaser, B., David, M. K., Feinstein, C., & Eliez, S. (2006). Psychotic symptoms in children and adolescents with 22q11.2 deletion syndrome: Neuropsychological and behavioral implications. *Schizophrenia Research*, 84(2-3), 187-193. <http://dx.doi.org/10.1016/j.schres.2006.01.019>
- DeCasper, A. J., & Fifer, W. P. (1980). Of human bonding: Newborns prefer their mothers' voices. *Science*, 208(4448), 1174-1176. <http://dx.doi.org/10.1126/science.7375928>
- Demattè, M. L., Österbauer, R., & Spence, C. (2007). Olfactory cues modulate facial attractiveness. *Chemical Senses*, 32, 603-610.
- Demily, C., Rossi, M., Schneider, M., Edery, P., Leleu, A., D'Amato, T., ... Eliez, S. (2014). Perspectives actuelles dans la microdélétion 22q11.2 : Prise en charge du phénotype neurocomportemental. *Encephale*, 41(3), 266-273.
- Diéguez-Risco, T., Aguado, L., Albert, J., & Hinojosa, J. A. (2013). Faces in context: modulation of expression processing by situational information. *Society of Neuroscience*, 8(6), 601-620.
- Dolan, R. J., Morris, J. S., & de Gelder, B. (2001). Crossmodal binding of fear in voice and face. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98(17), 10006-10010. <https://doi.org/10.1073/pnas.171288598>
- Doty, R. L. (1992). Olfactory function in neonates. In D. G. Laing, R. L. Doty, & W. Breipohl (Eds.), *The human sense of smell* (pp. 155-165). Berlin: Springer Verlag.
- Doty, R. L., & Cameron, E. L. (2009). Sex differences and reproductive hormone influences on human odor perception. *Physiology & Behavior*, 97(2): 213–228. doi:10.1016/j.physbeh.2009.02.032.

- Doty, R. L., & Kamath, V. (2014). The influences of age on olfaction: a review. *Frontiers in Psychology, 5*, ID 20, 1-8. doi: 10.3389/fpsyg.2014.00020
- Doty, R. L., Brugger, W. E., Jurs, P. C., Orndorff, M. A., Snyder, P. J., & Lowry, L. D. (1978). Intranasal trigeminal stimulation from odorous volatiles: Psychometric responses from anosmic and normal humans. *Physiology & Behavior, 20*(2), 175-185. [http://dx.doi.org/10.1016/0031-9384\(78\)90070-7](http://dx.doi.org/10.1016/0031-9384(78)90070-7)
- Doucet, S., Soussignan, R., Sagot, P., & Schaal, B. (2007). The 'smellscape' of human mother's breast: Effects of odour masking and serial unmasking on neonatal responses. *Developmental Psychobiology, 49*(2), 129-138.
- Doucet, S., Soussignan, R., Sagot, P., & Schaal, B. (2009). The secretion of areolar (Montgomery's) glands from lactating women elicits selective, unconditional responses in neonates. *PLoS One, 4*(10), e7579. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007579>
- Duchaine, B., & Yovel, G. (2015). A revised neural framework for face processing. *Annual Review of Vision Science, 1*, 393-416. <https://doi.org/10.1146/annurev-vision-082114-035518>
- Duchenne (de Boulogne), G.-B. (1862/1876). *Mécanisme de la physionomie humaine ou analyse électro-physiologique de l'expression des passions*. Paris : Librairie J.-B. Bailliere et Fils
- Duentholter, J. H., & Pritchard, J. A. (1976). Fetal respiration: Quantitative measurements of amniotic fluid inspired near term by human and rhesus fetuses. *American Journal of Obstetrics and Gynecology, 125*, 306-309.
- Duran, J. I., Reizenzein, R., & Fernandez-Dols, J.-M. (2017). Coherence between emotions and facial expressions: A research synthesis. In J.-M. Fernandez-Dols, & J. A. Russell (Eds.), *The science of facial expression* (pp. 107–129). New York, NY: Oxford University Press.
- Durand, K., Baudouin, J.-Y., Lewkowicz, D. J., Goubet, N., & Schaal, B. (2013). Eye-catching odors: olfaction elicits sustained gazing to faces and eyes in 4-month-old infants. *PLoS One, 8*, e70677. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070677>
- Durand, K., Gallay, M., Seigneuric, A., Robichon, F., & Baudouin, J.-Y. (2007). The development of facial emotion recognition: the role of configural information. *Journal of Experimental Child Psychology, 97*(1), 14-27. doi: 10.1016/j.jecp.2006.12.001
- Dzhelyova, M., & Rossion, B. (2014a). Supra-additive contribution of shape and surface information to individual face discrimination as revealed by fast periodic visual stimulation. *Journal of Vision, 14*(14, 15), 1-14.
- Dzhelyova, M., & Rossion, B. (2014b). The effect of parametric stimulus size variation on individual face discrimination indexed by fast period visual stimulation. *BMC Neuroscience, 15*(87), 1–12.
- Dzhelyova, M., Jacques, C., & Rossion, B. (2017). At a single glance: fast periodic visual stimulation uncovers the spatio-temporal dynamics of brief facial expression changes in the human brain. *Cerebral Cortex, 27*(8), 4106-4123. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhw223>
- Ehrlichman, H., & Bastone, L. (1992a). "Olfaction and Emotion." In M. J. Serby, & K. L. Chobor (Eds.), *Science of Olfaction* (pp. 410-438). New York: Springer,
- Ehrlichman, H., & Bastone, L. (1992b). The use of odour in the study of emotion. In S. Van Toller, & G. H. Dodd (Eds.), *Fragrance: The psychology and biology of perfume* (pp. 143-159). New York, NY, US: Elsevier Applied Science Publishers/Elsevier Science Publishers.
- Ehrlichman, H., Brown Kuhl, S. Zhu, J., & Warrenburg, S. (1997). Startle reflex modulation by pleasant and unpleasant odors in a between-subjects design. *Psychophysiology, 34*(6), 726-729. doi: 10.1111/j.1469-8986.1997.tb02149.x

- Eimas, P. D., Siqueland, E. R., Jusczyk, P. W., & Vigorito, J. (1971). Speech perception in infants. *Science*, *171*(3968), 303-306. doi:10.1126/science.171.3968.303
- Ekman, P. (1992). An argument for basic emotions. *Cognition and Emotion*, *6*(3-4), 169-200. <https://doi.org/10.1080/02699939208411068>
- Ekman, P. (1993). Facial expression and emotion. *American Psychology*, *48*(4), 384-392.
- Ekman, P. (1994). Strong evidence for universals in facial expressions: a reply to Russell's mistaken critique. *Psychological Bulletin*, *115*(2), 268-287.
- 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. (1978). *The facial action coding system*. Palo Alto: Consulting Psychologists Press.
- Ekman, P., Friesen, W. V., & Ellsworth, P. (1972). *Emotion in the human face: Guidelines for research and an integration of findings*. Pergamon Press, New York.
- Ekman, P., Friesen, W. V., & Hager, J. C. (1978). *Facial action coding system investigator's Guide*, Salt Lake City, UT: Research Nexus.
- Elfenbein, H. A., & Ambady, N. (2002). On the universality and cultural specificity of emotion recognition: a meta-analysis. *Psychological Bulletin*, *128*(2), 203-235.
- Elfenbein, H. A., & Ambady, N. (2003). When familiarity breeds accuracy: Cultural exposure and facial emotion recognition. *Journal of Personality and Social Psychology*, *85*, 276-290.
- Epple, G., & Herz, R. S. (1999). Ambient odors associated to failure influence cognitive performance in children. *Developmental Psychobiology*, *35*(2), 103-137.
- Etcoff, N. L., & Magee, J. J. (1992). Categorical perception of facial expressions. *Cognition*, *44*(3), 227-240. [https://doi.org/10.1016/0010-0277\(92\)90002-Y](https://doi.org/10.1016/0010-0277(92)90002-Y)
- Farroni, T., Johnson, M. H., Menon, E., Zulian, L., Faraguna, D., & Csibra, G. (2005). Newborns' preference for face-relevant stimuli: Effects of contrast polarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(47), 17245-17250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502205102>
- Farroni, T., Menon, E., Rigato, S., & Johnson, M. H. (2007). The perception of facial expressions in newborns. *The European Journal of Developmental Psychology*, *4*(1), 2-13. doi: 10.1080/17405620601046832
- Favre, E., Leleu, A., Peyroux, E., Baudouin, J.-Y., Franck, N., & Demily, C. (2019). Exploratory case study of monozygotic twins with 22q11.2DS provides further clues to circumscribe neurocognitive markers of psychotic symptoms. *NeuroImage: Clinical*, *24*, 101987. <https://doi.org/10.1016/j.nicl.2019.101987>
- Feinman, S., & Lewis, M. (1983). Social referencing at ten months: a second-order effect on infants' responses to strangers. *Child Development*, *54*(4), 878-887. doi: 10.2307/1129892
- Ferdenzi, C. S., Roberts, C., Schirmer, A., Delplanque, S., Cekic, S., Porcherot, C., Cayeux, I., Sander, D., & Grandjean, D. (2013). Variability of Affective Responses to Odors: Culture, Gender, and Olfactory Knowledge. *Chemical Senses*, *38*(2), 175-186. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjs083>
- Fernandez, M., & Bahrick, L. (1994). Infants' sensitivity to arbitrary object-odour pairings. *Infant Behavior and Development*, *17*, 471-474.
- Fernández-Dols, J.-M., Sánchez, F., Carrera, P. & Ruiz-Belda, M.-A. (1997). Are spontaneous expressions and emotions linked? Gold medal winners at the Olympic Games. *Journal of Personality and Social Psychology*, *69*, 1113-1119.

- Field, T. M., Woodson, R. W., Greenberg, R., & Cohen, C. (1982). Discrimination and imitation of facial expressions by neonates. *Science*, *218*(4568), 179-181. doi: 10.1126/science.7123230
- Flom, R., & Bahrick, L. E. (2007). The development of infant discrimination of affect in multimodal and unimodal stimulation: The role of intersensory redundancy. *Developmental Psychology*, *43*(1), 238-252. <http://dx.doi.org/10.1037/0012-1649.43.1.238>
- Fogel, A. (1993). *Developing through relationships: Communication, self, and culture in early infancy*. London: Harvester-Wheatsheaf.
- Fogel, A., & Thelen, E. (1987). Development of early expressive and communicative action: Reinterpreting the evidence from a dynamic systems perspective. *Developmental Psychology*, *23*, 747-761.
- Forscher, E. C., & Li, W. (2012). Hemispheric asymmetry and visuo-olfactory integration in perceiving subthreshold (micro) fearful expressions. *Journal of Neuroscience*, *32*(6), 2159–2165. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5094-11.2012>
- Fox, S. E., Wagner, J., Shrock, C. L., Flusberg, H. T., & Nelson, C. A. (2013). Neural processing of facial identity and emotion in infants at high-risk for autism spectrum disorders. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*, 89.
- Franchini, M., Schaer, M., Glaser, B., Kott-Radecka, M., Debanné, M., Schneider, M., Menghetti, S., Sander, D., & Eliez, S. (2016). Visual processing of emotional dynamic faces in 22q11.2 deletion syndrome. *Journal of Intellectual Disability Research*, *60*(4), 308-321. doi: 10.1111/jir.12250
- Fridlund, A. J. (1991). Evolution and facial action in reflex, social motive, and paralanguage. *Biological Psychology*, *32*, 3-100.
- Fridlund, A. J. (1994). *Human facial expression: An evolutionary view*. New York: Academic Press.
- Fridlund, A. J. (1997). The new ethology of human facial expressions. In J. A. Russell, & J.-M. Fernández-Dols (Eds.), *The psychology of facial expression* (pp. 103-129). Cambridge University Press. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511659911.007>
- Fridlund, A. J., Ekman, P., & Oster, H. (1987). Facial expressions of emotion. In A. W. Siegman, & S. Feldstein (Eds.), *Nonverbal behavior and communication* (pp. 143-223). Hillsdale, NJ, US: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Friesen, W. V., & Ekman, P. (1992). *Changes in FACS scoring. Instruction manual*. San Francisco, CA: Human Interaction Lab.
- Frijda, N. H. (1958). Facial expression and situational cues. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, *57*, 149-154.
- Frijda, N. H. (1982). The meaning of facial expression. In M. Ritchie-Kye (Ed.), *Nonverbal communication today: current research* (pp. 103-120). The Hague: Mouton.
- Frijda, N. H. (2007). *The laws of emotion*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Fujioka, T., Mourad, N., He, C., & Trainor, L. J. (2011). Comparison of artifact correction methods for infant EEG applied to extraction of event-related potential signals. *Clinical Neurophysiology*, *122*(1), 43-51. doi: 10.1016/j.clinph.2010.04.036. Epub 2010 Jun 30.
- Fusar-Poli, P., Placentino, A., Carletti, F., Landi, P., Allen, P., Surguladze, S., . . . Politi, P. (2009). Functional atlas of emotional faces processing: A voxel-based meta-analysis of 105 functional magnetic resonance imaging studies. *Journal of Psychiatry & Neuroscience*, *34*(6), 418-432.
- Gaillet, M., Sulmont-Rossé, C., Issanchou, S., Chabanet, C., & Chambaron, S. (2013). Priming effects of an olfactory food cue on subsequent food-related behaviour *Food Quality and Preference*, *30*(2), 274-281. <https://doi.org/10.1016/j.foodqual.2013.06.008>

- Gaillet-Torrent, M., Sulmont-Rossé, C., Issanchou, S., Chabanet, C., & Chambaron, S. (2014). Impact of a non-attentively perceived odour on subsequent food choices. *Appetite*, *76*, 17-22. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2014.01.009>
- Garitte, C. (1998). *Le développement de la conversation chez l'enfant*. Bruxelles: DeBoeck Université.
- Gasser, R. F., & Hendrickx, A. G. (1969). The development of the trigeminal nerve in baboon embryos (*Papio sp.*). *Journal of Comparative Neurology*, *136*(2), 159-81. doi: 10.1002/cne.901360204
- Gendron, M., Lindquist, K. A., Barsalou, L., & Barrett, L. F. (2012). Emotion words shape emotions percepts. *Emotion*, *12*, 314-325.
- George, N., Driver, J., Dolan, R. J., 2001. Seen gaze-direction modulates fusiform activity and its coupling with other brain areas during face processing. *NeuroImage* *13*(6), 1102-1112.
- Gesteland, R. C., Yancey, R. A., & Farbman, A. I. (1982). Development of olfactory receptor neuron selectivity in the rat fetus. *Neuroscience*, *7*, 3127-3136.
- Ginsburg, G. P., & Harrington, M. E. (1996). Bodily states and context in situated lines of actions. In R. Harré, & W. G. Parrott (Eds.), *The emotions: Social, cultural and biological dimensions* (pp. 229-258). London: Sage.
- Glaser, B., Debbané, M., Ottet, M. C., Vuilleumier, P., Zesiger, P., Antonarakis, S. E., & Eliez, S. (2010). Eye gaze during face processing in children and adolescents with 22q11.2 deletion syndrome. *Journal of the American Academy of Child & Adolescent Psychiatry*, *49*(7), 665-674. doi: 10.1016/j.jaac.2010.04.004
- Glusman, G., Yanai, I., Rubin, I., & Lancet, D. (2001). The complete human olfactory subgenome. *Genome Research*, *11*(5), 685-702. doi: 10.1101/gr.171001
- Godard, O., Baudouin, J.-Y., Schaal, B., & Durand, K. (2016). Affective matching of odors and facial expressions in infants: shifting patterns between 3 and 7 months. *Developmental Sciences*, *19*(1), 155-163. doi: 10.1111/desc.12292
- Goldenberg, P. C., Calkins, M. E., Richard, J., McDonald-McGinn, D., Zackai, E., Mitra, N., Emanuel, B., Devoto, M., Borgmann-Winter, K., Kohler, C., Conroy, C. G., Gur, R. C., & Gur, R. E. (2012). Computerized neurocognitive profile in young people with 22q11.2 deletion syndrome compared to youths with schizophrenia and at-risk for psychosis. *American Journal of Medical Genetics. Part B, Neuropsychiatric Genetics*, *159B*(1), 87-93. doi: 10.1002/ajmg.b.32005.
- Golubeva, E. L., Shulejkina, K. V., & Vainstein, I. I. (1959). The development of reflex and spontaneous activity of the human fetus during embryogenesis. *Obstetrics and Gynecology (USSR)*, *3*, 59-62.
- Gothelf D., Frisch A., Munitz H., Rockah, R., Laufer, N., Mozes, T., Hermesh, H., Weizman, A., & Frydman, M. (1999) Clinical characteristics of schizophrenia associated with velo-cardiofacial syndrome. *Schizophrenia Research*, *35*(2), 105-112.
- Gottlieb, G. (1971). Ontogenesis of sensory function in birds and mammals. In E. Tobach, L. R. Aronson, & E. Shaw (Eds.), *The Biopsychology of Development* (pp. 67-128). Academic Press, New York.
- Greenberg, M. I., Curtis, J. A., & Vearrier, D. (2013). The perception of odor is not a surrogate marker for chemical exposure: a review of factors influencing human odor perception. *Clinical Toxicology*, *51*(2), 70-76. doi: 10.3109/15563650.2013.767908
- Grossmann, T. (2013). The role of medial prefrontal cortex in early social cognition. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*, 340.
- Guéguen, N. (2001). Effect of perfume on prosocial behavior of pedestrians. *Psychological Reports*, *88*, 1046-1048.

- Guellaï, B., & Streri, A. (2011). Cues for early social skills: Direct gaze modulates newborns' recognition of talking faces. *PLoS One*, e18610. doi: 10.1371/journal.pone.0018610.
- Gur, R. E., Yi, J. J., McDonald-McGinn, D. M., Tang, S. X., Calkins, M. E., Whinna, D., Souders, M. C., Savitt, A., Zackai, E. H., Moberg, P. J., Emanuel, B. S., & Gur, R. C. (2014). Neurocognitive development in 22q11.2 deletion syndrome: Comparison to youth with developmental delay and medical comorbidities. *Molecular Psychiatry*, 19(11), 1205-1211. doi: 10.1038/mp.2013.189
- Guy, M. W., Zieber, N., & Richards, J. E. (2016). The cortical development of specialized face processing in infancy. *Child Development*, 87(5), 1581-1600. doi: 10.1111/cdev.12543
- Hadley, H., Rost, G., Fava, E., & Scott, L. (2014). A mechanistic approach to cross-domain perceptual narrowing in the first year of life. *Brain Sciences*, 4(4), 613-634. doi: 10.3390/brainsci4040613
- Hagan, C. C., Woods, W., Johnson, S., Calder, A. J., Green, G. G. R., & Young, A. W. (2009). MEG demonstrates a supra-additive response to facial and vocal emotion in the right superior temporal sulcus. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 20010-20015. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905792106>
- Hahn, C. G., Han, L. Y., Rawson, N. E., Mirza, N., Borgmann-Winter, K., Lenox, R. H., & Arnold, S. E. (2005). In vivo and in vitro neurogenesis in human olfactory epithelium. *Journal of Comparative Neurology*, 483(2), 154-63.
- Halgren, E., Baudena, P., Heit, G., Clarke, J. M., Marinkovic, K., & Clarke, M. (1994). Spatio-temporal stages in face and word processing. I. Depth-recorded potentials in the human occipital, temporal and parietal lobes [corrected]. *Journal of Physiology-Paris*, 88(1), 1-50. Erratum in *Journal of Physiology-Paris*, 88(2), 151.
- Halgren, E., Raij, T., Marinkovic, K., Jousmaeki, V., & Hari, R. (2000). Cognitive response profile of the human fusiform face area as determined by MEG. *Cerebral Cortex*, 10, 69-81.
- Halit, H., Csibra, G., Volein, Á., & Johnson, M. H. (2004). Face-sensitive cortical processing in early infancy. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 45(7), 1228-1234. doi: 10.1111/j.1469-7610.2004.00321.x
- Harris R. J., Young, A. W., & Andrews, T. J. (2012). Morphing between expressions dissociates continuous from categorical representations of facial expression in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109, 21164-21169.
- Harris, R. J., Young, A. W., & Andrews, T. J. (2014b). Dynamic stimuli demonstrate a categorical representation of facial expression in the amygdala. *Neuropsychologia*, 56, 47-52.
- Harris, R. J., Young, A. W., & Andrews, T. J. (2014a). Brain regions involved in processing facial identity and expression are differentially selective for surface and edge information. *Neuroimage*, 97(100), 217-223. doi: 10.1016/j.neuroimage.2014.04.032
- Hassin, R. R., Aviezer, H., & Bentin, S. (2013). Inherently ambiguous: facial expressions of emotions, in context. *Emotion Review*, 5(1), 60-65. <http://dx.doi.org/10.1177/1754073912451331>
- Haviland, J. M., & Lelwica, M. (1987). The induced affect response: 10-week-old infants' responses to three emotion expressions. *Developmental Psychology*, 23(1), 97-104. doi: 10.1037/0012-1649.23.1.97
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Science*, 4(6), 223-233. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01482-0](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01482-0)
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2002). Human neural systems for face recognition and social communication. *Biological Psychiatry*, 51(1), 59-67.
- Heller, W. (1993). Neuropsychological mechanisms of individual differences in emotion, personality, and arousal. *Neuropsychology*, 7, 476-489.

- Hepper, P. G., & Shahidullah, B. S. (1994). Development of fetal hearing. *Arch Dis Child*, *71*(2), F81–F87. doi: 10.1136/fn.71.2.f81
- Herrera, E., & Mason, C. A. (2007). The evolution of crossed and uncrossed retinal pathways in mammals. In L. Krubitzer, & J. Kaas (Eds.), *Evolution of Nervous Systems: Mammals* (vol 3, pp 307-317), Oxford: Elsevier.
- Hertenstein, M. J., & Campos, J. J. (2004). The retention effects of an adult's emotional displays on infant behavior. *Child Development*, *75*(2), 595-613. doi: 10.1111/j.1467-8624.2004.00695.x
- Herzallah, I. R., Askar, S. M., Amer, H. S., Ahmed, A. F., El-Anwar, M. W., & Eesa, M. H. (2013). Olfactory bulb volume changes in patients with sinonasal polyposis: a magnetic resonance imaging study. *Otolaryngol. Head Neck Surg.* *148*, 689-693. doi: 10.1177/0194599813477606
- Hess, U., & Kleck, R. E. (1990). Differentiating emotion elicited and deliberate emotional facial expressions. *European Journal of Social Psychology*, *20*(5), 369-385. <http://dx.doi.org/10.1002/ejsp.2420200502>
- Hess, U., & Kleck, R. E. (1994). The cues decoders use in attempting to differentiate emotion-elicited and posed facial expressions. *European Journal of Social Psychology*, *24*, 367-381.
- Hess, U., & Philippot, P. (2007). *Group dynamics and emotional expression*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hiatt S. W., Campos J. J., & Emde, R. N. (1979). Facial patterning and infant emotional expression: happiness, surprise, and fear. *Child Development*, *50*(4), 1020-1035.
- Hogg, I. D. (1941). Sensory nerves and associated structures in the skin of human fetuses of 8 to 14 weeks of menstrual age correlated with functional capability. *Journal of Comparative Neurology*, *75*(3), 371-410. <https://doi.org/10.1002/cne.900750302>
- Holland, R. W., Hendriks, M., & Aarts, H. (2005). Smells like clean spirit: nonconscious effects of scent on cognition and behavior. *Psychological Science*, *16*(9), 689-693. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2005.01597.x>
- Hornak, J., Rolls, E. T., & Wade, D. (1996). Face and voice expression identification in patients with emotional and behavioural changes following ventral frontal lobe damage. *Neuropsychologia*, *34*(4), 247-261.
- Hummel, T., Henkel, S., Negoias, S., Galvan, J. R., Bogdanov, V., Hopp, P., et al. (2012). Olfactory bulb volume in patients with temporal lobe epilepsy. *J. Neurol.* *260*, 1004-1008. doi: 10.1007/s00415-012-6741-x
- Hummel, T., Kobal, G., Gudziol, H., & Mackay-Sim, A. (2007). Normative data for the “Sniffin' Sticks” including tests of odor identification, odor discrimination, and olfactory thresholds: an upgrade based on a group of more than 3,000 subjects. *Eur Arch Otorhinolaryngol*, *264*, 237-243.
- Hummel, T., Konnerth, C. G., Rosenheim, K., & Kobal, G. (2001). Screening of olfactory function with a four-minute odor identification test: reliability, normative data, and investigations in patients with olfactory loss. *Ann Otol Rhinol Laryngol*, *110*, 976-981.
- Hummel, T., Sekinger, B., Wolf, S. R., Pauli, E., & Kobal, G. (1997). ‘Sniffin’ sticks’: olfactory performance assessed by the combined testing of odor identification, odor discrimination and olfactory threshold. *Chemical Senses*, *22*, 39-52.
- Humphrey, T. (1940). The development of the olfactory and the accessory olfactory formations in human embryos and fetuses. *Journal of Comparative Neurology*, *73*, 431-468.
- Humphrey, T. (1966). The development of trigeminal nerve fibers to the oral mucosa compared with their development to cutaneous surfaces. *Journal of Comparative Neurology*, *126*, 91-108.
- Izard, C. E. (1979). *The maximally discriminative facial movement coding system (MAX)*. Newark, DE: Instructional Resources Center, University of Delaware.

- Izard, C. E. (1997). Emotions and facial expressions: A perspective from Differential Emotions Theory. In J. A. Russell, & J.-M. Fernández-Dols (Eds.), *The psychology of facial expression* (pp. 57-77). Cambridge University Press.
- Izard, C. E., & Dougherty, L. M. (1982). Two complementary systems for measuring facial expressions in infants and children. In C. E. Izard (Ed.), *Measuring Emotions in Infants and Children* (pp. 97-126), University of Delaware, Cambridge University Press.
- Izard, C. E., & Malatesta, C. Z. (1987). Perspectives on emotional development I: Differential emotions theory of early emotional development. In J. D. Osofsky (Ed.), *Wiley series on personality processes. Handbook of infant development* (pp. 494-554). Oxford, England: John Wiley & Sons.
- Izard, C. E., Dougherty, L. M., & Hembree, E. A. (1983). A system for identifying affect expressions by holistic judgements (AFFEX). Newark, DE: Instructional Resources Center, University of Delaware.
- Izard, C. E., Fantauzzo, C. A., Castle, J. M., Haynes, O. M., Rayias, M. F., & Putnam, P. H. (1995). The ontogeny and significance of infants' facial expressions in the first 9 months of life. *Developmental Psychology*, 31(6), 997-1013. <http://dx.doi.org/10.1037/0012-1649.31.6.997>
- Izard, C. E. (1977). *Human emotions*. New York: Plenum.
- Jack, R. E., Garrod, O. G. B., Yu, H., Caldara, R., & Schyns, P. G. (2012). Facial expressions of emotion are not culturally universal. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 109(19), 7241-7244. <https://doi.org/10.1073/pnas.1200155109>.
- Jaffiol, M. (2018). *Perception de l'expression faciale émotionnelle chez l'adulte 22q11.2DS : difficultés de reconnaissance et pattern d'exploration atypique* (mémoire de master 2, sous la direction de Jean-Yves Baudouin et co-direction de Fanny Poncet). Institut de Psychologie, Université Louis Lumière, Lyon 2
- Jakobs, E. (1998). *Faces and feelings in social context*. Enschede: Print Partners Ipskamp.
- Jalbrzikowski, M., Carter, C., Senturk, D., Chow, C., Hopkins, J. M., Green, M. F., Galván, A., Cannon, T. D., & Bearden, C. E. (2012). Social cognition in 22q11.2 microdeletion syndrome: Relevance to psychosis? *Schizophrenia Research*, 142(1-3), 99-107. doi: 10.1016/j.schres.2012.10.007
- James, W. (1884). What is an emotion? *Mind*, 9, 188-205.
- James, W. (1894/1994). The physical basis of emotion. *Psychological Review*, 101(2), 205-210. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-295X.101.2.205>
- Jansen P. W., Duijff S. N., Beemer F. A., Vorstman, J. A. S., Klaassen, P. W. J., Morcus, M. E. J., & Heineman-de-Boer, J. A. (2007). Behavioral problems in relation to intelligence in children with 22q11. 2 deletion syndrome: a matched control study. *Am J Med Genet A*, 143, 574-580.
- Jiang, R. S., Chai, J. W., Chen, W. H., Fuh, W. B., Chiang, C. M., & Chen, C. C. (2009). Olfactory bulb volume in Taiwanese patients with posttraumatic anosmia. *Am. J. Rhinol. Allergy*, 23, 582-584. doi: 10.2500/ajra.2009.23.3370
- Joseph, R. M., & Tanaka, J. (2003). Holistic and part-based face recognition in children with autism. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 44(4), 529-542.
- Kahana-Kalman, R., & Walker-Andrews A. S. (2001). The role of person familiarity in young infants' perception of emotional expressions. *Child Development*, 72(2), 352-69.
- Kaiser, J., Crespo-Llado, M. M., Turati, C., & Geangu, E. (2017). The development of spontaneous facial responses to others' emotions in infancy: An EMG study. *Scientific Reports*. 7(1), 17500. doi: 10.1038/s41598-017-17556-y

- Kaiser, S. (2003). Facial expressions as indicators of “functional” and “dysfunctional” emotional processes. In M. Katsikitis (Ed.), *The human face: measurement and meaning* (pp. 235-253). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Kaitz, M., Meschulach-Sarfaty, O., Auerbach, J., & Eidelman, A. (1988). A reexamination of newborns’ ability to imitate facial expressions. *Developmental Psychology*, *24*(1), 3-7. doi: 10.1037/0012-1649.24.1.3
- Kamiloğlu, R. G., Smeets, M. A. M., de Groot J. H. B., & Semin, G. R. (2018). Fear odor facilitates the detection of fear expressions over other negative expressions. *Chemical Senses*, *43*(6), 419-426. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjy029>. (A correction has been published: *Chemical Senses*, *43*(6), 443. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjy040>)
- Kanwisher, N. (2000). Domain specificity in face perception. *Nature Neuroscience*, *3*(8), 759-763. <http://dx.doi.org/10.1038/77664>
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of Neuroscience*, *17*(11), 4302-4311.
- Kawasaki, H., Adolphs, R., Kaufman, O., Damasio, H., Damasio, A. R., Granner, M., Bakken, H., Hori, T., & Howard, M. A. III. (2001). Single-neuron responses to emotional visual stimuli recorded in human ventral prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, *4*, 15-16
- Kawasaki, H., Tsuchiya, N., Kovach, C. K., Nourski, K. V., Oya, H., Howard, M. A., & Adolphs, R. (2012). Processing of facial emotion in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*(6), 1358-1370. doi: 10.1162/jocn_a_00175
- Kim, H., Somerville, L., Johnstone, T., Polis, S., Alexander, A., Shin, L., & Whalen, P. (2004). Contextual modulation of amygdala responsivity to surprised faces. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(10), 1730-1745. <https://doi.org/10.1162/0898929042947865>
- Kim, Y. J., Grabowecky, M., Paller, K. A., Muthu, K., & Suzuki, S. (2007). Attention induces synchronization-based response gain in steady-state visual evoked potentials. *Nature Neuroscience*, *10*(1), 117–125. <http://dx.doi.org/10.1038/nn1821>
- Klinnert, M. D., Emde, R. N., Butterfield, P., & Campos, J. J. (1986). Social referencing: The infant's use of emotional signals from a friendly adult with mother present. *Developmental Psychology*, *22*(4), 427-432. doi: 10.1037/0012-1649.22.4.427
- Knasko, S. C. (1989). Ambient odor and shopping behavior. *Chemical Senses*, *14*, 718.
- Kotsoni, E., de Haan, M., & Johnson, M. H. (2001). Categorical perception of facial expressions by 7-month-old infants. *Perception*, *30*(9), 1115-1125. <http://dx.doi.org/10.1068/p3155>
- Koulakov, A. A., Kolterman, B. E., Enikolopov, A. G., & Rinberg D. (2011). In search of the structure of human olfactory space. *Frontiers in Systems Neuroscience*, *5*, ID 65, 1-8. doi: 10.3389/fnsys.2011.00065
- Kraaijenvanger, E. J., Hofman, D., & Bos, P. A. (2017). A neuroendocrine account of facial mimicry and its dynamic modulation. *Neuroscience & Behavioral Reviews*, *77*(98), 98-106. doi: 10.1016/j.neubiorev.2017.03.006.
- Krolak-Salmon, P., Henaff, M. A., Vighetto, A., Bertrand, O., & Mauguiere, F. (2004). Early amygdala reaction to fear spreading in occipital, temporal, and frontal cortex: A depth electrode ERP study in human. *Neuron*, *42*(4), 665-676.
- Kuchuk, A., Vibbert, M., & Bornstein, M. H. (1986). The perception of smiling and its experiential correlates in three-month-old infants. *Child Development*, *57*(4), 1054-1061.

- Lavelli, M., & Fogel, A. (2013). Interdyad differences in early mother-infant face-to-face communication: real-time dynamics and developmental pathways. *Developmental psychology*, 49(12), 2257-2271. doi: 10.1037/a0032268
- Lazarus, R. S (1991). *Emotion and adaptation*. New York, NY, US: Oxford University Press.
- Le Breton, D. (1998). *Les passions ordinaires. Anthropologie des émotions*. Paris : Armand Colin/Masson.
- LeDoux, J. (1996). *The emotional brain*. New York: Simon & Shuster.
- Legerstee, M. (1997). Contingency effects of people and objects on subsequent cognitive functioning in 3-month-old infants. *Social Development*, 6(3), 307-321. doi: 10.1111/j.1467-9507.1997.tb00108.x
- Leleu, A., Demily, C., Franck, N., Durand, K., Schaal, B., & Baudouin, J.-Y. (2015a). The odor context facilitates the perception of low-intensity facial expressions of emotion. *PLoS One*, 10, e0138656. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138656>
- Leleu, A., Dzhelyova, M., Rossion, B., Brochard, R., Durand, K., Schaal, B., & Baudouin, J.-Y. (2018). Tuning functions for automatic detection of brief changes of facial expression in the human brain. *NeuroImage*, 179, 235-251. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.06.048>
- Leleu, A., Favre, E., Yailian, A., Fumat, H., Klamm, J., Amado, I., Baudouin, J.-Y., Franck, N., & Demily, C. (2019b). An implicit and reliable neural measure quantifying impaired visual coding of facial expression: evidence from the 22q11.2 deletion syndrome. *Translational Psychiatry*, 9, 67. <https://doi.org/10.1038/s41398-019-0411-z>
- Leleu, A., Godard, O., Dollion, N., Durand, K., Schaal, B., & Baudouin, J.-Y. (2015b). Contextual odors modulate the visual processing of emotional facial expressions: an ERP study. *Neuropsychologia*, 77, 366-379. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.09.014>
- Leleu, A., Rekow, D., Poncet, F., Schaal, B., Durand, K., Rossion, B., & Baudouin, J.-Y. (2019a). Maternal odor shapes rapid face categorization in the infant brain. *Developmental Science*, e12877. <https://doi.org/10.1111/desc.12877>
- Leleu, A., Saucourt, G., Rigard, C., Chesnoy, G., Baudouin, J.-Y., Rossi, M., Edery, P., Franck, N., & Demily, C. (2016). Facial emotion perception by intensity in children and adolescents with 22q11.2 deletion syndrome. *European Child & Adolescent Psychiatry*, 25, 297-310.
- Leppänen, J. M. (2011). Neural and developmental bases of the ability to recognize social signals of emotions. *Emotion Review*, 3, 179-188. doi: 10.1177/1754073910387942
- Leppänen, J. M., & Hietanen, J. K. (2003). Affect and face perception: odors modulate the recognition advantage of happy faces. *Emotion*, 3(4), 315-326. <http://dx.doi.org/10.1037/1528-3542.3.4.315>
- Leppänen, J. M., & Nelson, C. A. (2009). Tuning the developing brain to social signals of emotions. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(1), 37-47. doi: 10.1038/nrn2554
- Leppänen, J. M., Kauppinen, P., Peltola, M. J., & Hietanen, J. K. (2007b). Differential electrocortical responses to increasing intensities of fearful and happy emotional expressions. *Brain Research*, 1166, 103-109.
- Leppänen, J. M., Moulson, M. C., Vogel-Farley, V. K., & Nelson, C. A. (2007a). An ERP study of emotional face processing in the adult and infant brain. *Child Development*, 78(1), 232-245. doi: 10.1111/j.1467-8624.2007.00994.x
- Leventhal, H., & Scherer, K. (1987). The relationship of emotion to cognition: Functional approach to a semantic controversy. *Cognition and Emotion*, 1(1), 3-28. <https://doi.org/10.1080/02699938708408361>

- Levy, L. M., Degnan, A. J., Sethi, I., & Henkin, R. I. (2013). Anatomic olfactory structural abnormalities in congenital smell loss: magnetic resonance imaging evaluation of olfactory bulb, groove, sulcal, and hippocampal morphology. *J. Comput. Assist. Tomogr.* 37, 650-657. doi: 10.1097/RCT.0b013e31829bfa3b
- Lewandowski, K. E., DePaola, J., Camsari, G. B., Cohen, B. M., & Öngür, D. (2009). Tactile, Olfactory, and Gustatory Hallucinations (TOGH) in Psychotic Disorders: A Descriptive Study. *Annals Academy of Medicine Singapore*, 38(5), 383-387.
- Lewkowicz, D. J., & Lickliter, R. (1994). *The development of intersensory perception: Comparative perspectives*. Hillsdale, NJ: Erlbaum
- Li, W., Moallem, I., Paller, K. A., & Gottfried, J. A. (2007). Subliminal smells can guide social preferences. *Psychological Science*, 18, 1044-1049. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2007.02023.x>
- Liu, L., Ioannides, 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. doi: 10.1023/A:1022258620435
- Liu-Shuang, J., Norcia, A. M., & Rossion, B. (2014). An objective index of individual face discrimination in the right occipito-temporal cortex by means of fast periodic oddball stimulation. *Neuropsychologia*, 52, 57-72. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.10.022>
- Liu-Shuang, J., Torfs, K., & Rossion, B. (2016). An objective electrophysiological marker of face individualisation impairment in acquired prosopagnosia with fast periodic visual stimulation. *Neuropsychologia*, 83, 100-113.
- Lombion, S., Comte, A., Tatu, L., Brand, G., Mouli, T., & Millot, J.-L. (2009). Patterns of cerebral activation during olfactory and trigeminal stimulations. *Human Brain Mapping*, 30, 821-828.
- Loughland, C. M., Williams, L. M., & Gordon, E. (2002). Visual scanpaths to positive and negative facial emotions in an outpatient schizophrenia sample. *Schizophrenia Research*, 55(1-2), 159-170. [http://dx.doi.org/10.1016/S0920-9964\(01\)00186-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0920-9964(01)00186-4)
- Ludemann, P. M. (1991). Generalized discrimination of positive facial expressions by seven- and ten-month-old infants. *Child Development*, 62(1), 55-67. doi: 10.2307/1130704
- Ludvigson, H. W. & Rottmann, T. R. (1989). Effects of ambient odors of lavender and cloves on cognition, memory, affect and mood. *Chemical Senses*, 14, 525-536.
- Lundqvist, D., Flykt, A., & Öhman, A. (1998). The Karolinska directed emotional faces – KDEF, CD ROM from Department of Clinical Neuroscience, Psychology section, Karolinska Institutet, ISBN 91-630-7164-9.
- Lundstrom, J. N., & Olsson, M. J. (2005). Subthreshold amounts of social odorant affect mood, but not behavior, in heterosexual women when tested by a male, but not a female, experimenter. *Biological Psychology*, 70(3), 197-204. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2005.01.008>
- Luo, W., Feng, W., He, W., Wang, N.-Y., & Luo, Y.-J. (2010). Three stages of facial expression processing: ERP study with rapid serial visual presentation. *Neuroimage*, 49(2), 1857-1867.
- Macfarlane, A. (1975). Olfaction and the development of social preferences in the human neonate. In R. Porter, & M. O'Connor (Eds.), *Parent-Infant Interaction* (Ciba Foundation Symposium 33, pp. 103-117).
- Makeig, S., Bell, A. J., Jung, T.-P., & Sejnowski, T. J. (1996). Independent component analysis of electroencephalographic data. In D. Touretzky, M. Mozer, & M. Hasselmo (Eds.), *Advances in Neural Information Processing Systems 8* (pp. 145–151). MIT Press, Cambridge, MA.
- Makin, J. W., & Porter, R. H. (1989). Attractiveness of lactating females' breast odors to neonates. *Child Development*, 60(4), 803-810. <http://dx.doi.org/10.2307/1131020>

- Malaia, E., Cockerham, D., & Rublein, K. (2019). Visual integration of fear and anger emotional cues by children on the autism spectrum and neurotypical peers: An EEG study. *Neuropsychologia*, *126*, 138-146. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2017.06.014 Epub 2017
- Malatesta, C. Z., Culver, C., Tesman, J. R., & Shepard, B. (1989). The development of emotion expression during the first two years of life. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, *54*(1-2), 1-104.
- Malatesta-Magai, C., & Izard, C. E. (1991). Conceptualizing early infant affect: View I & Reply. In K. Strongman (Ed.), *International Review of studies on emotion* (pp. 1-15, 29-32). New York: John Wiley and Sons.
- Maria, A., Shekhar, S., Nissilä, I., Kotilahti, K., Huutilainen, M., Karlsson, L., Karlsson, H., & Tuulari, J. J. (2018). Emotional Processing in the First 2 Years of Life: A Review of Near-Infrared Spectroscopy Studies. *Journal of Neuroimaging*, *28*, 441-454. doi: 10.1111/jon.12529
- Marlier L., Schaal, B., & Soussignan, R. (1998b). Bottle-fed neonates prefer an odor experienced in utero to an odor experienced postnatally in the feeding context. *Developmental Psychobiology*, *33*, 133-145.
- Marlier, L., Schaal, B., & Soussignan, R. (1998a). Neonatal responsiveness to the odor of amniotic fluids: a test of perinatal chemosensory continuity. *Child Development*, *69*, 611-623.
- Mascolo, M. F., & Griffin, S. (1998). *What develops in emotional development?* New York: Plenum Press.
- Masuda, T., Ellsworth, P. C., Mesquita, B., Leu, J., Tanida, S., & Van de Veerdonk, E. (2008). Placing the face in context: cultural differences in the perception of facial emotion. *Journal of Personality and Social Psychology*, *94*, 365. doi: 10.1037/0022-3514.94.3.365
- Matias, R., & Cohn, J. F. (1993). Are Max-Specified infant facial expressions during face-to-face interaction consistent with differential emotions theory? *Developmental Psychology*, *29*, 524-531.
- McCabe, K. L., Melville, J. L., Rich, D., Strutt, P. A., Cooper, G., Loughland, C. M., Schall, U., & Campbell, L. E. (2013). Divergent patterns of social cognition performance in autism and 22q11.2 deletion syndrome (22q11DS). *Journal of Autism and Developmental Disorders*, *43*(8), 1926-1934. doi: 10.1007/s10803-012-1742-2
- McCabe, K., Rich, D., Loughland, C. M., Schall, U., & Campbell, L. E. (2011). Visual scanpath abnormalities in 22q11.2 deletion syndrome: Is this a face specific deficit? *Psychiatry Research*, *189*(2), 292-298.
- McCarthy, G., & Wood, C. C. (1985). Scalp distributions of event-related potentials: an ambiguity associated with analysis of variance models. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *62*(3), 203-208. doi: 10.1016/0168-5597(85)90015-2
- McKelvie, S. J. (1995). Emotional expression in upside-down faces: Evidence for configurational and componential processing. *British Journal of Social Psychology*, *34*(3), 325-334. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2044-8309.1995.tb01067.x>
- Meeren, H. K., van Heijnsbergen, C. C., & de Gelder, B. (2005). Rapid perceptual integration of facial expression and emotional body language. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*, 16518-16523.
- Messinger, D. S., Fogel, A., & Dickson, K. L. (1997). A dynamic systems approach to infant facial action. In J. A. Russell, & J.-M. Fernández-Dols (Eds.), *The psychology of facial expression* (pp. 205-225). Cambridge University Press.
- Millar, W. S. (1976). Social reinforcement of a manipulative response in six- and nine-month-old infants. *The Journal of Child Psychology and Psychiatry*, *17*(3), 205-212. doi: 10.1111/j.1469-7610.1976.tb00393.x
- Millot, J.-L., Brand, G., & Morand, N. (2002). Effects of ambient odors on reaction time in humans. *Neuroscience Letters*, *322*, 79-82.

- Minagawa-Kawai, Y., Matsuoka, S., Dan, I., Naoi, N., Nakamura, K., & Kojima, S. (2008). Prefrontal activation associated with social attachment: facial-emotion recognition in mothers and infants. *Cerebral Cortex*, *19*(2), 284-292.
- Montague, D. P. F., & Walker-Andrews, A. S. (2002). Mothers, fathers, and infants: The role of person familiarity and parental involvement in infants' perception of emotion expressions. *Child Development*, *73*(5), 1339-1352. <http://dx.doi.org/10.1111/1467-8624.00475>
- Montandon, C. (1992). La socialisation des émotions : un champ nouveau pour la sociologie de l'éducation. *Revue Française de Pédagogie*, *101*, 105-122.
- Moon, C., Panneton-Cooper, R., & Fifer, W. P. (1993). Two-day olds prefer their native language. *Infant Behavior and Development*, *16*, 495-500.
- Morris, J. S., Friston, K. J., Buchel, C., Frith, C. D., Young, A. W., Calder, A. J., et al. (1998). A neuromodulatory role for the human amygdala in processing emotional facial expressions. *Brain*, *121*, 47-57.
- Moses, L. J., Baldwin, D. A., Rosicky, J. G., & Tidball, G. (2001). Evidence for referential understanding in the emotions domain at twelve and eighteen months. *Child Development*, *72*(3), 718-735. doi: 10.1111/1467-8624.00311
- Mourad, N., Reilly, J. P., Bruin, H. D., Hasey, G., & MacCrimmon, D. (2007). A simple and fast algorithm for automatic suppression of high-amplitude artifacts in EEG data. *IEEE International Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing - ICASSP '07*, *1*, 1-393-1-396.
- Mujica-Parodi, L. R., Strey, H. H., Frederick, B., Savoy, R., Cox, D., Botanov, Y., Tolkunov, D., Rubin, D., & Weber, J. (2009). Chemosensory cues to conspecific emotional stress activate amygdala in humans. *PLoS One*, *4*, e6415. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006415>
- Murphy, K. C., Jones, L. A., & Owen, M. J. (1999). High rates of schizophrenia in adults with velo-cardio-facial syndrome. *Archives of General Psychiatry*, *56*(10), 940-945. doi: 10.1001/archpsyc.56.10.940
- Nakamura, K., Kawashima, R., Ito, K., & Sugiura, M. (1999). Activation of the right inferior frontal cortex during assessment of facial emotion. *Journal of Neurophysiology*, *82*(3), 1610-1614. doi: 10.1152/jn.1999.82.3.1610
- Nakashima, T., Kimmelman, C. P., & Snow, J. B. (1985). Vomeronasal organs and nerves of Jacobson in the human fetus. *Acta Otolaryngologica*, *110*, 641-646.
- Naudin, M., El-Hage, W., Gomes, M., Gaillard, P., Belzung, C., & Atanasova, B. (2012). State and trait olfactory markers of major depression. *PLoS One*, *7*, e46938.
- Negoias, S., Croy, I., Gerber, J., Puschmann, S., Petrowski, K., Joraschky, P., & Hummel T. (2010). Reduced olfactory bulb volume and olfactory sensitivity in patients with acute major depression. *Neuroscience*, *169*(1), 415-421. doi: 10.1016/j.neuroscience.2010.05.012
- Nelson, C. A. (1987). The recognition of facial expressions in the first two years of life: Mechanisms of development. *Child Development*, *58*(4), 889-909. doi: 10.2307/1130530
- Nelson, C. A. (1994). Neural correlates of recognition memory in the first postnatal year of life. In G. Dawson, & K. Fischer (Eds.), *Human behavior and the developing brain* (pp. 269-313). New York: Guilford Press
- Nelson, C. A., & de Haan M. (1996). Neural correlates of infants' visual responsiveness to facial expressions of emotions. *Developmental Psychobiology*, *29*(7), 577-595. doi: 10.1002/(SICI)1098-2302(199611)29:7<577::AID-DEV3>3.0.CO;2-R
- Nelson, C. A., & Dolgin, K. (1985). The generalized discrimination of facial expressions by 7-month-old infants. *Child Development*, *56*(1), 58-61. doi: 10.2307/1130173

- Nelson, C. A., Morse, P. A., & Leavitt, L. A. (1979). Recognition of facial expressions by 7-month-old infants. *Child Development, 50*(4), 1239-1242. doi: 10.2307/1129358
- Nguyen, A. D., Pelavin, P. E., Shenton, M. E., Chilakamarri, P., McCarley, R. W., Nestor, P. G., et al. (2011). Olfactory sulcal depth and olfactory bulb volume in patients with schizophrenia: an MRI study. *Brain Imag. Behav. 5*, 252-261. doi: 10.1007/s11682-011-9129-0
- Niedenthal, P. M., Barsalou, L. W., Winkielman, P., Krauth-Gruber, S. & Ric, F. (2005). Embodiment in attitudes, social perception, and emotion. *Personality and Social Psychology Review, 9*, 184-211.
- Niedenthal, P. M., Brauer, M., Halberstadt, J. B., Innes-Ker, A., & Ase, H. (2001). When did her smile drop? Facial mimicry and the influences of emotional state on the detection of change in emotional expression. *Cognition & Emotion, 15*, 853-864.
- Niedenthal, P. M., Halberstadt, J. B., Margolin, J., & Innes-Ker, A. (2000). Emotional state and the detection of change in facial expression of emotion. *European Journal of Social Psychology, 30*, 211-222.
- Niklasson, L., Rasmussen, P., Oskarsdóttir, S., & Gillberg, C. (2001). Neuropsychiatric disorders in the 22q11 deletion syndrome. *Genetics in Medicine, 3*(1), 79-84. doi: 10.1097/00125817-200101000-00017
- Norcia, A. M., Appelbaum, L. G., Ales, J. M., Cottureau, B. R., & Rossion, B. (2015). The steady-state visual evoked potential in vision research: A review. *Journal of Vision, 15*(6): 4, 1-46. <http://dx.doi.org/10.1167/15.6.4>
- Norkett, E. M., Lincoln, S. H., Gonzalez-Heydrich, J., & D'Angelo, E. J. (2017). Social cognitive impairment in 22q11 deletion syndrome: A review. *Psychiatry Research, 253*, 99-106. doi: 10.1016/j.psychres.2017.01.103
- Novak, L. R., Gitelman, D. R., Schuvler, B., & Li, W. (2015). Olfactory-visual integration facilitates perception of subthreshold negative emotion. *Neuropsychologia, 77*, 288-297. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2015.09.005
- Nováková L. M., Plotená, D., Roberts, S. C., & Havlíček, J. (2015). Positive relationship between odor identification and affective responses of negatively valenced odors. *Frontiers in Psychology, 6*, ID 607 doi: 10.3389/fpsyg.2015.00607
- Oatley, K., & Jenkins, J. M. (1996). *Understanding emotions*. Oxford: Blackwell Publishers.
- Oatley, K., & Johnson-Laird, P. N. (1987). Towards a cognitive theory of emotions. *Cognition and Emotions, 3*, 125-137.
- Oberman, L. M., Winkielman, P., & Ramachandran, V. S. (2007). Blocking facial mimicry can selectively impair recognition of emotional expressions. *Society of Neuroscience, 2*, 167-178.
- Ohla, K., & Lundström, J. N. (2013). Sex differences in chemosensation: sensory or emotional? *Frontiers in Human Neuroscience, 7*, ID 607, 1-11. doi:10.3389/fnhum.2013.00607
- Öhman, A., & Wiens, S. (2004). The concept of an evolved fear module and cognitive theories of anxiety. In A. S. R. Manstead, N. Frijda, & A. Fischer (Eds.) *Feelings and Emotions: The Amsterdam Symposium*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Oostenbroek, J., Suddendorf, T., Nielsen, M., Redshaw, J., Kennedy-Costantini, S., Davis, J., ... & Slaughter, V. (2016). Comprehensive longitudinal study challenges the existence of neonatal imitation in humans. *Current Biology, 26*(10), 1334-1338. doi: 10.1016/j.cub.2016.03.047
- Osgood, C. E. (1966). Dimensionality of the semantic space for communication via spatial expressions. *Scandinavian Journal of Psychology, 7*, 1-30.
- Oster, H. (1981). "Recognition" of emotional expression in infancy. In M. E. Lamb, & L. R. Sherrod (Eds.), *Infant social cognition: Empirical and theoretical considerations* (pp. 85-125). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

- Oster, H., & Ekman, P. (1978). Facial behavior in child development. In A. Collins (Ed.), *Minnesota Symposia on Child Psychology* (vol 11, pp. 231-276). Hillsdale, NJ: Erlbaum
- Oster, H., & Rosenstein, D. (1993). *Baby-FACS: Analyzing facial movement in infants*. Unpublished manuscript, New York University
- Oster, H., Hegley, D., & Nagel, L. (1992). Adult judgments and fine-grained analysis of infant facial expressions: Testing the validity of a priori coding formulas. *Developmental Psychology*, 28(6), 1115-1131. <http://dx.doi.org/10.1037/0012-1649.28.6.1115>
- Palama, A., Malsert, J., & Gentaz, E. (2018). Are 6-month-old human infants able to transfer emotional information (happy or angry) from voices to faces? An eye-tracking study. *PLoS one*, 13(4), e0194579. doi: 10.1371/journal.pone.0194579
- Panksepp, J. (1994). The clearest physiological distinctions between emotions will be found among the circuits of the brain. In P. Ekman, & R. J. Davidson (Eds.), *The nature of emotions: Fundamental questions* (pp. 258-260). New York: Oxford University Press.
- Parma, V., Tirindelli, R., Bisazza, A., Massaccesi, S., & Castiello, U. (2012). Subliminally perceived odours modulate female intrasexual competition: An eye movement study. *PLoS One*, 7(2), e30645. <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0030645>
- Pascalis, O., & Kelly, D. J. (2009). The Origins of Face Processing in Humans: Phylogeny and Ontogeny. *Perspectives on Psychological Science*, 4(2), 200-209. <https://doi.org/10.1111/j.1745-6924.2009.01119.x>
- Pause, B. M., Ohrt, A., Prehn, A., & Ferstl, R. (2004). Positive emotional priming of facial affect perception in females is diminished by chemosensory anxiety signals. *Chemical Senses*, 29, 797-805.
- Peltola, M. J., Hietanen, J. K., Forssman, L., & Leppänen, J. M. (2013). The emergence and stability of the attentional bias to fearful faces in infancy. *Infancy*, 18(6), 905-926. doi: 10.1111/inf.12013
- Peltola, M. J., Leppänen, J. M., Palokangas, T., & Hietanen, J. K. (2008). Fearful faces modulate looking duration and attention disengagement in 7-month-old infants. *Developmental Science*, 11(1), 60-68. doi: 10.1111/j.1467-7687.2007.00659.x
- Peltola, M. J., Leppänen, J. M., Vogel-Farley, V. K., Hietanen, J. K., & Nelson, C. A. (2009). Fearful faces but not fearful eyes alone delay attention disengagement in 7-month-old infants. *Emotion*, 9(4), 560-565. doi: 10.1037/a0015806
- 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.
- Peykarjou, S., Hoehl, S., Pauen, S., & Rossion, B. (2017). Rapid categorization of human and ape faces in 9-month-old infants revealed by fast periodic visual stimulation. *Scientific Reports*, 7(1), 12526. doi:10.1038/s41598-017-12760-2
- Philippot, P., & Feldman, R. S. (2004). *The regulation of emotion*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- 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: For Rapid Communication of Neuroscience Research*, 10(13), 2691-2698. <http://dx.doi.org/10.1097/00001756-199909090-00001>
- Planalp, S. (1999). *Communicating emotion*. Cambridge: Cambridge University Press

- Poncet, F., Baudouin, J.-Y., Dzhelyova, M. P., Rossion, B., & Leleu, A. (2019). Rapid and automatic discrimination between facial expressions in the human brain. *Neuropsychologia*, *129*, 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2019.03.006>
- Porter, R. H., Makin, J. W., Davis, L. B., & Christensen, K. M. (1992). Breast-fed infants respond to olfactory cues from their own mother and unfamiliar lactating females. *Infant Behavior & Development*, *15*(1), 85-93. [http://dx.doi.org/10.1016/0163-6383\(92\)90008-T](http://dx.doi.org/10.1016/0163-6383(92)90008-T)
- Pourtois, G., de Gelder, B., Bol, A., & Crommelinck, M. (2005). Perception of facial expressions and voices and of their combination in the human brain. *Cortex*, *41*, 49-59. [https://doi.org/10.1016/S0010-9452\(08\)70177-1](https://doi.org/10.1016/S0010-9452(08)70177-1)
- Pourtois, G., Spinelli, L., Seeck, M., & Vuilleumier, P. (2010). Modulation of face processing by emotional expression and gaze direction during intracranial recordings in right fusiform cortex. *Journal of cognitive neuroscience*, *22*(9), 2086-2107.
- Price, J. L. (1990). Olfactory system. In G. Paxinos (Ed.), *The Human Nervous System* (pp. 979-998). San Diego Academic Press.
- Prochazkova, E., & Kret, M. E. (2017). Connecting minds and sharing emotions through mimicry: A neurocognitive model of emotional contagion. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *80*, 99-114. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.05.013>
- Puce, A., Syngeniotis, A., Thompson, J. C., Abbott, D. F., Wheaton, K. J., & Castiello, U. (2003). The human temporal lobe integrates facial form and motion: evidence from fMRI and ERP studies. *NeuroImage*, *19*(3), 861-869. doi:10.1016/S1053-8119(03)00189-7
- Pyatkina, G. A. (1982). Development of the olfactory epithelium in man. *Zeitschrift für Mikroskopie und Anatomische Forschung*, *96*, 361-372.
- Pye, A., & Bestelmeyer, P. E. G. (2015). Evidence for a supra-modal representation of emotion from cross-modal adaptation. *Cognition*, *134*, 245-251. doi: 10.1016/j.cognition.2014.11.001 PMID: 25460396
- Quinn, P. C., Anzures, G., Izard C. E., Lee, K., Pascalis, O., Slater A. M., & Tanaka, J. W. (2011). Looking Across Domains to Understand Infant Representation of Emotion. *Emotion Review*, *3*(2), 197-206. doi: 10.1177/1754073910387941
- Regan, D. (1989). *Human Brain Electrophysiology: Evoked Potentials and Evoked Magnetic Fields in Science and Medicine*. New York: Elsevier.
- Retter, T. L., & Rossion, B. (2016). Uncovering the neural magnitude and spatio-temporal dynamics of natural image categorization in a fast visual stream. *Neuropsychologia*, *91*, 9-28. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.07.028>
- Reynolds, G. D., & Richards, J. E. (2005). Familiarization, attention, and recognition memory in infancy: an event-related potential and cortical source localization study. *Developmental Psychology*, *41*(4), 598-615. doi: 10.1037/0012-1649.41.4.598
- Richards, J. E. (2003). Attention affects the recognition of briefly presented visual stimuli in infants: an ERP study. *Developmental Science*, *6*(3), 312-328. doi: 10.1111/1467-7687.00287
- Righart, R., & de Gelder, B. (2006). Context influences early perceptual analysis of faces. An electrophysiological study. *Cerebral Cortex*, *16*, 1249-1257.
- Righart, R., & de Gelder, B. (2008a). Rapid influence of emotional scenes on encoding of facial expressions. An ERP study. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *3*, 270–278.
- Righart, R., & de Gelder, B. (2008b). Recognition of facial expressions is influenced by emotional scene gist. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, *8*, 264–272. doi: 10.3758/CABN.8.3.264

- Rimé, B. (2005). *Le partage social des émotions*. Paris: Presses universitaires de France.
- Rinaldi, A. C. (2007). The scent of life. *European Molecular Biology Organization Reports*, 8(7), 626-633. doi: 10.1038/sj.embor.7401029
- Rinn, W. E. (1984). The neuropsychology of facial expression: A review of the neurological and psychological mechanisms for producing facial expressions. *Psychological Bulletin*, 95, 52-77.
- Robin, O., Alaoui-Ismaïli, O., Dittmar, A., & Vernet-Maury, E. (1999). Basic Emotions Evoked by Eugenol Odor Differ According to the Dental Experience. A Neurovegetative Analysis. *Chemical Senses*, 24(3), 327-335. <https://doi.org/10.1093/chemse/24.3.327>
- Robinson, A. K., Mattingley, J. B., & Reinhard, J. (2013). Odors enhance the salience of matching images during the attentional blink. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 7, 77.
- Rocha, M., Parma, V., Lundström, J. N., & Soares, S. C. (2018). Anxiety body odors as context for dynamic faces: categorization and psychophysiological biases. *Perception*, 47(10-11), 1054-1069. <https://doi.org/10.1177/0301006618797227>
- Rochat, P., & Striano, T. (1999). Social-cognitive development in the first year. In P. Rochat (Ed.), *Early social cognition: Understanding others in the first months of life* (pp. 3-34). Mahwah, NJ, US: Lawrence Erlbaum Associates Publishers.
- Rombaux, P., Martinage, S., Huart, C., & Collet, S. (2009). Post-infectious olfactory loss: a cohort study and update. *B-ENT*, 5(Suppl. 13), 89-95.
- Rombaux, P., Potier, H., Bertrand, B., Duprez, T., & Hummel, T. (2008). Olfactory bulb volume in patients with sinonasal disease. *Am. J. Rhinol.* 22, 598-601. doi: 10.2500/ajr.2008.22.3237
- Rosenstein, D., & Oster, H. (1988). Differential facial responses to four basic tastes in newborns. *Child Development*, 59(6), 1555-1568. <http://dx.doi.org/10.2307/1130670>
- Rossion, B. (2014a). Understanding face perception by means of human electrophysiology. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(6), 310-318.
- Rossion, B. (2014b). Understanding individual face discrimination by means of fast periodic visual stimulation. *Experimental Brain Research*, 232(6), 1599-1621.
- Rossion, B., Torfs, K., Jacques, C., & Liu-Shuang, J. (2015). Fast periodic presentation of natural images reveals a robust face-selective electrophysiological response in the human brain. *Journal of Vision*, 15(1): 18, 1-18. <https://doi.org/10.1167/15.1.18>
- Rotem-Kohavi, N., Oberlander, T.F., & Virji-Babul N. (2017). Infants and adults have similar regional functional brain organization for the perception of emotions. *Neuroscience Letters*, 650, 118-125. doi: 10.1016/j.neulet.2017.04.031
- Rotton, J. (1983). Affective and cognitive consequences of malodorous pollution. *Basic and Applied Social Psychology*, 4, 171-191.
- Rotton, J., Barry, T., Frey, J., & Soler, E. (1978). Air Pollution and interpersonal Attraction. *Journal of Applied Social Psychology*, 8(1), 57-71. <https://doi.org/10.1111/j.1559-1816.1978.tb00765.x>
- Rozin, P., & Fallon, A. E. (1987). A perspective on disgust. *Psychological Review*, 94(1), 23-41. doi: 10.1037/0033-295X.94.1.23
- Rubin, D., Botanov, Y., Hajcak, G., & Mujica-Parodi, L. R. (2012). Second-hand stress: inhalation of stress sweat enhances neural response to neutral faces. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 7, 208-212.

- Russell, J. A. (1997). Reading emotions from and into faces: Resurrecting a dimensional-contextual perspective. In J. A. Russell, & J.-M. Fernández-Dols (Eds.), *The psychology of facial expression* (pp. 295-320). Cambridge: Cambridge University Press.
- Russell, J. A. (1980). A circumplex model of affect. *Journal of Personality and Social Psychology*, *39*, 1131-1178.
- Russell, J. A. (1991). Culture and the categorization of emotion. *Psychological Bulletin*, *110*, 426-450.
- Russell, J. A. (1993). Forced-choice response format in the study of facial expression. *Motivation and Emotion*, *17*, 41-51.
- Russell, J. A., & Fernández-Dols, J.-M. (Eds.) (1997). *The psychology of facial expression*. Cambridge University Press.
- Russell, M. J. (1976). Human olfactory communication. *Nature*, *260*(5551), 520-522. <http://dx.doi.org/10.1038/260520a0>
- Sai, F. Z. (2005). The role of the mother's voice in developing mother's face preference: Evidence for intermodal perception at birth. *Infant and Child Development*, *14*(1), 29-50. <http://dx.doi.org/10.1002/icd.376>
- Said, C. P., Moore, C. D., Engell, A. D., Todorov, A., & Haxby, J. V. (2010). Distributed representations of dynamic facial expressions in the superior temporal sulcus. *Journal of Vision*, *10*(5): 11, 1-12. doi: 10.1167/10.5.11.
- Saladin, S. K. (2012). *Anatomy & physiology: the unity of form and function* (6th ed.). McGraw-Hill. p. 593. ISBN 978-0073378251.
- Sander, D., Grandjean, D., Kaiser, S., Wehrle, T., & Scherer, K. R. (2007). Interaction effects of perceived gaze direction and dynamic facial expression: evidence for appraisal theories of emotion. *European Journal of Cognitive Psychology*, *19*, 470-480.
- Sauter, D. A., & Eisner, F. (2013). Commonalities outweigh differences in the communication of emotions across human cultures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(3), E180. <https://doi.org/10.1073/pnas.1209522110>.
- Schaal, B. (1988). Olfaction in infants and children: Developmental and functional perspectives. *Chemical Senses*, *13*(2), 145-190. doi: 10.1093/chemse/13.2.145
- Schaal, B., & Durand, K. (2012). The role of olfaction in human multisensory development. In A. J. Bremner, D. J. Lewkowicz, & C. Spence (Eds.), *Multisensory development* (pp. 29-62). New York, NY, US: Oxford University Press. <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199586059.003.0002>
- Schaal, B., & Porter, R. H. (1991). Microsmatic humans revisited – the generation and perception of chemical signals. *Advances in the Study of Behavior*, *20*, 135-199.
- Schaal, B., Marlier, L., & Soussignan, R. (1995). Neonatal responsiveness to the odour of amniotic fluid. *Biology of the Neonate*, *67*, 397-406.
- Schaal, B., Marlier, L., & Soussignan, R. (1998). Olfactory function in the human fetus: Evidence from selective neonatal responsiveness to the odor of amniotic fluid. *Behavioral Neuroscience*, *112*(6), 1438-1449. <http://dx.doi.org/10.1037/0735-7044.112.6.1438>
- Schaal, B., Marlier, L., & Soussignan, R. (2000). Human fetuses learn odours from their pregnant mother's diet. *Chemical Senses*, *25*, 729-737.
- Schaal, B., Orgeur, P., & Rognon, C. (1995). Odor sensing in the human fetus: Anatomical, functional, and chemoecological bases. In J.-P. Lecanuet, W. P. Fifer, N. A. Krasnegor, & W. P. Smotherman (Eds.), *Fetal development: A psychobiological perspective* (pp. 205-237). Hillsdale, NJ, US: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.

- Scherer, K. R. (2000). Psychological models of emotions. In J. C. Borod (Ed.), *The neuropsychology of emotion* (pp. 137-162). New York: Oxford University Press.
- Scherer, K. R. (2001). Appraisal considered as a process of multilevel sequential checking. In K. R. Scherer, A. Shorr, & T. Johnstone (Eds.), *Appraisal processes in emotion* (pp. 92-120).
- Scherer, K. R. (2005). What are emotions? And How can they be measured? *Social Science Information*, *44*, 695-729.
- Scherer, K. R., & Ellgring, H. (2007). Are facial expressions of emotion produced by categorical affect programs or dynamically driven by appraisal? *Emotion*, *7*, 113-130.
- Schiffman, S. S., Sattely-Miller, E. A., Suggs, M. S., & Graham, B. G. (1995). The effect of pleasant odors and hormone status on mood of women at midlife. *Brain Research Bulletin*, *36*(1), 19-29. [http://dx.doi.org/10.1016/0361-9230\(94\)00133-L](http://dx.doi.org/10.1016/0361-9230(94)00133-L)
- Schlosberg, H. (1954). Three dimensions of emotion. *Psychological Review*, *61*, 81-88.
- Schloss, K. B., Goldberger, C. S., Palmer, S. E., & Levitan, C. A. (2015). What's that smell? An ecological approach to understanding preferences for familiar odors. *Perception*, *44*(1), 23-38.
- Schriever, V. A., Agosin, E., Altundag, A., Avni, H., Cao Van, H., Cornejo, C., de los Santos, G., Fishman, G., Fragola, C., Guarneros, M., Gupta, N., Hudson, R., Kamel, R., Knaapila, A., Konstantinidis, I., Landis, B. N., Larsson, M., Lundström, J. N., Macchi, A., et al. (2018). Development of an International Odor Identification Test for Children: The Universal Sniff Test. *Journal of Pediatrics*, *198*, 265-272, e3. doi: 10.1016/j.jpeds.2018.03.011
- Schriever, V. A., Mori, E., Petters, W., Boerner, C., Smitka, M., & Hummel, T. (2014). The "Sniffin' Kids" Test - A 14-Item Odor Identification Test for Children. *Plos One*, *9*(6), e101086. doi: 10.1371/journal.pone.0101086
- Schriever, V. A., Reither, N., Gerber, J., Iannilli, E., & Hummel, T. (2013). Olfactory bulb volume in smokers. *Exp. Brain Res.* *225*, 153-157. doi: 10.1007/s00221-012-3356-5
- Schurgin, M. W., Nelson, J., Iida, S., Ohira, H., Chiao, J. Y., & Franconeri, S. L. (2014). Eye movements during emotion recognition in faces. *Journal of Vision*, *14*(13), 14. 1-16. doi: 10.1167/14.13.14
- Schwarz, K. A., Wieser, M. J., Gerdes, A. B., Mühlberger, A., & Pauli, P. (2013). Why are you looking like that? How the context influences evaluation and processing of human faces. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *8*, 438-445. doi: 10.1093/scan/nss013
- Seigneuric, A., Durand, K., Baudouin, J.-Y., Jian, T., & Schaal, B. (2010). Crossmodal associations between vision and olfaction: evidence from eye movements. *Perception*, *39*, 1541-1554.
- Self, P., Horowitz, F. D., & Paden, L. Y. (1972). Olfaction in newborn infants. *Developmental Psychology*, *7*(3), 349-363.
- Semin, G. R., & de Groot, J. H. B. (2013). The chemical bases of human sociality. *Trends in Cognitive Science*, *17*, 427-429.
- Serrano, J. J. M., Iglesias, J., & Loeches, A. (1992). Visual discrimination and recognition of facial expressions of anger, fear, and surprise in 4- to 6-month-old infants. *Developmental Psychobiology*, *25*(6), 411-425. doi: 10.1002/dev.420250603
- Seubert, J., Kellermann, T., Loughead, J., Boers, F., Brensinger, C., Schneider, F., & Habel, U. (2010a). Processing of disgusted faces is facilitated by odor primes: a functional MRI study. *NeuroImage*, *53*, 746-756. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.07.012>

- Seubert, J., Loughhead, J., Kellermann, T., Boers, F., Brensinger, C. M., & Habel, U. (2010b). Multisensory integration of emotionally valenced olfactory-visual information in patients with schizophrenia and healthy controls. *Journal of Psychiatry & Neuroscience*, *35*, 185-194.
- Shaver, P., Schwartz, J., Kirson, D. & O'Connor, C. (1987). Emotion knowledge: Further exploration of a prototype approach. *Journal of Personality and Social Psychology*, *52*, 1061-1086.
- Shepherd, G. M. (2006). Smell images and the flavour system in the human brain. *Nature*, *444*(7117), 316-321. doi: 10.1038/nature05405
- Shprintzen, R. J., Goldberg, R. B., Lewin, M. L., Sidoti, E. J., Berkman, M. D., Argamaso, R. V., & Young, D. (1978). A new syndrome involving cleft palate, cardiac anomalies, typical facies, and learning disabilities: velo-cardio-facial syndrome. *The Cleft Palate Journal*, *15*(1), 56-62.
- Simion, F., & Di Giorgio, E. (2015). Face perception and processing in early infancy: Inborn predispositions and developmental changes. *Frontiers in Psychology*, *6*, Article ID 969.
- Simon, T. J. (2008). A new account of the neurocognitive foundations of impairments in space, time and number processing in children with chromosome 22q11.2 deletion syndrome. *Developmental Disabilities Research Reviews*, *14*(1), 52-58.
- Sobin, C., Kiley-Brabeck K., Daniels S., Khuri, J., Taylor, L., Blundell, M., Anyane-Yeboah, K., & Karayiorgou, M. (2005). Neuropsychological characteristics of children with the 22q11 deletion syndrome: a descriptive analysis. *Child Neuropsychology*, *11*, 39-53.
- Sobin, C., Kiley-brabeck, K., Daniels, S., Blundell, M., Anyane-Yeboah, K., & Karayiorgou, M. (2004). Network of attention in children with the 22q11 deletion syndrome. *Developmental Neuropsychology*, *26*(2), 611-626.
- Soken, N. H., & Pick, A. D. (1992). Intermodal perception of happy and angry expressive behaviors by seven-month-old infants. *Child Development*, *63*(4), 787-795. <http://dx.doi.org/10.2307/1131233>
- Sorokowska, A., & Hummel, T. (2014). Polska wersja testu Sniffin' Sticks—adaptacja i normalizacja. Polish version of the Sniffin' Sticks test – adaptation and normalization. *Otolaryngologia Polska*, *68*(6), 308-314. <http://dx.doi.org/10.1016/j.otpol.2014.08.001>
- Sorokowska, A., Schriever, V. A., Gudziol, V., Hummel, C., Hahner, A., Iannilli, E., Sinding, C., Aziz, M., Seo, H. S., Negoias, S., & Hummel, T. (2015). Changes of olfactory abilities in relation to age: odor identification in more than 1400 people aged 4 to 80 years. *Eur Arch Otorhinolaryngol*, *272*, 1937-1944. doi: 10.1007/s00405-014-3263-4
- Soussignan, R., & Schaal, B. (1996). Forms and social signal value of smiles associated with pleasant and unpleasant sensory experience. *Ethology*, *102*, 1020-1041.
- Soussignan, R., & Schaal, B. (2001). Les systèmes émotionnels chez le nouveau-né humain : invariance et malléabilité des réponses aux odeurs. *Enfance*, *3*, 236-246.
- Soussignan, R., & Schaal, B., (1996). Forms and social signal value of smiles associated with pleasant and unpleasant sensory experience. *Ethology*, *102*, 1020-1041.
- Soussignan, R., Dollion, N., Schaal, B., Durand, K., Reissland, N., & Baudouin, J.-Y. (2018). Mimicking emotions: How 3-12 month-old infants use the facial expressions and eyes of a model. *Cognition & Emotion*, *32*(4), 827-842. Epub 2017 Aug 4. doi:10.1080/02699931.2017.1359015
- Soussignan, R., Schaal, B., Marlier, L., & Jiang, T. (1997). Facial and autonomic responses to biological and artificial olfactory stimuli in human neonates: re-examining early hedonic discrimination of odors. *Physiology and Behavior*, *62*, 745-758.

- Spangenberg, E. R., Crowley, A. E., & Henderson, P. W. (1996). Improving the store environment: Do olfactory cues affect evaluations and behaviors? *Journal of Marketing*, 60(2), 67-80. <http://dx.doi.org/10.2307/1251931>
- Srinivasan, R., Golomb, J. D., & Martinez, A. M. (2016). A Neural Basis of Facial Action Recognition in Humans. *Journal of Neuroscience*, 36(16), 4434-4442. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1704-15.2016
- Sroufe, L. A. (1996). *Emotional development: The organization of emotional life in the early years*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Stein, N. L., Leventhal, B., & Trabasso, T. (Eds.) (1990). *Psychological and biological approaches to emotion*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates.
- Steinberg, C., Dobel, C., Schupp, H. T., Kissler, J., Elling, L., Pantev, C., & Junghöfer, M. (2012). Rapid and highly resolving: affective evaluation of olfactorily conditioned faces. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24, 17-27. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00067
- Steiner J. E. (1979). Human facial expressions in response to taste and smell stimulation. *Advances in Child Development and Behavior*, 13, 257-295.
- Steiner, J. E. (1974). Discussion paper: Innate, discriminative human facial expressions to taste and smell stimulation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 237, 229-233. doi: 10.1111/j.1749-6632.1974.tb49858.x
- Steiner, J. E. (1977). Facial expressions of the neonate infant indicating the hedonics of foodrelated chemical stimuli. In J. M. Weiffenbach (Ed.), *Taste and development. The genesis of sweet preference* (pp. 173-188). Bethesda: DHEW.
- Steiner, J. E. (1979). Human facial expressions in response to taste and smell stimulation. *Advances in Child Development and Behavior*, 13, 257-295.
- Steiner, J. E., Glaser, D., Hawilo, M. E., & Berridge, K. C. (2001). Comparative expression of hedonic impact; affective reactions to taste by human infants and other primates. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 25, 53-74.
- Stevenson, R. J. (2009). Phenomenal and access consciousness in olfaction. *Consciousness and Cognition*, 18(4), 1004-1017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.concog.2009.09.005>
- Streeter, G. L. (1908). The peripheral nervous system in the human embryo at the end of the first month (10 mm). *American Journal of Anatomy*, 8, 285-302.
- Streit, M., Wölwer, W., & Gaebel, W. (1997). Facial-affect recognition and visual scanning behaviour in the course of schizophrenia. *Schizophrenia Research*, 24(3), 311-317.
- Sugase, Y., Yamane, S., Ueno, S., & Kawano, K. (1999). Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex. *Nature*, 400(6747), 869-873. doi: 10.1038/23703
- Sullivan, R. M., Taborsky-Barba, S., Mendoza, R., Itano, A., Leon, M., Cotman, C. W., Payne, T. F., & Lott, I. (1991). Olfactory classical conditioning in neonates. *Pediatrics*, 87, 511-518.
- Suss, C., Gaylord, S., & Fagen, J. (2012). Odor as a contextual cue in memory reactivation in young infants. *Infant Behavior and Development*, 35(3), 580-583. doi: 10.1016/j.infbeh.2012.05.004.
- Swillen, A., Vandeputte, L., Cracco, J., Maes, B., Ghesquière, P., Devriendt, K. & Fryns, J.-P. (1999). Neuropsychological, learning and psychosocial profile of primary school aged children with the velo-cardio-facial syndrome (22q11 Deletion): Evidence for a nonverbal learning disability? *Child Neuropsychology*, 5(4), 230-241. doi: 10.1076/0929-7049(199912)05:04;1-R;FT230

- Swillen, A., & McDonald-McGinn, D. (2015). Developmental trajectories in 22q11.2 deletion. *Am J Med Genet C Semin Med Genet.*, *169*(2), 172-181. doi: 10.1002/ajmg.c.31435
- Syrjänen, E., Liuzza, M. T., Fischer, H., & Olofsson, J. K. (2017). Do valenced odors and trait body odor disgust affect evaluation of emotion in dynamic faces? *Perception*, *46*, 1412-1426. <https://doi.org/10.1177/0301006617720831>
- Syrjänen, E., Wiens, S., Fischer, H., Zakrzewska, M., Wartel, A., Larsson, M., & Olofsson, J. K. (2018). Background odors modulate N170 ERP component and perception of emotional facial stimuli. *Frontiers in Psychology*, *9*: 1000, 1-11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01000>
- Tang, K. L., Antshel, K. M., Fremont, W. P., & Kates, W. R. (2015). Behavioral and psychiatric phenotypes in 22q11.2 deletion syndrome. *Journal of Developmental and Behavioral Pediatrics*, *36*(8), 639-650. doi: 10.1097/DBP.0000000000000210.
- Tcherkassof, A., Bollon, T., Dubois, M. Pansu, P. & Adam, J.-M. (2007). Facial expressions of emotions: A methodological contribution to the study of spontaneous and dynamic emotional faces. *European Journal of Social Psychology*, *37*, 1325-1345.
- Tomkins, S. S. (1962). *Affect, imagery, consciousness: Vol. 1. The positive affects*. Oxford, England: Springer.
- Tottenham, N., Tanaka, J. W., Leon, A. C., McCarry, T., Nurse, M., Hare, T. A., & Nelson, C. A. (2009). The NimStim set of facial expressions: judgments from untrained research participants. *Psychiatry Research*, *168*(3), 242-249.
- Trevarthen, C. (1977). Descriptive analyses of infant communication behavior. In H. R. Schaffer (Ed.), *Studies in Mother-Infant Interaction: The Loch Lomond Symposium* (pp. 227-270). London: Academic Press.
- Trevarthen, C. (1993). The function of emotion in early infant communication and development. In J. Nadel, & L. Camaioni (Eds.), *New perspectives in early communicative development* (pp. 48-81). New York: Routledge Press.
- Trimmer, C., & Mainland, J. D. (2017). The Olfactory System, Chapter 17. In P. M. Conn (Ed.), *Conn's Translational Neuroscience* (pp 363-377). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802381-5.00029-4>
- Uljarevic, M., & Hamilton, A. (2013). Recognition of emotions in autism: A formal meta-analysis. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, *43*(7), 1517-1526. DOI: 10.1007/s10803-012-1695-5
- Van Toller, C., Kirk-Smith, M., Wood, N., Lombard, J., & Dodd, G. H. (1983). Skin conductance and subjective assessments associated with the odour of 5- α -androstan-3-one. *Biological Psychology*, *16*(1-2), 85-107. [http://dx.doi.org/10.1016/0301-0511\(83\)90056-X](http://dx.doi.org/10.1016/0301-0511(83)90056-X)
- Vandecasteele, M., Senova, Y.-S., Palfi, S., & Dugué, G. P. (2015). Potentiel thérapeutique de la neuromodulation optogénétique. *Médecine/sciences (Paris)*, *31*(4), 404-416. <https://doi.org/10.1051/medsci/20153104015>
- van den Boomen, C., Munsters, N. M., & Kemner, C. (2019). Emotion processing in the infant brain: The importance of local information. *Neuropsychologia*, *126*, 62-68. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.09.006>
- Van der Donck, S., Dzhelyova, M., Vettori, S., Thielen, H., Steyaert, J., Rossion, B., & Boets, B. (2019). Fast periodic visual stimulation EEG reveals reduced neural sensitivity to fearful faces in children with autism. *Journal of Autism and Developmental Disorder*. <https://doi.org/10.1007/s10803-019-04172-0>
- Varendi, H., Porter, R. H., & Winberg, I. (1996). Attractiveness of amniotic fluid odor: evidence of prenatal olfactory learning? *Acta Paediatrica*, *85*, 1223-1227.
- Varendi, H., Christensson, K., Porter, R. H., & Winberg, J. (1998). Soothing effect of amniotic fluid smell in newborn infants. *Early Human Development*, *51*(1), 47-55.

- Vettori, S., Dzhelyova, M., Van der Donck, S., Jacques, C., Steyaert, J., Rossion, B., & Boets, B. (2019). Reduced neural sensitivity to rapid individual face discrimination in autism spectrum disorder. *NeuroImage: Clinical*, *21*: 101613. doi: 10.1016/j.nicl.2018.101613 Epub 2018
- Vieillard, S., Ronat, L., Baccarani, A., Schaal, B., Baudouin, J-Y & Brochard, R. (submitted). Age differences in olfactory affective responses: evidence for a positivity effect and an emotional dedifferentiation. under review in *Aging, Neuropsychology and Cognition*.
- Vuilleumier, P., & Pourtois, G. (2007). Distributed and interactive brain mechanisms during emotion face perception: evidence from functional neuroimaging. *Neuropsychologia*, *45*(1), 174-194. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2006.06.003
- Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2001). Effects of attention and emotion on face processing in the human brain: an event-related fMRI study. *Neuron*, *30*(3), 829-841.
- 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), 1271-1281.
- Vygotsky, L. S. (1978). Socio-cultural theory. In M. Cole, V. John-Steiner, & E. Souberman (Eds.), *Mind in society: The development of higher psychological processes*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Vytal, K., & Hamann, S. (2010). Neuroimaging support for discrete neural correlates of basic emotions: a voxel-based meta-analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*(12), 2864-2885.
- Walker, A. S. (1982). Intermodal perception of expressive behaviors by human infants. *Journal of Experimental Child Psychology*, *33*(3), 514-535. [http://dx.doi.org/10.1016/0022-0965\(82\)90063-7](http://dx.doi.org/10.1016/0022-0965(82)90063-7)
- Walker-Andrews A. S. (1997). Infants' perception of expressive behaviors: Differentiation of multimodal information. *Psychological Bulletin*, *121*(3), 437-456. doi: 10.1037/0033-2909.121.3.437
- Walker-Andrews, A. S. (1986). Intermodal perception of expressive behaviors: Relation of eye and voice? *Developmental Psychology*, *22*(3), 373-377. <http://dx.doi.org/10.1037/0012-1649.22.3.373>
- Walker-Andrews, A. S. (2005). Perceiving social affordances: The development of emotional understanding. In B. D. Homer, & C. S. Tamis-LeMonda (Eds.), *The development of social cognition and communication* (pp. 93-116). Mahwah, NJ, US: Lawrence Erlbaum Associates Publishers.
- Walla, P. (2008). Olfaction and its dynamic influence on word and face processing: Cross-modal integration. *Progress in Neurobiology*, *84*, 192-209. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2007.10.005>
- Walla, P., Hufnagl, B., Lehrner, J., Mayer, D., Lindinger, G., Imhof, H., Deecke, L., & Lang, W. (2003). Olfaction and face encoding in humans: a magnetoencephalographic (MEG) study. *Cognitive Brain Research*, *15*, 105-115.
- Walla, P., Mayer, D., Deecke, L., & Lang, W. (2005). How chemical information processing interferes with face processing: a magnetoencephalographic (MEG) study. *NeuroImage*, *24*(1), 111-117. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.09.030>
- Waller, B. M., Cray, J. J., & Burrows, A. M. (2008). Selection for universal facial emotion. *Emotion*, *8*(3), 435-439. doi: 10.1037/1528-3542.8.3.435
- Wargocki, P., Wyon, D. P., Baik, Y. K., Clausen, G., & Fanger, P. O. (1999). Perceived air quality, sick building syndrome (SBS) symptoms and productivity in an office with two different pollution loads. *Indoor Air*, *9*(3), 165-179.
- Watson, R., Latinus, M., Noguchi, T., Garrod, O., Crabbes, F., & Belin, P. (2014). Crossmodal adaptation in right posterior superior temporal sulcus during face-voice emotional integration. *Journal of Neuroscience*, *34*(20), 6813-6821. doi: <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4478-13.2014>

- Weiland, R., Ellgring, H., & Macht, M. (2010). Gustofacial and olfactofacial responses in human adults. *Chemical Senses*, 35(9), 841-853. doi: 10.1093/chemse/bjq092.
- Whalen, P. J., Raila, H., Bennett, R., Mattek, A., Brown, A., Taylor, J., et al. (2013). Neuroscience and facial expressions of emotion: The role of amygdala-prefrontal interactions. *Emotion Review*, 5(1), 78-83. doi: 10.1177/1754073912457231
- Whalen, P. J., Shin, L. M., McNerney, S. C., Fischer, H., Wright, C. I., & Rauch, S. L. (2001). A functional MRI study of human amygdala responses to facial expressions of fear versus anger. *Emotion*, 1(1), 70-83. <http://dx.doi.org/10.1037/1528-3542.1.1.70>
- Widen, S. C., & Russell, J. A. (2010). The “disgust face” conveys anger to children. *Emotion*, 10, 455-466. doi: 10.1037/a0019151
- Widen, S. C., & Russell, J. A. (2013). Children's recognition of disgust in others. *Psychological Bulletin*, 139(2), 271-299. doi: 10.1037/a0031640
- Wierzbicka, A. (1999). *Emotions across languages and cultures*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wieser, M. J., & Brosch, T. (2012). Faces in context: are view and systematization of contextual influences on affective face processing. *Frontiers in Psychology*, 3, Article ID 471. <http://dx.doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00471>
- Wild, B., Erb, M., & Bartels, M. (2001). Are emotions contagious? Evoked emotions while viewing emotionally expressive faces: Quality, quantity, time course and gender differences. *Psychiatry Research*, 102(2), 109-124. [http://dx.doi.org/10.1016/S0165-1781\(01\)00225-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0165-1781(01)00225-6)
- Williams, L. M., Palmer, D., Liddell, B. J., Song, L., & Gordon, E. (2006). The ‘when’ and ‘where’ of perceiving signals of threat versus non-threat. *Neuroimage*, 31(1), 458-467.
- Witt, M., & Reutter, K. (1996). Embryonic and early fetal development of human taste buds: A transmission electron microscopical study. *Anatomical Record*, 246(4), 507-523. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0185\(199612\)246:4<507::AID-AR10>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0185(199612)246:4<507::AID-AR10>3.0.CO;2-S)
- Wolff, P. (1987). *The development of behavioral states and the expression of emotions in early infancy*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wood, A., Rychlowska, M., Korb, S., & Niedenthal, P. (2016). Fashioning the face: Sensorimotor stimulation contributes to facial expression recognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 20, 227-240.
- Woodworth, R. S., & Schlosberg, H. (1954). *Experimental Psychology: Revised Edition*. Henry Holt, New York.
- Wudarczyk, O. A., Kohn, N., Bergs R., Goerlich, K. S., Gur, R. E., Turetsky, B., Schneider, F., & Habel, U. (2016). Chemosensory anxiety cues enhance the perception of fearful faces - An fMRI study. *NeuroImage*, 143, 214-222. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.09.002>
- Xie, W., & Richards, J. E. (2016). Effects of interstimulus intervals on behavioral, heart rate, and event-related potential indices of infant engagement and sustained attention. *Psychophysiology*, 53(8), 1128-1142. doi: 10.1111/psyp.12670
- Xie, W., McCornick, S. A., Westerlund, A., Bowman, L. C., & Nelson C. A. (2019). Neural correlates of facial emotion processing in infancy. *Developmental Sciences*, 22(3), e12758. Epub 2018 Oct 16. doi: 10.1111/desc.12758
- Yeshurun, Y., & Sobel, N. (2010). An odor is not worth a thousand words: from multidimensional odors to unidimensional odor objects. *Annu Rev Psychol.*, 61, 219-241, C1-5. doi: 10.1146/annurev.psych.60.110707.163639.

- Young, G., & Décarie, T. G. (1977). An ethology-based catalogue of facial-vocal behavior in infancy. *Animal Behavior*, *25*, 95-107.
- Young-Browne, G., Rosenfeld, H. M., & Horowitz, F. D. (1977). Infant discrimination of facial expressions. *Child Development*, *48*(2), 555-562. doi: 10.2307/1128653
- Zernecke, R., Haegler, K., Kleemann, A. M., Albrecht, J., Frank, T., Linn, J., Brückmann, H., & Wiesmann, M. (2011). Effects of male anxiety chemosignals on the evaluation of happy facial expressions. *Journal of Psychophysiology*, *25*(3), 116-123. <https://doi.org/10.1027/0269-8803/a000047>
- Zhou, W., & Chen, D. (2009). Fear-related chemosignals modulate recognition of fear in ambiguous facial expressions. *Psychological Science*. *20*(2), 177-183. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2009.02263.x>
- Zimmermann, F. G. S., Yan, X., & Rossion, B. (2019). An objective, sensitive and ecologically valid neural measure of rapid human individual face recognition. *Royal Society Open Science*, *6*(6), 181904. <https://doi.org/10.1098/rsos.181904>

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Structure et localisation des muscles faciaux impliqués dans les expressions faciales	159
Annexe 2 : Unités d'actions du visage humain	160
Annexe 3 : Expressions faciales prototypiques pour les six émotions universelles	161
Annexe 4 : Exemple de codage-observation MAX et de l'attribution de l'état émotionnel sur des visages d'enfants	162
Annexe 5 : Supplementary material de l'article « Hedonic odor contexts influence the categorization of facial expressions in the human brain ».	163
Annexe 6 : Supplementary material de l'article « A neural marker of rapid discrimination of facial expression in 3.5- and 7-month-old infants ».....	164
Annexe 7 : Article « Rapid and automatic discrimination between facial expressions in the human brain » dans son format publié	166
Annexe 8 : Article « Maternal odor shapes rapid face categorization in the infant brain » dans son format publié	175
Annexe 9 : Article « The spatial distribution of eye movements predicts the (false) recognition of emotional facial expressions » dans sa forme soumise	186

Annexe 1 : Structure et localisation des muscles faciaux impliqués dans les expressions faciales

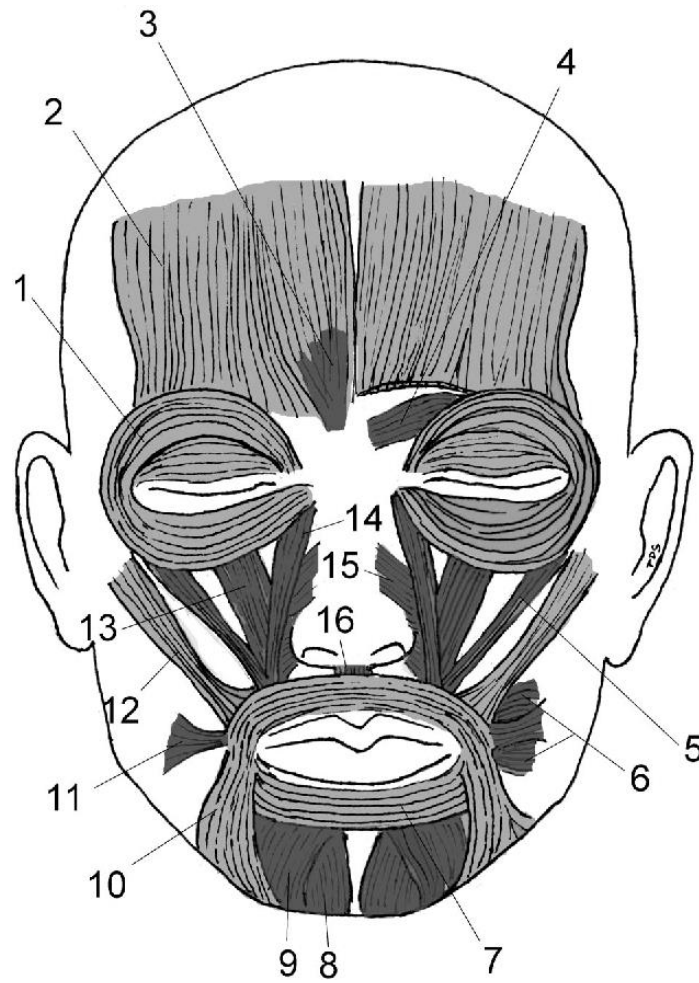


Figure 1. Structure et localisation des muscles faciaux. Les muscles nécessaires pour les expressions universelles (muscles basiques) sont en gris clair, tous les autres sont en gris foncé. 1 orbicularis oculi, 2 frontalis, 3 procerus, 4 corrugator supercilli, 5 zygomaticus minor, 6 buccinator, 7 orbicularis oris, 8 mentalis, 9 depressor labii inferioris, 10 depressor anguli oris, 11 risorius, 12 zygomaticus major, 13 levator labii superioris, 14 levator labii superioris alaeque nasi, 15 nasalis, 16 depressor septi. Repris de [Waller, Cray & Burrows, 2008](#).

Annexe 2 : Unités d'actions du visage humain

Tableau 1. Unités d'actions du visage humain (Ekman & Friesen, 1978)

<i>Unit</i>	<i>Name</i>	<i>Facial Muscles</i>
1	Inner brow raiser	Frontalis pars medialis
2	Outer brow raiser	Frontalis pars lateralis
4	Brow lowerer	Depressor Glabellae, depressor super cillii, corrugator
5	Upper lid raiser	Levator Pal pebrae superioris
6	Cheek raiser	Orbicularis Oculi, Pars Orbitalis
7	Lid tightener	Orbicularis Oculi, Pars Palpebralis
8	Lips toward each other	Orbicularis Oris
9	Nose wrinkler	Levator Labii superioris, alaeque nasi
10	Upper lip raiser	Levator Labii superioris, caput infraorbitalis
11	Nasolabial furrow deepener	Zygomatic Minor
13	Cheek puffer	Caninus
14	Dimpler	Buccinator
15	Lip corner depressor	Triangularis
16	Lower lip depressor	Depressor Labii Inferioris
17	Chin boss raiser	Mentalis
18	Lip puckerer	Incisivii Labii Superioris; Incisivus Labii Inferioris
20	Lip stretcher	Risorius
22	Lip funneler	Orbicularis Oris
23	Lip tightener	Orbicularis Oris
24	Lip pressor	Orbicularis Oris
25	Lips part	Depressor Labii, or relaxation of Mentalis or Orbicularis Oris
26	Jaw drops	Masseter; Temporal and Internal Pterygoid Relaxed
27	Mouth stretches	Pterygoids; Digastric
28	Lip suck	Orbicularis Oris
38	Nostril dialtor	Nasalis, pars alaris
39	Nostril compressor	Nasalis, pars transversa and Depressor Septi alae nasi
41	Lids droop	Relaxation of Levator palpebrae Seperioris
42	Eyes slit	Orbicularis Oculi
43	Eyes close	Relaxation of Levator palpebrae Seperioris
44	Squint	Orbicularis Oculi, pars palpebralis
45	Blink	Relaxation of Levator Palpebrae and Contraction of Orbicularis Oculi, pars palpebralis
46	Wink	Orbicularis Oculi

Annexe 3 : Expressions faciales prototypiques pour les six émotions universelles

Tableau 1. *Expressions faciales prototypiques pour les six émotions universelles (Ekman et al., 2002). Les actions des muscles faciaux (AUs : Action Units) en gras sont communes à tous les prototypes pour cette émotion. (Repris de Waller, Cray & Burrows, 2008).*

Emotion	Facial expression prototypes	Necessary facial muscles
Happiness	AU12 AU6 + AU12	Zygomaticus major (AU12: lip corner puller)
Sadness	AU1 + AU4 + AU11 + AU15 AU1 + AU4 + AU15 AU6 + AU15	Depressor anguli oris (AU15: lip corner depressor)
Anger	AU4 ^a + AU5 ^a + AU7 + AU10 + AU22 + AU23 AU4 ^a + AU5 ^a + AU7 + AU10 + AU23 AU4 ^a + AU5 ^a + AU7 + AU23 AU4 ^a + AU5 ^a + AU7 + AU17 + AU23 AU4 ^a + AU5 ^a + AU7 + AU17 + AU24 AU4 ^a + AU5 ^a + AU7 + AU23 AU4 ^a + AU5 ^a + AU7 + AU24	Orbicularis oculi (AU7: lid tightener), orbicularis oris (AU22: lip funneler, AU23: lip tightener, AU24: lip presser)
Surprise	AU1 + AU2 + AU5 ^a	Frontalis (AU1: inner brow raiser, AU2: outer brow raiser)
Fear	AU1 + AU2 + AU4 ^a + AU5 ^a + AU20 AU1 + AU2 + AU4 ^a + AU5 ^a	Frontalis (AU1: inner brow raiser, AU2: outer brow raiser)
Disgust	AU9 AU9 + AU16 + AU15 AU9 + AU17 AU10 AU10 + AU16 AU10 + AU17	None

^a These AUs do not result from a single or specific muscle contraction.

Annexe 4 : Exemple de codage-observation MAX et de l'attribution de l'état émotionnel sur des visages d'enfants

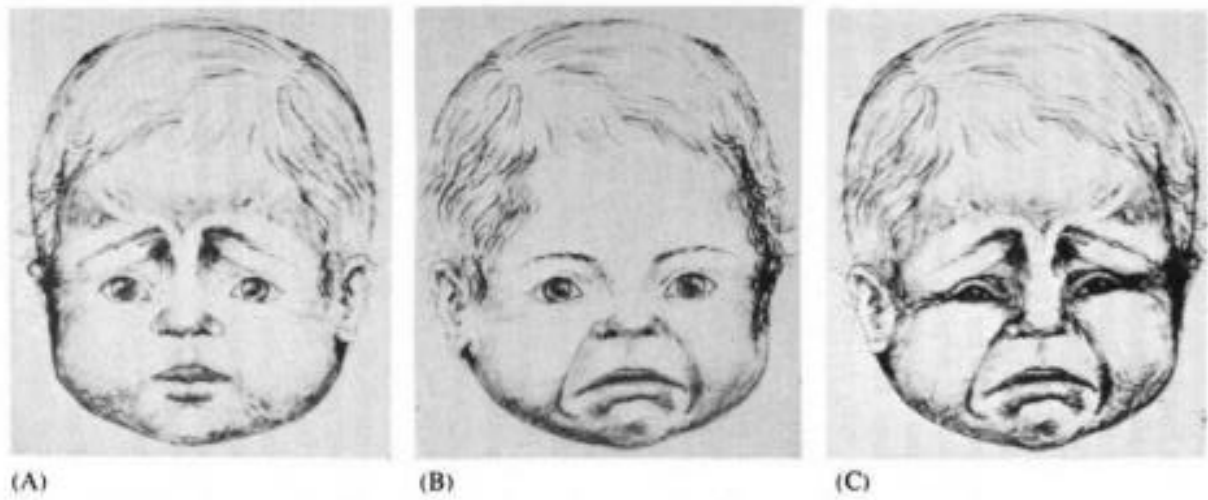


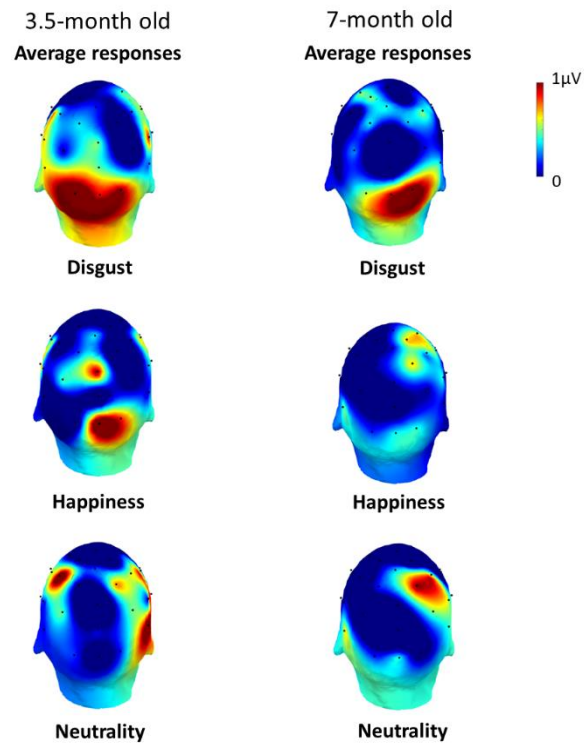
Figure 1. Exemples de codage-observation MAX et de l'attribution de l'état émotionnel sur des visages d'enfants. (A) Changements faciaux Max 23 : sourcils levés au niveau des coins internes. (B) Changements faciaux Max 56 : coins de la bouche tirés vers le bas et l'extérieur. (C) Changements faciaux Max 23 + 33 + 56 : l'émotion de tristesse. Tiré et adapté de [Izard & Dougherty, 1982](#)

Annexe 5 : Supplementary material de l'article « Hedonic odor contexts influence the categorization of facial expressions in the human brain ».

Supplementary table 1. *Significance of the expression-specific response over the 29 posterior electrodes (i.e., behind the midline) estimated by Z-scores calculated on grand-averaged data for each expression in each odor context. Z-scores in bold indicate significant electrodes after Bonferroni correction ($Z > 2.92$, $p < .0017$, one-tailed, signal > noise).*

	Expression	Disgust			Happiness			Neutrality		
	Odor context	Pleasant	Unpleasant	Control	Pleasant	Unpleasant	Control	Pleasant	Unpleasant	Control
Electrode	TP7	1.067	0.610	-0.494	0.768	0.285	0.374	0.556	2.154	0.338
	CP5	0.809	0.456	0.799	0.570	-0.483	0.591	-0.307	0.872	-0.011
	CP3	-0.562	1.051	0.909	0.514	0.160	1.173	0.152	1.770	-0.537
	CP1	0.059	0.737	0.853	0.271	0.775	0.895	0.119	1.378	-0.119
	P1	0.032	0.083	0.950	1.746	2.609	2.642	0.722	1.824	-0.115
	P3	-0.533	0.107	0.772	1.621	1.508	2.081	1.416	2.074	-0.605
	P5	1.026	1.120	0.809	1.409	1.028	2.127	1.177	1.839	0.573
	P7	1.353	1.935	1.580	1.256	0.858	1.631	1.150	0.649	0.769
	P9	1.831	1.576	2.023	0.958	1.476	1.309	1.814	1.449	1.372
	PO7	2.483	2.070	1.940	1.844	2.274	2.276	3.461	1.718	0.983
	PO3	0.981	0.017	1.352	3.081	3.775	4.255	1.840	2.439	0.291
	O1	2.620	1.766	2.700	2.147	3.779	5.132	2.752	1.428	1.711
	Iz	1.948	2.216	3.808	1.981	2.622	2.624	3.560	1.524	2.305
	Oz	2.812	2.006	3.425	3.873	5.372	5.523	2.641	1.524	2.357
	POz	1.616	0.590	2.979	4.218	4.756	6.160	1.769	2.876	0.780
	Pz	0.423	-0.306	1.149	2.657	1.985	2.682	0.653	1.836	0.199
	CPz	0.481	-0.153	0.343	1.454	0.966	0.909	-0.080	1.241	0.056
	TP8	1.005	1.004	0.940	0.331	1.755	0.755	1.398	1.527	0.577
	CP6	2.156	-0.063	1.514	1.486	1.312	0.844	0.816	0.062	0.567
	CP4	0.685	0.546	0.962	1.816	0.988	0.674	0.542	0.145	0.750
	CP2	1.105	0.428	0.499	0.699	0.061	0.314	0.840	0.848	0.236
	P2	0.932	0.034	1.511	2.229	2.278	2.692	0.330	2.003	0.302
	P4	1.519	-0.037	1.559	3.075	2.613	2.454	0.274	1.411	0.485
	P6	2.655	1.003	3.445	4.814	3.889	4.085	2.128	1.737	2.032
	P8	2.918	2.949	3.772	4.676	4.309	2.641	5.146	2.119	2.556
	P10	1.722	2.067	1.737	1.725	2.479	1.328	3.599	0.830	1.271
	PO8	3.956	3.323	4.678	6.697	6.172	4.540	5.571	2.347	4.370
	PO4	3.231	0.866	3.682	5.473	6.726	5.366	2.027	2.343	1.411
	O2	3.270	2.530	4.792	6.084	5.930	5.161	3.824	1.911	3.308

Annexe 6 : Supplementary material de l'article « A neural marker of rapid discrimination of facial expression in 3.5- and 7-month-old infants »



Supplementary figure 1

3D-topographical maps (superior view) of the expression-change response (noise-corrected amplitudes) for each facial expression.

Supplementary table 1. *Electrodes with a significant response ($Z > 1.64$, $p < .05$) for each infant and each expression for the 3.5 and the 7-month-old infants, respectively. Electrodes with * reached the threshold of $Z > 2.57$ ($p < .005$).*

3.5-month-olds	Disgust	Happiness	Neutrality
INF1	CP1, O1*, O2, Oz, POz*	C4, CP2, F8, FC1, O1, Oz	Fz, O2, T7, T8
INF2	O1	CP1, CP5, FC5	C4, F3, F4, FC5, FC6, P4*
INF3	P7*	CP5*, Fz, P7*	P8*, T8
INF4	O2, POz, Pz	O1, O2, Oz, P8, POz	P4, T7
INF5	F4*, FC5*, P3	C3, FC2, P3, Pz	O1, O2, Oz, P8, POz*
INF6	CP6*, FC6, P7, T7	FC6*	C3*, F7, O1
INF7	F4*, FC5*, P3	CP1*, O1*, Pz*	C3, CP6*, P4*, P8, T8
INF8	F3, O1*, Oz, P4	CP6, Cz*, P4, POz, T7*	FC6
INF9	FC5, P8, POz*, Pz	Oz, P8, Pz*	F7, POz
INF10	CP5, CP6*, O1	F7, P3	CP5*, F4, T8*
INF11	F8, P8, T8	CP5*, Cz*, F7, FC6, O2*, Oz*, P7, T8	C4, CP1
INF12	F4, FC2, O2*, Oz*, P3	CP2, F8	FC6
INF13	C4, CP2, P3, POz	CP1, CP6, FC5*, P3	CP1*, FC6*
INF14	Cz, O2, Oz*	C4, FC1, Oz, P3*	C3, CP5*, P8, T8
INF15	CP6, FC6, P4, T7	CP1*, CP6, P7*	P7*, POz
INF16	C3, CP2*, FC5	CP1*, CP6*, F3, F7, FC1*, Fz, Pz	C4*, FC2, FC6
INF17	F4, Fz, O2*	F8, O1, T8	CP1, T8
INF18	O1*, Pz	O2*, Oz*	FC5, P3
7-month-olds			
INF1	O2, Oz*, T7	P4, POz, T8	F8, FC5
INF2	CP5, P4	FC1	C3, C4, P8
INF3	FC2*, FC6*, Fz*, P3, P4, P8	CP5, FC5*, O1	FC5*, P7
INF4	F4, Fz	C3, CP5, FC2	Fz, Oz*, P3*, P4
INF5	CP6, FC1, FC2, O2	C4, Fz*, P8	CP2*
INF6	O2*	CP1, CP2	C4, CP6, FC1*, FC5*
INF7	C4*, Cz, F4, Oz	CP6, F8, Pz*	C4, P7*
INF8	FC6, T8	CP6	CP2, FC1, P3, Pz*, T8*
INF9	C4, F8, FC6*	C4*, FC1, FC6	CP5, P4, P8*
INF10	CP5, FC1*, FC5, O1*	C3, F7, Fz, POz, T7, T8	CP5, O1
INF11	C3, F3, O1	CP2, CP5, CP6*, FC5, FC6*	P7
INF12	CP1*, O1	F4, FC1, FC6, T8*	CP2, F8, O2
INF13	CP2*, F3, F8	CP2	CP1, CP2, Cz*, FC1
INF14	C4*, FC6, O2	C3, F8*, P7*	CP2, Pz, T8
INF15	Cz*, FC5, P3	CP2*, CP5, FC5, P3, P7, T8	CP1*, Cz*, F7, Fz
INF16	F8	P7*	CP2, FC2, FC5
INF17	Oz	F4, FC2, Oz*	CP1, CP2, T8*
INF18	F3*, Fz, O1	Cz, F7*, FC2*, Fz*	Cz, F8*, Oz, P8*

Annexe 7 : Article « Rapid and automatic discrimination between facial expressions in the human brain » dans son format publié

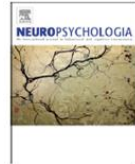
Neuropsychologia 129 (2019) 47–55



Contents lists available at ScienceDirect

Neuropsychologia

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



Rapid and automatic discrimination between facial expressions in the human brain



Fanny Poncet^{a,*}, Jean-Yves Baudouin^{a,b}, Milena P. Dzhelyova^c, Bruno Rossion^{c,d,e},
Arnaud Leleu^{a,**}

^a Developmental Ethology and Cognitive Psychology Group, Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation, CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, Inra, AgroSup Dijon, F-21000, Dijon, France

^b Laboratoire Développement, Individu, Processus, Handicap, Éducation (DIPHE), Département Psychologie du Développement, de l'Éducation et des Vulnérabilités (PsyDEV), Institut de Psychologie, Université de Lyon (Lumière Lyon 2), 69676, Bron Cedex, France

^c Psychological Sciences Research Institute, Institute of Neuroscience, University of Louvain (UCL), 1348, Louvain-la-Neuve, Belgium

^d Université de Lorraine, CNRS, CRAN, UMR 7039, F-54000, Nancy, France

^e Université de Lorraine, CHRU-Nancy, Service de Neurologie, F-54000, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Fast periodic visual stimulation
EEG
Frequency-tagging
Facial expression
Discrimination
Categorization

ABSTRACT

Automatic responses to brief expression changes from a neutral face have been recently isolated in the human brain using fast periodic visual stimulation (FPVS) coupled with scalp electroencephalography (EEG). Based on these observations, here we isolate specific neural signatures for the rapid categorization of each of 5 basic expressions, i.e., when they are directly discriminated from all other facial expressions. Scalp EEG was recorded in 15 participants presented with pictures alternating at a rapid 6 Hz rate (i.e., one fixation/face, backward- and forward-masked). In different stimulation sequences, an expressive (angry, disgusted, happy, fearful, or sad) or a neutral face arose every 5 pictures (i.e., at 6/5 = 1.2 Hz), among pictures of the same individual expressing the other emotions randomly. Frequency-domain analysis indicated a robust (i.e., recorded in every individual participant) and objective (i.e., at the predefined 1.2 Hz frequency and its harmonics) expression-specific brain response over occipito-temporal sites for each emotion and neutrality. In this context of variable expressions, while neural responses to the different expressions (Anger, Disgust, Happiness, Sadness) were dissimilar qualitatively, a much larger specific signature for neutral faces as compared to facial expressions was found. Interestingly, Fear also elicited a strong contrasted response with other facial expressions, associated with a specific neural signature over ventral occipito-temporal sites. Collectively, these findings reveal that specific EEG signatures for different facial expressions can be isolated in the human brain, pointing to partially different neural substrates. In addition, they provide support for a strong and highly selective neural response to fear at the system-level, in line with the importance of this emotional expression for biological survival.

1. Introduction

Quickly recognizing expressive facial cues about internal emotional states of others is a crucial ability in the human species, especially for adapted social interactions. Despite the wide variety of expressions, some of them have been described as universal basic emotions, being recognized by allocating distinct patterns of facial actions to discrete emotion categories (Darwin, 1872; Ekman, 1993; for meta-analyses, see Elfenbein and Ambady, 2002; Sauter and Eisner, 2013). More specifically, according to Ekman's proposal (Ekman, 1992, 1994; Ekman and

Friesen, 1971; Ekman et al., 1972), facial expressions are perceived as belonging to qualitatively discrete emotional categories with sharp, clear-cut boundaries between each category (although see Barrett and Wager, 2006; Russell, 1980; Woodworth and Schlosberg, 1954).

At the neural level, isolating a specific signature for each facial expression has been rather challenging. A number of studies have shown that the processing of every facial expression elicits activity in face-selective regions of the inferior occipital gyrus (IOG), lateral fusiform gyrus (LatFG) and posterior superior temporal sulcus (pSTS) (Calder and Young, 2005; Haxby et al., 2000). The latter region is

* Corresponding author. Équipe Éthologie développementale et Psychologie cognitive, Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation, 9E Boulevard Jeanne d'Arc, 21000, Dijon, France.

** Corresponding author.

E-mail addresses: Fanny.Poncet@u-bourgogne.fr (F. Poncet), Arnaud.Leleu@u-bourgogne.fr (A. Leleu).

<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2019.03.006>

Received 11 November 2018; Received in revised form 11 February 2019; Accepted 11 March 2019

Available online 15 March 2019

0028-3932/ © 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.

known to play an important role in processing dynamic changes in expression (Puce et al., 2003; Srinivasan et al., 2016), although significant responses to facial expressions have also been recorded in the LatFG and the ventral face processing system in general (e.g., Kawasaki et al., 2012). Outputs from the pSTS are thought to project to an extended face-processing network, including the amygdala, the insula, and the limbic system, for further analysis of facial expression. At this level, distinct and discrete brain regions are considered to be involved in the processing of the different basic facial emotion categories; namely happiness, anger, disgust, fear, and sadness (e.g., Vytal and Hamann, 2010 for a meta-analysis). However, the specificity of these regions for processing various expressions has been questioned (Barrett and Wager, 2006; Barrett et al., 2007). In addition, recent studies reported that emotional facial expressions also elicit separable patterns of brain activity in regions responding to all facial expressions, such as the anterior and posterior STS and the amygdala (Harris et al., 2012, 2014; Said et al., 2010; Whalen et al., 2013). In sum, neuroimaging studies have struggled to identify consistent specific patterns of neural activation for each major facial expression category.

With scalp electroencephalography (EEG), a technique that is not only advantageous for its high temporal resolution but also for being able to measure direct brain activity in various populations (e.g., neurotypical adults, children and infants, as well as neurological or psychiatric patients), specific neural signatures for some facial expressions have also been very difficult to isolate when using standard event-related potentials (ERPs) approaches (for reviews, see Calvo and Nummenmaa, 2016; Vuilleumier and Pourtois, 2007). The differential processing of emotional vs. neutral faces is thought to primarily occur around 150–300 ms post-stimulus onset over occipito-temporal and occipito-parietal sites (e.g., Calvo et al., 2013; Leleu et al., 2015; Williams et al., 2006). The categorization of facial expressions in discrete categories is further considered from about 300 ms after stimulus-onset, at the level of several late components with distinct topographies across studies (P3b: Luo et al., 2010; late positive potential/LPP: Leppänen et al., 2007; slow positive waves/SPWs: Calvo and Beltrán, 2013; posterior negativity: Ashley et al., 2004). Conclusions about brain facial expressions categorization remain fragile however, and no solid and systematic pattern has been reliably found for each emotion category (for discussions, see Calvo and Nummenmaa, 2016; Dzhelyova et al., 2017). This is not surprising since ERPs are generally obtained by contrasting the sudden onset of a facial expression stimulus to a uniform visual field (i.e., background). The recorded brain response thus largely reflects the general visual processing of the stimulus (including specific responses to faces or to all expressive faces), making it difficult to isolate subtle differential neurophysiological activities across expressions.

To tackle this issue, recent studies have used Fast Periodic Visual Stimulation (FPVS) associated with EEG recordings to show robust neural responses to brief expression *changes* directly contrasted with neutral faces (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018). The FPVS-EEG approach relies on the brain's property to synchronize its activity with stimuli displayed periodically (Adrian and Matthews, 1934), eliciting EEG responses at the same frequency (Regan, 1989; Norcia et al., 2015 for review). FPVS-EEG has high objectivity because responses are measured at a predetermined frequency of stimulation. This response can have a high signal-to-noise ratio (SNR), even within a few minutes of recording. By using a rapid base rate of visual stimulation and introducing a systematic stimulus change at a lower periodic rate, FPVS-EEG designs allow dissociating two distinct brain responses elicited at two different frequencies within a single stimulation sequence (Braddick et al., 1986; Liu-Shuang et al., 2014). The first response, tagged at the base frequency, reflects the neural processing of all visual events occurring at each stimulus-onset, a mixture of both low- and higher-level processes. Interestingly, the second response, tagged at the lower frequency, is a direct (i.e., without post-hoc subtraction) marker of the *differential* neural processes specifically elicited by the specific

stimulus change in contrast to the base stimuli. In recent years, this approach has been successfully used to investigate the categorization of face stimuli as faces (against various nonface objects; e.g., Rossion et al., 2015), face individuation (Liu-Shuang et al., 2014, 2016; Dzhelyova and Rossion, 2014a, 2014b), and facial expression processing (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018).

In the studies by Dzhelyova et al. (2017) and Leleu et al. (2018), specific expressions (either, happy, fear, or disgust, with anger and sadness in Leleu et al., 2018) were displayed regularly (at 1.2 or 1.33 Hz) in different sequences with the neutral face of the same individual at the base frequency (6 or 12 Hz), mimicking brief expression changes from neutrality. The face stimuli were displayed either upright or upside-down (Dzhelyova et al., 2017) or with linearly increasing intensities (Leleu et al., 2018). Discrimination of the expressions from the neutral face was indexed by the predefined frequency-tagged brain response to the target expression with: (1) a response to brief changes of facial expression over the right ventral and dorsal occipito-temporal sites, larger for upright than for upside-down faces, and increasing non-linearly with expression intensity; (2) variable amplitudes and topographies for the different expressions, with larger response for disgust than the other expressions, a more dorsal response for happiness, more restricted responses for fear and sadness, a more bilaterally distributed response to fear, and the lowest response for sadness. In both studies, significant responses were evidenced in every individual participant.

Here, we investigate further whether a brain response specifically indexing the categorization of facial expressions, i.e., their assignment into discrete categories from the differential recruitment of brain structures for each facial emotion, can be isolated using FPVS-EEG. Indeed, when contrasting a given facial expression with neutrality, the evoked response may elicit neural activities that are both specific for that expression and common to several if not all expressions. Some brain areas may respond similarly to all expressions, whereas some may respond to a subset or only to a single expression (e.g., Vytal and Hamann, 2010). Some regions may also respond to all expressions but with separable brain activity (Said et al., 2010). To dissociate the contributions of specific and common neural activities across expressions, we used a design in which variable facial expressions were randomly displayed at a 6 Hz base stimulation frequency (i.e., 6 stimuli per second, stimulus duration = 167 ms, single fixation limiting eye movements) and directly contrasted to another target expression periodically inserted every 5th stimulus, at a 1.2 Hz specific frequency (Fig. 1). Hence, the brain response tagged at 6 Hz here reflects both low-level visual processes (e.g., contrast-change) elicited by the rapid stream of stimulation, and higher-level perceptual responses to the rapid change of facial expression. If common neural processes are involved for every facial expression (e.g., neural activities elicited by any facial movement), they are captured by this general visual response to the fast train of facial expressions. In contrast, the brain response tagged at 1.2 Hz is a direct signature of *expression categorization*, that is, the differential neural activities elicited for one specific expression against all other possible ones. To determine whether the neutral expression is discriminated from all of the other expressions, it was also included at the 1.2 Hz expression-specific frequency. We show that the brain response to each facial expression can be quantified at the specific 1.2 Hz frequency and its harmonics (i.e., integer multiples). The expression-specific response is significant in every individual brain, characterized by different scalp topographies according to the emotion expressed, and is larger for the categorization of neutrality and fear, thus reflecting the particular status of these two facial expressions.

2. Materials and methods

2.1. Participants

Fifteen participants (10 females, mean age = 25.5 ± 4 (SD) years, range 20–33 years) were included in the experiment and received

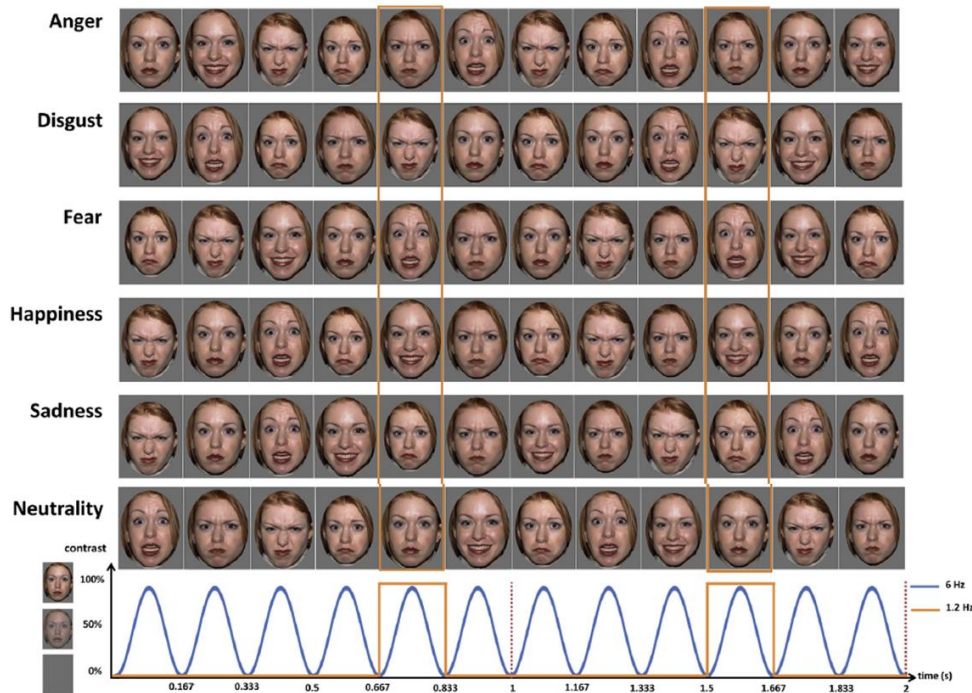


Fig. 1. Stimuli and experimental design. Example of one individual female face with a neutral expression or expressing 5 basic emotions (anger, disgust, fear, happiness and sadness). Faces were presented through sinusoidal contrast variation and 10% randomized size variation with all emotions randomly displayed at a 6 Hz base rate (1 cycle \approx 167 ms) except for one which was periodically inserted at a lower rate of 1.2 Hz (every 5th cycle \approx 833 ms between each expression). This design thus isolates the specific response to a given emotion at the 1.2 Hz frequency regardless of expression-changes occurring at the 6 Hz frequency.

financial compensation. All of them reported normal or corrected-to-normal vision and none reported history of psychiatric or neurological disorders. Participants provided written informed consent prior to the experiment and testing was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki. It is worth noting that we conducted an exploratory study for which effect size was not pre-experimentally defined and adequate sample size difficult to estimate. We further discuss this point in the Limitations section and provide power analysis conducted on the observed effect size.

2.2. Stimuli

Images from 6 individual faces (01 F, 02 F, 05 F, 07 F, 09 F, 10 F) were taken from the NimStim database (Tottenham et al., 2009). We selected for each face a neutral expression as well as an expression of anger, disgust, fear, happiness and sadness (Fig. 1). Surprise was not used due to its ambiguity in terms of emotional valence (Kim et al., 2004), and the lack of evidence for categorical boundaries between surprise and other expressions (Etkoff and Magee, 1992). Stimuli were cropped in a medallion-shape window to remove information from the background and hairstyle and presented on a mid-level gray color background (128/255 in grayscale). Images were set to a size of 6×4.8 cm ($6 \times 4.8^\circ$ of visual angle at a viewing distance of 57 cm) and equated for mean luminance.

2.3. Procedure

The procedure was similar to the experiments of Dzhelyova et al. (2017) and Leleu et al. (2018). Fast periodic visual stimulation (FPVS) was used with a base rate stimulation of 6 Hz (i.e. 6 images/s), and an

expression-specific rate of 1.2 Hz (same emotion every 5 pictures, see below). Using a 24-inch LED monitor with a 60 Hz refresh rate and a resolution of 1920×1080 pixels, stimuli were displayed on a mid-level gray background (128/255 in grayscale) through sinusoidal contrast modulation (0–100%) at the base frequency (6 Hz) with custom Java software (SinStim). At this rapid rate, each stimulus is presented for about 167 ms and reaches full contrast approximately 83 ms after onset (half a cycle). This rapid mode of stimulation implies that perception occurs at a glance. To avoid low-level repetition effects, the size of the images was randomly varied between 95% and 105% (i.e., $5.7 \times 4.56^\circ$ and $6.3 \times 5.04^\circ$ of visual angle respectively) at every stimulation cycle. Sequences presenting one individual face and testing the perception of one specific emotional expression were organized so that one of the emotional expressions is periodically inserted at the expression-specific rate (i.e., $6/5 = 1.2$ Hz, \approx 833 ms between two target expressive faces) among the other expressions randomly displayed at the base frequency (Fig. 1). As a result, two brain responses reflecting two distinct processes elicited within a single stimulation sequence are projected to different frequencies in the EEG spectrum. EEG amplitude recorded at the 6 Hz base frequency and its harmonics (i.e., integer multiples of 6 Hz: 12 Hz, 18 Hz, etc.) reflects a general visual response to the rapid stream of face stimuli changing in contrast, size and expression. In contrast, the neural activity elicited at 1.2 Hz and harmonics is a direct marker of the automatic categorization of a specific facial expression with no contamination from other processes elicited by any change of facial expression. To determine whether the neutral expression is automatically categorized when directly contrasted against all the other expressions, it was also included at the expression-specific frequency. Hence, the design evaluated the specific response to the five emotional expressions (anger, disgust, fear, happiness and sadness) plus

neutrality, for a total of 6 conditions. One advantage of this design is that it directly contrasts every expression category within a single stimulation sequence and thus isolates specific neural responses to one emotional expression against the others.

After EEG-cap placement, participants were seated in a light- and sound-isolated cabin and their head was held on a chinrest at 57 cm from the screen. Each participant was stimulated with 36 sequences: 6 conditions \times 6 individual faces. For each sequence, the stimulation lasted 35 s on average with a random pre-stimulation interval of 0.5–1 s presenting a blank screen, followed by a gradual fade-in of increasing contrast modulation depth (2.5s), and then by the stimulation (30s). A gradual fade-out lasted 1s afterward followed by a random blank post-stimulation interval (0.5–1s). The 36 sequences were divided in 6 blocks of 6 sequences, each block presenting one sequence per condition and alternating individual faces. The presentation orders of blocks and sequences within blocks were randomized across participants. The presentation order of the 5 irrelevant expressions at the base frequency followed cycles of the 5 expressions (e.g., anger, disgust, fear, sadness and neutrality when happiness was presented at the expression-specific frequency; Fig. 1) whose order was randomized at each cycle. During each sequence, participants were instructed to look at a circle that was always present on the screen and located just below the eyes when the face stimuli were displayed. They had to press the space bar with both index fingers as fast as possible each time the circle changed to a square. These shape-changes briefly (200 ms) intervened 5 random times with a minimum 2 s interval between each change. This orthogonal task was used to ensure that participants were attentive. When asked at the end of the experiment, all participants reported having noticed expressive faces during the stimulation, but none detected their periodicity.

2.4. EEG acquisition

Electroencephalographic (EEG) activity was continuously recorded from a BioSemi Active-Two amplifier system (BioSemi, The Netherlands) with 64 Ag/AgCl electrodes located according to the 10–10 classification system. During recording, the Common Mode Sense (CMS) active electrode was used as reference and the Driven Right Leg (DRL) passive electrode was used as ground. Electrode offset was reduced between $\pm 15 \mu\text{V}$ for each channel and EEG was digitalized at a 1024 Hz sampling rate.

2.5. EEG preprocessing

EEG processing was conducted using Letswave 5 (<http://nocions.webnode.com/letswave>), running on Matlab 2012 (Mathworks, USA), and largely followed analyses steps described in previous studies (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018). The continuously recorded data were first bandpass filtered at 0.1–100 Hz (butterworth filter, 4th order) and then downsampled to 256 Hz to reduce file size and processing time. They were cropped into 35s-segments for each sequence (1s before the fade-in and 0.5s after the fade-out). An Independent Component Analysis (ICA) was computed (e.g., Makeig et al., 1996) and components corresponding to eye blinks (recorded over Fp electrodes) and artifacts recorded over frontal and temporal electrodes were removed. Remaining noisy or artifact-ridden electrodes (i.e., with amplitude exceeding $\pm 100 \mu\text{V}$) were rebuilt using linear interpolation from the four nearest channels (mean number across participants: 0.4 channels, range: 0–2). All EEG epochs were finally re-referenced to a common average reference.

2.6. EEG frequency-domain analysis

Preprocessed data segments were cropped down into 30-sec epochs beginning just after the fade-in and corresponding exactly to thirty-six 1.2 Hz cycles (for a total of 7680 time bins). The 6 segments

corresponding to the 6 sequences for a specific emotion (i.e., 6 individual faces) were then averaged in the time domain for all participants to reduce EEG activity non-phase-locked to the stimuli. The resulting 6 averaged segments (i.e., all conditions) were finally transformed with fast Fourier transform (FFT) and amplitude spectra were extracted for all channels with a high frequency resolution of $1/30 = 0.033 \text{ Hz}$. Individual FFT data were grand-averaged across participants for group analysis.

To determine the significant harmonics for both general visual (i.e., elicited by the rapid 6 Hz base stimulation frequency) and expression-specific (i.e., elicited by the 1.2 Hz periodic presentation of a given facial expression) responses, FFT grand-averaged data were pooled across electrodes and conditions and Z-scores were calculated at each frequency bin by subtracting the mean surrounding noise amplitude (i.e., estimated from the 20 surrounding frequency bins excluding the 2 immediately neighboring and the 2 most extreme values, e.g. Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018) and dividing by its standard deviation. Harmonics were considered significant until Z-scores were no longer above 1.64 ($p < .05$, one-tailed, signal $>$ noise) for two consecutive harmonics. For the general visual response, significant harmonics were found until the 8th harmonic (i.e., 48 Hz, harmonics were not considered after the 50 Hz response elicited by AC power). For the expression-specific response, significant harmonics were found until the 7th harmonic (i.e., 8.4 Hz).

Z-scores were then used as a data-driven whole-scalp approach to determine different regions-of-interest (ROIs) to include in statistical analyses, separately for each brain response. FFT data were first grand-averaged across conditions and significant harmonics for each response were summed for each electrode (for the expression-specific response, the 5th harmonic corresponding to the base frequency (i.e., 6 Hz) was excluded). Summed harmonics were used to quantify the overall responses in single values (Retter and Rossion, 2016). Topographical differences were then normalized according to the scalp-wide global power of each brain response (McCarthy and Wood, 1985). Normalization allows identifying the electrodes over which the response is largest irrespective of its global magnitude across the scalp (Leleu et al., 2018). Z-scores were calculated and the significant electrodes were finally pooled together in three distinct regions of interest (ROIs) considered for further statistical analyses (i.e., different ROIs and analyses for each brain response). For the expression-specific response, ROIs comprised medial occipital (mO: channels Oz, Iz, O1, O2), and lateral (right and left) occipito-temporal (rOT: channels P4, P8, P10, PO4, PO8, lOT: channels P3, P7, P9, PO3, PO7) sites. Note that the left-hemispheric channels P3 and PO3 were not significant but included in the lOT ROI to match the significant channels identified in the right hemisphere (i.e., P4 and PO4). For the general visual response, the mO region included 5 channels (Oz, Iz, O1, O2, POz), and each lateral ROI included 3 channels (rOT: PO4, PO8, P8; lOT: PO3, PO7, P7).

Statistical analyses were separately carried on both responses (i.e., expression-specific and general visual). To quantify the overall magnitude of each response in a single value expressed in amplitude (μV), individual FFT amplitude spectra were first baseline corrected by subtracting the mean surrounding noise (see above) and harmonics were summed until the 8th harmonic for the general visual response, and until the 7th harmonic for the expression-specific response excluding the one corresponding to the base frequency (i.e., 6 Hz). Repeated-measures ANOVAs (i.e., one for each brain response) were conducted on these summed baseline-corrected amplitudes (BCA) with *Expression* (anger, disgust, fear, happiness, sadness and neutrality) and *ROI* (mO, lOT, rOT) as within-subject factors. Mauchly's test for sphericity violation was performed and Greenhouse-Geisser correction for degrees of freedom was applied whenever sphericity was violated. For significant effects, post-hoc comparisons were conducted using Tukey's HSD test. For visualization of both brain responses, signal-to-noise ratios (SNR) were calculated as summed uncorrected amplitudes divided by mean surrounding noise.

2.7. Scalp topography analysis

To assess whether the different facial expressions were associated with specific topographical patterns, we determined which electrodes across the whole scalp presented a significant expression-specific response on the grand-averaged uncorrected amplitudes summed across significant harmonics. Topographical differences were first normalized (McCarthy and Wood, 1985) to equalize the scalp-wide global magnitude of the response across emotions, and Z-scores were then calculated for each electrode. A repeated-measures ANOVA was also conducted on normalized summed BCA with *Expression* (anger, disgust, fear, happiness, sadness and neutrality) and *Electrode* (64 channels) as within-subject factors to determine whether the different emotions elicit distinguishable topographical patterns when amplitude is equalized across them (Dzhelyova et al., 2017). We focused on the interaction between *Expression* and *Electrode* that would indicate different topographical distributions between facial expressions.

2.8. Individual data analysis

To assess the significance of the expression-specific response at an individual level, we also calculated Z-scores (see section 2.6) in every participant for summed uncorrected amplitudes over the electrodes belonging to the defined ROIs, and then for all the other electrodes.

3. Results

3.1. Expression-specific response

Since only one specific facial expression periodically appeared at 1.2 Hz (i.e., every 5th stimulus) among all the other expressions randomly displayed at the 6 Hz base rate of stimulation, the brain response recorded at 1.2 Hz and its harmonics directly reflects single-glance categorization of a specific expression against the others regardless of expression-changes (captured in the general visual response elicited at the 6 Hz base rate). Visual inspection revealed that an expression-specific response was mainly recorded over lateral occipito-temporal and occipito-parietal regions, with larger amplitudes for fear and neutrality (Fig. 2). These two expressions elicited specific responses of high signal-to-noise ratio (SNR around 1.8, i.e. 80% of signal increase) suggesting that they are clearly discriminated when directly contrasted with all the other expressions. While the other facial expressions elicited weaker responses, they were nonetheless all visible on the EEG spectra (SNR around 1.4, i.e. 40% of signal increase) except for happiness (but with a significant nevertheless, see Z-scores below).

These observations from visual inspection were confirmed by the statistical analyses with a significant main effect of *Expression* ($F(2,6, 36.6) = 12.35$, $\epsilon = 0.52$, $\eta_p^2 = .477$, $p < .001$), due to a larger expression-specific response for fear (0.36 ± 0.05 (SEM) μV) and neutrality ($0.37 \pm 0.08 \mu\text{V}$) than for the other 4 expressions (anger: $0.09 \pm 0.03 \mu\text{V}$, disgust: $0.14 \pm 0.03 \mu\text{V}$, happiness: $0.06 \pm 0.03 \mu\text{V}$, sadness: $0.12 \pm 0.03 \mu\text{V}$, all $ps < .01$), and no other significant differences. This effect was qualified by an interaction between *Expression* and *ROI* ($F(10, 140) = 2.48$, $\eta_p^2 = .15$, $p = .009$) with a larger response over mO ($0.45 \pm 0.11 \mu\text{V}$) than IOT ($0.25 \pm 0.06 \mu\text{V}$) only for neutrality ($p = .001$). However, further inspection of the spatial distribution of the response for each facial expression suggested variable topographies between expressions (Fig. 3).

To better identify the topographical patterns observed for each facial expression, we eliminated the large amplitude differences between expressions by normalizing the response amplitude across the whole scalp (McCarthy and Wood, 1985; see Dzhelyova et al., 2017). As can be seen in the upper part of Fig. 3, normalized summed baseline-corrected amplitudes (BCA) revealed a variable topography of the expression-specific response across the different expressions. Interestingly, while all facial expressions seem to elicit occipito-parietal

activities, and present with a right hemisphere advantage, fear is the only expression showing a more ventral topographical distribution and a left hemisphere advantage. The repeated-measures ANOVA run on normalized summed BCA and including the 64 recording channels revealed a significant interaction between *Expression* and *Electrode* ($F(315,4410) = 1.51$, $\eta_p^2 = .10$, $p < .001$), confirming the variable spatial distributions of the expression-specific response across facial expressions when amplitude differences are controlled.

We also calculated Z-scores on normalized uncorrected amplitudes to determine which electrodes presented a significant expression-specific response for each emotion (bottom part of Fig. 3). All facial expressions elicited a significant expression-specific response over at least 4 posterior electrodes. Responses to anger and sadness were centered over medial occipital sites while responses to disgust and happiness were sparser over posterior regions. The categorization of fear and neutrality elicited significant responses encompassing many posterior electrodes but with a greater right hemispheric response only for neutrality. Significant electrodes also confirmed that an expression-specific response was recorded over occipito-parietal channels for all facial expressions except for fear.

3.2. Individual data analysis

Individual data analyses revealed the strength of the expression-specific response and its reliability across participants. When combining all facial expressions, a significant expression-specific response was recorded for every participant over at least 2 out of the 14 electrodes included in the ROIs (Fig. 4). When considering each facial expression separately, a significant expression-specific response was recorded over at least 2 electrodes over the scalp for every participant and for every facial expression. For fear in particular, the response was significant for every participant, with at least 2 out of the 14 electrodes included in the ROIs. The same was observed for neutrality, with at least 1 electrode included in the ROIs, except for one participant who nevertheless displayed a significant response over another posterior electrode (P5). For disgust and happiness, 13 out of the 15 participants displayed a significant response over at least 1 electrode included in the ROIs, the 2 other participants presenting a significant response elsewhere over the scalp. Finally, for anger and sadness, a significant response was observed over at least 1 electrode included in the ROIs for 12 out of the 15 participants, the 3 other participants displaying a significant response elsewhere over the scalp.

3.3. General visual response and behavioral data

The brain response recorded at the base frequency and harmonics reflects the processes elicited by low- and high-level visual cues rapidly changing in the stream of stimulation (e.g., contrast, expression-change). In line with previous studies (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018), we found a clear medial occipital response of high amplitude (Fig. 2). Accordingly, the main effect of *ROI* ($F(2,28) = 21.14$, $\eta_p^2 = .60$, $p < .001$) confirmed the larger response over mO sites ($3.68 \pm 0.42 \mu\text{V}$) than over the other ROIs ($ps < .01$, IOT: $1.56 \pm 0.17 \mu\text{V}$, rOT: $2.38 \pm 0.28 \mu\text{V}$), with 48.3% of the overall signal recorded over mO regions (respectively 20.5% and 31.2% for IOT and rOT), the response at the rOT sites is also larger than over the IOT sites ($p < .05$). Importantly, neither the main effect of *Expression* ($F < 1$) nor its interaction with *ROI* ($F(10,140) = 1.17$, $\eta_p^2 = .07$, $p = .35$) were significant, confirming that the facial expression displayed at the expression-specific frequency had no influence on the general visual response, and that the global attentional level that typically modulates such periodic brain activities (e.g., Kim et al., 2007) cannot account for the differences observed for the expression-specific response. In addition, behavioral data for the orthogonal task showed that the mean accuracy for detecting circle-to-square changes was 94.56% (SD = 9.2), with a mean correct response time of 457 ms

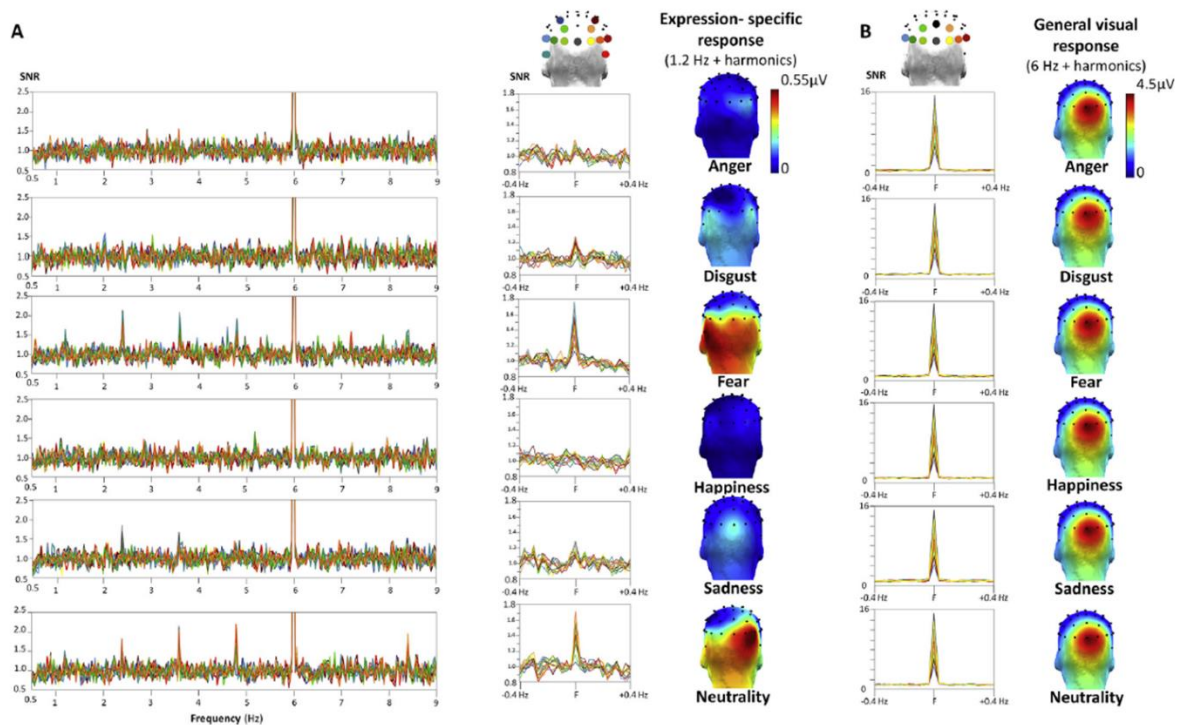


Fig. 2. Expression-specific and general visual response for each facial expression. A. Expression-specific response for each facial expression. Left part: FFT signal-to-noise ratio (SNR) spectra for channels included in the regions-of-interest (ROIs) and for the 6 facial expressions. SNR for the expression-specific response are visible at the 1.2 Hz frequency and its harmonics (i.e., integer multiples, e.g., 2.4 Hz, 3.6 Hz). Middle part: FFT signal-to-noise ratio (SNR) spectra calculated on the sum of significant harmonics of the 1.2 Hz expression-specific rate (F: until the 7th harmonic, i.e. 8.4 Hz, excluding the 6 Hz base frequency) for channels included in the ROIs and for the 6 facial expressions. Note the high SNR for each facial expression except happiness, with large responses for fear and neutrality (SNR \approx 1.8, 80% of signal increase) and weaker but still identifiable responses for the other expressions (SNR \approx 1.4, 40% of signal increase). Right part: 3D-topographical maps (posterior view) of summed baseline-corrected amplitudes (BCA) for the expression-specific response. B. General visual response elicited at the base rate. Left part: FFT signal-to-noise ratio (SNR) spectra calculated on the sum of significant harmonics of the 6 Hz base rate (F: until the 8th harmonic, i.e. 48 Hz) for channels included in the regions-of-interest (ROIs) and for the 6 facial expressions. Note that SNR is high and does not differ between the 6 facial expressions (SNR \approx 7, 700% of signal increase). Right part: 3D-topographical maps (posterior view) of summed baseline-corrected amplitudes (BCA) for the general visual response.

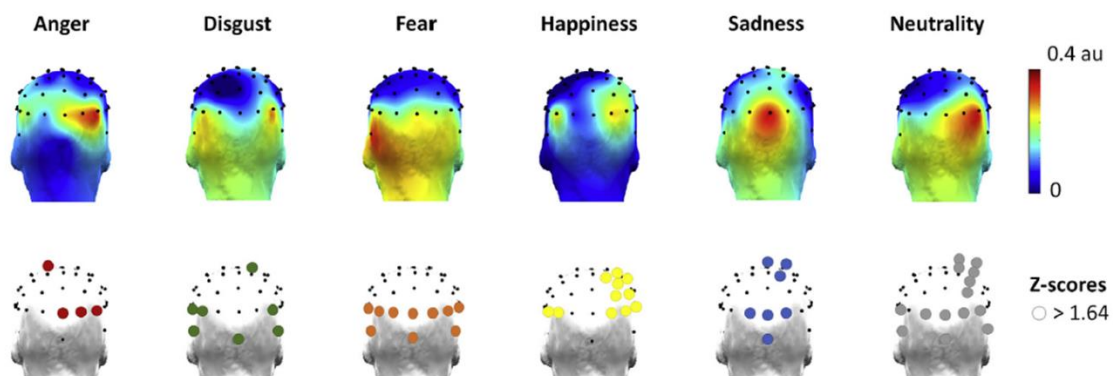


Fig. 3. Scalp topography of the expression-specific response. Upper part: 3D-topographical maps (posterior view) of normalized summed baseline-corrected amplitudes (BCA) of the expression-specific response for each facial expression. The scaling of the response equalizes global amplitude across expressions and reveals specific topographical patterns for each expression category. Bottom part: posterior electrodes with a significant ($Z > 1.64$, $p < .05$, one-tailed, signal > noise) response. For each expression, at least 4 electrodes were significant, and no electrode significantly responded to all expression categories. Note that neutrality and fear presented numerous significant electrodes. The response to fear was restricted to occipito-temporal channels compared with all other expressions.

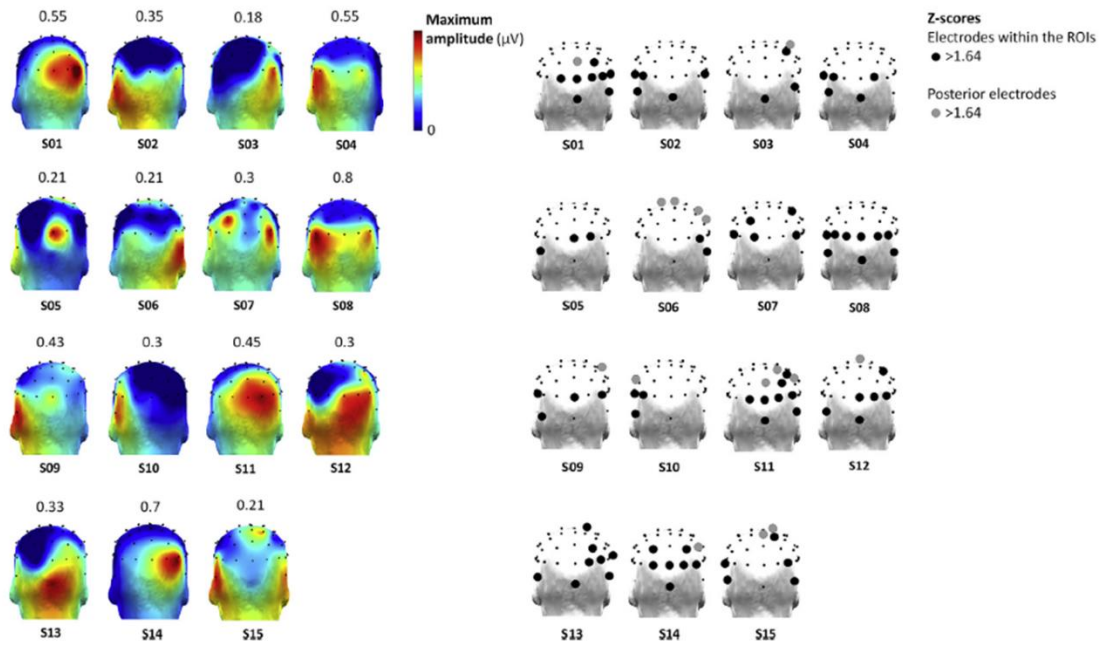


Fig. 4. Individual data: expression-specific response recorded for each participant. Left part: 3D-topographical maps (posterior view) of the expression-specific response averaged across the 6 facial expressions (amplitude is scaled for each participant and individual maximum amplitudes are indicated above each map). Right part: 3D-topographical maps (posterior view) of the electrodes presenting a significant (i.e., $Z > 1.64$, $p < .05$, one-tailed, signal > noise) expression-specific response averaged across facial expressions for each individual participant. Electrodes in black are those included in the ROIs, those in gray are other posterior electrodes.

(SD = 54). There were no differences between facial expressions for both accuracy and response times (both $F_s < 1$).

4. Discussion

Here, we extend recent FPVS-EEG studies measuring facial expression discrimination (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018) by showing that when directly contrasted against all the other expressions, each facial expression elicits a specific signature over posterior brain areas in the EEG spectrum, thus providing evidence for specific neural processes dedicated to each facial expression. We further showed that rapid discrimination (i.e. at a glance) between facial expressions and assignment of one expression into a specific emotion category are subtended by discriminable activities at the brain level, with variable topographies between expressions. More specifically, fear and neutrality elicit a larger response than anger, disgust, sadness, and happiness, revealing a particular status for these two expressions among all the others. For fear, the response also differs qualitatively, with a more ventral (i.e., occipito-temporal) and left-hemispheric response than for the other expressions.

The main purpose of the study was to determine whether dissociable brain responses can be observed for the assignment of facial expressions into discrete emotional categories. In other words, our aim was to demonstrate that specific patterns of electrocortical activities can be recorded for each facial expression when neural activities elicited for every facial expression (e.g., a neural process that codes for facial movements in general) are eliminated. We controlled for those general neural responses using a frequency-tagging approach in which an expression-specific response was recorded at 1.2 Hz and harmonics by opposing a facial emotion to all the others, delineating the aspects of the response that are specifically elicited by that given facial expression. Indeed, since facial expressions were rapidly changing at the 6 Hz

base rate of stimulation, neural activities reflecting the processing of any change of facial expression were captured by the general visual response recorded at 6 Hz and harmonics. To our knowledge, this is the first probing evidence of unique EEG signatures for each basic facial expression. Indeed, in previous studies, brain responses to variable facial expressions were generally confounded with other more general neural signals (e.g., face-related responses, expression-change responses) when measuring a large and global EEG response to the sudden onset of facial expression from a no-stimulus baseline as in typical ERP studies (Calvo and Nummenmaa, 2016 for review), or a brain response to a change of expression from a neutral face as in recent FPVS-EEG studies (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018). Importantly, the different facial expressions did not modulate the general visual response elicited at 6 Hz and harmonics, and the behavioral data obtained for the orthogonal shape-change detection task, showing that the expression-specific responses are not accounted by attentional variations during visual stimulation but truly reflect the differential processing of facial expressions.

With the present design, we were thus able to reveal specific neural markers of high SNR (i.e., ≈ 1.4 in average, 40% of signal increase compared with surrounding noise level) for each facial emotion in a few minutes of recording (i.e., only 3 min of stimulation were analyzed for each facial expression). These specific signatures were significant in every individual participant and presented with clear distinct topographies and amplitudes for the five basic expressions of happiness, anger, disgust, fear, and sadness, as well as for neutrality. While neutrality elicits a large response over right occipito-temporal sites, anger and sadness elicit more focal responses over medial occipital and parietal sites, predominantly over the right hemisphere for anger and more medial for sadness. Responses to disgust and happiness are more laterally distributed and encompass mostly central parietal regions, predominantly over the right hemisphere. In contrast, fear elicits a large

response encompassing all occipito-temporal sites, predominantly over the left hemisphere. The EEG responses elicited with the present design may reflect the activity of brain regions involved in parting facial expressions into discrete categories, such as the STS (Said et al., 2010). The distinct topographies also suggest that neural activities originating from at least partially distinct brain regions are recorded, such as those from the extended network involved in facial emotion recognition (Calder and Young, 2005; Haxby et al., 2000; Vytal and Hamann, 2010). Indeed, many electrodes responded only to a subset of expressions, and none responded to all expressions. Thus, we propose that the present paradigm taps the activity of neural substrates specifically involved in the coding of discrete facial emotions, as those isolated by brain imaging studies (e.g., Vytal and Hamann, 2010). These authors further underlined that the regions identified for each emotion category respond reliably to facial expressions, but also to other kinds of materials, visual or not. Thus, the expression-specific brain responses recorded here may also partly capture neural activities from areas that code for the emotional content of stimuli, irrespectively of their physical characteristics.

In this framework, both fear and neutrality appeared to elicit larger expression-specific responses. For neutrality, a face without emotional expressive features was opposed to all expressions of emotions. The observed large response for this non-emotional expression suggests that some brain regions respond to the general dissociation between non-emotional vs. emotional faces, that is, brain regions whose activity is related to the occurrence of (non-)expressive features, whatever their emotional content. In that respect, we observed a response pattern that was more typical of the right occipito-temporal activities usually reported for several face-related processes with the FPVS-EEG approach (e.g., Rossion, 2014a, 2014b). This suggests that the differential response to neutral faces originates from the core regions of the face-processing network (Calder and Young, 2005; Haxby et al., 2000). Considering the nature of the design – which contrasted expressive and non-expressive faces – the specific response to neutrality may be mainly driven by cortical regions involved in the processing of changeable aspects of faces, notably the STS (e.g., Srinivasan et al., 2016). It may also reflect activity from the lateral fusiform gyrus, involved in the processing of invariant aspect of faces (Haxby et al., 2000), and also modulated by the emotional content of faces (Buchel and Dolan, 2000; George et al., 2001; Kawasaki et al., 2012; Morris et al., 1998; Vuilleumier et al., 2001).

For fear, the response displayed the larger amplitude compared with the other emotions, with a more occipito-temporal topography and a left hemisphere advantage. This suggests that fear holds a special position as a facial expression, clearly discriminated from the other expressions, possibly in line with a selective “fear network” in the brain centered on the amygdala (Öhman and Wiens, 2004). Accordingly, both neuroimaging (Vytal and Hamann, 2010) and lesion studies (Adolphs et al., 1994) have reliably associated fear with amygdala activity. It is unlikely that the response recorded in our study was elicited directly in the amygdala, considering the deep location of this structure. Rather, it could reflect the modulatory influence of this structure on the visual cortex. Such modulations were frequently suggested in brain imaging studies (Pessoa et al., 2002; Vuilleumier et al., 2001). Furthermore, such modulations were not observed in patients with amygdala damages (Vuilleumier et al., 2004). Thus, the stronger response we recorded for fear at posterior occipito-temporal sites, in comparison to all other emotional expressions, may reflect the reentrance modulation of the amygdala to the visual cortex (Kawasaki et al., 2012; Pourtois et al., 2010), or more generally the spreading of the response elicited by fear in the amygdala to occipito-temporal, STS, anterior temporal and orbitofrontal cortex (Krolak-Salmon et al., 2004). Finally, it may reflect top-down influences from an amygdala-prefrontal system that increased monitoring of the environment to solve predictive uncertainty initiated by fearful expressions (see Whalen et al., 2013). In any event, thanks to FPVS-EEG, we were able to isolate a specific signature for fear

compared with other facial expressions. It holds high promise for future research conducted on populations whose differential processing of fear can be impaired (e.g. individuals with autism spectrum disorders (ASD); Malaia et al., 2017), in line with the successful recent application of FPVS-EEG in clinical research for testing e.g. face individuation in individuals with ASD (Vettori et al., 2019) or expression-change perception in participants with 22q11.2 deletion syndrome (Leleu et al., 2019).

4.1. Limitations

One limitation of the present study is the relatively small sample size that was not pre-experimentally defined due to the exploratory nature of the study. However, thanks to the frequency-tagging approach which provides very high SNR, we were able to identify a significant expression-specific response in every participant. This suggests that this brain response to facial expression is reliable. Accordingly, power analysis conducted on BCA averaged across ROIs and facial expressions with a significance level $\alpha = 0.05$ (one-tailed, signal > noise = BCA > 0) revealed that with a mean amplitude of 0.19 ± 0.11 (SD) μV , we obtained a large effect size of 1.73 (Cohen's d) leading to maximal power $1-\beta = 1$. With this power, a similar effect could even be found with a smaller sample size $N = 8$. Power would still be high ($1-\beta = 0.83$) if we consider a smaller effect size of $d = 0.67$, corresponding to the lower limit of the 99% confidence interval calculated with the observed effect size. Hence, despite a small sample size, the brain response identified here seems to reflect a robust neural marker of the visual discrimination of facial expressions.

5. Conclusions

Taken together, the present findings demonstrate that specific EEG signatures can be isolated and quantified for different facial expressions of basic emotions using FPVS-EEG and direct contrasts between a given facial expression and all the others. These specific neural markers are of high SNR, reliably elicited in every individual participant in a few minutes of recording, and present with variable topographies, suggesting that different neural substrates underlie the brain coding of each facial expression of emotion. In this context, fear and neutrality elicit quantitatively and qualitatively different brain responses, suggesting particular status for neutral (i.e., no emotion) and fearful (i.e., threatened) faces in the human brain. Finally, the robustness of the present approach offers a unique opportunity to evaluate single-glance facial expression processing with precise issues on specific emotions and/or for various populations.

CRedit authorship contribution statement

Fanny Poncet: Data curation, Formal analysis, Writing - original draft, Writing - review & editing. Jean-Yves Baudouin: Formal analysis, Funding acquisition, Methodology, Project administration, Resources, Supervision, Validation, Visualization, Writing - original draft, Writing - review & editing. Milena P. Dzhelyova: Writing - review & editing. Bruno Rossion: Writing - review & editing. Arnaud Leleu: Data curation, Formal analysis, Funding acquisition, Methodology, Project administration, Resources, Supervision, Validation, Visualization, Writing - original draft, Writing - review & editing.

Acknowledgments

The authors are grateful to Romain Patrux for help in data collection and to Renaud Brochard and the “Institut Universitaire de France” for assistance and financial support in performing EEG. This work received support from the “Conseil Régional Bourgogne Franche-Comté” (PARI grant to FP, JYB and AL, and FABER grant to AL), the FEDER (European

Funding for Regional Economic Development) and the French “Investissements d’Avenir” program, project ISITE-BFC (contract ANR-15-IDEX-03). MD is supported by the Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS). The authors declare no competing interest.

References

- Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., Damasio, A.R., 1994. Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature* 372 (6507), 669–672.
- Adrian, E.D., Matthews, B.H.C., 1934. The Berger rhythm: potential changes from the occipital lobes in man. *Brain* 57 (4), 355–385.
- Ashley, V., Vuilleumier, P., Swick, D., 2004. Time course and specificity of event-related potentials to emotional expressions. *Neuroreport* 15 (1), 211–216.
- Barrett, L.F., Lindquist, K.A., Bliss-Moreau, E., Duncan, S., Gendron, M., Mize, J., Brennan, L., 2007. Of mice and men: natural kinds of emotions in the mammalian brain? A response to Panksepp and Izard. *Perspect. Psychol. Sci.* 2 (3), 297–312.
- Barrett, L.F., Wager, T., 2006. The structure of emotion: evidence from the neuroimaging studies. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* 15 (2), 79–83.
- Braddick, O.J., Wattam-Bell, J., Atkinson, J., 1986. Orientation-specific cortical responses develop in early infancy. *Nature* 320, 617–619.
- Buchel, C., Dolan, R.J., 2000. Classical fear conditioning in functional neuroimaging. *Curr. Opin. Neurobiol.* 10 (2), 219–223.
- Calder, A.J., Young, A.W., 2005. Understanding the recognition of facial identity and facial expression. *Nat. Rev. Neurosci.* 6, 641–651.
- Calvo, M.G., Nummenmaa, L., 2016. Perceptual and affective mechanisms in facial expression recognition: an integrative review. *Cognit. Emot.* 30 (6), 1081–1106.
- Calvo, M.G., Beltrán, D., 2013. Recognition advantage of happy faces: tracing the neurocognitive processes. *Neuropsychologia* 51 (11), 2051–2060.
- Calvo, M.G., Mamer, H., Beltrán, D., 2013. When does the brain distinguish between genuine and ambiguous smiles? An ERP study. *Brain Cogn.* 81 (2), 237–246.
- Darwin, C., 1872. *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. John Murray, London, UK Retrieved from <http://darwin-online.org.uk>.
- Dzhelyova, M., Rossion, B., 2014a. Supra-additive contribution of shape and surface information to individual face discrimination as revealed by fast periodic visual stimulation. *J. Vis.* 14, 1–14 (14, 15).
- Dzhelyova, M., Rossion, B., 2014b. The effect of parametric stimulus size variation on individual face discrimination indexed by fast period visual stimulation. *BMC Neurosci.* 15 (87), 1–12.
- Dzhelyova, M., Jacques, C., Rossion, B., 2017. At a single glance: fast periodic visual stimulation uncovers the spatio-temporal dynamics of brief facial expression changes in the human brain. *Cerebr. Cortex* 27 (8), 4106–4123.
- Ekman, P., 1992. An argument for basic emotions. *Cognit. Emot.* 6 (3–4), 169–200.
- Ekman, P., 1993. Facial expression and emotion. *Am. Psychol.* 48 (4), 384–392.
- Ekman, P., 1994. Strong evidence for universals in facial expressions: a reply to Russell’s mistaken critique. *Psychol. Bull.* 115 (2), 268–287.
- Ekman, P., Friesen, W.V., 1971. Constants across cultures in the face and emotion. *J. Personal. Soc. Psychol.* 17 (2), 124–129.
- Ekman, P., Friesen, W.V., Ellsworth, P., 1972. *Emotion in the Human Face: Guidelines for Research and an Integration of Findings*. Pergamon Press, New York.
- Elfenbein, H.A., Ambady, N., 2002. On the universality and cultural specificity of emotion recognition: a meta-analysis. *Psychol. Bull.* 128 (2), 203–235.
- Etoff, N.L., Magee, J.J., 1992. Categorical perception of facial expressions. *Cognition* 44 (3), 227–240.
- George, N., Driver, J., Dolan, R.J., 2001. Seen gaze-direction modulates fusiform activity and its coupling with other brain areas during face processing. *Neuroimage* 13 (6), 1102–1112.
- Harris, R.J., Young, A.W., Andrews, T.J., 2012. Morphing between expressions dissociates continuous from categorical representations of facial expression in the human brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. Unit. States Am.* 109 (51), 21164–21169.
- Harris, R.J., Young, A.W., Andrews, T.J., 2014. Dynamic stimuli demonstrate a categorical representation of facial expression in the amygdala. *Neuropsychologia* 56, 47–52.
- Haxby, J.V., Hoffman, E.A., Gobbini, M.I., 2000. The distributed human neural system for face perception. *Trends Cognit. Sci.* 4 (6), 223–233.
- Kawasaki, H., Tsuchiya, N., Kovach, C.K., Nourski, K.V., Oya, H., Howard, M.A., Adolphs, R., 2012. Processing of facial emotion in the human fusiform gyrus. *J. Cogn. Neurosci.* 24 (6), 1358–1370.
- Kim, Y.J., Grabowecy, M., Paller, K.A., Muthu, K., Suzuki, S., 2007. Attention induces synchronization-based response gain in steady-state visual evoked potentials. *Nat. Neurosci.* 10 (1), 117–125.
- Kim, H., Somerville, L., Johnstone, T., Polis, S., Alexander, A., Shin, L., Whalen, P., 2004. Contextual modulation of amygdala responsivity to surprised faces. *J. Cogn. Neurosci.* 16 (10), 1730–1745.
- Krolak-Salmon, P., Henaff, M.A., Vighetto, A., Bertrand, O., Mauguier, F., 2004. Early amygdala reaction to fear spreading in occipital, temporal, and frontal cortex: a depth electrode ERP study in human. *Neuron* 42 (4), 665–676.
- Leleu, A., Dzhelyova, M., Rossion, B., Brochard, R., Durand, K., Schaal, B., Baudouin, J.-Y., 2018. Tuning functions for automatic detection of brief changes of facial expression in the human brain. *Neuroimage* 179, 235–251.
- Leleu, A., Favre, E., Yalilan, A., Fumrat, H., Klamm, J., Amado, I., Baudouin, J.-Y., Franck, N., Demily, C., 2019. An implicit and reliable neural measure quantifying impaired visual coding of facial expression: evidence from the 22q11.2 deletion syndrome. *Transl. Psychiatry* 9, 67.
- Leleu, A., Godard, O., Dollion, N., Durand, K., Schaal, B., Baudouin, J.-Y., 2015. Contextual odors modulate the visual processing of emotional facial expressions: an ERP study. *Neuropsychologia* 77, 366–379.
- Leppänen, J.M., Kauppinen, P., Peltola, M.J., Hietanen, J.K., 2007. Differential electrocortical responses to increasing intensities of fearful and happy emotional expressions. *Brain Res.* 1166, 103–109.
- Liu-Shuang, J., Norcia, A.M., Rossion, B., 2014. An objective index of individual face discrimination in the right occipito-temporal cortex by means of fast periodic oddball stimulation. *Neuropsychologia* 52, 57–72.
- Liu-Shuang, J., Torfs, K., Rossion, B., 2016. An objective electrophysiological marker of face individualisation impairment in acquired prosopagnosia with fast periodic visual stimulation. *Neuropsychologia* 83, 100–113.
- Luo, W., Feng, W., He, W., Wang, N.-Y., Luo, Y.-J., 2010. Three stages of facial expression processing: ERP study with rapid serial visual presentation. *Neuroimage* 49 (2), 1857–1867.
- Makeig, S., Bell, A.J., Jung, T.-P., Sejnowski, T.J., 1996. Independent component analysis of electroencephalographic data. In: Touretzky, D., Mozer, M., Hasselmo, M. (Eds.), *Advances in Neural Information Processing Systems 8*. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 145–151.
- Malaia, E., Cockerham, D., Rublein, K., 2017. Visual Integration of Fear and Anger Emotional Cues by Children on the Autism Spectrum and Neurotypical Peers: an EEG Study. *Neuropsychologia*. (in press).
- McCarthy, G., Wood, C.C., 1985. Scalp distributions of event-related potentials: an ambiguity associated with analysis of variance models. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 62 (3), 203–208.
- Morris, J.S., Friston, K.J., Buchel, C., Frith, C.D., Young, A.W., Calder, A.J., et al., 1998. A neuromodulatory role for the human amygdala in processing emotional facial expressions. *Brain* 121, 47–57.
- Norcia, A.M., Appelbaum, L.G., Ales, J.M., Cottareau, B.R., Rossion, B., 2015. The steady-state visual evoked potential in vision research: a review. *J. Vis.* 15 (6), 1–46 4.
- Öhman, A., Wiens, S., 2004. The concept of an evolved fear module and cognitive theories of anxiety. In: Manstead, A.S.R., Frijda, N., Fischer, A. (Eds.), *Feelings and Emotions: the Amsterdam Symposium*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pessoa, L., McKenna, M., Gutierrez, E., Ungerleider, L.G., 2002. Neural processing of emotional faces requires attention. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99 (17), 11458–11463.
- Pourtois, G., Spinelli, L., Seeck, M., Vuilleumier, P., 2010. Modulation of face processing by emotional expression and gaze direction during intracranial recordings in right fusiform cortex. *J. Cogn. Neurosci.* 22 (9), 2086–2107.
- Puce, A., Syngieniotis, A., Thompson, J.C., Abbott, D.F., Wheaton, K.J., Castiello, U., 2003. The human temporal lobe integrates facial form and motion: evidence from fMRI and ERP studies. *Neuroimage* 19 (3), 861–869.
- Regan, D., 1989. *Human Brain Electrophysiology: Evoked Potentials and Evoked Magnetic Fields in Science and Medicine*. Elsevier, New York.
- Retter, T.L., Rossion, B., 2016. Uncovering the neural magnitude and spatio-temporal dynamics of natural image categorization in a fast visual stream. *Neuropsychologia* 91, 9–28.
- Rossion, B., Torfs, K., Jacques, C., Liu-Shuang, J., 2015. Fast periodic presentation of natural images reveals a robust face-selective electrophysiological response in the human brain. *J. Vis.* 15 (1), 1–18 18.
- Rossion, B., 2014a. Understanding face perception by means of human electrophysiology. *Trends Cognit. Sci.* 18 (6), 310–318.
- Rossion, B., 2014b. Understanding individual face discrimination by means of fast periodic visual stimulation. *Exp. Brain Res.* 232 (6), 1599–1621.
- Russell, J.A., 1980. A circumplex model of affect. *J. Personal. Soc. Psychol.* 39, 1161–1178.
- Said, C.P., Moore, C.D., Engell, A.D., Todorov, A., Haxby, J.V., 2010. Distributed representations of dynamic facial expressions in the superior temporal sulcus. *J. Vis.* 10 (5), 1–12 11.
- Sauter, D.A., Eisner, F., 2013. Commonalities outweigh differences in the communication of emotions across human cultures. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110 (3), E180.
- Srinivasan, R., Golomb, J.D., Martinez, A.M., 2016. A neural basis of facial action recognition in humans. *J. Neurosci.* 36 (16), 4434–4442.
- Tottenham, N., Tanaka, J.W., Leon, A.C., McCarry, T., Nurse, M., Hare, T.A., Nelson, C.A., 2009. The NimStim set of facial expressions: judgments from untrained research participants. *Psychiatr. Res.* 168 (3), 242–249.
- Vettori, S., Dzhelyova, M., Van der Donck, S., Jacques, C., Steyaert, J., Rossion, B., Boets, B., 2019. Reduced neural sensitivity to rapid individual face discrimination in autism spectrum disorder. *Neuroimage: Clinical* 21, 101613.
- 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., Armony, J.L., Driver, J., Dolan, R.J., 2001. Effects of attention and emotion on face processing in the human brain: an event-related fMRI study. *Neuron* 30 (3), 829–841.
- 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. *Nat. Neurosci.* 7 (11), 1271–1281.
- Vytal, K., Hamann, S., 2010. Neuroimaging support for discrete neural correlates of basic emotions: a voxel-based meta-analysis. *J. Cogn. Neurosci.* 22 (12), 2864–2885.
- Whalen, P.J., Raila, H., Bennett, R., Mattek, A., Brown, A., Taylor, J., et al., 2013. Neuroscience and facial expressions of emotion: the role of amygdala-prefrontal interactions. *Emotion Rev.* 5 (1), 78–83.
- Williams, L.M., Palmer, D., Liddell, B.J., Song, L., Gordon, E., 2006. The ‘when’ and ‘where’ of perceiving signals of threat versus non-threat. *Neuroimage* 31 (1), 458–467.
- Woodworth, R.S., Schlosberg, H., 1954. *Experimental Psychology: Revised Edition*. Henry Holt, New York.

Annexe 8 : Article « Maternal odor shapes rapid face categorization in the infant brain » dans son format publié

Received: 23 January 2019 | Revised: 7 May 2019 | Accepted: 4 June 2019

DOI: 10.1111/desc.12877

SHORT REPORT

Developmental Science  WILEY

Maternal odor shapes rapid face categorization in the infant brain

Arnaud Leleu¹  | Diane Rekow¹  | Fanny Poncet¹ | Benoist Schaal¹  |
Karine Durand¹  | Bruno Rossion^{2,3,4}  | Jean-Yves Baudouin^{1,5} 

¹Developmental Ethology and Cognitive Psychology group, Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation, Université Bourgogne Franche-Comté, CNRS, Inra, AgroSup Dijon, Dijon, France

²Psychological Sciences Research Institute, Institute of Neuroscience, University of Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgium

³Université de Lorraine, CNRS, CRAN, Nancy, France

⁴Université de Lorraine, CHRU-Nancy, Nancy, France

⁵Laboratoire Développement, Département Psychologie du Développement, de l'Éducation et des Vulnérabilités (PsyDÉV), Institut de psychologie, Université de Lyon (Lumière Lyon 2), Individu, Processus, Handicap, Éducation (DIPHE), Bron cedex, France

Correspondence

Arnaud Leleu and Jean-Yves Baudouin, Developmental Ethology and Cognitive Psychology group, Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation, Université Bourgogne Franche-Comté, CNRS, Inra, AgroSup Dijon, Dijon, France.
Email: arnaud.leleu@u-bourgogne.fr (A.L.) and j.baudouin@univ-lyon2.fr (J.-Y.B.)

Funding information

Conseil Régional Bourgogne Franche-Comté, Grant/Award Number: PARI grant; European Funding for Regional Economic Development; French "Investissements d'Avenir" program, project ISITE-BFC, Grant/Award Number: ANR-15-IDEX-03; Centre National de la Recherche Scientifique

Abstract

To successfully interact with a rich and ambiguous visual environment, the human brain learns to differentiate visual stimuli and to produce the same response to subsets of these stimuli despite their physical difference. Although this visual categorization function is traditionally investigated from a unisensory perspective, its early development is inherently constrained by multisensory inputs. In particular, an early-maturing sensory system such as olfaction is ideally suited to support the immature visual system in infancy by providing stability and familiarity to a rapidly changing visual environment. Here, we test the hypothesis that rapid visual categorization of salient visual signals for the young infant brain, human faces, is shaped by another highly relevant human-related input from the olfactory system, the mother's body odor. We observe that a right-hemispheric neural signature of single-glance face categorization from natural images is significantly enhanced in the maternal versus a control odor context in individual 4-month-old infant brains. A lack of difference between odor conditions for the common brain response elicited by both face and non-face images rules out a mere enhancement of arousal or visual attention in the maternal odor context. These observations show that face-selective neural activity in infancy is mediated by the presence of a (maternal) body odor, providing strong support for multisensory inputs driving category acquisition in the developing human brain and having important implications for our understanding of human perceptual development.

KEYWORDS

EEG, face categorization, frequency-tagging, infant brain, maternal body odor, multisensory

1 | INTRODUCTION

To deal with the flurry of sensory inputs coming from all modalities in the rich environment surrounding us, the brain needs to organize

events into distinct categories, that is, stimuli that are treated as equivalent. Without this fundamental categorization function, our nervous systems would be overwhelmed by the sheer diversity of our experience. For this reason, categorization is thought of as a building block for all cognitive functions such as learning, memory, and communication (Murphy, 2002; Rosch, Mervis, Gray, Johnson, & Boyes-Braem, 1976; Smith & Medin, 1981).

Arnaud Leleu, Diane Rekow and Fanny Poncet contributed equally.

How categories are progressively formed in the human brain during early development remains, however, largely unknown. Classically, perceptual development is studied separately for each sensory modality, under the assumption that the brain first needs to decode modality-specific features for each input to define its category before combining these unimodal categories to form higher-order semantic concepts (Grill-Spector & Weiner, 2014; Lambon Ralph, Jefferies, Patterson, & Rogers, 2017; Mandler, 2004; Mareschal & Quinn, 2001; Piaget, 1952). An alternative view posits that because visual, auditory, tactile, olfactory, and gustatory cues co-occur in the environment, multisensory inputs constrain the early organization of categories and further benefit to the development of unisensory perception (Bremner, Lewkowicz, & Spence, 2012; Gibson, 1969; Lewkowicz, 2010). Supporting this latter view, it is clear that infants easily bind auditory and visual inputs (Lewkowicz, 2000; Lickliter & Bahrick, 2000) and take advantage of intersensory redundancy (Bahrick, Lickliter, & Flom, 2004). For instance, neonates learn better their mother's face or the face of a stranger when it is accompanied by their voice (Guellaï, Coulon, & Streri, 2011; Sai, 2005).

How categorization in a given modality relies on multisensory inputs depends on the functional onset of the different sensory modalities (Gottlieb, 1971). In the sequence of human sensory development, the olfactory system becomes functional earlier than the visual system (Turkewitz & Devenny, 1993). Human fetuses encode, retain, and actively use the odor properties of their environment (Schaal, Marlier, & Soussignan, 1998, 2000), and their delivery to infants as isolated stimuli elicits differentiable physiological and

Research highlights

- We provide neural evidence that visual categorization of faces is shaped by concomitant maternal odor inputs at 4 months of age.
- The odor effect is observed in individual infant brains.
- Common visual processes elicited by both face and non-face images are not affected by the odor context, excluding a general increase in arousal/visual attention.
- These results support a multisensory account of category acquisition in the human brain.

behavioral responses (Doucet, Soussignan, Sagot, & Schaal, 2007; Rattaz, Goubet, & Bullinger, 2005; Russell, 1976; Soussignan, Schaal, Marlier, & Jiang, 1997). Odor cues are thus in a position to ease the interpretation of inputs from the later-developing visual system. In addition, contextual odors are more stable in space and time compared with highly variable visual inputs (Schaal & Durand, 2012). Hence, olfaction may support the early development of visual categorization in assisting the brain to detect regularities in the flow of visual information, in assigning relevance and in attributing meaning to visual events based on prior odor knowledge, and in channeling some visual inputs into a common category. Accordingly, recent studies showed that 3-month-olds look longer at a smiling than a

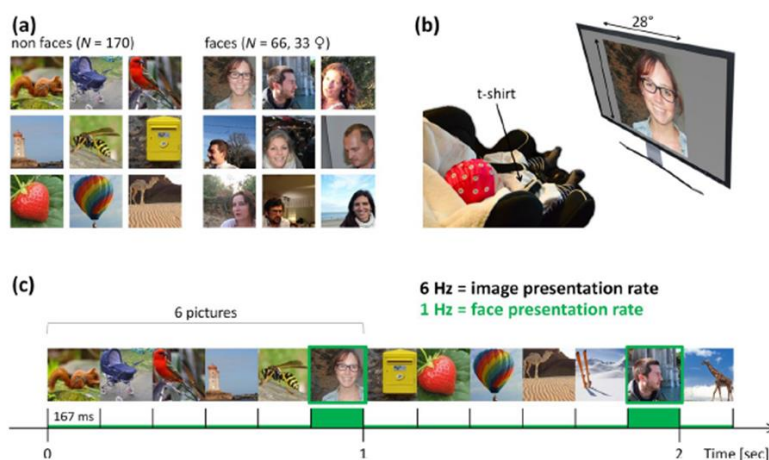


FIGURE 1 A frequency-tagging approach in electroencephalography (EEG) isolating a neural marker of face categorization in an odor context. (a) Examples of the unsegmented images of objects and faces used as stimuli. (b) After EEG-cap placement, infants were installed in a seat facing a computer screen. Two odor conditions were delivered by disposing t-shirts on the infant's chest: a t-shirt worn by the mother (maternal odor) or an unworn identical t-shirt (control odor). Images were presented in the center of the screen with a size of about 28° of visual angle, thus subtending a large area of the infants' visual field. (c) Example of 2 s (/ 32) of fast stimulation with images periodically displayed at a base rate of 6 Hz (i.e., 6 pictures per second) without inter-stimulus interval. At this rapid rate, each stimulus is presented for ≈ 167 ms implying that perception occurs at a glance. Faces are inserted every 6th stimulus, at a lower rate of 1 Hz. Hence, two dissociated brain responses are tagged at two frequencies within the same stimulation sequence and quantified in the EEG frequency spectrum: a common visual response (6 Hz and harmonics, i.e., integer multiples) reflecting the processing of all cues that flicker at the base rate; a face categorization response (1 Hz and harmonics) directly reflecting the discrimination of faces from other objects and their generalization into a single category

disgusted face in a pleasant odor context (Godard, Baudouin, Schaal, & Durand, 2016), and maternal body odor enhances preferential looking for a face over a car in 4-month-olds (Durand, Baudouin, Lewkowicz, Goubet, & Schaal, 2013). However, these behavioral effects could be due to reorientation of attention following categorization and have been observed only during pairwise discriminations with limited stimulus sets. Critically, what is currently missing is direct evidence that nonvisual cues, such as odors, shape visual categorization processes (i.e., discrimination between categories and generalization across variable exemplars from a single category) during early development.

To investigate odor-driven early development of visual categorization in the human brain, we examine here whether a neural correlate of the earliest and most salient form of visual categorization for young infants, human face categorization, is shaped by the concurrent presentation of a relevant odor for infants, maternal body odor. We take advantage of relatively recent evidence for rapid face categorization of natural images over the right occipito-temporal cortex of 4- to 6-month-old infants with frequency-tagging in electroencephalography (EEG) (de Heering & Rossion, 2015). We extend this observation in a younger age group of eighteen 4-month-old infants with a new set of highly variable face images (Figure S1) subtending a large area (28°) of the infants' visual field (Figure 1). Infants are exposed to two odor conditions: a control odor using an unworn t-shirt and the maternal odor using a t-shirt worn by each mother during three nights preceding testing (Durand et al., 2013). We therefore explore whether the high-level face categorization response in the infant brain is modulated by concurrent odor cues from the maternal body odor.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Participants

Twenty-five full-term 4-month-old infants participated in the study. They were recruited through the local birth registry after mail contact and interested parents were sent the material for collecting the maternal body odor. Before testing, all parents gave written informed consent and none reported their infants suffering from any visual, olfactory, neurologic, or psychiatric disorder. Testing was conducted according to the Declaration of Helsinki and approved by the French ethics committee (CPP Sud-Est III - 2016-A02056-45). Data from seven infants were excluded due to unusable EEG data ($N = 2$), less than two valid sequences for one condition ($N = 3$), noncompliance with the procedure for odor collection ($N = 1$), or atypical data compared with the group's mean ($N = 1$). The final sample thus consisted of 18 infants (6 females, mean age = 129 ± 9 (SD) days, range: 120–157 days).

were excluded due to unusable EEG data ($N = 2$), less than two valid sequences for one condition ($N = 3$), noncompliance with the procedure for odor collection ($N = 1$), or atypical data compared with the group's mean ($N = 1$). The final sample thus consisted of 18 infants (6 females, mean age = 129 ± 9 (SD) days, range: 120–157 days).

2.2 | Visual stimuli

A large set of images of various objects (animals, plants, man-made objects; $N = 170$) and human adult faces ($N = 66$, 33 females)

unsegmented from their natural background and with variable colors, viewpoints and lighting conditions, was used (Figure 1a). Images were first cropped to a square and resized to 400×400 pixels. Objects and faces were more or less off-centered after cropping to increase their eccentricity and avoid the presence of a clear facial pattern in the mean face image (Figure S1). Stimuli were presented in the center of a screen at a viewing distance of 57 cm and subtended a large area of the infants' visual field, that is, roughly $28 \times 28^\circ$ of visual angle (Figure 1b). Hence, face size was close to the typical size in infants' everyday social interactions but faces were presented at variable locations, increasing the difficulty for single-glance categorization.

2.3 | Odor stimuli

Infants were exposed to maternal odor cues in contrast with a control odor condition (Durand et al., 2013). Maternal body odor was collected on a white t-shirt (100% cotton) sent to the mother enclosed in a zip-locked hermetic plastic bag one week preceding the experiment. The t-shirt was worn by the mother for the three consecutive nights preceding testing. Nightwear improves standardization across participants by attenuating activity-related individual differences. In addition, mothers were asked to refrain from using perfume and odorous soap during the collection period. During the days, they were instructed to store the t-shirt in the hermetic bag that could be left at ambient temperature but far from any heating device. The control condition consisted of an unworn identical t-shirt with equivalent storage procedure. Before sending the t-shirt to the mother, both t-shirts were laundered using hypoallergenic powder detergent (Persavon, France).

2.4 | Procedure

Fast periodic visual stimulation was designed with a frequency-tagging approach to dissociate a common visual response and a face categorization response within the same stimulation sequence (de Heering & Rossion, 2015; Rossion, Torfs, Jacques, & Liu-Shuang, 2015; see Rossion, Jacques, & Jonas, 2018 for review). Using custom software written in Java, stimuli were presented on a 24-inch LED screen (60 Hz refresh rate, resolution: $1,920 \times 1,080$ pixels) with a mid-level gray background (128/255 in grayscale) at a 6-Hz base rate (6 images per second) without inter-stimulus interval. At this rate, each stimulus lasts about 167 ms (1 s/6) implying that perception occurs at a glance. The 6-Hz base frequency of image presentation tags a common visual response reflecting the general visual processing of all presented natural images. In each stimulation sequence, a face stimulus appears every 6 stimuli, with all stimuli randomly selected from their respective sets (Figure 1c). Hence, faces are introduced each stimulus lasts about 167 ms (1 s/6) implying that perception occurs at a glance. The 6-Hz base frequency of image presentation tags a common visual response reflecting the general visual processing of all presented natural images. In each stimulation sequence, a face stimulus appears every 6 stimuli, with all stimuli randomly selected from their respective sets (Figure 1c). Hence, faces are introduced at a rate of $6/6 = 1$ Hz in the rapid train of stimuli. Any differential response to faces versus non-face stimuli that is reliably (i.e., periodically) generated is reflected at 1 Hz and harmonics (i.e., integer multiples) in the EEG frequency spectrum. This response is thus a direct

marker of face categorization, devoid of low-level visual confounds (see de Heering & Rossion, 2015; Rossion et al., 2015; Rossion et al., 2018).

After electrode-cap placement, infants were comfortably installed in a baby car seat in front of the screen in a light- and sound-attenuated room. They were continuously monitored using a camera placed on top of the screen. To reduce the presence of olfactory noise, this room was well aired between testing sessions and experimenters did not use, eat, or drink any odorous product before testing. During testing, parents were asked to stay far enough (at least 2.5 m) from their infants and to not interact with them except in case of manifest distress. The odor conditions were delivered by disposing the t-shirts on the infants' upper chest, attached with the seat belts, about 5 s before a sequence began (Figure 1b). T-shirts were folded to optimally expose infants to the odorous axillary, breast, and neck regions. They were manipulated with two pairs of dedicated disposable nitrile gloves (Shield Scientific, The Netherlands). Each infant was tested in the two odor conditions alternated every two sequences. Their presentation order was counterbalanced across infants.

Each 34.5-s visual sequence started with a pre-stimulation interval of 0.5 s of a blank screen, followed by a fade-in of increasing contrast lasting 1.833 s. Then, the stimulation lasted 31.167 s at full contrast before a 0.833-s fade-out of decreasing contrast and a blank post-stimulation interval of 0.167 s. The 66 face images were divided into two sets of 33 faces each being randomly assigned to one sequence during the testing of one odor condition. The 170 non-face images were used in all sequences. Auditory tones were used to reorient infants' attention toward the screen during stimulation. Their non-periodicity avoided any contamination of the frequency-tagged EEG responses by auditory-evoked potentials. A sequence was not considered for further analyses if infants started to cry or manifest distress before it ended. An infant-based criterion was used to stop testing when infants stopped looking at the screen, or were too tired or discomforted to pursue the experiment. Infants performed between 4 and 16 sequences (mean = 8.5 ± 3.31 (SD) sequences), for an overall testing duration per infant between 2 min and 18 s and 9 min and 12 s.

2.5 | EEG recording and analysis

EEG was continuously recorded from 32 Ag/AgCl electrodes mounted in a cap (Waveguard, ANT Neuro, The Netherlands) according to the 10-10 classification system (acquisition reference: AFz, electrode impedance <15 k Ω , sampling rate: 1,024 Hz). EEG data were then preprocessed, and frequency-domain analysis (Appendix A) was performed to isolate and quantify both 6-Hz common visual response and 1-Hz face categorization response and their harmonics (i.e., integer multiples). At a high-frequency resolution, frequency-domain representation provides high signal-to-noise ratio (SNR) since the noise spreads to broad frequency ranges while the signal is captured in tiny frequency bins associated with

little noise. Frequency resolution was 0.03125 Hz here, allowing noise level estimation from frequency bins surrounding the signal. According to de Heering and Rossion (2015), the face categorization response appears over the right occipito-temporal channel P8 and to a lesser extent over its homologous channel P7 in the left hemisphere. Analysis was thus conducted within right and left regions-of-interest (ROIs; Figure S2) centered on P8 and P7 and including contiguous channels (O1/2, P3/4, CP5/6). Likewise, since the common visual response is mainly observed over the medial occipital electrode Oz (de Heering & Rossion, 2015), it was analyzed within a ROI (Figure S2) encompassing Oz and contiguous electrodes (POz, O1, O2). As in previous studies with this approach (e.g., de Heering & Rossion, 2015; Rossion et al., 2015), the significance of each brain response was estimated at both group and individual levels using Z-scores (response vs. noise amplitude). Odor conditions were then compared over identified channels using *t* tests (individual noise-corrected amplitudes) and Z-scores for every individual odor effect (see Appendix A for details).

3 | RESULTS

3.1 | Rapid face categorization in the infant brain

For combined odor conditions, visual inspection revealed a face-selective brain response at the predefined 1-Hz rate of face pictures presentation mainly over right posterior regions (Figure 2a). The face categorization response reached significance over the right occipito-temporal channel P8 ($Z = 4.79$, $p < 0.001$, one-tailed, signal $>$ noise) and its contiguous electrode CP6 ($Z = 4.26$, $p < 0.001$) with a noise-corrected amplitude across conditions of 1.14 ± 0.49 (SEM) μ V and 1.18 ± 0.37 μ V, respectively. This response was lower (0.34 ± 0.49 μ V) but significant over the left occipito-temporal channel P7 ($Z = 1.91$, $p = 0.028$). The response was only recorded on the first harmonic (Table S1) and was not driven by a small subset of infants (Figure 2b and Table S2) since 10 infants presented a significant response over CP6 and/or P8 and another 3 infants over at least one other electrode (i.e., O2, P4) within the right-hemispheric ROI. Given that a face-selective response was previously isolated in the infant brain with some infants installed in a car seat and others seated on their mother's lap (de Heering & Rossion, 2015), these observations across odor conditions replicate and extend this finding in a younger age group with a novel, even more challenging, stimulus set. They indicate that, at 4 months of age, the infant brain is already able to categorize at a glance multiple variable faces embedded in their natural background and presented in a fast train of various non-face images.

3.2 | Maternal odor shapes the neural signature of face categorization

Visually, the face-selective response evolves from a parieto-temporal response slightly larger in the right hemisphere in the control

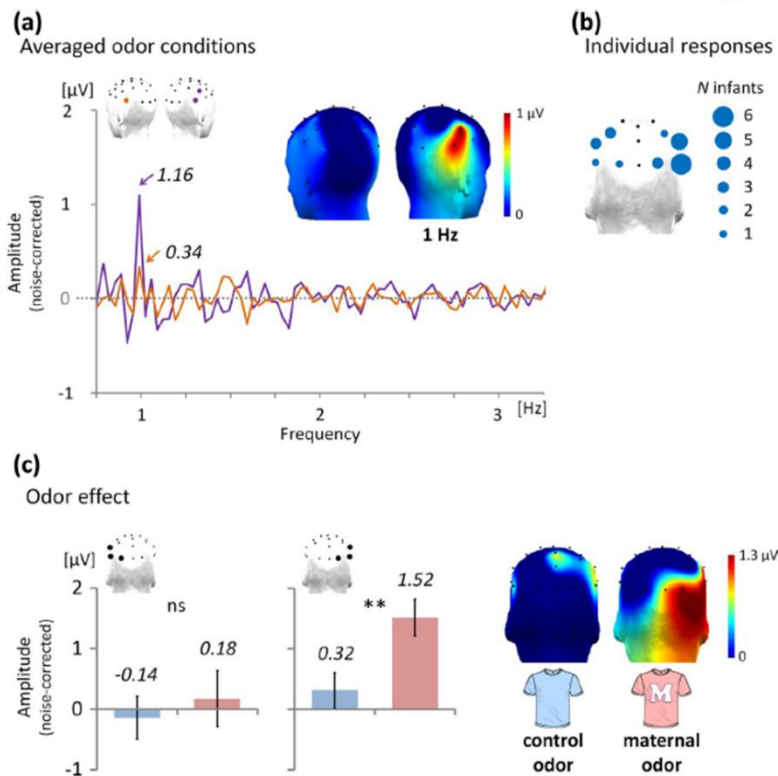


FIGURE 2 Face categorization response over lateral posterior brain regions. (a) Noise-corrected amplitude of the EEG frequency spectrum averaged across the two odor conditions over left (orange: P7) and right (purple: averaged across CP6 and P8) posterior channels showing a neural response at the predefined 1-Hz rate of face image presentation. Italic values indicate the amplitude of the response, and 3-D topographical head maps illustrate its spatial distribution from left and right posterior views. (b) Head map (posterior view) depicting the density of significant individual face categorization responses over analyzed lateral posterior channels (i.e., P7/8, O1/2, P3/4, CP5/6). Circle size at each channel reflects the number of infants (out of 18) presenting a significant response here (i.e., $Z > 1.64$, $p < 0.05$, one-tailed, signal > noise). (c) Noise-corrected amplitude of the face categorization response over left (averaged across CP5, P7, and O1) and right (averaged across CP6, P8, and O2) posterior channels for the two odor conditions revealing enhanced amplitude of the right-hemispheric response in the maternal odor context (** $p = 0.004$, ^{ns} $p = 0.57$, error bars represent standard errors of the mean). Color-coded head maps (posterior view) show the spatial distribution of the response

odor context to a stronger right-hemispheric response in the maternal odor context (Figure 2c). Accordingly, a significant categorization response to face pictures was found over the right channel CP6 ($Z = 2.15$, $p = 0.016$) and the left channel P7 ($Z = 2.64$, $p = 0.004$) in the control odor context, while the right-hemispheric electrodes CP6 ($Z = 2.19$, $p = 0.014$), P8 ($Z = 3.36$, $p < 0.001$), and O2 ($Z = 2.71$, $p = 0.003$) reached significance in the maternal odor context. Pooling the three latter channels (CP6, P8, and O2), the neural signature of face categorization was larger in the maternal than the control odor context, with a highly significant odor effect (maternal - control) of $+1.20 \pm 0.36 \mu\text{V}$, $T(17) = 3.37$, $p = 0.004$. In contrast, no significant difference was found over the homologous electrodes (CP5, P7, O1) in the left hemisphere ($+0.32 \pm 0.55 \mu\text{V}$, $T(17) = 0.57$, $p = 0.57$). The odor effect was strong over O2 ($+2.25 \pm 0.45 \mu\text{V}$, $T(17) = 5.03$, $p < 0.001$), while smaller and non-significant over P8 ($+0.95 \pm 0.75 \mu\text{V}$, $T(17) = 1.27$, $p = 0.22$) and CP6 ($+0.40 \pm 0.93 \mu\text{V}$;

$T(17) = 0.42$, $p = 0.68$). It was not significant over P7 ($-0.47 \pm 1.12 \mu\text{V}$; $T(17) = -0.42$, $p = 0.68$).

To further highlight the strength of the odor effect over the right posterior region, Figure 3a,b depicts its magnitude over channel O2 and its topographical pattern for the group and for individual infants. Individual data for electrode O2 revealed that 17 out of 18 infants presented descriptively larger amplitude of the face categorization response in the maternal versus control odor context. When considering the three right channels CP6, P8, and O2, 17 infants showed at least one electrode with a minimum increase of $1.48 \mu\text{V}$ in the maternal odor context. Individual odor effects estimated from Z-scores (Table S3; $Z > 1.96$ or < -1.96 , $p < 0.05$, two-tailed, maternal = control) indicated that 9 infants presented a significantly larger response in the maternal odor context over at least one electrode within the ROIs. According to one-tailed significance testing of a larger face-selective response for the maternal versus control odor ($Z > 1.64$,

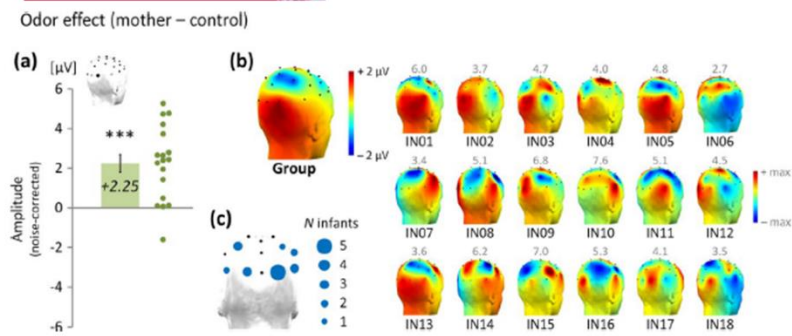


FIGURE 3 Effect of maternal odor cues on the face categorization response recorded in each individual infant brain. (a) Odor effect (i.e., maternal odor minus control odor) on the face-selective response plotted over channel O2 for grand-averaged noise-corrected amplitude ($***p = 0.0001$, error bar represents standard error of the mean) and every individual infant ($N = 18$). (b) Color-coded 3-D topographical head maps from a right posterior view revealing the spatial patterns of the effect for both group and individual infants. The effect is centered over channel O2 for the group. It is visible for almost every individual infant brain over at least one right posterior electrode among the three electrodes isolated in grand-averaged data (i.e., CP6, P8, and O2, see text for details). The scale of each individual map ranges from \pm its maximum amplitude as indicated by the gray value above each map. (c) Head map (posterior view) depicting the density of significant individual odor effects over analyzed lateral posterior channels (i.e., P7/8, O1/2, P3/4, CP5/6). Circle size at every channel represents the number of infants (out of 18) with a significant effect here (i.e., $Z > 1.64$, $p < 0.05$, one-tailed, maternal odor $>$ control odor)

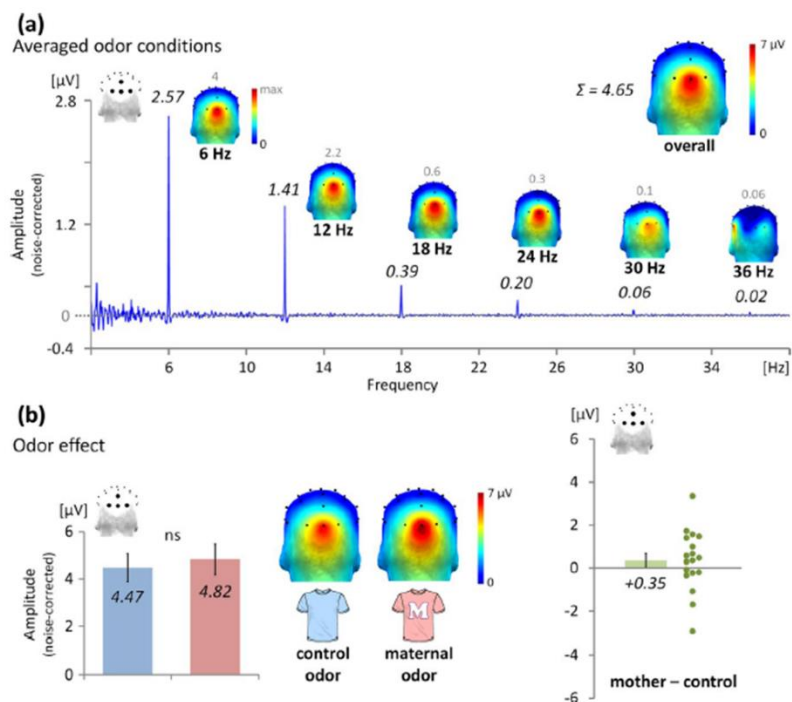


FIGURE 4 Common visual response to the rapid stream of natural images over medial occipital regions. (a) Noise-corrected amplitude of the EEG frequency spectrum averaged across the two odor conditions and across four medial occipital channels (Oz, O1, O2, and POz) revealing highly identifiable responses at the 6-Hz base rate of stimulation and its harmonics (i.e., integer multiples). Italic values above each harmonic indicate its amplitude, and 3-D topographical head maps show their spatial distributions from a posterior view. The scale of each map ranges from 0 μ V to its maximum amplitude as indicated by the gray value above each map. Amplitudes are summed across significant harmonics to quantify the overall response in a single value (top right). (b) Left: the overall common visual response pooled across the four medial occipital channels is non-significantly increased by maternal body odor (ns , $p = 0.28$, error bars represent standard errors of the mean). Right: the odor effect plotted across the same electrodes for the group and for the eighteen infants

$p < 0.05$), a significant effect was found for 7 infants over O2 and/or P8 and/or CP6, and over at least one other channel within the ROIs for another 5 infants (spatial distribution illustrated in Figure 3c).

3.3 | Common visual processes elicited by all images are immune to maternal odor influence

As expected (de Heering & Rossion, 2015), the 6-Hz base rate of fast periodic stimulation elicits a large brain response at exactly the same frequency and its harmonics (e.g., 12 Hz, 18 Hz.) over the medial occipital cortex (Figure 4a). This response reflects the brain synchronization to visual cues rapidly changing 6 times per second. It was significant at 6 Hz over the four medial occipital channels (Oz, POz, O1, and O2) with Z-scores ranging from 2.48 ($p = 0.007$) for POz to 17.79 ($p < 0.001$) for Oz (Table S4). The same four electrodes reached significance until the fifth harmonic (30 Hz) and Oz and O2 until the sixth harmonic (36 Hz). The common visual response was thus quantified from the sum of the six first harmonics (Retter & Rossion, 2016). This combined response was significant for the four channels (from $Z = 4.42$ for POz to $Z = 17.39$ for Oz, $ps < 0.001$). Its noise-corrected amplitude ranged from $2.62 \pm 0.74 \mu\text{V}$ over POz to $7.17 \pm 0.88 \mu\text{V}$ over Oz, for a global magnitude of $4.65 \pm 0.60 \mu\text{V}$ pooled across the four channels. The high reliability of this response is attested by individual data (Table S5), with a significant response in every infant over channel Oz.

The common visual response was clearly visible in both odor conditions (Figure 4b) with a significant response over Oz, O1, and O2 in both conditions (Z-scores ranging from 7.56 to 18.03, $ps < 0.001$), and over POz only in the maternal odor context ($Z = 6.30, p < 0.001$). A slight non-significant increase was observed for maternal odor versus the control odor (separate four channels: $Ts < 1.68, ps > 0.11$, pooled channels: $T(17) = 1.12, p = 0.28$, maternal - control = $+0.35 \pm 0.33 \mu\text{V}$). Figure 4b. shows that infants' individual odor effects are homogeneously distributed around zero. In brief, the 4-month-old infant brain clearly responds to the rapid 6-Hz stream of widely variable natural images, but this common response to all stimuli is not influenced by concomitant maternal odor cues.

4 | DISCUSSION

Taken together, these observations demonstrate that concurrent body odor inputs from the mother actively shape face categorization at 4 months of age by enhancing a face-selective response in individual infant brains, especially over the right occipito-temporal cortex. This result builds upon behavioral observations of specific association between a face and a voice (Guellai et al., 2011), and is consistent with odor-driven enhancement of 4-month-olds' preference for a face over another object category (Durand et al., 2013). It goes well beyond the latter observation, however, by providing evidence that the neural basis of a rich and rapid face

categorization response (i.e., against many types of biological and non-biological objects, and across widely variable unsegmented pictures of faces) is directly constrained by a concomitant socially relevant odor. In contrast, the medial occipital common response to the rapid 6-Hz stream of face and non-face images is not affected by the presence of the maternal body odor, excluding a general increase in arousal or visual attention that typically leads to larger brain activity in response to periodic visual stimulation (Morgan, Hansen, & Hillyard, 1996; Müller et al., 2006; see Norcia, Appelbaum, Ales, Cottureau, & Rossion, 2015 for review).

As a potential mechanism underlying odor-driven tuning of face categorization in the infant brain, the constant maternal odor context could pre-activate neural patterns of face-selective activity in the visual cortex that we tagged at 1 Hz with the periodic visual stimulation. This would be in line with the activation of the fusiform gyrus in response to the sole presentation of body odors in adults (Prehn-Kristensen et al., 2009; Zhou & Chen, 2008). More generally, this suggests that category-selective cortical areas receive direct multisensory inputs constraining categorization, supporting the view that multisensory processing extends into brain regions typically considered as unisensory (Driver & Noesselt, 2008; Ghazanfar & Schroeder, 2006).

Visual categorization is a challenging task for the infant brain. It develops from accumulated sensory experience and goes beyond physical cues to improve discrimination (e.g., faces vs. other objects) and generalization (e.g., across variable face exemplars). In that respect, odors meet key principles for an efficient multisensory support by conveying prior knowledge and reducing the sensory noise induced by physical variability (Ernst & Bühlhoff, 2004). Indeed, the early functional onset of olfaction compared with the later-maturing visual system (Turkewitz & Devenny, 1993) favors the use of olfactory experience for the interpretation of scarce or ambiguous visual information. Moreover, the high odor stability in space and time (Schaal & Durand, 2012) induces olfactory stimulation with a low refresh rate (Sela & Sobel, 2010), while visual inputs must be categorized from widely changing exposure conditions (e.g., lighting, viewpoint, movements). Odors are therefore well suited to improve the generalization of variable visual inputs by providing constant-related information from another sensory system.

From a developmental perspective, it would be important to determine whether face categorization is already odor-driven in younger infants and still modulated in children or adults. Using the same kind of frequency-tagging paradigm across age (e.g., Lochy, de Heering, & Rossion, 2019; Rossion et al., 2015; see Hoehl, 2016), it would be straightforward to test predictions about the developmental course of olfactory-visual processing. For instance, the mother's breast odor triggers eye-opening in 3-day-old infants, suggesting an odor-induced aroused state that increases visual attention (Doucet et al., 2007). Hence, at birth, odors may first operate as an undifferentiated stimulation of attention, an effect which would be reflected by an increase of a common brain response to the presentation of all images (i.e., 6 Hz and harmonics). Subsequently, accumulation of experience with co-occurring diagnostic olfactory and visual inputs

(i.e., body odors and faces) would progressively lead to more selective odor influence on visual categorization, as observed here in 4-month-olds. However, the neural face categorization response is largely immature at 4 months of age (i.e., smaller and less complex, being limited to one harmonic) compared with 5-year-old children (Lochy et al., 2019) and adults (Retter & Rossion, 2016; Rossion et al., 2015). Hence, the odor effect may be particularly strong in infancy because face categorization is not fully developed. This effect may progressively decrease during perceptual development until a robust and saturated neural categorization response can be elicited solely from visual stimuli. In this context, it would be interesting to determine whether body odor can influence rapid face categorization in children and adults, especially for degraded, ambiguous, or coarse visual inputs (e.g., low-pass spatial filtered faces), which typically elicit weaker face-selective neural responses (Quek, Liu-Shuang, Goffaux, & Rossion, 2018).

Admittedly, the present study is limited in that it cannot fully determine whether the odor effect is specific to maternal odor or generalizable to any human body odor. Here, we used own mothers' body odor since it conveys many relevant cues for human infants compared with the odor of an unworn t-shirt, as a proof of concept. Maternal odor is experienced before birth, enabling transnatal stability and familiarity in the postnatal world replete with sensory novelty (Schaal, Soussignan, & Marlier, 2002). Mother's odor is a complex mixture of compounds conveying nested informative cues about conspecifics (e.g., human-, female-, mother-, identity-related) sometimes pertaining to biological status (e.g., lactation-related odor). In that respect, building on the present demonstration, future studies should precisely delineate which odor cues in the familiar maternal body odor support infants in categorizing faces (e.g., Does an unfamiliar mother's body odor boost face categorization? Do some cues have a supra-additive effect when combined?). As an indication, we did not find a different odor effect between breast-fed and bottle-fed infants (Figure S3) suggesting a weak contribution of lactating status, but further investigation is needed to reach a definitive conclusion.

In sum, the present finding endorses a multisensory account of category learning in the human brain and opens new avenues to investigate olfactory determinants of adaptive neurocognitive development in other sensory modalities. In particular, along with the search for the odor cues triggering the neural tuning of face categorization, future studies should also explore the specific role of olfactory-visual congruency in helping the brain to rapidly categorize some inputs in the flow of visual information. More generally, it will be necessary to evaluate whether olfactory-visual processing only applies to social information, or whether it plays a generic function in organizing how the infant brain apprehends the visual world. Given that much evidence about visual categorization in infancy, and about virtually every neurocognitive process, has been obtained through testing infants seated on their parents' lap, future studies should examine whether and how such parental sensory context, including body odor, mediates infants' processing abilities.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to all infants and parents who participated in the study and to Sylviane Martin for her assistance in recruitment. This work was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), the 'Conseil Régional Bourgogne Franche-Comté' (PARI grant), the FEDER (European Funding for Regional Economic Development), and the French 'Investissements d'Avenir' program, project ISITE-BFC (contract ANR-15-IDEX-03).

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare no competing interest.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data that support the findings of this study are available from Arnaud Leleu (arnaud.leleu@u-bourgogne.fr) upon reasonable request.

ORCID

Arnaud Leleu  <https://orcid.org/0000-0002-2943-8183>

Diane Rekow  <https://orcid.org/0000-0003-3883-9998>

Benoist Schaal  <https://orcid.org/0000-0002-9419-3282>

Karine Durand  <https://orcid.org/0000-0001-9065-0434>

Bruno Rossion  <https://orcid.org/0000-0002-1845-3935>

Jean-Yves Baudouin  <https://orcid.org/0000-0002-4405-7987>

REFERENCES

- Bahrick, L. E., Lickliter, R., & Flom, R. (2004). Intersensory redundancy guides the development of selective attention, perception, and cognition in infancy. *Current Directions in Psychological Science*, 13(3), 99-102. <https://doi.org/10.1111/j.0963-7214.2004.00283.x>
- Barry-Anwar, R., Hadley, H., Conte, S., Keil, A., & Scott, L. S. (2018). The developmental time course and topographic distribution of individual-level monkey face discrimination in the infant brain. *Neuropsychologia*, 108, 25-31. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.11.019>
- Bremner, A. J., Lewkowicz, D. J., & Spence, C. (2012). *Multisensory development*. Oxford: Oxford University Press.
- de Heering, A., & Rossion, B. (2015). Rapid categorization of natural face images in the infant right hemisphere. *Elife*, 4, e06564. <https://doi.org/10.7554/eLife.06564>
- Doucet, S., Soussignan, R., Sagot, P., & Schaal, B. (2007). The "smell-scape" of mother's breast: Effects of odor masking and selective unmasking on neonatal arousal, oral, and visual responses. *Developmental Psychobiology*, 49(2), 129-138. <https://doi.org/10.1002/dev.20210>
- Driver, J., & Noesselt, T. (2008). Multisensory interplay reveals crossmodal influences on 'sensory-specific' brain regions, neural responses, and judgments. *Neuron*, 57(1), 11-23. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2007.12.013>
- Durand, K., Baudouin, J.-Y., Lewkowicz, D. J., Goubet, N., & Schaal, B. (2013). Eye-catching odors: Olfaction elicits sustained gazing to

- faces and eyes in 4-month-old infants. *PLoS ONE*, 8(8), e70677. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070677>
- Ernst, M. O., & Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(4), 162–169. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.02.002>
- Fransson, P., Metsäranta, M., Blennow, M., Åden, U., Lagercrantz, H., & Vanhatalo, S. (2013). Early development of spatial patterns of power-law frequency scaling in fMRI resting-state and EEG data in the newborn brain. *Cerebral Cortex*, 23(3), 638–646. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhs047>
- Fujioka, T., Mourad, N., He, C., & Trainor, L. J. (2011). Comparison of artifact correction methods for infant EEG applied to extraction of event-related potential signals. *Clinical Neurophysiology*, 122(1), 43–51. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2010.04.036>
- Ghazanfar, A. A., & Schroeder, C. E. (2006). Is neocortex essentially multisensory? *Trends in Cognitive Sciences*, 10(6), 278–285. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.04.008>
- Gibson, E. J. (1969). *Principles of perceptual learning and development*. East Norwalk, CT: Appleton-Century-Crofts.
- Godard, O., Baudouin, J.-Y., Schaal, B., & Durand, K. (2016). Affective matching of odors and facial expressions in infants: Shifting patterns between 3 and 7 months. *Developmental Science*, 19(1), 155–163. <https://doi.org/10.1111/desc.12292>
- Gottlieb, G. (1971). Ontogenesis of sensory function in birds and mammals. In E. Tobach, L. Aronson, & E. Shaw (Eds.), *The biopsychology of development* (pp. 67–128). New York, NY: Academic Press.
- Grill-Spector, K., & Weiner, K. S. (2014). The functional architecture of the ventral temporal cortex and its role in categorization. *Nature Reviews Neuroscience*, <https://doi.org/10.1038/nrn3747>
- Guellai, B., Coulon, M., & Streri, A. (2011). The role of motion and speech in face recognition at birth. *Visual Cognition*, 19(9), 1212–1233. <https://doi.org/10.1080/13506285.2011.620578>
- Hoehl, S. (2016). The development of category specificity in infancy – What can we learn from electrophysiology? *Neuropsychologia*, 83, 114–122. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.08.021>
- Lambon Ralph, M. A., Jefferies, E., Patterson, K., & Rogers, T. T. (2017). The neural and computational bases of semantic cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 18(1), 42–55. <https://doi.org/10.1038/nrn.2016.150>
- Lewkowicz, D. J. (2000). The development of intersensory temporal perception: An epigenetic systems/limitations view. *Psychological Bulletin*, 126(2), 281. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.126.2.281>
- Lewkowicz, D. J. (2010). The ontogeny of human multisensory object perception: A constructivist account. In J. Kaiser & M. J. Naumer (Eds.), *Multisensory Object Perception in the Primate Brain* (pp. 303–327). New York, NY: Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-5615-6_16
- Lickliter, R., & Bahrick, L. E. (2000). The development of infant intersensory perception: Advantages of a comparative convergent-operations approach. *Psychological Bulletin*, 126(2), 260. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.126.2.260>
- Lochy, A., de Heering, A., & Rossion, B. (2019). The non-linear development of the right hemispheric specialization for human face perception. *Neuropsychologia*, 126, 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.06.029>
- Mandler, J. M. (2004). *The foundations of mind: Origins of conceptual thought*. Oxford: Oxford University Press.
- Mareschal, D., & Quinn, P. C. (2001). Categorization in infancy. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(10), 443–450. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01752-6](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01752-6)
- McCarthy, G., & Wood, C. C. (1985). Scalp distributions of event-related potentials: An ambiguity associated with analysis of variance models. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/ Evoked Potentials Section*, 62(3), 203–208. [https://doi.org/10.1016/0168-5597\(85\)90015-2](https://doi.org/10.1016/0168-5597(85)90015-2)
- Morgan, S. T., Hansen, J. C., & Hillyard, S. A. (1996). Selective attention to stimulus location modulates the steady-state visual evoked potential. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(10), 4770–4774. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.10.4770>
- Mourad, N., Reilly, J. P., de Bruin, H., Hasey, G., & MacCrimmon, D. (2007). A simple and fast algorithm for automatic suppression of high-amplitude artifacts in EEG data. *2007 IEEE International Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing - ICASSP '07*, 1–393–1–396.
- Müller, M. M., Andersen, S., Trujillo, N. J., Valdés-Sosa, P., Malinowski, P., & Hillyard, S. A. (2006). Feature-selective attention enhances color signals in early visual areas of the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(38), 14250–14254. <https://doi.org/10.1073/pnas.0606668103>
- Murphy, G. L. (2002). *The big book of concepts*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Norcia, A. M., Appelbaum, L. G., Ales, J. M., Cottareau, B. R., & Rossion, B. (2015). The steady-state visual evoked potential in vision research: A review. *Journal of Vision*, 15(6), 4. <https://doi.org/10.1167/15.6.4>
- Peykarjou, S., Hoehl, S., Pauen, S., & Rossion, B. (2017). Rapid categorization of human and ape faces in 9-month-old infants revealed by fast periodic visual stimulation. *Scientific Reports*, 7(1), <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12760-2>
- Piaget, J. (1952). *The origins of Intelligence in children*. New York, NY: International University Press.
- Prehn-Kristensen, A., Wiesner, C., Bergmann, T. O., Wolff, S., Jansen, O., Mehdorn, H. M., ... Pause, B. M. (2009). Induction of empathy by the smell of anxiety. *PLoS ONE*, 4(6), e5987. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005987>
- Quek, G. L., Liu-Shuang, J., Goffaux, V., & Rossion, B. (2018). Ultra-coarse, single-glance human face detection in a dynamic visual stream. *NeuroImage*, 176, 465–476. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.04.034>
- Rattaz, C., Goubet, N., & Bullinger, A. (2005). The calming effect of a familiar odor on full-term newborns. *Journal of Developmental & Behavioral Pediatrics*, 26(2), 86–92. <https://doi.org/10.1097/00004703-200504000-00003>
- Retter, T. L., & Rossion, B. (2016). Uncovering the neural magnitude and spatio-temporal dynamics of natural image categorization in a fast visual stream. *Neuropsychologia*, 91, 9–28. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.07.028>
- Rosch, E., Mervis, C. B., Gray, W. D., Johnson, D. M., & Boyes-Braem, P. (1976). Basic objects in natural categories. *Cognitive Psychology*, 8(3), 382–439. [https://doi.org/10.1016/0010-0285\(76\)90013-X](https://doi.org/10.1016/0010-0285(76)90013-X)
- Rossion, B., Jacques, C., & Jonas, J. (2018). Mapping face categorization in the human ventral occipito-temporal cortex with direct neural intracranial recordings. *Annals of the New York Academy of Science*, 1426, 5–24.
- Rossion, B., Torfs, K., Jacques, C., & Liu-Shuang, J. (2015). Fast periodic presentation of natural images reveals a robust face-selective electrophysiological response in the human brain. *Journal of Vision*, 15(1), 18. <https://doi.org/10.1167/15.1.18>
- Russell, M. J. (1976). Human olfactory communication. *Nature*, 260(5551), 520. <https://doi.org/10.1038/260520a0>
- Sai, F. Z. (2005). The role of the mother's voice in developing mother's face preference: Evidence for intermodal perception at birth. *Infant and Child Development*, 14(1), 29–50. <https://doi.org/10.1002/icd.376>
- Schaal, B., & Durand, K. (2012). The role of olfaction in human multisensory development. In A. J. Bremner, D. J. Lewkowicz & C. Spence (Eds.), *Multisensory development* (pp. 29–62). Oxford: Oxford University Press.
- Schaal, B., Marlier, L., & Soussignan, R. (1998). Olfactory function in the human fetus: Evidence from selective neonatal responsiveness to the odor of amniotic fluid. *Behavioral Neuroscience*, 112(6), 1438. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.112.6.1438>

- Schaal, B., Marlier, L., & Soussignan, R. (2000). Human fetuses learn odours from their pregnant mother's diet. *Chemical Senses*, 25(6), 729–737. <https://doi.org/10.1093/chemse/25.6.729>
- Schaal, B., Soussignan, R., & Marlier, L. (2002). Olfactory cognition at the start of life: The perinatal shaping of selective odor responsiveness. In C. Rouby, B. Schaal, D. Dubois, R. Gervais & A. Holley (Eds.), *Olfaction, taste, and cognition* (pp. 421–440). New York: Cambridge University Press.
- Sela, L., & Sobel, N. (2010). Human olfaction: A constant state of change-blindness. *Experimental Brain Research*, 205(1), 13–29. <https://doi.org/10.1007/s00221-010-2348-6>
- Smith, E. E., & Medin, D. L. (1981). *Categories and concepts* (Vol. 9). Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Soussignan, R., Schaal, B., Marlier, L., & Jiang, T. (1997). Facial and autonomic responses to biological and artificial olfactory stimuli in human neonates: Re-examining early hedonic discrimination of odors. *Physiology & Behavior*, 62(4), 745–758. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(97\)00187-X](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(97)00187-X)
- Turkewitz, G., & Devenny, D. A. (1993). *Developmental time and timing*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Zhou, W., & Chen, D. (2008). Encoding human sexual chemosensory cues in the orbitofrontal and fusiform cortices. *Journal of Neuroscience*, 28(53), 14416–14421. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3148-08.2008>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

How to cite this article: Leleu A, Rekow D, Poncet F, et al. Maternal odor shapes rapid face categorization in the infant brain. *Dev Sci*. 2019;00:e12877. <https://doi.org/10.1111/desc.12877>

APPENDIX A

EEG preprocessing and frequency-domain analysis

All EEG analyses were carried out using Letswave 6 (<http://nocions.github.io/letswave6>) running on Matlab 2012 (MathWorks, USA). Left and right mastoid electrodes (M1 and M2) were removed from the montage (Figure S2) before processing since they were noisy or artifact-ridden for most infants. EEG data were first bandpass filtered at 0.1–100 Hz (butterworth filter, 4th order) and then resampled to 200 Hz to reduce file size and processing time. Data were cropped according to each sequence in 36-s segments starting from the fade-in. To reduce very high-amplitude artefacts, each segment was processed using the Artifact Blocking algorithm (Fujioka, Mourad, He, & Trainor, 2011; Mourad, Reilly, de Bruin, Hasey, & MacCrimmon, 2007) windowed on the overall segment with a large threshold of $\pm 500 \mu\text{V}$. For one infant, a remaining noisy channel (Fpz) was then rebuilt using linear interpolation from the two nearest electrodes (Fp1 and Fp2). Data were then

re-referenced according to a common average reference. EEG segments were further cropped in shorter epochs starting from the first full contrast face image in the stimulation sequence (i.e., just after the fade-in) and lasting 32 s (i.e., exactly thirty-two 1 Hz cycles).

To increase signal-to-noise ratio (SNR), two data-driven criteria were used for each infant to remove sequences with no general response of the visual system to the rapid stream of stimulation (Barry-Anwar, Hadley, Conte, Keil, & Scott, 2018; de Heering & Rossion, 2015; Peykarjou, Hoehl, Pauen, & Rossion, 2017), or with atypical scalp-wide power at the 1-Hz face-selective rate compared with the other sequences. A fast Fourier transform (FFT) was first applied to every epoch, and amplitude spectra were extracted for all electrodes with a frequency resolution of $1/32 = 0.03125$ Hz. For the first criterion, Z-scores were calculated for each channel and each frequency bin as the difference between the signal amplitude and the mean noise amplitude (estimated from the 20 surrounding bins, 10 on each side, excluding the two immediately adjacent and the two most extreme (minimum and maximum) bins) divided by the standard deviation (SD) of the noise. Since a general response of the infant visual system has been previously observed over medial occipital sites to both meaningful or meaningless (i.e., phase-scrambled) fast trains of images (de Heering & Rossion, 2015), sequences were kept for further analysis when at least two Z-scores were >1.64 ($p < 0.05$, one-tailed, signal $>$ noise) or at least one Z-score was larger than 2.32 ($p < 0.01$, one-tailed) over medial occipital electrodes (Oz, POz, O1, O2) for the 6-Hz base frequency or its first harmonic (i.e., integer multiple = 12 Hz) as a general marker of adequate looking at the stimulation screen. For the second criterion, FFT amplitude spectra were pooled across all channels and amplitude at the 1-Hz face-selective frequency was corrected by subtracting the mean noise amplitude. Here, mean noise was estimated using 6 instead of 20 frequency bins since EEG power is high in the low-frequency range and non-linearly decreases as frequency increases (Fransson et al., 2013). Accordingly, considering too many frequency bins would overestimates the background noise (and therefore underestimates the face-selective response) because the power spectrum is steeper for lower than for higher frequency bins around the 1-Hz target frequency. A sequence was considered atypical when its noise-corrected amplitude was above or below 2 SDs of the mean of all sequences retained after application of the first criterion. Once these two criteria were applied, between 4 and 15 sequences were kept per infant for an overall rejection of 10 out of 145 sequences. On average, 3.72 ± 0.35 (SEM) and 4 ± 0.41 sequences were, respectively, retained for the control and the body odor conditions with no significant difference between them, $T(17) = 1.05$, $p = 0.31$. Finally, to reduce EEG activity non-phase-locked to the stimuli, sequences were separated according to the odor conditions and averaged in the time domain to obtain one single 32-s epoch per condition for each infant. FFT was applied, and amplitude spectra were extracted for each electrode.



Statistical analysis

Statistical analysis was conducted on both brain responses to the 6-Hz base rate of image presentation and the 1-Hz selective rate of face presentation in two consecutive steps: (a) channels with significant responses were identified in grand-averaged data using Z-scores (i.e., using amplitude variance across frequency bins; e.g., de Heering & Rossion, 2015; Rossion et al., 2015); (b) odor conditions were compared over identified channels using *t* tests calculated on noise-corrected amplitudes (i.e., using amplitude variance across individual infants).

For (a), the aim was to determine whether each brain response was significantly larger than surrounding noise level ($Z > 1.64$, $p < 0.05$, one-tailed, signal > noise). Given that such responses were isolated in the infant brain using a similar paradigm with some infants installed in a car seat and others seated on their mother's lap (de Heering & Rossion, 2015), we first estimated significant responses for the frequencies of interest and their harmonics (i.e., integer multiples) regardless of the odor condition in an attempt to replicate de Heering & Rossion's findings. FFT data were averaged across conditions for each infant, and amplitude over each channel was normalized by dividing by the square root of the sum of squared amplitudes of all channels (McCarthy & Wood, 1985) at each frequency bin. Normalization was intended to identify the main electrodes over which a response is recorded by scaling differences between electrodes on the global magnitude of the response across the scalp. After normalization, data were grand-averaged across infants and Z-scores were calculated for each electrode. We expected significant common (6 Hz and harmonics) and face-selective (1 Hz and harmonics) visual responses mainly over channels Oz and P7/8, respectively (de Heering & Rossion, 2015). We thus considered a medial occipital region-of-interest (ROI) centered on Oz and including contiguous channels (POz, O1, O2) for the common visual response, and two lateral posterior ROIs centered on P7 and P8 and including contiguous channels (O1/2, P3/4, C5/6) for the face categorization response (Figure S2). Harmonics were considered for further analysis until Z-scores over one channel were no longer significant (Tables S1 and

S4). For each response, individual normalized amplitudes were then summed for significant harmonics and Z-scores were calculated on these summed amplitudes for each infant (Tables S2 and S5) as well as for the grand-averaged data (Table S4 for the common visual response) to estimate the significance of the overall responses distributed on several harmonics. For visualization purpose, each response was also quantified in a single value expressed in microvolts by summing noise-corrected amplitudes (before normalization) across significant harmonics (Retter & Rossion, 2016). Thereafter, we determined which electrodes presented significant responses separately for each odor condition. Individual datasets for each condition were first normalized on the global power of both conditions combined as previously calculated. Normalized amplitudes were then summed across significant harmonics, and Z-scores were finally computed on grand-averaged data.

For (b), the aim was to analyze the difference in amplitude between the two odor conditions for each brain response. Individual summed responses expressed in non-normalized noise-corrected amplitudes were extracted for the relevant channels identified in step (a). Analysis was performed using *t* tests comparing the two conditions (significance threshold: $p < 0.05$, two-tailed, maternal odor \neq control odor), and individual data were grand-averaged for visualization. To explore the significance of the odor effect (maternal odor minus control odor) on the face-selective response in every infant brain, uncorrected normalized amplitudes obtained in the control odor condition were subtracted from those recorded in the maternal odor condition for each individual dataset. Z-scores were calculated at each electrode within the ROIs for significance testing of the difference between odor conditions ($Z > 1.96$ or < -1.96 , $p < 0.05$, two-tailed, maternal odor \neq control odor; Table S3). According to the results of the group-level analysis showing a significantly larger face categorization response over right posterior regions in the presence of maternal odor cues (see Results), the significance of each individual odor effect was also estimated using one-tailed Z-scores ($Z > 1.64$, $p < 0.05$, maternal odor > control odor; Table S3).

Annexe 9 : Article « The spatial distribution of eye movements predicts the (false) recognition of emotional facial expressions » dans sa forme soumise

The spatial distribution of eye movements predicts the (false) recognition of emotional facial expressions

Fanny Poncet¹, Robert Soussignan¹, Margaux Jaffiol¹, Baptiste Gaudelus², Arnaud Leleu¹, Caroline Demily³, Nicolas Franck², and Jean-Yves Baudouin⁴

¹ Developmental Ethology and Cognitive Psychology Group, Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation, AgroSup Dijon, CNRS, INRA, Université Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

² Centre ressource de réhabilitation psychosociale et de remédiation cognitive, Centre Hospitalier Le Vinatier & Université Lyon 1 (CNRS UMR 5229), Université de Lyon

³ Reference Center for Rare Diseases with psychiatric phenotype GénoPsy, Centre Hospitalier le Vinatier, Marc Jeannerod Institute (CNRS & Claude Bernard Lyon 1 University), Bron, France

⁴ Laboratoire Développement, Individu, Processus, Handicap, Éducation (DIPHE), Département Psychologie du Développement, de l'Éducation et des Vulnérabilités (PsyDEV), Institut de psychologie, Université de Lyon (Lumière Lyon 2), 69676 Bron cedex, France

Corresponding author: FP (Fanny.Poncet@u-bourgogne.fr) and JYB (j.baudouin@univ-lyon2.fr)

Corresponding address: Laboratoire Développement, Individu, Processus, Handicap, Éducation (DIPHE), Département Psychologie du Développement, de l'Éducation et des Vulnérabilités (PsyDEV), Institut de psychologie, Université de Lyon (Lumière Lyon 2), 69676 Bron cedex, France

Abstract

Recognizing facial expressions of emotions is a fundamental ability for adaptation to the social environment. To date, it remains unclear how decoders actively explore different facial actions in the course of recognition of basic emotions and whether this spatial distribution of eye movements predicts accurate recognition or, on the contrary, confusion in the recognition of facial emotions. In the present study, we asked participants to recognize facial emotions while monitoring their gaze behavior using eye-tracking technology. Another group of participants performed the same task while exposed to partial facial expressions composed of actions units (AUs) present in only some parts of the face. The coding of the AUs produced by the models showed complex facial configurations for most emotional expressions, with several AUs in common. Eye-tracking data indicated that relevant facial actions were actively gazed at by the decoders during both accurate recognition and errors. False recognition was mainly associated with the additional visual exploration of less relevant facial actions in regions containing AUs relevant to other emotional expressions. Finally, the recognition of facial emotions from partial expressions showed that no single facial actions were necessary to effectively communicate an emotional state. In contrast, the recognition of facial emotions relied on the integration of a complex set of facial cues.

Introduction

Human facial expressions communicate various types of information about emotional states, social motives and intentions. Despite the rich literature on emotion recognition testifying that discrete patterns of facial actions communicate distinct basic emotional states across different cultures (thus supporting the universality hypothesis)¹, recent evidence suggests a more complex pattern^{5,6,7}. Indeed, similar facial actions may communicate different emotions or intentions based on the cultural background of the decoders; for example, a gasping face that signals “fear” in occidental populations is perceived as threatening in a Malesian isolated society⁵. Further, the reconstruction of mental representations of facial emotions in Western and Eastern participants, using a computer graphics platform, revealed cultural differences both in the facial actions that constitute typical expressions of emotions and in the temporal dynamics of these actions⁶. In this last study, Eastern participants also showed some overlap between certain emotion categories, such as anger, disgust, fear and surprise. These less clear-cut categorical boundaries have also been reported in Westerners, with frequent confusions between, for example, anger and disgust or fear and surprise^{8,9}. For these reasons, becoming an efficient decoder of facial expressions, with a particular cultural background, is a challenge during both infancy and childhood^{10,11}. Furthermore, an impaired ability to recognize facial emotions has been associated with a broad range of neurological or psychiatric diseases^{12,13,14,15,16}, which suggests that distinct cognitive functions (e.g., attention, ability to process complex stimuli¹², and verbal skills^{17,18}) strongly participate in the ability to decode facial emotions. In this framework, several impaired populations exhibited deficits in the decoding of facial cues by neglecting the eye region in favor of obtaining information from the mouth^{12,13,19,20}.

Thus, recognizing facial emotions is a more difficult task than it seems at first glance. In everyday life, the distinct patterns of facial actions presumed to communicate discrete emotional states²¹ are embedded in complex configurations²². Each basic emotional state may be communicated by several facial actions, displayed either alone or in various combinations: for example, anger can be signaled by frowning the eyebrows, gritting the teeth, tightening the lips, or any combinations of these actions. Further, according to the source of the aversive reaction (e.g., olfactory or gustatory), disgust may be conveyed either by wrinkling the nose, signaling the blocking of incoming airflow, or by opening the

mouth, simulating food rejection. At the same time, a single facial expression may combine two or more basic emotion categories²³, and a single facial action may be involved in different emotions (e.g., lowering eyebrows in anger, disgust, fear, or sadness). Finally, some facial actions do not have clear discrete consequences on the facial morphology: nose wrinkling may also pull down the inner part of the eyebrows (or give this visual feeling), as in frowning. Consequently, despite the involvement of discrete sets of muscles, it may be difficult to separate two facial actions based on visual inspection. For these reasons, the coding of these actions (e.g., using the Facial Action Coding System, FACS²¹) needs extensive training to become reliable, and even experts may disagree on whether a particular action is present or not.

The purpose of the present study was to extend our understanding of the relationship between the facial actions used by the emitters to communicate emotions and the actual visual perception of the decoders. We specifically investigated, using an eye-tracking technique, the visual exploration patterns of distinct facial configurations during the decoding of emotional expressions^{24,25,26,27}, with a particular interest in the visual patterns that triggered misinterpretations of facial cues because these misinterpretations are a core feature of a broad range of psychiatric disorders^{28,29,30,31}. We developed a novel approach that allows us to more precisely define the location of gazes compared to the classical method that involved the defining of areas of interest (AOIs); in the present study, the gaze locations for the different emotional expressions were transformed to fit a single prototypical neutral model. Then, we were able to contrast precise gaze locations across emotional expressions by considering the exact facial regions on which the gaze landed (see Supplementary figure 1 for an illustration). The gaze behavior of 40 participants (20 females) was monitored while they performed a classic facial emotion recognition task with a 5-choice procedure (anger, disgust, fear, happiness, sadness). The pictures came from the Karolinska Directed Emotional Faces (KDEF) database³². The models were amateur actors instructed to train for 1 hour before the photo session, with the purpose of evoking the emotion they were trying to express, and having the expression being strong and clear, in a way that felt natural to them. The facial actions produced by these models were coded by a certified FACS coder²¹ (RS). During the experiment, two photographs depicting the same neutral person were displayed side-by-side, with a red cross between them (see Figure 2A for an illustration). When the participant had gazed at the cross for 1 sec, one of the faces changed to an expressive face (either angry, disgusted, fearful, happy, or sad), simulating dynamic facial expressions. The participants were free to explore the face, and they were instructed to press the corresponding key on the keyboard as soon as they recognized one of the five emotion categories. To define the gaze pattern applied when the participants searched for signals associated with a specific emotion (e.g., anger), a second group of 40 participants (20 females) was exposed to the same materials with the same procedure, but they were instructed to say whether (i.e., Yes/No response) the face expressed a specific emotion (e.g., anger), with the five emotion categories tested in distinct blocks. Finally, to assess which emotion would be perceived when the participants focused on the different regions, two new groups of 32 participants (16 females in each) performed a similar task as the first group (i.e., a five-choice task), but facial actions at the top (region of the forehead, eyes and eyebrows), the middle (region of the nose and cheekbones), or the bottom (region of the mouth, jaws, and chin) of the faces were either removed (for the first group) or displayed alone (for the second group) (see Supplementary figure 2 for an illustration).

Results

Accuracy in recognizing facial emotions

To investigate the participants' accuracy in recognizing facial emotions in the 5-choice and the Yes/No tasks, we performed six 5x2x2 ANOVAs with Facial emotion (anger vs. disgust vs. fear vs. happiness vs. sadness) and Gender of model (female vs. male) as the within-subjects factors, and Gender of the decoder (female vs. male) as the between-subjects factor, on the percentages of correct recognition as well as, for correct responses, the number of fixations and the latency from stimulus display to the end of the last fixation before the response (see Supplementary figure 3 for details of the results). These analyses revealed a significant main effect of Facial emotion for all the indicators in the two tasks (lower F value: $F(4,152)=15.71$, $\epsilon=.87$, $\eta_p^2=.29$, $p<.0001$). In both tasks, the participants were more accurate in recognizing happiness than any other emotion, and they made fewer fixations and were quicker to make the correct response (i.e., latency from the end of the last fixation; all $p<.0009$ after post hoc HSD of Tukey tests). Complementary ANOVAs going beyond happiness further showed that the main effect of Facial emotion was still significant for all indicators (lower F value: $F(3,114)=2.89$, $\epsilon=.92$, $\eta_p^2=.07$, $p=.00436$), with accuracy (percentage of correct responses, number of fixations, and/or latency to the end of the last fixation) being higher for anger and lower for fear. The main effect of Gender of the model was also significant for several indicators, but this effect depended on the particular facial emotions: overall, the participants were more accurate (i.e., higher percentage of correct recognition and/or fewer fixations and/or shorter latencies) with male than female models mimicking anger and disgust, and the difference reached significance after post hoc HSD of Tukey tests in the 5-choice task on percentage for anger ($p=.0019$) and on the number of fixations for disgust ($p=.0054$). The Gender of the decoder had no effect, either alone or in interaction with other factors. Note that accuracy was similar for the two tasks (5-choice: $M=86.9$, $SD=4.6$; Yes/No: $M=86.8$, $SD=5.7$; $T(78)=.11$). Furthermore, despite fewer fixations and shorter latencies in the Yes/No task than in the 5-choice task, the differences were not significant for the number of fixations (5-choice: $M=3.3$, $SD=1.3$; Yes/No: $M=3$, $SD=0.7$; $T(78)=1.33$) or for the latencies of correct responses (5-choice: $M=1290$ ms, $SD=445$; Yes/No: $M=1229$, $SD=266$; $T(78)=.75$).

The analyses of false recognitions in the 5-choice task (i.e., an emotion was perceived in a face that mimicked another emotion) also revealed that some emotions were more frequently falsely recognized than others (see Supplementary figure 4). That is, a 5x2x2 ANOVA with the factors Facial emotion (anger vs. disgust vs. fear vs. happiness vs. sadness; within-subjects), Gender of model (female vs. male; within-subjects) and Sex of decoder (female vs. male; between-subjects) revealed a main effect of Facial emotion ($F(4,152)=24.38$, $\epsilon=.66$, $\eta_p^2=.39$, $p<.0001$) (see Supplementary figure 4A). Recognizing disgust or sadness in other expressions was significantly more frequent (5.6% and 4.9% of responses, respectively) than anger and fear (2.7% and 2.6%, respectively); very few false perceptions of happiness occurred (0.4%) (all $ps<.0046$ among these three groups after HSD of Tukey tests). Gender of model interacted with this effect ($F(4,152)=3.95$, $\epsilon=.77$, $\eta_p^2=.09$, $p=.0094$), with a higher level of false recognition of fear with the female models than with the male models (3.2% vs. 1.9%, $p=.0131$ after HSD of Tukey tests). Looking at the errors for the different emotions (Supplementary figure 4B) further showed that anger was more frequently mistaken for disgust, fear for sadness, and sadness for fear or disgust, whereas disgust was confounded quite equally with all other negative emotions. Note that the Sex of the decoders had no effect either alone or in interaction with the other factors. Thus, we did not consider this factor anymore.

The facial actions that drove accurate recognition of facial emotion

The relevance of a particular action for the accurate recognition of the emotion was investigated by computing the accuracy when this action was present, as well as the number of fixations and the latency to the end of last fixation for the accurate response, in both cases (with vs. without the facial action). We provide an illustration of facial AUs produced by the models for each emotional expression in Figure 1. Detailed results are provided in Supplementary table 1.

Figure 1 Here

The most frequent AU produced by the models to simulate *anger* was lowering the brow (AU4, used by 96.7% of the models). However, its absence did not hamper accurate recognition in the few models that did not use it. In those cases, anger was communicated by other actions, namely, parting the lips (AU25), tightening the lids (AU7), raising the upper lip (AU10), tightening the lips (AU23), and/or dropping the jaw (AU26). Furthermore, lowering the brow was never used alone, but always occurred with either one or several other facial actions, with the more frequent actions being parting the lips (AU25, used by 43.3% of the models), tightening the lids (AU7, 40%), raising the upper lip (AU10, 38.3%), tightening the lips (AU23, 36.7%), and raising the upper lid (AU5, 23.3%). The presence of only one of these actions gave rise to higher accuracy: lip tightening (AU23). Nose wrinkling (AU9), a typical action for disgust, was also used for anger by 8.3% of models, but with a detrimental effect on the number of fixations and time needed to make the correct response.

For the *disgust* expression, the two more frequent facial actions—wrinkling the nose (AU9) and parting the lips (AU25)—were used by 75% of models. Only the absence of nose wrinkling resulted in a significant decrease in accuracy, with significantly more fixations and a longer exploration time before the correct response was made. Two additional actions were produced by 48.3 and 41.7% of models: raising the cheeks (AU6) or the chin (AU17), respectively. However, only raising the chin allowed a significantly more accurate recognition, with fewer fixations and a shorter exploration time. Two actions were also used by more than a third of the models, despite their low reliability (i.e., their use led to a decrease in accuracy together with an increase in the number of fixations and time needed to make the correct response): lowering the brow (AU4, used by 38.3% of the models), and raising the upper lip (AU10, used by 36.7% of the models). These two actions are also part of the pattern used by the models to express anger, with brow lowering also being frequently used in fear and sadness expressions. Similarly, 13.3% of the models depressed the upper lip (AU16), and 8.3% raised their inner brows (AU1), resulting in lower accuracy, more fixations or longer latencies for correct responses. The first action was also used in a few occasions for anger, whereas the second action was the main one activated to express sadness.

The *fear* expression corresponded to the most complex pattern in the number of facial actions produced by the models: 7 AUs occurred in more than half of them. The most frequent AU was parting the lips (AU25, used by 95% of the models), but this action was also frequently present in other emotional expressions. Three other AUs were produced by more than 80% of the models, together with lips parting: raising the inner brows (AU1, 85%), lowering the brow (AU4, 83.3%), and raising the upper lid (AU5, 81.7%). Only the absence of the last action was associated with decreased accuracy despite more fixations and higher latencies, whereas brow lowering—a typical facial action in anger and sadness—triggered a decrease in accuracy for fear. Finally, the three other actions used by more than half of the models were raising the outer brows (AU2, 66.7%), dropping the jaw (AU26, 56.7%), and raising the upper lip (AU10, 55%), and none of these actions significantly increased accuracy. A few models also activated lip tightening (AU7, 5%), an action frequently used for anger, but it provoked a decrease in accuracy for fear.

All models performed the action of pulling the lip corners (AU12) to mimic *happiness*. Most models also parted their lips (AU25, used by 96.7% of models), and more than three-quarters raised their cheeks (AU6, 76.7%). Finally, 25% dropped their jaws (AU26). Given near maximal accuracy for recognizing happiness in nearly all models, no action emerged as being particularly beneficial or detrimental, except for raising the cheeks (AU6), which allowed the decoders to make the correct response after fewer fixations and a shorter latency. The presence of tightening lids (AU7) in mimicking happiness in 5% of models also resulted in the decoders making more fixations before making the correct response.

Finally, the *sadness* expression involved two main facial actions: lowering the brows (AU4, by 95%) and raising the inner brows (AU1, by 93.3%). Neither action was crucial since the accuracy was similar with or without them. Nevertheless, the correct response was made after fewer fixations and a shorter latency, and this gain was significant only when the inner brows were raised (AU1). Similarly, nasolabial deepening (AU11) and depressing the lip corners (AU15) were quite frequent (used by 45% and 33.3% of models, respectively), with no gain in accuracy but fewer fixations and faster responses when the lip corners were depressed. Approximately 30% of models also tightened their lids (AU7)—a typical action for anger—with a detrimental effect on accuracy and number of fixations/length of latency before a correct response. Two less frequent actions also had a detrimental effect on accuracy: parting the lips (AU25, 8.3%) and raising the upper lip (AU10, 6.7%).

Exploratory pattern for correct recognition

To directly compare the facial areas that were explored by the decoders for the different facial expressions, we transformed the gaze behaviors to fit them to the same prototypical neutral face (see Method section). The visual exploratory patterns for correct recognition are illustrated in Figure 2B for the 5-choice task and in Figure 2C for the Yes/No task. The first row displays the mean time the participants gazed at the different facial areas, according to the facial emotions the models mimicked. The color code for the pixels corresponds to the approximate time the facial region was within the foveal zone. The second row contains the maps of Student's *T*-test values (and corresponding *p* values), indicating the facial areas that received significantly longer gazes, that is, visual attention, for a particular facial emotion than for the other facial emotions. The figures showing mean time by area indicate a similar pattern for all facial emotions in both tasks, with longer time spent gazing in the central face region. This reflects the fact that the participants' first fixations were devoted to centralizing the main facial features before exploring them^{33,34,35}. The participants gazed at nearly all the internal features for the negative emotions, whereas for happiness, the fixations were mainly directed to the center of the face (the tip of the nose) and the mouth; for this emotion, the participants rapidly reached the correct answer after few fixations. For negative emotions, the nose region that received more gazes varied slightly, more evidently in the Yes/No task, with more time at the top part of the nose for anger and more time at the middle part for disgust. *T*-tests further showed that the participants gazed more at regions where relevant facial actions were present in both tasks. For anger, they gazed more at the regions of eyebrows, where the brows were lowered by most models (AU4). For disgust, they gazed more at the nose, which was wrinkled (AU9), and at the mouth, where the lips were parted (AU25), the upper lip was raised (AU10), and the chin was dropped (AU17). The region at the top of the nose and between eyebrows also received more gazes for disgust. This may have corresponded to gazes at the lowered eyebrows or morphological modifications due to nose wrinkling that extended to this region. For both fear and sadness, the facial area that received more visual attention was the region of the eyes, excluding eyebrows, in agreement with the use of several facial actions in this region for both facial emotions (see Figure 1). This additional attention was mainly devoted to the right eye for fear and more bilateral/left-sided for sadness. The similarity of the pattern

in the two tasks further suggests that the exploratory patterns were quite the same whether the exploration was mainly stimuli-driven (in the 5-choice task) or expectation-driven (in the Yes/No task).

Figure 2 Here

Exploratory pattern that sustained misidentifications of facial emotions

Next, we investigated the exploratory pattern for errors, i.e., when the decoders did not recognize the facial emotions mimicked by the models. Two nonexclusive sources of errors were considered. First, the decoders may have missed the significant signals. In that case, the decoders did not recognize the mimicked emotion because they did not gaze enough to the relevant facial action (e.g., eyebrows lowering in anger). Second, the decoders may have focused their visual attention on irrelevant facial actions. In that case, the irrelevant action would have oriented the decoders' response toward a particular facial emotion (e.g., responding "anger" after having gazed at the eyebrows in a disgusted face). To investigate these issues, we computed two types of exploratory maps (see Figure 3A and 3B). The first type (Figure 3A) illustrates the pattern of gazes applied to a given mimicked facial emotion when the decoders did not recognize it; for example, the exploratory pattern for angry models when the decoders perceived another emotion. This figure clearly shows that the decoders did not miss the relevant facial actions. In contrast, in most cases, the decoders made more fixations and gazed longer at the face when they failed to recognize the mimicked emotion than when they succeeded. These fixations and gazes included the relevant regions, for example, the eyebrows in angry faces, the wrinkled nose in disgusted faces, or the eyes in fearful and sad faces. This conclusion was reinforced by applying Student's T-tests between the patterns for errors and the patterns for correct answers (illustrated in Figure 2) (see Figure 3A, second row). This analysis showed that the differences were positive (i.e., indicating longer times for errors) for nearly all facial regions, including the regions of the relevant facial actions. Furthermore, many regions that did not support relevant facial actions for the actual emotion, received significantly more gazes when the decoders failed to recognize the mimicked emotion than when they succeeded. This was the case for the middle and lower facial regions in anger, the eyes in disgust, and the nose and mouth regions in fear and sadness.

Figure 3 Here

The second type of exploratory patterns (Figure 3B) shows the regions that were gazed at when the decoders (falsely) recognized each kind of emotion (e.g., where they gazed at when they perceived anger in another facial emotion). These visual patterns further show that the decoders' responses were associated with enhanced exploration of regions that supported facial actions for the emotion that was falsely perceived, suggesting that the decoders perceived elements in these regions that reinforced the error. That is, the decoders who falsely perceived disgust, fear, or sadness gazed more to the regions that sustained correct recognition (see Figure 2), namely, the nose for disgust and the eyes for fear and sadness. Nevertheless, the decoders also gazed at other regions, e.g., the mouth region in most cases. Remarkably for anger, the mouth region was the main region associated with the misperception of this emotion. The models frequently used three facial actions at the level of the lips to mimic anger: raising the upper lip (AU10), tightening the lips (AU23) and parting the lips (AU25). These actions were also present in other facial emotions; lip raising was frequent in disgust and fear (and, to a lesser extent, in sadness; see Supplementary table 1), and lip parting was frequent in all facial emotions. For both disgust and fear, the additional exploration of the mouth also indicated the search for informative facial action(s) in this region. However, both disgust and fear involved the same relevant AUs, that is, actions also relevant for anger expression (upper lip raising, AU10, and lip parting, AU25). Thus, this strategy increased the probability of associating such actions with a facial emotion other than the mimicked one. The same rationale applies to sadness and happiness. Interestingly,

happiness was the only facial emotion for which misperception was associated with a lower exploration of some facial regions, namely, the top part of the face. In those cases, the decoders falsely perceived happiness in other expressions after having both tended to over gaze at the mouth regions but also ignored the rest of the face, where they would have found facial actions indicating other (negative) facial emotions.

Thus, errors were mainly driven by the additional exploration of facial regions with less relevant or irrelevant facial actions, orienting the participants' responses to an incorrect emotional expression. We further investigated whether the kinds of errors also varied according to the exploratory pattern that was applied; in other words, whether the participants who did not recognize a given emotional expression (e.g., anger) exhibited a distinct pattern related to the emotion they falsely perceived (i.e., disgust, fear, happiness, or sadness). These patterns are illustrated in Supplementary figure 5. Overall, despite a global tendency to gaze more at the mouth region (as already highlighted previously), these patterns support the hypothesis that when the participants missed an emotion, they tended to over gaze at particular regions related to the emotion they perceived. More specifically, the regions they gazed at were regions that (supposedly) supported facial actions for the emotion they perceived. For example, the participants who saw disgust in an angry face over gazed at the nose area, those who saw fear over gazed at the eyes region, and those who saw sadness over gazed at a region between the nose and the left eye; all these areas were relevant for the accurate recognition of these emotions, as illustrated in Figure 2. In the same way, the participants who perceived disgust in a sad face over gazed at the nose regions, a pattern not evidenced for the other kinds of errors.

Are the distinct facial regions necessary and sufficient for facial emotion recognition

In the previous analyses, we investigated the relation between the production of facial configurations and visual exploratory patterns in both accurate and false recognition of emotional expressions. Here, we investigated whether the distinct facial actions produced by the models were necessary and/or sufficient to accurately recognize facial emotions. To do that, we asked two new groups of participants to recognize a subset of the previously used facial expressions. For one group, we investigated the necessity of facial actions by displaying them with expressions in which we removed the facial actions occurring at the level of the eyes and eyebrows, the nose and cheekbones, or the mouth and chin. For the second group, we investigated whether these different sets of facial actions were sufficient to recognize facial emotions by displaying them alone. In both groups, the accuracy with the partial emotional expressions was compared with the accuracy when all facial actions were present. We summarize the mean percentages of correct recognition for each emotion based on these manipulations in Figure 4. The distribution of responses in the different emotion categories for the different conditions is available in Supplementary figure 6.

Figure 4 Here

Figure 4A indicates that, overall and despite variations in performance, the accuracy remained well above chance (i.e., 20%) when any expressive region was removed, regardless of the expression. This indicates that the emotional cues were communicated by a complex set of facial actions and that no single AU was necessary. Nevertheless, some facial actions are sufficient since the accuracy was at the same level as in the full expression when these actions were isolated (Figure 4B). Overall, AUs in the middle part of the face were of little effectiveness: emotional expressions were well recognized without them, and the accuracy was very low when they were the only ones available. The pattern was more variable across emotions for the facial actions in the top or the bottom regions.

For *anger expression*, the facial actions in the region of the eyes and eyebrows appeared important, if not crucial: only their removal strongly reduced accuracy, and accuracy was similar to the full expression when only facial actions in this region were displayed. The information in the mouth region alone may support the recognition of anger but with a low accuracy (<60%); in this case, the participants frequently perceived sadness in the face (see Supplementary figure 6). Interestingly, anger was the only expression with an accuracy for full faces that was lower than in the 5-choice task. It seems that by adding expressive features to the neutral face, we removed an important signal for this emotion: moving the forehead forward. The recognition of *disgust* was mainly impaired by the absence of actions in the bottom part of the face; in those cases, the participants frequently saw anger. Alone, this region allowed good recognition (>80%). The nose alone supported quite good accuracy (>70%) and was the only exception regarding the low expressiveness of this region. The disgust expression in the eye region alone provoked the perception of anger in most cases (>75%, see Supplementary figure 6). The *fear* expression displayed a more complex visual pattern in relation to the variety of facial actions used by the models: the accuracy was nondrastically but significantly decreased by removal of actions from either the top or the bottom of the face, and these two regions alone allowed a good accuracy, although accuracy was below the full expression. There was a slight advantage regarding information from the eyes' region, nevertheless. Both the removal of facial actions at the eyes or the display of facial actions in the mouth region alone favored the misperception of disgust (see Supplementary figure 6). The removal of facial actions at the mouth regions or the display of facial actions at the eyes' region alone favored the misperception of sadness. Unsurprisingly, *happiness* was mainly conveyed by the mouth: only its absence significantly impaired the recognition of happiness, and accuracy was at 100% with only this source of information. Nevertheless, the eyes and nose regions also played a nonsilent role since they supported good accuracy when they were both present (>70% when the mouth was removed, i.e., only the eyes and nose regions were displayed; between 30 and 45%, when the eyes or the nose regions were the only expressive regions, respectively). *Sadness* followed a similar pattern as fear—the recognition was supplied by both the facial actions in the top and the bottom regions, with neither being as informative as the full expression; however, there was a slight advantage for the actions in the bottom region of the face. The main error when the eyes region was displayed alone was fear, whereas it was disgust when the mouth region was alone.

These results also indicated that the accuracy in communicating the whole set of facial emotions is not the same for the different facial regions. The middle region was quite effective only for signaling disgust. The top region of the face is reliable for anger expression but also, to a lesser extent, for fear expression. It may be reliable for sadness, but not very good (approximately 50%). The participants were at chance level when the top region of the disgust and happiness expressions were shown. In contrast, the bottom part of the face was quite reliable for all emotion categories: the bottom part supported an accurate recognition that was above 50% and 60% for anger and fear, respectively, above 80% for disgust, and at nearly the same level as the full facial expression for sadness and happiness. Thus, the facial actions in the bottom part of the faces appeared to be more effective in efficiently discriminating all the facial emotions manipulated in the course of this study.

Discussion

Several conclusions can be drawn from the present study. The first conclusion was that the facial expression of basic emotions encompassed a complex pattern of facial actions. The emotional expressions that were recognized with high accuracy from few actions (namely, happiness and anger) benefited from additional actions that allowed faster and/or more accurate recognition. This benefit held for happiness, which was recognized faster when actions in the middle and top parts complemented the actions displayed at the mouth level. This benefit was more apparent for anger,

which was never exclusively communicated by lowering the eyebrows but was always accompanied by complementary actions in other parts of the face, including the bottom part. This may be explained by the fact that lowering the brow is an action that is also involved in other emotional expressions. The three other emotions (disgust, fear, and sadness) recruited a larger set of facial actions. No individual action was sufficiently capable of supporting the highest level of accuracy in communicating emotional states; on the contrary, many of them were of low reliability. At the same time, no single facial action was necessary to communicate an emotional state, with accuracy far above chance regardless of the lack of facial actions. Finally, the coding of facial actions revealed that many actions were frequently mobilized for several emotions, which renders a strategy that would associate a single action to a single emotion category quite inefficient. In contrast, the facial communication of the full panel of emotional states relies on a complex configuration of entangled facial actions.

In this framework, the second conclusion was that misunderstanding facial emotions rarely resulted from missing the relevant facial actions: the participants gazed at the relevant regions enough to recognize the emotion that the models attempted to mimic. However, the information they gathered was not clear enough to recognize the emotion, and the participants searched for that additional information in other facial regions. The only exception in our study was the false perception of happiness in another emotion, which was associated with a lack of exploration of features other than the mouth; however, this kind of error was very uncommon. In most cases, false recognition came after the decoders extended their explorations to other, less relevant facial actions. Then, their decisions were turned toward another emotion, either because they gazed at actions that were ambiguous (i.e., relevant for several emotions such as, for example, raising the upper lip as used for anger, disgust and fear) or because their visual attention was attracted by a region that usually sustained actions relevant for other emotions (for example, gazing at the nose in angry faces, thereby orientating the response toward disgust).

A final remarkable conclusion was the particular status of the bottom facial region. This region was not gazed at to the same extent as the central and top regions when the participants reached the correct response, especially for negative emotions. Additionally, among the relevant facial actions that attracted more visual attention for the different emotions, most were in the top or middle regions, as illustrated in Figure 2. At the same time, the additional looking time reported for errors was frequently directed toward the lower part of the face, as evidenced in Figure 3. Thus, this revealed a relation between the additional focus to the lower facial region and increased uncertainty about the actual facial emotion that was mimicked. This is in agreement with studies reporting that neurological or psychiatric patients exhibited more attention to the mouth, together with impaired facial emotion recognition skills (e.g., ^{12,13,19,20}). Nevertheless, our results on partial emotional expressions also revealed that the bottom part was the only facial region that allowed, from itself, to discriminate all facial emotions from each other with an above-chance accuracy. In other words, looking at the mouth region is the most efficient strategy for those who have difficulties integrating the complex information from the top part—which includes several subtle actions at the level of both the eyes and eyebrows—or integrating information of actions from distant parts of the face at once. This behavior might thus reflect an effective adaptation to the actual difficulties of a patient.

In conclusion, the present study stressed that recognizing emotions from facial expressions is a complex process that involves the integration of various sources of facial cues. Furthermore, successful decoding of facial emotions involves both actively exploring relevant facial actions and disentangling these relevant cues from less relevant and confusing ones. In that framework, mistaking one emotion for another frequently comes after difficulty in distinguishing emotions based on supposedly relevant actions. This forces the decoder to search for additional information in less relevant regions. Here, the

complex entanglement of relevant actions between emotions leads the decoders either to make a decision from facial cues that are shared by several emotions and are thus more ambiguous or to orient their perception from a cue that is not relevant for the emotion the emitter is currently expressing.

Methods

Participants

Forty participants [20 females, mean age = 25.3 ± 5.2 (SD) years, range 20.4–37.3 years; 20 males, mean age = 24.4 ± 4.6 (SD) years, range 18.8–34.6] were included in the first experiment, and forty new participants [20 females, mean age = 27.1 ± 6.3 (SD) years, range 18.0–38.6 years; 20 males, mean age = 25.9 ± 6.2 (SD) years, range 18.1–39.0] were included in the second experiment. Fourteen participants were excluded due to calibration difficulties (exceeding 1° of error; 7 in each experiment). For the third experiment, sixty-four individuals were included and separated into two groups with 32 participants in each [the group “without the area”: 16 females, mean age = 22.0 ± 2.0 (SD) years, range 20.0–28.0 years; 16 males, mean age = 24.1 ± 4.0 (SD) years, range 18.0–36.0; the group “with only the area”: 16 females, mean age = 21.4 ± 1.7 (SD) years, range 19.0–26.0 years; 16 males, mean age = 23.3 ± 2.5 (SD) years, range 20.0–28.0]. Three participants were excluded due to calibration difficulties. All participants reported normal or corrected-to-normal vision, and no participant reported a history of psychiatric or neurological disorders. The participants provided written informed consent prior to the experiment and received financial compensation. Testing was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki and approved by the French ethics committee (CPP Sud-Est III - 2016-A02056-45).

Materials

For the 5-choice and Yes/No tasks, we used photographs of 60 models (30 females) from the KDEF database²⁸. The female models were F01-F07, F09-F13, F15, and F19-F35. The male models were M01-M02, M04-M14, M16-M18, M21-M25, and M27-M35. Six other models (F14, F16, F17, M03, M15, and M26) were used for the training sessions. For each model, we selected 6 pictures, one neutral and one for each emotion category (anger, disgust, fear, happiness, sadness). The pictures were resized to 900x750 pixels, from the top of the skull to the middle of the neck. The pictures with the emotional expressions were adjusted to superpose the main expressive features with the corresponding features in the neutral face, with the purpose of providing a visual impression of a dynamic expression when the neutral face was replaced by an expressive face.

For the two tasks with partial expressions, we used a subset of 16 models (8 females: F05, F10, F12, F19-F21, F27, and F32; 8 males: M13-M14, M16, M23-M24, M31-M32, and M34). These models were selected because at least 75% of participants correctly recognized each mimicked emotion in the 5-choice task (anger: mean=95.6% correct, range=85-100; disgust: mean=93.75% correct, range=80-100; fear: mean=90.9% correct, range=80-100; happiness: mean=100% correct, range=100-100; sadness: mean=90.9% correct, range=75-97.5). Two other models (F09 and M11) were used for training sessions. To create the partial expressions, three parts were isolated in the original expressive face and placed on the neutral face of the same person (see Supplementary figure 2). The *top part* included the forehead, the eyebrows and the eyes. It was delimited by the hairline, borders of the face, and bottom limits of the eyes, including eye sockets. The area between the eyebrows, except for the top part of the nose, was also included. The *middle part* included the nose and cheekbones. The borders were below the eye sockets and the area between the eyebrows, face borders, and bottom limits of cheekbones. The *bottom part* included the mouth, jaws and chin; the border being delimited by the

face borders on each side and at the bottom, and the cheekbones and nose at the top. Two types of partial facial expressions were created: (i) one composed of actions from two parts of the face that were superposed on a neutral face, thus creating emotional expressions without the third part of the face, and (ii) the other was a single part superposed on a neutral face, creating a partial emotion with only one expressive region.

Procedure

Following the explanations about the purpose of the study, the precise task they will have to perform and signature of consent forms, the participants sat in front of the monitor and were instructed to put their head on a chin-rest at approximately 60 cm from the screen. A thirteen-point calibration was performed. The emotion recognition phase was performed after the calibration was successful (i.e., the target ideal calibration was a less than 1° lag in the x and y dimensions). During the recognition phase, each trial started with two neutral faces of the same model on each side of a red cross, which was displayed at the center of the screen. The participants were told to gaze at the red cross for 1 sec to trigger an emotional expression. After 1 sec, the left or right neutral face was replaced by an expressive face of the same model.

The instructions and exact design varied across the experiments. In the first experiment, participants had to identify, as quickly as possible, which of the 5 emotions (anger, disgust, fear, happiness, or sadness) was mimicked by the face and to click on the corresponding key on the pad, followed by pressing the space bar to validate their response. After a training session of 30 trials (6 identities (3 females/3 males) x 5 expressions), they completed 300 trials (60 identities (30 females/30 males) x 5 expressions), organized in 5 blocks of 60 trials. Each model appeared only one time in a block, and the frequencies of the 5 different expressions and of the left/right position of the emotion were the same within and between the blocks. The order of the blocks and left/right positions was alternated between participants.

In the second experiment, participants had to decide whether the emotion expressed was the one indicated on the top of the screen (either anger, disgust, fear, happiness, or sadness) by pressing the pad-location corresponding to “Yes” or “No”. Then, they had to validate their response using the space bar. They performed the same 5 blocks as in experiment 1, with one block associated with each emotion category. The blocks were the same as in experiment 1, i.e., each emotion category occurred the same number of times within the block (12 times on 60 trials by blocks). The order of blocks as well as the emotion category associated with each block was alternated between participants. This time, a training session of 30 trials was performed before each block, with the same design as the training session for experiment 1, except for the response (Yes/No).

In the third experiment, the task was the same as in the first experiment (i.e., the 5-choice task). This time, participants had to perform 320 trials: 16 identities (8 females/8 males) x 5 emotional expressions x 4 versions (the expression expressed over the full face, bottom part, top part, or middle part), in 5 blocks of 66 trials. As in previous experiments, the frequencies of the different models, expressions, versions, and sides were equalized across blocks, and the four versions of a picture were displayed in separate blocks. The order of blocks and left/right positions was alternated between participants. Participants trained with 40 trials including 2 identities (1 female/1 male) x 5 emotional expressions x 4 versions.

Data analyses

Efficiency of facial expression recognition. The dependent variables were the percentages of correct responses and, for correct responses, the number of fixations and latency from the end of the last

fixation to the response. For the number of fixations and latency, we excluded trials above or below two standard deviations from the mean of the experimental condition. For all these variables, we applied three-way ANOVAs with *Facial emotion* (anger vs. disgust vs. fear vs. happiness vs. sadness) and *Gender of the model* (female vs. male) as within-subject factors and *Gender of the decoder* (female vs. male) as a between-subject factor. For all ANOVAs, we used the Greenhouse-Geisser epsilon adjustment. For the main effect of *Facial emotion*, post hoc comparisons were performed using Tukey's tests. For interactions involving the factors *Gender of the model* and *Facial emotion*, we performed linear contrasts to test for the effect of gender for each expression, using the Holm-Bonferroni method to correct for multiple comparisons.

In the two partial emotion recognition tasks, we tested for the effect of removing or displaying each facial region alone by computing two types of Student's T-tests to investigate whether (i) the accuracy significantly differed from the fully expressed emotion and (ii) the accuracy was significantly above chance. Thus, the first type of T-test contrasted the accuracy in each partial emotion condition with the accuracy in the full emotion condition. The second contrasted the accuracy in the partial emotion condition to chance level (i.e., 20%). Bonferroni corrections for multiple comparisons were performed in both cases, with 15 comparisons in each group (3 partial emotions x 5 emotions).

Coding of facial actions. The facial expressions produced by the different models were coded by a certified FACS coder (RS). For each picture, he listed the facial AUs used by each model to simulate the target emotional state, without being aware of the emotion the model attempted to simulate. Then, for each emotion, we computed the frequency of the different AUs in the 60 models. The participants' efficiency in the recognition of mimicked facial emotions was analyzed by computing nonparametric Mann-Whitney tests to compare accuracy (percentage of correct recognition) as well as the number of fixations and latencies from stimulus display to the end of last fixation for the response in correct recognition trials, when the facial action was present vs. absent in the models.

Oculometric data transformation. The fixation coordinates were transformed in such a way that the locations of the gaze on the original facial pictures were relocated to match the same locations on a prototypical picture (i.e., that correspond to the average of all neutral pictures used in the course of the experiment). To do that, we measured the coordinates (x,y) of 73 points on each photograph. The same procedure was applied to prototypical faces. The 73 points of a picture served to define 130 triangles, which covered the internal facial features. Thus, each fixation (F) on the original picture filled in one triangle ABC. From the parameters of this triangle, we computed two parameters: the angles formed by BAC and BAF, and the distances between A and F and between A and the projection of F (F') on the line BC. Then, the ratio of the two angles (ABF/ABC) and the ratio of the two distances (AF/AF') were applied to the same triangle in the prototypical face to compute the transformed coordinates (f'') of the fixation.

The second step was to compute an area around each fixation that simulated the acuity within the foveal zone, i.e., the area of the face that was best perceived. For that purpose, we defined an area of 96 pixels around the fixations (approximately 1° of visual angle, which is the approximate size of the foveal zone). A cumulative density function for normal distributions was then applied to pixels surrounding the fixation, with an asymptote at the fixation location that corresponded to the fixation's duration. The mean of this cumulative function corresponded to 96 pixels (before transformation) and the standard deviation of 25% of the mean (24 pixels before transformation). With this procedure, the duration computed for the pixels neighboring the fixation (under 1° of visual angle) was close to the duration of fixation and decreased abruptly at approximately 1°. An illustration is displayed in Supplementary figure 1. Then, we could average the fixations' durations for different faces and participants, as illustrated in Figure 2B and 2C. These figures illustrate the time the different areas of

the face were within the foveal zone of the participants. This approach allowed us to perform analyses on the exact location of fixations, avoiding the approach used with an AOI analysis and its limitations (i.e., difficulties in defining the appropriate number, size, shape and precise borders of AOIs). We obtained the “exploratory maps” (displayed in the figures) that represent the exploration patterns for the different expressions and allowed “pixel by pixel” statistical analyses.

Oculometric data analyses. To investigate whether the participants’ visual exploratory patterns for the different facial regions varied according to the type of emotional expression and the accuracy of the responses (correct vs. incorrect), we computed a series of Student’s T-tests for each pixel. First, for each pixel of a given picture (e.g., model F01 expressing anger), we averaged the fixation durations of the 40 participants who performed the task. Then, for each pixel again, we averaged the values obtained for the 60 models, which corresponded to the mean time the pixel was within the foveal zone. These values served to create the “Time” illustrations (displayed in the figures) after a transformation to color codes. We also computed the standard deviations between the models to further compute Student’s T-tests.

Then, a series of Student’s T-tests (with models as aleatory factor) was computed for each pixel to investigate two types of differences: (i) between emotions and (ii) between correct vs. incorrect responses. For the first type of differences, the mean time on the pixel for a given emotion (e.g., anger) was contrasted with the mean time on the corresponding pixel averaged across the 4 other emotions (i.e., disgust, fear, happiness, and sadness). For the second type of difference, the mean time for errors was contrasted with the mean time for correct responses, as illustrated in Figure 2. Considering the number of pixels (750x900), no correction was performed. However, only regions with p values $<.0001$ are discussed throughout the manuscript.

Acknowledgments

This work received support from the French “Investissements d’Avenir” program, project ISITE-BFC (contract ANR-15-IDEX-03). FP was supported by a doctoral grant from UBFC.

Authors contributions

FP, MJ and JYB collected data, JYB, FP, RS, BG, AL, CD and NF designed research, JYB, RS and FP analyzed data, FP, JYB, RS, AL, CD and NF and wrote the paper.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

Data availability

The datasets generated during and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

References

- ¹ Darwin, C. The expression of the emotions in man and animals (1872)
- ² Ekman, P. & Friesen, W. V. Constants across cultures in the face and emotion. *Journal of personality and social psychology*, **17**, 124 (1971).
- ³ Ekman, P. An argument for basic emotions. *Cognition and Emotion*, **6**, 169-200 (1992).
- ⁴ Elenkin, H.A. & Ambady, N. On the universality and cultural specificity of emotion recognition: a meta-analysis. *Psychol. Bull.*, **128**, 203–235 (2002).
- ⁵ Crivelli, C., Russell, J. A., Jarillo, S. & Fernández-Dols, J. M. The fear gasping face as a threat display in a Melanesian society. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**, 12403-12407 (2016).
- ⁶ Jack, R. E., Garrod, O. G., Yu, H., Caldara, R. & Schyns, P. G. Facial expressions of emotion are not culturally universal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 7241-7244 (2012).
- ⁷ Gendron, M., Roberson, D., van der Vyver, J. M. & Barrett, L. F. Perceptions of emotion from facial expressions are not culturally universal: evidence from a remote culture. *Emotion*, **14**, 251-262 (2014).
- ⁸ Etcoff, N. L. & Magee, J. J. Categorical perception of facial expressions. *Cognition*, **44**, 227-240 (1992).
- ⁹ références avec confusions
- ¹⁰ Durand, K., Gallay, M., Seigneuric, A., Robichon, F. & Baudouin, J.-Y. The development of facial emotion recognition: the role of configural information. *Journal of Experimental Child Psychology*, **97**, 14-27 (2007).
- ¹¹ Widen, S. C. & Russell, J. A. Children's recognition of disgust in others. *Psychological Bulletin*, **139**, 271-299 (2013).
- ¹² Adolphs, R., Gosselin, F., Buchanan, T. W., Tranel, D., Schyns, P. & Damasio, A. R. A mechanism for impaired fear recognition after amygdala damage. *Nature*, **433**, 68-72 (2005).
- ¹³ Wolf, R. C., Philippi, C. L., Motzkin, J. C., Baskaya, M. K. & Koenigs, M. Ventromedial prefrontal cortex mediates visual attention during facial emotion recognition. *Brain*, **137**, 1772-1780 (2014).
- ¹⁴ Chambon, V., Baudouin, J.-Y. & Franck, N. The role of configural information in facial emotion recognition in schizophrenia. *Neuropsychologia*, **44**, 2437-2444 (2006).
- ¹⁵ Harms, M. B., Martin, A., & Wallace, G. L. Facial emotion recognition in autism spectrum disorders: a review of behavioral and neuroimaging studies. *Neuropsychology review*, **20**, 290-322 (2010).
- ¹⁶ Leleu, A., Saucourt, G., Rigard, C., Chesnoy, G., Baudouin, J.-Y., Rossi, M., Edery, P., Franck, N. & Demily, C. Facial emotion perception by intensity in children and adolescents with 22q11.2 deletion syndrome. *European Child & Adolescent Psychiatry*, **25**, 297-310 (2016).
- ¹⁷ Barrett, L. F., Lindquist, K. A. & Gendron, M. Language as context for the perception of emotion. *Trends in cognitive sciences*, **11**, 327-332 (2007).
- ¹⁸ Gendron, M. & Barrett, L. F. Emotion perception as conceptual synchrony. *Emotion Review*, **10**, 101-110 (2018).
- ¹⁹ Klin, A., Jones, W., Schultz, R., Volkmar, F. & Cohen, D. Visual fixation patterns during viewing of naturalistic social situations as predictors of social competence in individuals with autism. *Archives of general psychiatry*, **59**, 809-816 (2002).

- ²⁰ Campbell, L., McCabe, K., Leadbeater, K., Schall, U., Loughland, C. & Rich, D. Visual scanning of faces in 22q11.2 deletion syndrome: attention to the mouth or the eyes? *Psychiatry Research*, **177**, 211-215 (2010).
- ²¹ Ekman, P., Friesen, W. & Hager, J.C. Facial Action Coding System Investigators Guide (Research Nexus: Salt Lake City, 1978).
- ²² Jack, R. E., Garrod, O. G. & Schyns, P. G. Dynamic facial expressions of emotion transmit an evolving hierarchy of signals over time. *Current biology*, **24**, 187-192 (2014).
- ²³ Du, S., Tao, Y. & Martinez, A. M. Compound facial expressions of emotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, E1454-E1462 (2014).
- ²⁴ Buchan, J. N., Paré, M. & Munhall, K. G. Spatial statistics of gaze fixations during dynamic face processing. *Social Neuroscience*, **2**, 1-13 (2007).
- ²⁵ Calvo, M. G. & Nummenmaa, L. Detection of emotional faces: salient physical features guide effective visual search. *Journal of Experimental Psychology: General*, **137**, 471-494 (2008).
- ²⁶ Eisenbarth, H. & Alpers, G. W. Happy mouth and sad eyes: scanning emotional facial expressions. *Emotion*, **11**, 860-865 (2011).
- ²⁷ Soussignan, R., Dollion, N., Schaal, B., Durand, K., Reissland, N. & Baudouin, J. Y. Mimicking emotions: how 3–12-month-old infants use the facial expressions and eyes of a model. *Cognition and Emotion*, **32**, 827-842 (2018).
- ²⁸ Shaun, M., Mazefsky, C. A., & Minshew, N. J. (2015). Misinterpretation of facial expressions of emotion in verbal adults with autism spectrum disorder. *Autism*, **19(3)**, 308-315.
- ²⁹ Jarros, R. B., Salum, G. A., da Silva, C. T. B., Toazza, R., de Abreu Costa, M., de Salles, J. F., & Manfro, G. G. (2012). Anxiety disorders in adolescence are associated with impaired facial expression recognition to negative valence. *Journal of psychiatric research*, **46(2)**, 147-151.
- ³⁰ Dickson, H., Calkins, M. E., Kohler, C. G., Hodgins, S., & Laurens, K. R. (2013). Misperceptions of facial emotions among youth aged 9–14 years who present multiple antecedents of schizophrenia. *Schizophrenia bulletin*, **40(2)**, 460-468.
- ³¹ Jhung, K., Namkoong, K., Kang, J. I., Ha, R. Y., An, S. K., Kim, C. H., & Kim, S. J. (2010). Perception bias of disgust in ambiguous facial expressions in obsessive–compulsive disorder. *Psychiatry Research*, **178(1)**, 126-131.
- ³² Lundqvist, D., Flykt, A. & Öhman, A. The Karolinska Directed Emotional Faces – KDEF, CD ROM from Department of Clinical Neuroscience, Psychology section, Karolinska Institutet, ISBN 91-630-7164-9 (1998).
- ³³ Buchan, J. N., Paré, M., & Munhall, K. G., (2007). Spatial statistics of gaze fixations during dynamic face processing. *Social Neuroscience*, **2**, 1–13.
- ³⁴ Calvo, M. G., & Nummenmaa, L. (2008). Detection of emotional faces: Salient physical features guide effective visual search. *Journal of Experimental Psychology: General*, **137**, 471-494.
- ³⁵ Hsiao, J. H., & Cottrell, G. W. (2008). Two fixations suffice in face recognition. *Psychological Science*, **19**, 998-1006.

Figure 1

Illustration of the facial action units (AUs) that were used by the models to simulate the five emotions. Their frequency is provided between brackets. **AU1**: inner brow raiser, **AU2**: outer brow raiser, **AU4**: brow lowerer, **AU5**: upper lid raiser, **AU6**: cheek raiser, **AU7**: lid tightener, **AU9**: nose wrinkler, **AU10**: upper lip raiser, **AU11**: nasolabial deepener, **AU12**: lip corner puller, **AU15**: lip corner depressor, **AU17**: chin raiser, **AU23**: lip tightener, **AU25**: lip part, **AU26**: jaw drop.

Figure 2

A) Illustration of the procedure. Each trial started with the neutral face of a model displayed on each side of a red cross. Participants were instructed to look at the red cross. After a 1-sec fixation, one of the two faces was replaced by an expressive face, simulating the occurrence of an expression. B) Mean time and T values for the 5-choice task. For Time, the color code of a pixel indicates the average time the pixel was in the participants' foveal zone. For T values, the color code indicates the *p* value after a Student's T-test that compared the mean time for the emotion to the mean time for the four other emotions. Only increased time is reported. C) Mean time and T values for the Yes/No task, with the same rationale as in B.

Figure 3

Exploratory patterns for false recognition in the 5-choice task. A) Mean time (first row) and T values (second row) when the participants perceived an emotion other than the mimicked one (e.g., perceived disgust, fear, happiness, or sadness when the models mimicked anger). B) Mean time (first row) and T values (second row) when the participants perceived an emotion in other mimicked emotions (e.g., perceived anger when the models mimicked disgust, fear, happiness, or sadness). The values at the corners of faces indicate the number of such errors in the course of the experiment (top right, *Rep*), the number of fixations (bottom left, *Fix*) and the latency from stimulus display to the end of the last fixation to a response (bottom right, *Lat*), as illustrated in the small face on the right.

Figure 4

Percentage of correct recognition for the different emotion categories in the partial emotion recognition task (A) or when displayed alone (B). Errors bars are SE. *: significantly different from the full expression; ns: nonsignificantly different from chance (i.e., 20%). All comparisons were performed using Student's T-tests, with Bonferroni corrections for multiple comparisons.

Supplementary figure 1

Illustration of gaze transformation. The first column illustrates the fixation locations for a participant when exposed to the picture. In the second column, a cumulative density function for normal distributions with an asymptote at the fixation location that corresponded to the fixation duration was applied. The mean was 96 pixels around (approximately 1 degree of visual angle, i.e., the approximate size of the foveal zone). By adding the duration for each pixel, we obtained exploratory maps applied to the picture, with color codes indicating the approximate time each pixel/area was within the foveal zone. In the third and fourth columns, the coordinates of fixations were transformed to match a single neutral prototypical face (third column), and corresponding transformed exploratory maps were computed (fourth column). By averaging pixel by pixel the exploratory maps for the different

participants and pictures, we obtained pictures that are contained in the manuscript and applied statistics to them.

Supplementary figure 2

Illustration of the partial expressions used in the study. For each expression (top left), the top, middle and bottom parts were isolated (top right) and superimposed on the neutral expression of the same person to obtain a full expression (bottom left). Partial expressions were created either by removing one part from the full expression (bottom right, first row) or by superimposing only one part on the neutral face (bottom right, second row).

Supplementary figure 3

Percentage of correct responses, number of fixations and latencies to the end of the last fixation to a correct response during the 5-choice (N=40) and the Yes/No (N=40) tasks, according to facial emotions and gender of the models. Error bars are SE.

Supplementary figure 4

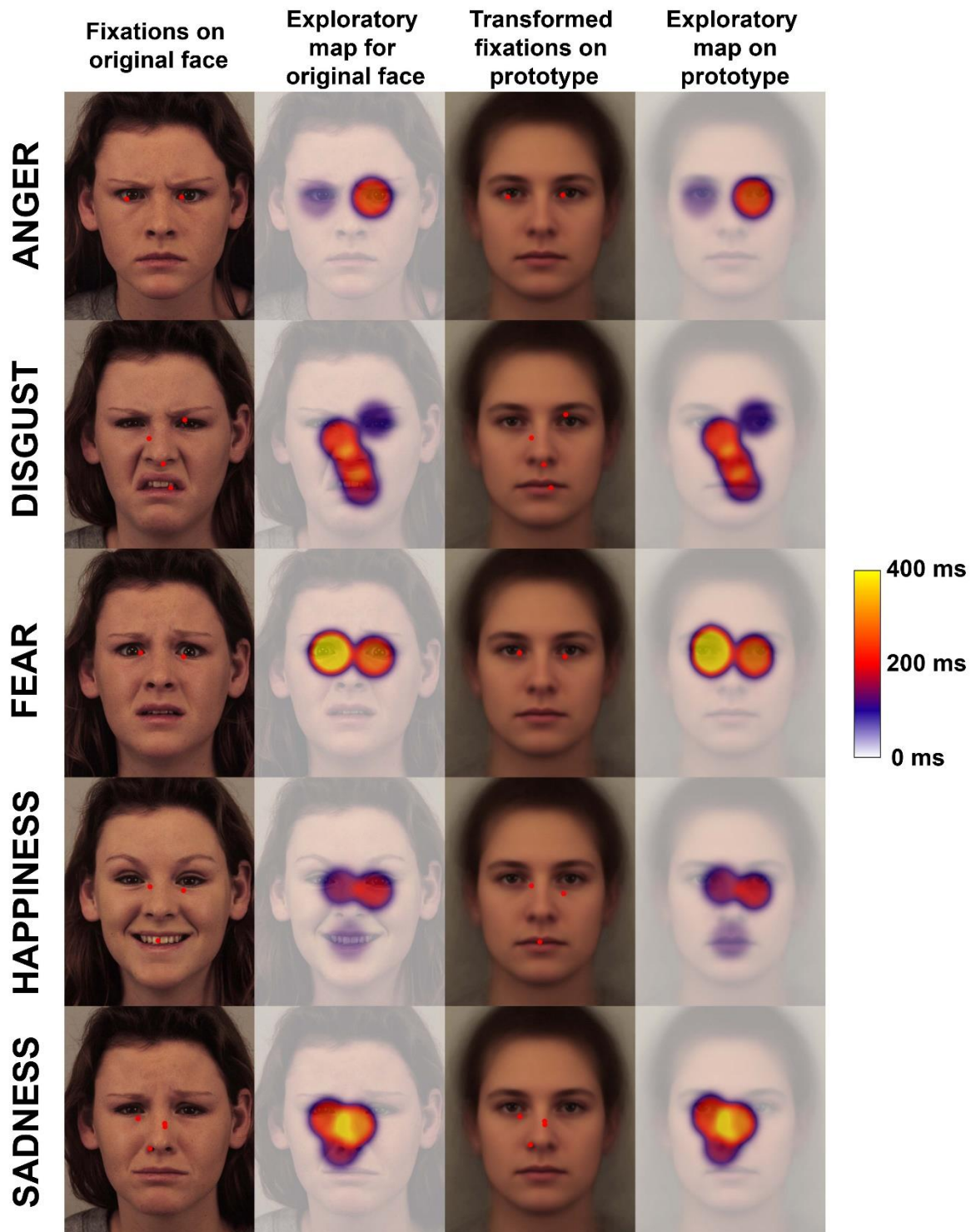
Repartition of responses during the 5-choice recognition task. A: percentage of time each emotion was perceived in a model that expressed another emotion, according to the emotion that was perceived and the gender of the model (e.g., for anger, percentage of time the decoders responded “anger” when the models simulated either disgust, fear, happiness, or sadness). B: repartition of the responses (in %) for the five emotions expressed by the models, according to the response and model’s gender. Error bars are SE.

Supplementary figure 5

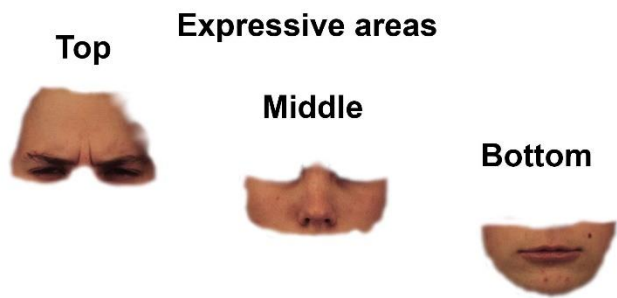
Exploratory patterns for false recognition in the 5-choice task. Mean time (large face) and T values (small face) according to the emotion the model attempted to mimic and the response of the decoder. The values at the corners of the faces indicate the number of such errors over the course of the experiment (top right), the number of fixations (bottom left) and the latency to the end of last fixation for a correct response (bottom right). na: not applicable

Supplementary figure 6

Repartition of responses during the partial expression recognition task. A) The percentage of time each emotion was perceived according to the emotion and the facial region that was removed. B) The percentage of time each emotion was perceived, according to the emotion and the facial region that was displayed alone. Error bars are SE.



Supplementary figure 1



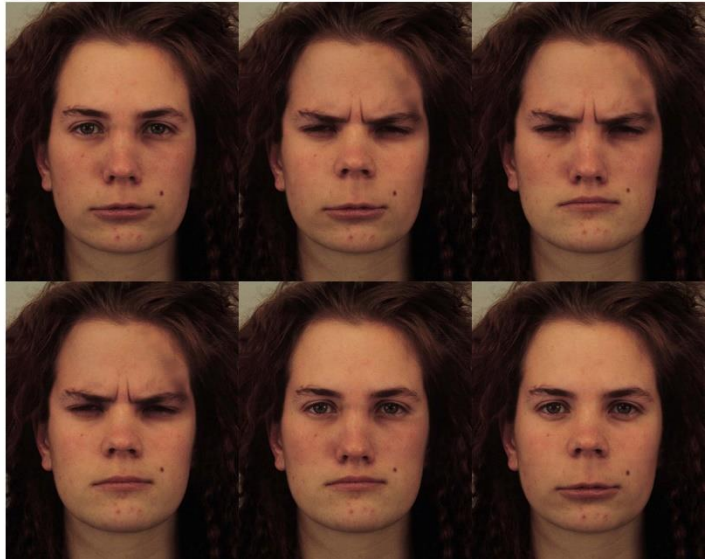
Partial emotions

Neutral model with all expressive areas

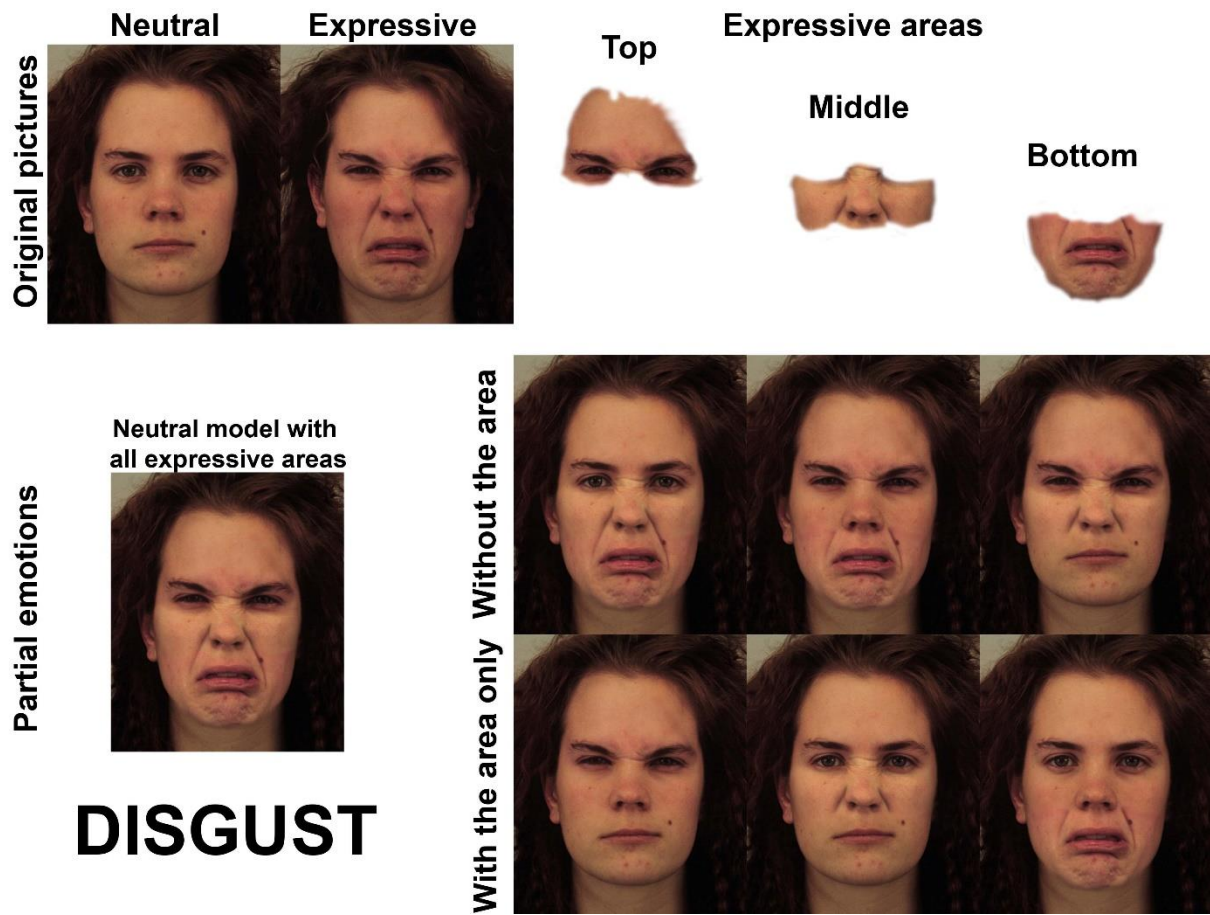


ANGER

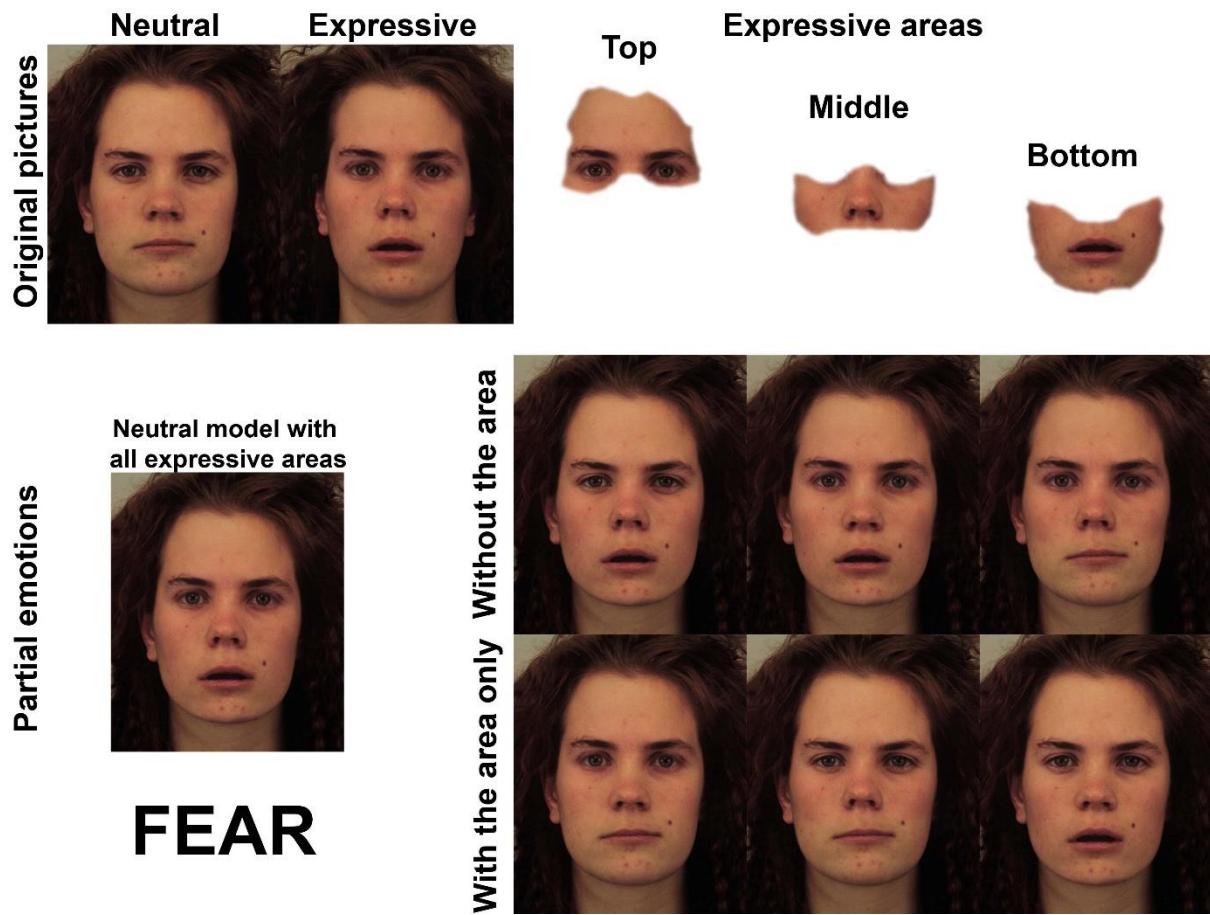
With the area only **Without the area**



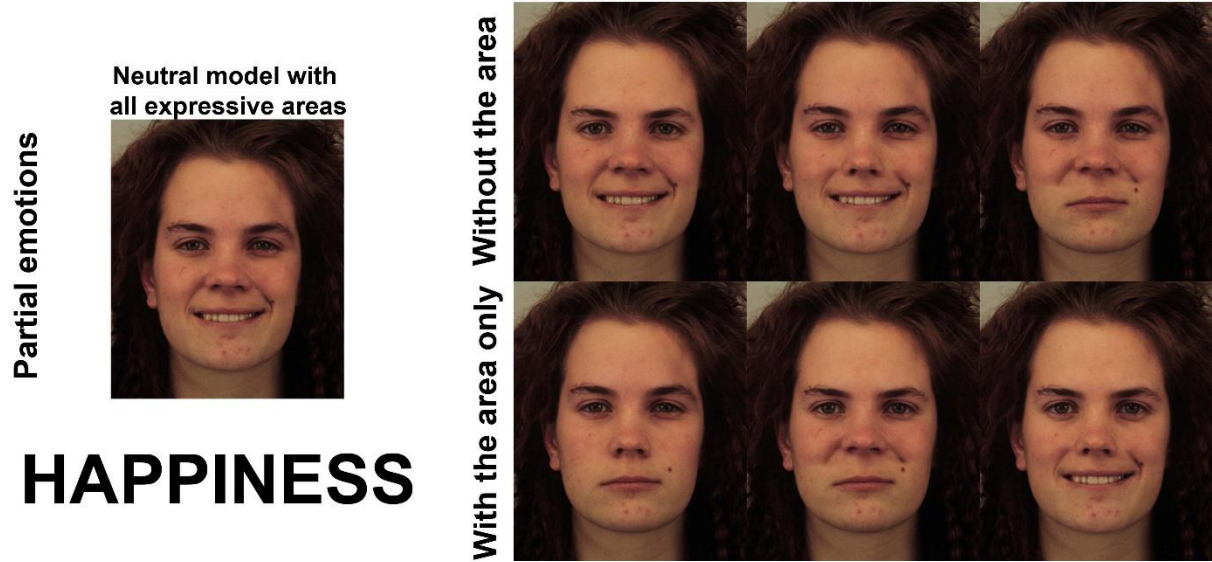
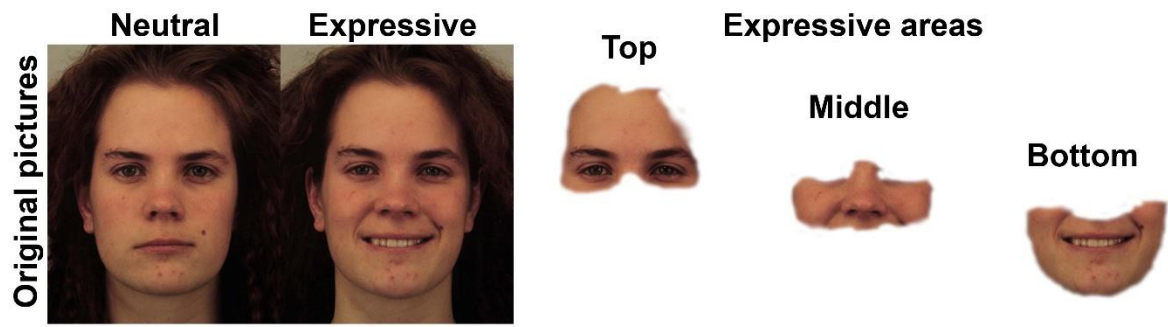
Supplementary figure 2 - Anger partial



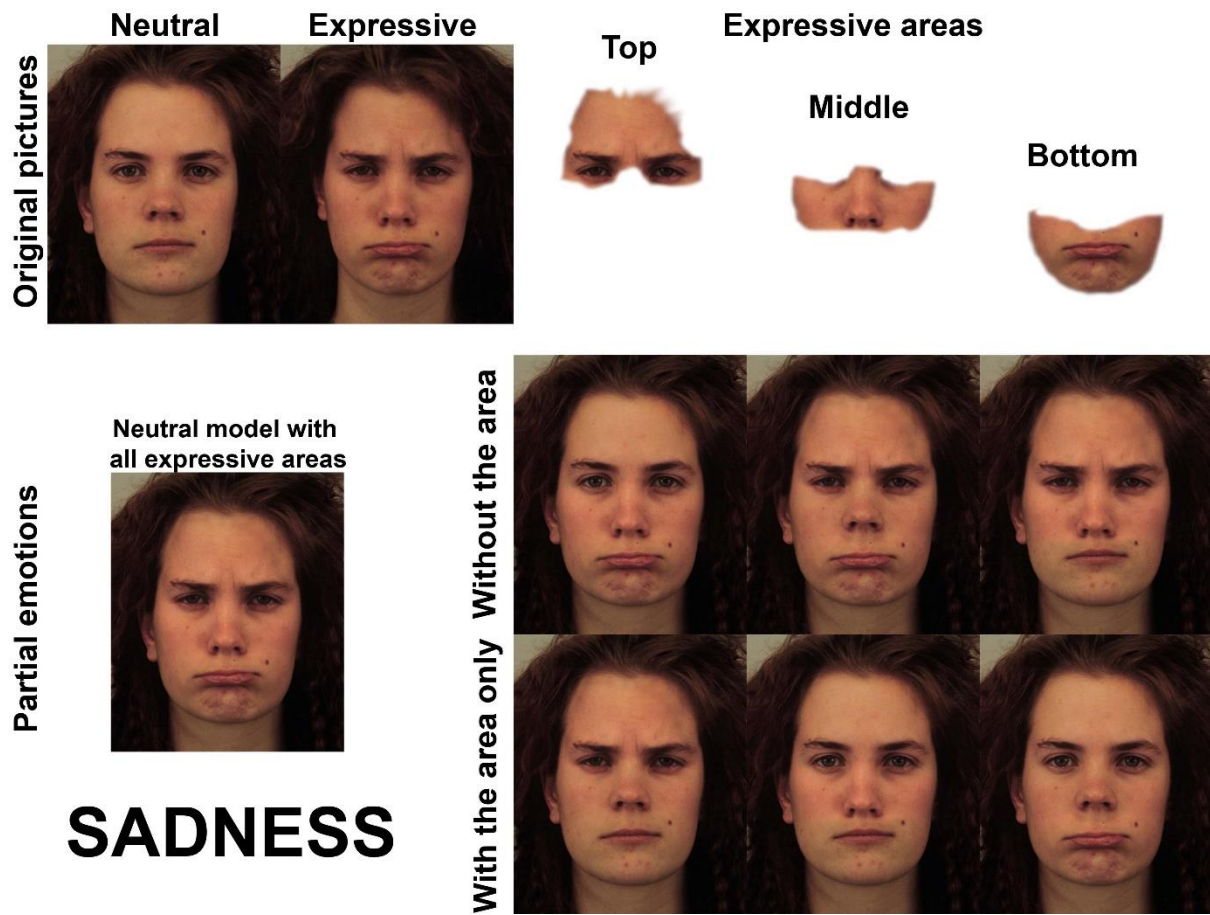
Supplementary figure 2 - Disgust partial



Supplementary figure 2 - Fear partial

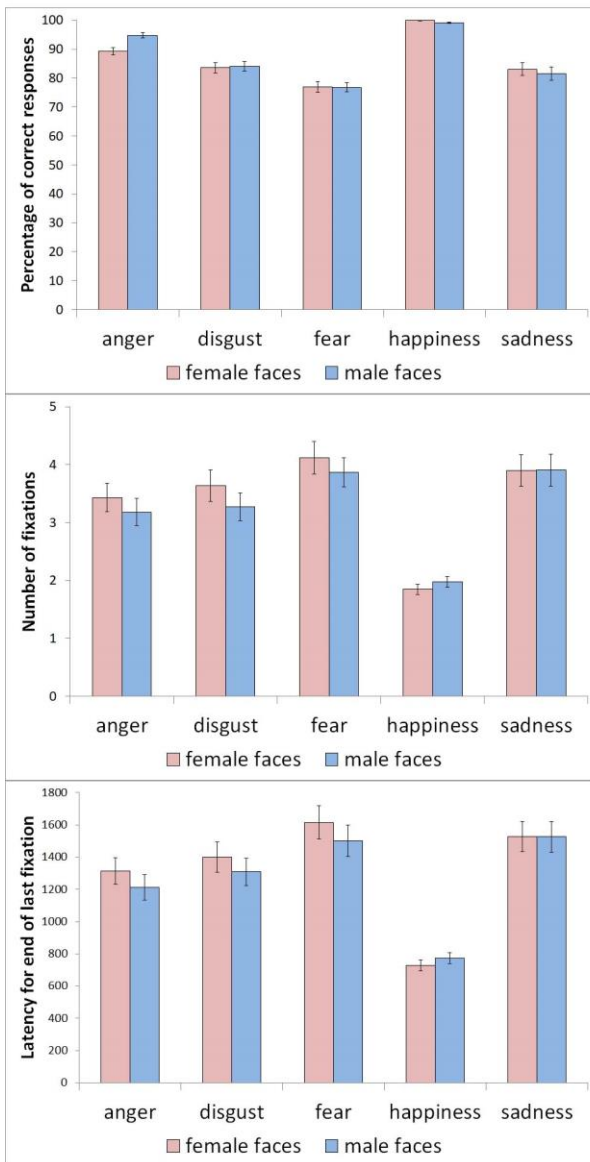


Supplementary figure 2 - Happiness partial

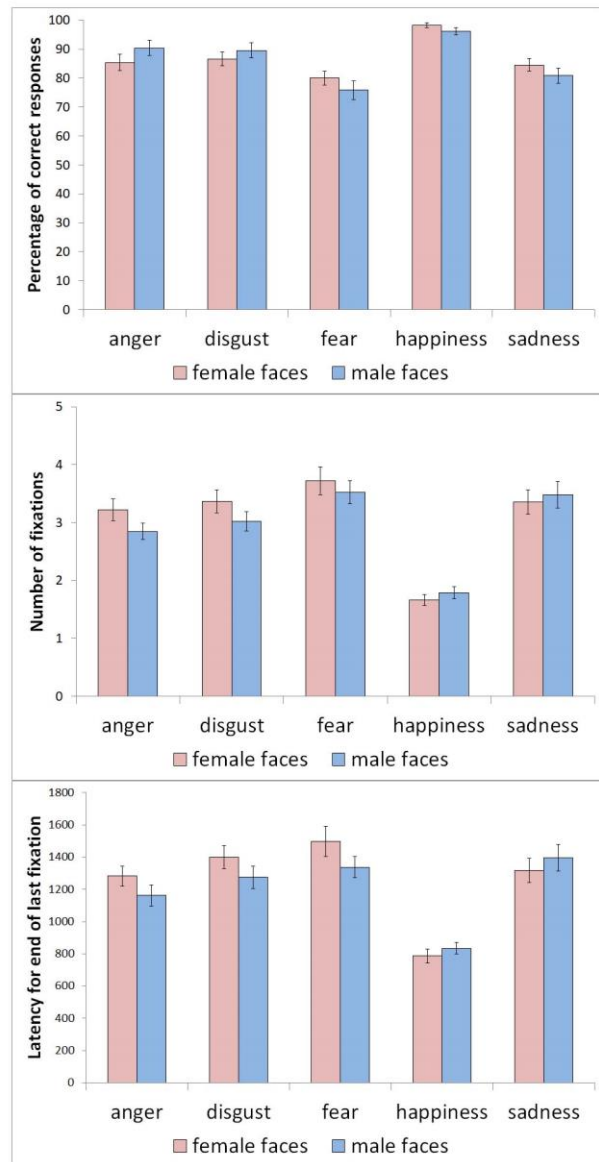


Supplementary figure 2 - Sadness partial

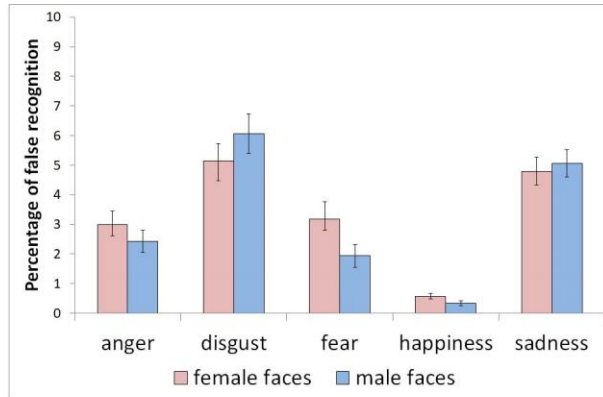
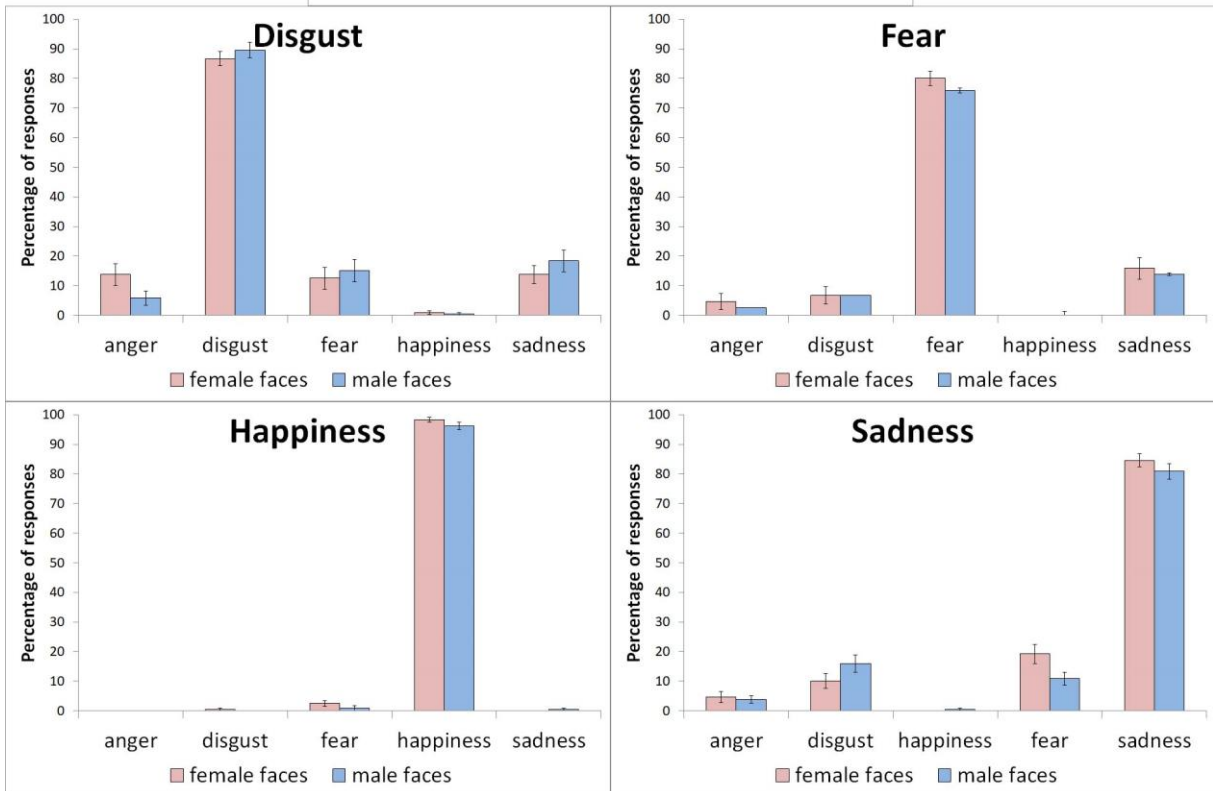
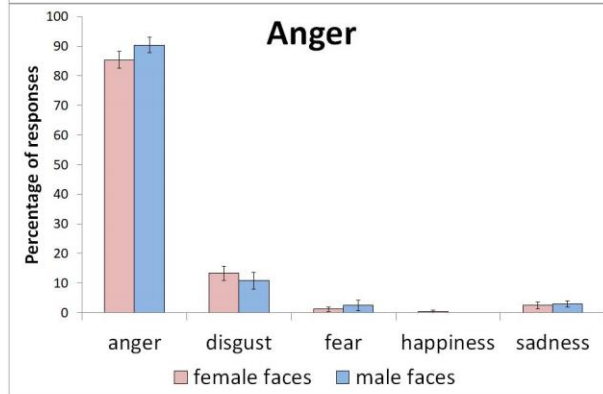
5-choices



Yes/No

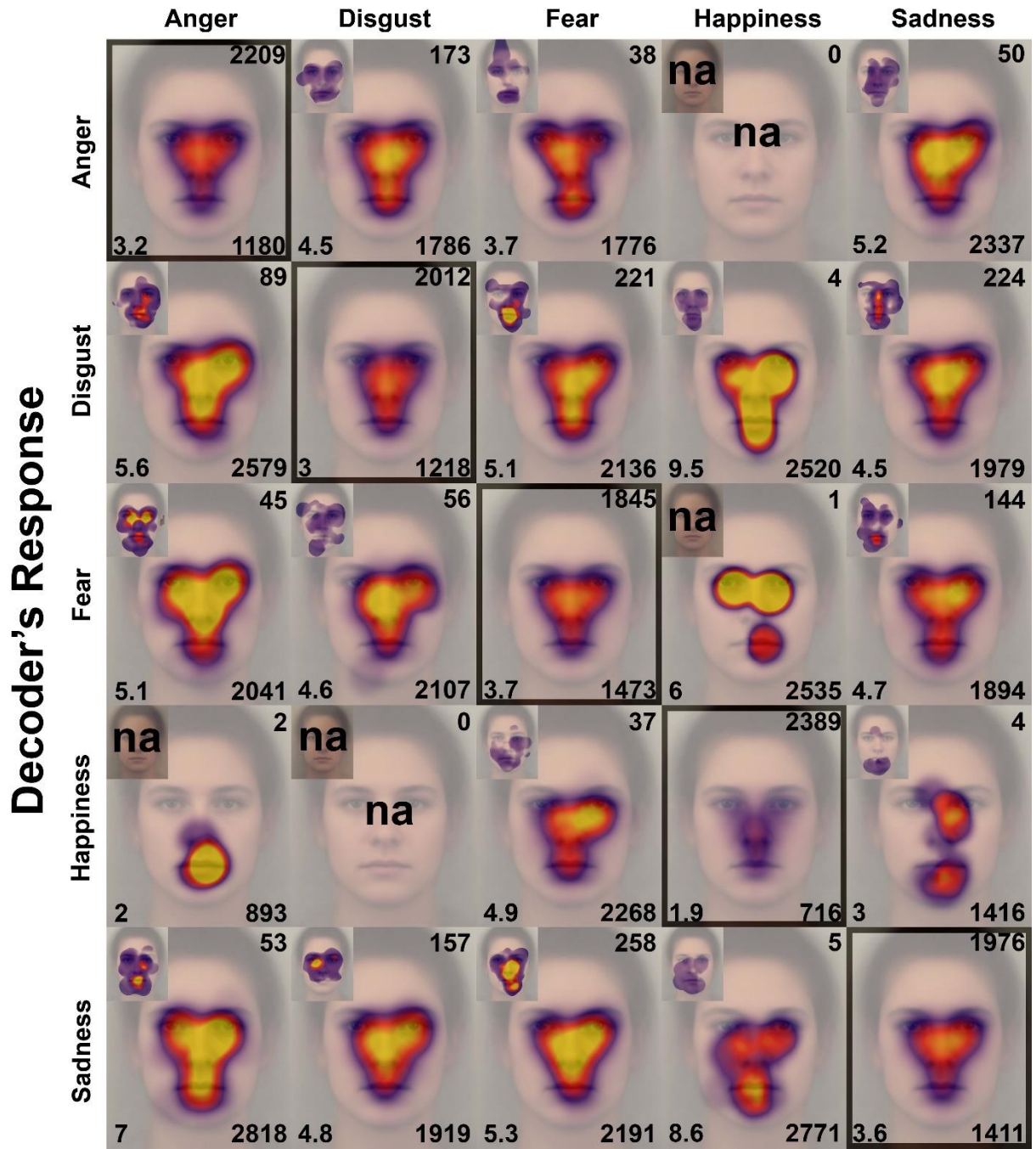


Supplementary figure 3

A**B**

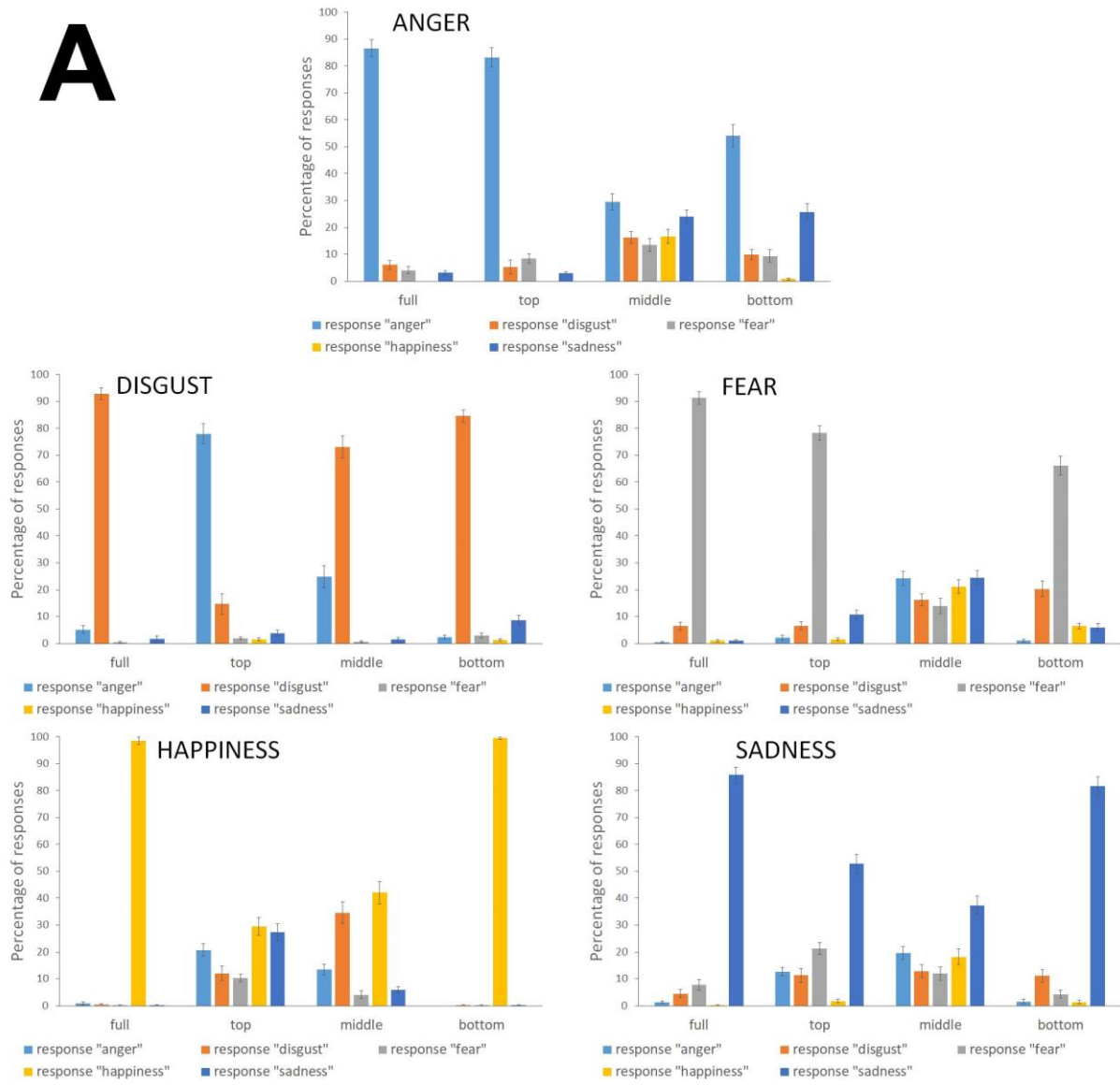
Supplementary figure 4

Mimicked Emotion



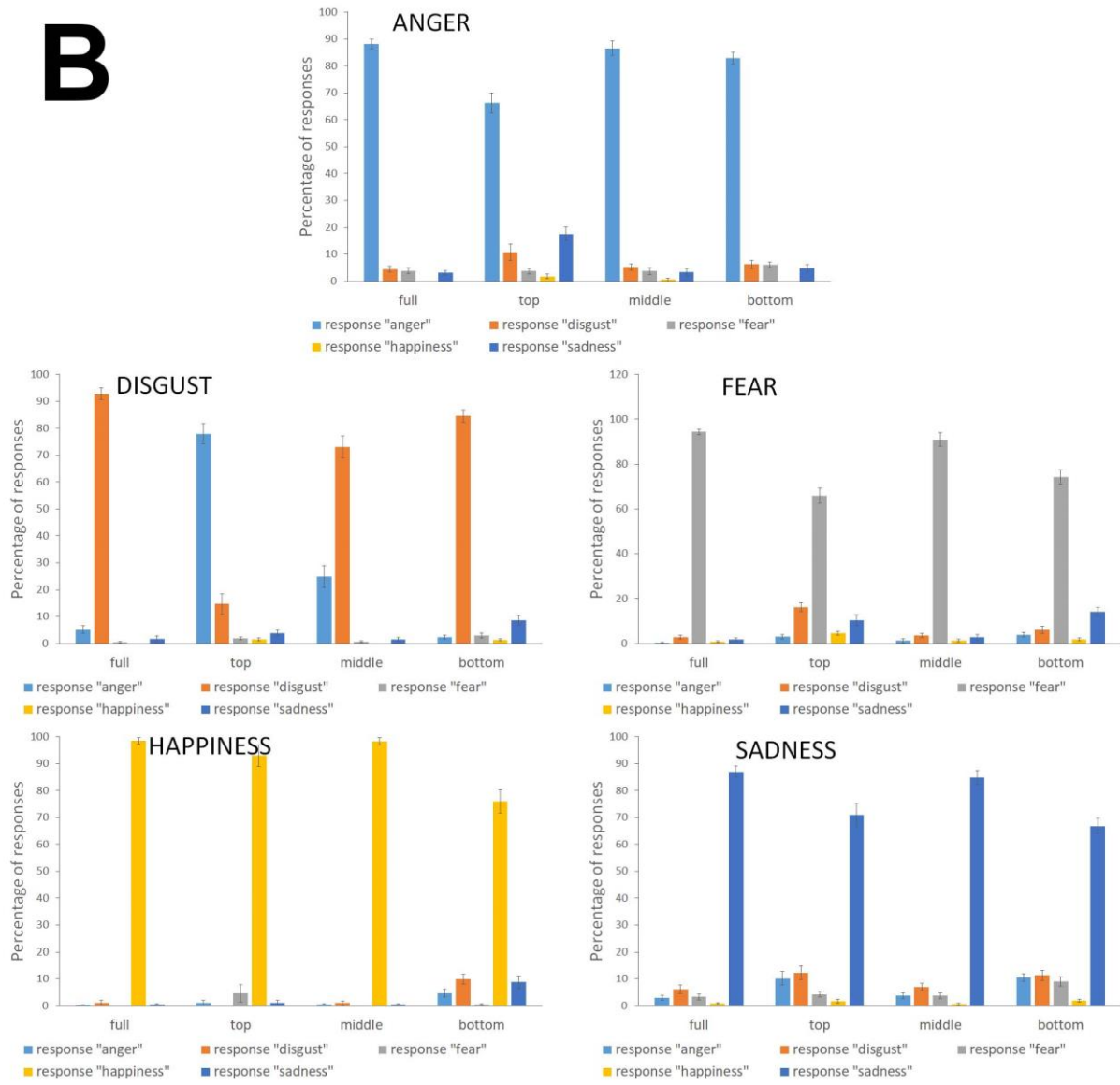
Supplementary figure 5

A



Supplementary figure 6A

B



Supplementary figure 6B

RESUME

Cette thèse se propose d'examiner les mécanismes de la perception des expressions faciales émotionnelles et leur développement précoce, grâce à une approche de présentation visuelle périodique rapide (*Fast Periodic Visual Presentation* : FPVS) couplée à l'électroencéphalographie (EEG). Plus spécifiquement, nous avons cherché à caractériser des réponses cérébrales de discrimination des expressions faciales et à déterminer l'influence d'un contexte olfactif hédonique sur ces réponses, chez l'adulte (Etudes 1 et 2) ainsi que chez le nourrisson à différents stades de développement (Etudes 3 et 4).

Nous avons montré que l'adulte présente des réponses cérébrales distinctes selon l'expression faciale cible à discriminer, indiquant une catégorisation spontanée des expressions faciales de base (Étude 1). Par ailleurs, nous avons mis en évidence que la présence d'un contexte olfactif hédonique influence les réponses cérébrales de catégorisation des expressions faciales. Tandis que la réponse à la joie reste inchangée, la réponse au dégoût est moindre en présence d'un contexte olfactif hédonique agréable ou désagréable. L'effet de l'odeur est particulièrement retrouvé pour la réponse à la neutralité, la réponse étant presque absente en contexte désagréable vs. amplifiée en contexte agréable. Les odeurs hédoniques orienteraient ainsi la perception des expressions faciales vers leur propre valence émotionnelle, ou vers la valence de l'odeur pour l'expression neutre émotionnellement ambiguë, entravant ou facilitant leur discrimination des autres expressions, majoritairement négatives (Etude 2). Chez le nourrisson, une première étude a permis d'isoler des réponses cérébrales de discrimination des expressions faciales à 3,5 et 7 mois (Étude 3). Une évolution de la réponse cérébrale à la joie a été observée entre 3,5 et 7 mois (activité fronto-centrale additionnelle), suggérant l'intégration progressive de la signification émotionnelle de cette expression positive. La seconde étude a été initiée chez les nourrissons de 7 mois pour tester l'influence d'un contexte olfactif agréable sur la réponse cérébrale à l'expression de joie (Etude 4, en cours). Elle semble indiquer que la réponse à la joie est amplifiée par un contexte olfactif agréable plutôt que neutre.

Ces résultats révèlent que les expressions faciales sont facilement discriminées chez l'adulte, la présence d'un contexte olfactif hédonique orientant la perception vers la valence émotionnelle de l'expression faciale plutôt que vers l'émotion de base associée en tant que telle. La valence émotionnelle des expressions pourrait être acquise précocement au cours du développement, avant 7 mois, âge auquel évolue la discrimination de la joie (positive) par rapport aux autres expressions (majoritairement négatives). En outre, à cet âge, la perception de la joie semble facilitée en présence d'un contexte olfactif agréable. Ainsi, du fait de la maturité fonctionnelle précoce du système olfactif, les odeurs pourraient activement participer à l'acquisition de la signification émotionnelle des expressions faciales au cours du développement, et faciliter la perception des expressions dont la signification émotionnelle est ambiguë chez l'adulte. Dans l'ensemble, nos travaux éclairent le rôle de l'intégration multisensorielle au cours du développement perceptif précoce et ouvrent d'intéressantes perspectives pour investiguer le développement sociocognitif et affectif typique et atypique.

Mots-clés : expression faciale, adulte, nourrisson, développement, odeurs, FPVS-EEG

ABSTRACT

This thesis examines the mechanisms subtending the perception of emotional facial expressions and their early development using a Fast Periodic Visual Presentation (FPVS) approach coupled with electroencephalography (EEG). More specifically, we tried to characterize brain responses reflecting facial expression discrimination and to determine whether hedonic odor contexts influence these responses in adults (studies 1 and 2), and in infants at different developmental stages (studies 3 and 4).

We showed specific responses to the discrimination of every facial expression in the adult brain, indicating rapid and automatic categorization of basic facial expressions (study 1). In addition, we revealed that hedonic odor contexts influence these expression-specific brain responses. While the response to happiness is unchanged, the response to disgust is weaker in both pleasant and unpleasant odor contexts. The odor effect is strong for the response to neutrality, this response being nearly absent in the unpleasant odor context vs. larger in the pleasant context. Hedonic odors could thus orient facial expression perception toward their own emotional valence, or toward the valence of the odor for the emotionally ambiguous neutral expression, hampering or facilitating their discrimination from the other mainly negative expressions (study 2). In infants, a first study isolated brain responses to the discrimination of facial expressions in 3.5- and 7-month-olds (study 3). In particular, we observed that the response to happiness evolves between 3.5- and 7-month-old (additional fronto-central activity), suggesting the progressive integration of the emotional meaning of this positive expression. The second study has been initiated in 7-month-old infants to test the influence of a pleasant hedonic odor context on the specific brain response to happiness (study 4, ongoing study). This study seems to indicate that the response is larger in a pleasant rather than neutral odor context.

These results reveal that facial expressions are readily discriminated in adults, hedonic odor contexts orienting perception toward emotional valence rather than related basic emotions. Emotional valence may be acquired early in development, before 7 months, since the discrimination of happiness (positive) from other expressions (mainly negative) evolves at this age. Moreover, at 7 months, the perception of happiness seems facilitated by the presence of a pleasant odor context. Hence, due to the early functional maturity of the olfactory system, odors may actively participate in acquiring the emotional meaning of facial expressions during early development and facilitate the perception of expressions whose emotional meaning is ambiguous in adults. Overall, our work sheds new light on the role of multisensory integration during early perceptual development and opens interesting perspectives to investigate typical and atypical socio-cognitive and affective development.

Keywords: facial expression, adult, very young infants, development, odors, FPVS-EEG

Titre : Discrimination des expressions faciales et environnement olfactif - Corrélats cérébraux en électroencéphalographie (EEG) chez l'adulte et le très jeune enfant

Mots clés : expression faciale, adulte, nourrisson, développement, odeurs, FPVS-EEG

Résumé : Cette thèse se propose d'examiner les mécanismes de la perception des expressions faciales émotionnelles et leur développement précoce, grâce à une approche de présentation visuelle périodique rapide (*Fast Periodic Visual Presentation* : FPVS) couplée à l'électroencéphalographie (EEG). Plus spécifiquement, nous avons cherché à caractériser des réponses cérébrales de discrimination des expressions faciales et à déterminer l'influence d'un contexte olfactif hédonique sur ces réponses, chez l'adulte (Études 1 et 2) ainsi que chez le nourrisson à différents stades de développement (Études 3 et 4).

Nous avons montré que l'adulte présente des réponses cérébrales distinctes selon l'expression faciale cible à discriminer, indiquant une catégorisation spontanée des expressions faciales de base (Étude 1). Par ailleurs, nous avons mis en évidence que la présence d'un contexte olfactif hédonique influence les réponses cérébrales de catégorisation des expressions faciales. Tandis que la réponse à la joie reste inchangée, la réponse au dégoût est moindre en présence d'un contexte olfactif hédonique agréable ou désagréable. L'effet de l'odeur est particulièrement retrouvé pour la réponse à la neutralité, la réponse étant presque absente en contexte désagréable vs. amplifiée en contexte agréable. Les odeurs hédoniques orienteraient ainsi la perception des expressions faciales vers leur propre valence émotionnelle, ou vers la valence de l'odeur pour l'expression neutre émotionnellement ambiguë, entravant ou facilitant leur discrimination des autres expressions, majoritairement négatives (Étude 2). Chez le nourrisson, une première étude a permis d'isoler des réponses cérébrales de discrimination des expressions faciales à 3,5 et 7 mois (Étude 3).

Une évolution de la réponse cérébrale à la joie a été observée entre 3,5 et 7 mois (activité fronto-centrale additionnelle), suggérant l'intégration progressive de la signification émotionnelle de cette expression positive. La seconde étude a été initiée chez les nourrissons de 7 mois pour tester l'influence d'un contexte olfactif agréable sur la réponse cérébrale à l'expression de joie (Étude 4, en cours). Elle semble indiquer que la réponse à la joie est amplifiée par un contexte olfactif agréable plutôt que neutre.

Ces résultats révèlent que les expressions faciales sont facilement discriminées chez l'adulte, la présence d'un contexte olfactif hédonique orientant la perception vers la valence émotionnelle de l'expression faciale plutôt que vers l'émotion de base associée en tant que telle. La valence émotionnelle des expressions pourrait être acquise précocement au cours du développement, avant 7 mois, âge auquel évolue la discrimination de la joie (positive) par rapport aux autres expressions (majoritairement négatives). En outre, à cet âge, la perception de la joie semble facilitée en présence d'un contexte olfactif agréable. Ainsi, du fait de la maturité fonctionnelle précoce du système olfactif, les odeurs pourraient activement participer à l'acquisition de la signification émotionnelle des expressions faciales au cours du développement, et faciliter la perception des expressions dont la signification émotionnelle est ambiguë chez l'adulte. Dans l'ensemble, nos travaux éclairent le rôle de l'intégration multisensorielle au cours du développement perceptif précoce et ouvrent d'intéressantes perspectives pour investiguer le développement sociocognitif et affectif typique et atypique.

Title: Discrimination of facial expressions in odor contexts: neural correlates in adults and infants with electroencephalography (EEG)

Keywords: facial expression, adult, very young infants, development, odors, FPVS-EEG

Abstract: This thesis examines the mechanisms subtending the perception of emotional facial expressions and their early development using a Fast Periodic Visual Presentation (FPVS) approach coupled with electroencephalography (EEG). More specifically, we tried to characterize brain responses reflecting facial expression discrimination and to determine whether hedonic odor contexts influence these responses in adults (studies 1 and 2), and in infants at different developmental stages (studies 3 and 4).

We showed specific responses to the discrimination of every facial expression in the adult brain, indicating rapid and automatic categorization of basic facial expressions (study 1). In addition, we revealed that hedonic odor contexts influence these expression-specific brain responses. While the response to happiness is unchanged, the response to disgust is weaker in both pleasant and unpleasant odor contexts. The odor effect is strong for the response to neutrality, this response being nearly absent in the unpleasant odor context vs. larger in the pleasant context. Hedonic odors could thus orient facial expression perception toward their own emotional valence, or toward the valence of the odor for the emotionally ambiguous neutral expression, hampering or facilitating their discrimination from the other mainly negative expressions (study 2). In infants, a first study isolated brain responses to the discrimination of facial expressions in 3.5- and 7-month-olds (study 3). In particular, we observed that the response

to happiness evolves between 3.5- and 7-month-old (additional fronto-central activity), suggesting the progressive integration of the emotional meaning of this positive expression. The second study has been initiated in 7-month-old infants to test the influence of a pleasant hedonic odor context on the specific brain response to happiness (study 4, ongoing study). This study seems to indicate that the response is larger in a pleasant rather than neutral odor context.

These results reveal that facial expressions are readily discriminated in adults, hedonic odor contexts orienting perception toward emotional valence rather than related basic emotions. Emotional valence may be acquired early in development, before 7 months, since the discrimination of happiness (positive) from other expressions (mainly negative) evolves at this age. Moreover, at 7 months, the perception of happiness seems facilitated by the presence of a pleasant odor context. Hence, due to the early functional maturity of the olfactory system, odors may actively participate in acquiring the emotional meaning of facial expressions during early development and facilitate the perception of expressions whose emotional meaning is ambiguous in adults. Overall, our work sheds new light on the role of multisensory integration during early perceptual development and opens interesting perspectives to investigate typical and atypical socio-cognitive and affective development.